

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

INFORME DE PRÁCTICA DE ESPECIALIDAD PARA OPTAR POR EL GRADO DE
BACHILLER EN INGENIERÍA FORESTAL

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS ESPECIES QUE COMPONEN EL DOSEL
SUPERIOR DE BOSQUES SECUNDARIOS Y PRIMARIOS EN LA REGIÓN
HUETAR NORTE, SARAPIQUÍ, COSTA RICA

WENDY ALVARADO ROJAS

CARTAGO, 2007

Fenología reproductiva de las especies que componen el dosel superior de bosques secundarios y primarios en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica

Informe presentado a la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica como requisito parcial para optar al título de Bachiller en Ingeniería Forestal

Miembros del Tribunal

Braulio Vílchez Alvarado. M.Sc.
Profesor Guía

Ruperto Quesada Monge. Ph. D.
Lector representante Escuela de
Ingeniería Forestal

Branko Hilje Rodríguez. Lic.
Lector representante Escuela de
Ingeniería Forestal

Fenología reproductiva de las especies que componen el dosel superior de bosques secundarios y primarios en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica

Wendy Alvarado Rojas*

RESUMEN

Se estudió la fenología reproductiva de las especies que componen el dosel superior de bosques secundarios con edades entre 14 y 29 años y en bosques primarios tropicales. El trabajo se llevó a cabo en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica; específicamente dentro de la Estación Biológica La Selva y alrededores. Las evaluaciones se realizaron durante un período de dos años, la floración y fructificación se midió mensualmente empleando la metodología de Fournier (1974). Se reportó un 40% de los individuos en estado reproductivo, lo cual correspondió a 2165 individuos y 82 especies vegetativas. En el segundo año la producción fue más alta para ambas fenofases con respecto al primer año de medición y la fructificación fue mayor que la floración. La máxima floración ocurrió un mes después del máximo de precipitación precedida por meses más secos, mientras que la máxima producción de frutos ocurrió de 1-3 meses después de los picos de floración, en la estación de menor precipitación (setiembre y octubre). No existió correlación entre la producción de flores y frutos con la precipitación. Se observó una tendencia decreciente en el número de individuos que alcanzan el máximo de floración y fructificación por categoría fenológica.

* Alvarado Rojas, W. 2007. Fenología reproductiva de las especies que componen el dosel superior de bosques secundarios y primarios en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica. Informe de Proyecto de graduación, Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, CR. 71 p

En el bosque primario se encontraron más individuos en estado reproductivo que en bosques secundarios jóvenes e intermedios. El 75% de las especies maderables se reportó con floración y un 88% en fructificación. Un 33% de las especies del dosel superior en estado reproductivo estuvo representado en la regeneración. *Welfia regia* presentó una alta y continua producción de frutos. Los bosques primarios mostraron mayor número de individuos en regeneración. En los bosques jóvenes se encontraron 35 especies regenerando, en los bosques de edad intermedia 29 y en los bosques primarios 24. Hubo mayor actividad reproductiva en la primera categoría diamétrica (5–20 cm).

Palabras clave: Fenología, Floración, Fructificación, Fenofases, Estacionalidad, Precipitación, Bosques Tropicales Primarios, Secundarios Jóvenes e Intermedios, Especies Maderables, Regeneración.

Reproductive phenology of the tree species composing the canopy in secondary and primary forests in the Huetar Norte Region, Sarapiquí, Costa Rica

Wendy Alvarado Rojas[†]

ABSTRACT

The reproductive phenology of the tree species composing the canopy of primary, and 14 and 29 year-old secondary forests was studied. The study was undertaken in the Huetar Norte Region, in Sarapiquí, Heredia, Costa Rica; specifically within the La Selva Biological Station and the surrounding area. Data was collected for a two year period; flowering and fruiting were measured monthly using the methodology proposed by Fournier (1974). Of the total of individuals recorded, 40% was observed to be in a reproductive state which accounts for 2 165 total individuals and 82 tree species. On the second year production flowering and fruiting production was greater with respect to the first year, and fruiting was greater than flowering overall. While the peak in flowering occurred a month after the rainfall yearly peak followed by drier months, maximum fruit production occurred 1-3 months after the flowering peaks, commonly in the driest part of the year (September and October). There was no correlation between flower and fruit production with rainfall. A decreasing tendency was observed in the number of individuals that reached maximum flowering and fruiting with phenological category. A greater number of individuals was found in a reproductive state in the primary forest when compared to the younger and intermediate secondary forests. Flowering was reported for 75% of the timber species, and 88% presented fruiting.

[†] Alvarado Rojas, W. 2007. Fenología reproductiva de las especies que componen el dosel superior de bosques secundarios y primarios en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica. Informe de Proyecto de graduación, Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, CR. 71 p

A 33% of the canopy tree species was present in the natural regeneration. *Welfia regia* showed a high and continuous fruit production. Primary forests presented a greater number of individuals in the natural regeneration. In younger forests 35 species were found to regenerate under the canopy, 29 species in intermediate forest, and 24 species in primary forests. There was greater reproductive activity in the first size class (5-20 cm).

Key words: phenology, flowering, fruiting, phenophase, seasonality, rainfall, primary tropical forests, young and intermediate secondary forests, timber species, natural regeneration.

DEDICATORIA

A Dios, que me ha dado la vida y cada una de las oportunidades que me permitieron alcanzar esta meta.

Por que en las pruebas, su mano me sostiene, su fuerza y amor me hacen continuar para construir mi camino. Un camino a través del cual crecemos y permanecemos en un eterno proceso de aprendizaje.

Wendy Alvarado Rojas.

AGRADECIMIENTOS

A mi madre Roxana, por su apoyo incondicional, por su lucha y amor. Por su gran ejemplo de vida, que fueron parte de mi formación y me permitieron culminar esta etapa.

A Braulio Vílchez, por su gran ayuda. Por que más que un profesor, fue un amigo. Por cada uno de los consejos brindados, por la motivación oportuna y su disposición.

A Frederik Gonzáles por acompañarme en este camino, por sus sabios consejos, su apoyo y ayuda sin condición alguna. Por mi crecimiento como persona a su lado.

A Javier Fernández por su amistad, por el tiempo y disposición, por su valiosa colaboración y el aprendizaje en los trabajos que juntos realizamos.

A Ruperto Quesada y Branko Hilje por su disposición y sus valiosos aportes en mi trabajo.

A la OET y al Instituto Tecnológico de Costa Rica por su apoyo logístico. Así como al personal del Proyecto Bosques, especialmente a Juan Romero por su colaboración en la toma de datos de campo, identificación de especies y su inigualable disposición, así como a Jeannette Paniagua y Bernal Paniagua.

A mi familia, a todos mis amigos y amigas, que han sido parte de éste proceso y de una u otra forma con su apoyo y compañía fueron y son parte de quien soy ahora.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	I
ABSTRACT	III
DEDICATORIA.....	V
AGRADECIMIENTOS	VI
ÍNDICE GENERAL.....	VII
ÍNDICE DE CUADROS	IX
ÍNDICE FIGURAS	X
ÍNDICE ANEXOS	XI
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS.....	3
Objetivo general	3
Objetivos específicos.....	3
REVISION DE LITERATURA	5
Características generales de los bosques tropicales	5
Aspectos generales de la fenología en bosques neotropicales.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS	10
Ubicación, clima, topografía y suelos:	10
Medición de la floración y fructificación:.....	10
I. Bosque Secundario Joven:.....	11
II. Bosque Secundario Intermedio:.....	11
III. Bosque primario:	12
Relación fenología – precipitación	14
Relación fenología – precipitación.....	14
Fenología de las especies maderables.....	15
Medición de la regeneración.....	15

Diámetros.....	15
RESULTADOS.....	16
DISCUSIÓN	33
CONCLUSIONES	41
BIBLIOGRAFIA.....	44

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Número de especies y de individuos en floración y fructificación por tipo de vegetación, en seis sitios estudiados en la Región Huetar Norte, Costa Rica.	16
Cuadro 2. Análisis de correlación de Pearson entre el número de individuos en floración y fructificación de las especies del dosel superior y la cantidad de precipitación de la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.	21
Cuadro 3. Número de especies y de individuos en floración y fructificación en cada uno de los sitios de estudio en la Región Huetar Norte, Costa Rica.	24
Cuadro 4. Número de individuos por especie del grupo Maderable en floración en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.	25
Cuadro 5. Número de individuos por especie del grupo Maderable fructificados en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.	27
Cuadro 6. Número de brinzales de cada una de las especies encontradas en los bosques de estudio en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.	29

ÍNDICE FIGURAS

Figura 1. Mapa de Ubicación de Parcelas Proyecto Bosques, Sarapiquí, Heredia **¡Error! Marcador no definido.**

Figura 2. Distribución mensual del número de individuos en floración y fructificación y de la precipitación durante los dos años de estudio en la Región Huetar Norte, 18
Sarapiquí, Costa Rica. 18

Figura 3. Número de individuos en cada una de las categorías de floración en los seis sitios estudiados en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica. 22

Figura 4. Número de individuos en cada una de las categorías de fructificación en los seis sitios estudiados en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica. 23

Figura 5. Número de individuos por categoría diamétrica de las especies del dosel superior reportadas con frutos en los seis sitios de estudio ubicados en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica. 31

ÍNDICE ANEXOS

ANEXO 1. Lista de especies y número de individuos en floración en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.....	53
ANEXO 2. Lista de especies y número de individuos en fructificación en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.....	55
ANEXO 3. Número de individuos en floración y fructificación y Precipitación mensual evaluados durante un período de dos años en la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.....	57
ANEXO 4. Número de individuos en cada una de las categorías de floración de todos los sitios evaluados para los dos años de estudio en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.....	58
ANEXO 5. Número de individuos en cada una de las categorías de fructificación de todos los sitios evaluados para los dos años de estudio en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.....	58

INTRODUCCIÓN

El estudio de los ciclos estacionales de floración y fructificación de las comunidades de plantas ha sido uno de los temas de la ecología que ha recibido considerable atención, ya que estos eventos son fundamentales para entender las interacciones entre las plantas, los animales y el medio ambiente, la dinámica de poblaciones, biodiversidad, productividad y organización de las comunidades (Williams y Meave 2002, Money *et al.* 1980, Huxley 1983).

En el ámbito forestal, la fenología contribuye para la toma de decisiones de cuándo y cómo realizar los planes generales de manejo, pues tiene un efecto directo sobre la regeneración de especies vegetales, así como también en el comportamiento, migración y dieta de la fauna (Vílchez *et al.* 2004). Sin embargo, la planificación y toma de decisiones de las actividades que se ejecutan en los bosques para su aprovechamiento han adolecido de falta de aplicación directa y una transferencia adecuada de este conocimiento. Guariguata (1998) afirma que existen numerosos estudios fenológicos, pero poca aplicación de este conocimiento y de otros aspectos ecológicos, por lo tanto, desde el punto de vista biofísico la sostenibilidad biológica del manejo forestal en el neotrópico ha resultado negativa.

En términos generales, el manejo de bosques en Costa Rica se ha basado en el aprovechamiento selectivo, el cual consiste en la extracción de individuos de gran talla de especies comerciales, en ciclos de corta de 20-50 años, con una intensidad de uno hasta diez árboles por hectárea; además de algunas pautas que en supuesto deberían mitigar el impacto ecológico ocasionado, tales como dejar áreas protegidas de la intervención dentro de las unidades de manejo, designar árboles semilleros y en algunos casos se implementan tratamientos

silviculturales. Sin embargo, este tipo de medidas carecen de criterios ecológicos, ya que usualmente los sistemas de producción maderera se concentran en estimular el crecimiento volumétrico de los árboles de futura cosecha y no en promover la regeneración (Verissimo *et al.* 1992, Quirós y Finegan 1994, Guariguata 1998). Como consecuencia, las altas tasas de deforestación, fragmentación y la dinámica poblacional, han influido en los patrones espaciales de dispersión de las semillas, reclutamiento de árboles, composición y comportamiento de la flora y fauna (Leigh *et al.* 1993, Forget y Sabatier 1997).

Actualmente en Costa Rica, se dispone de pequeñas áreas boscosas para lograr la sostenibilidad económica y biológica. Por esta razón, es necesaria la incorporación y aplicación de criterios ecológicos, tales como la biología reproductiva de las plantas, la producción y dispersión de semilla, la capacidad de respuesta al cambio de las condiciones ambientales, fisiológicas y otros factores determinantes en la distribución espacial y temporal de la regeneración.

En este contexto, el presente estudio busca aportar información del comportamiento fenológico de las especies que componen el dosel superior en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte de Costa Rica, así como proporcionar aspectos básicos para la comprensión de la fenología como elemento relevante para mejorar las bases técnicas del manejo forestal.

OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar la fenología reproductiva de las especies que componen el dosel superior de bosques secundarios y primarios en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Objetivos específicos

1. Evaluar el número de individuos de las especies que componen el dosel superior del bosque secundario y primario tropical en estado reproductivo en cada año de medición.
2. Describir la influencia de la precipitación en el comportamiento de la floración y fructificación de la vegetación.
3. Determinar la correlación entre la precipitación y la fenología reproductiva de los individuos del dosel superior.
4. Determinar el número de individuos en cada categoría fenológica.
5. Describir el comportamiento fenológico reproductivo en bosques primarios, bosques secundarios jóvenes y secundarios intermedios.
6. Identificar el comportamiento fenológico de las especies maderables en bosques primarios, bosques secundarios jóvenes y secundarios intermedios.

7. Evaluar la influencia de los eventos fenológicos en la regeneración de brinzales.
8. Analizar la relación del diámetro de los individuos encontrados en estado reproductivo en los niveles de producción de frutos.

REVISIÓN DE LITERATURA

El comportamiento de las especies vegetativas que conforman el dosel superior de los bosques en la Región Huasteca Norte, específicamente en Sarapiquí, para la producción de flores y frutos es un evento variable dentro de un mismo sitio y entre sitios, debido a la variabilidad estructural inherente de los bosques tropicales. De modo que, este tipo de estudios presentan limitaciones por la gran variedad de especies con comportamientos biológicos e historias evolutivas diferentes (Williams y Meave, 2002). No obstante, la información generada es de suma importancia para la comprensión de la época reproductiva de las especies de éstos ecosistemas, así como poder analizar la influencia de dichos eventos en la ecología de los bosques tropicales premontanos piso basal y transición a piso basal, e inferir a nivel de comunidad con mayor certeza.

Características generales de los bosques tropicales

Los bosques tropicales se encuentran ubicados geográficamente entre las líneas imaginarias de los trópicos de Cáncer y Capricornio, a 23° 27' latitud norte y sur, respectivamente. La composición florística y riqueza de especies constituyen uno de los ecosistemas más diversos y complejos (Delgado *et al.* 1997, Richards 1996, citado por Leiva 2001). Sin embargo la riqueza y composición de especies depende claramente de la ubicación geográfica del sitio, dado que las condiciones climáticas varían sustancialmente; por lo que es posible que la temperatura promedio anual, la disponibilidad de agua y la disponibilidad diaria de luz sean los principales factores climáticos que inciden en la diversidad de las especies animales y vegetales (Leigh 1999; citado por Louman *et al.* 2001, Clark & Clark 1992).

Varios autores consideran que la estructura de los bosques tropicales describe características propias de su entorno. La estructura horizontal, corresponde al arreglo espacial de los árboles y está determinada por la densidad de los individuos en un área determinada y según su tamaño, así mismo está compuesta por las poblaciones de distintas especies vegetales que se establecen en el bosque. Por otro lado, la estructura vertical de un bosque se encuentra determinada por la distribución de los organismos, tanto plantas como animales, a lo alto de su perfil (Louman *et al.* 2001).

En los bosques estudiados en la Estación Biológica La Selva, en la zona norte de Costa Rica, la cantidad promedio de tallos con un diámetro mayor o igual a 10 centímetros es de 446 individuos por hectárea. De ellos, alrededor del 14% son de la especie *Pentaclethra maculosa* (Mimosaceae), la cual representa un 51% de los individuos del dosel (Lieberman y Lieberman 1987). En 3 parcelas de muestreo con una extensión de 12,4 hectáreas establecidas en La Selva, se muestreó entre 1982-1983 un total de 269 especies, agrupadas en 162 géneros y 62 familias, de las cuales un 72% correspondieron a plantas dicotiledóneas; un 25,5 % a palmas arborescentes; 2,4% a lianas y 0,1% correspondieron a helechos. Además, el área basal de este bosque oscila entre 21,42 y 29,88 metros cuadrados por hectárea (Lieberman y Lieberman 1987). El dosel tiene alturas que van desde los 0 metros (claros) hasta los 37 metros (árboles emergentes) y la altura promedio del dosel es de 21,9 metros; la cual es muy irregular y varía sustancialmente según la topografía. La existencia de árboles emergentes con alturas entre 30 y 40 metros es muy escasa (Lieberman y Lieberman 1987).

Aspectos generales de la fenología en bosques neotropicales

La fenología es una subdisciplina de la ecología encargada del estudio de la temporalidad de los eventos biológicos y cíclicos. Dicho término es ampliamente utilizado para referirse al comportamiento foliar (caída y producción de hojas) y reproductivo (producción de flores y frutos) de las plantas (Williams y Meave, 2002).

Anteriormente este tema fue tratado como un aspecto descriptivo y su estudio se enfatizó en plantas de interés económico, principalmente de carácter agrícola (Heuveldop *et al*, 1986; Lieth 1974). Sin embargo, su estudio ha recibido considerable atención debido a que es uno de los eventos que permiten entender la dinámica de poblaciones vegetales y animales en los bosques neotropicales. Por lo tanto, actualmente los estudios van orientados a describir y encontrar patrones de comportamiento en las comunidades boscosas, así como determinar las causas que los originan.

Los patrones fenológicos de la vegetación pueden realizarse en los diferentes niveles organizacionales de los ecosistemas, desde individuos, poblaciones, especies, gremios, hasta comunidades. No obstante, los bosques tropicales constituyen un sistema ecológico complejo por la gran diversidad de factores bióticos y abióticos (fauna, vegetación, topografía, clima, suelos, etc.) que los conforman, lo cual implica un reto para la búsqueda de patrones aplicables a comunidades que están conformadas por numerosas especies con comportamientos biológicos e historias evolutivas distintas (Lamprecht 1990, Williams y Meave 2002).

Por lo tanto, los estudios fenológicos neotropicales han tendido a concentrarse en grupos reducidos de especies para determinar las causas de los comportamientos observados (Augsburger 1990, Aide 1991, Céspedes 1991, Vélchez y Murillo 1995, Vélchez 2004, Vélchez *et al.* 2004), así como también se han llevado a cabo evaluaciones de numerosas especies para hacer generalizaciones a nivel de comunidad. El primer estudio fue de 100 especies leñosas en Costa Rica (1966), posteriormente Croat (1969) describió la fenología de 1181 especies de árboles, arbustos, hierbas y lianas en la isla de Barro Colorado en Panamá (Fournier y Salas 1966; Croat 1975, 1978; citados por Williams y Meave 2002); Frankie *et al.* (1974) y Opler *et al.* (1980) describieron la fenología de las especies del dosel y del sotobosque en La Estación Biológica La Selva en Costa Rica.

De esta manera, se pueden distinguir dos corrientes principales; la primera reconoce que los eventos fenológicos muestran una relación estrecha con los factores ambientales, principalmente las variaciones estacionales de las condiciones climáticas como la temperatura, la radiación y la precipitación (Heuveldop *et al.* 1986, Frankie *et al.* 1974, Augsburger 1990, Opler 1980). La segunda, Terborgh (1992) propone que estas manifestaciones pueden ser independientes de eventos climáticos y asegura que el comportamiento de las especies de árboles depende de factores endógenos o fisiológicos de la especie o del individuo.

A pesar de la alta variabilidad, la complejidad y carencia de patrones generales fenológicos, las observaciones de estos eventos han sido de suma importancia pues han permitido la planificación de actividades. Por ejemplo en el campo silvicultural permite prever las épocas más oportunas para la colecta de frutos o semillas, así como predecir el tamaño de las cosechas; además la creación de bancos de datos es importante para la comprensión de aspectos básicos en estudios ecológicos sobre las épocas de floración, fructificación, la cantidad de follaje y brotación de hojas, como componentes fundamentales en la dinámica de regeneración de especies vegetales y el comportamiento migratorio y alimenticio de la fauna (Foster 1990).

En general las aplicaciones de la fenología contribuyen a la búsqueda de la optimización del rendimiento de las especies de mayor importancia para el hombre (Heuveldop *et al.* 1986) y tienen que ver con la conservación, mejoramiento y manejo de especies (Vílchez *et al.* 2004). Aunque se requiere de mucha investigación suplementaria a la fenología como componente integral de la ecología de bosques tropicales, la implementación de lo que hasta ahora se conoce puede proporcionar herramientas para la toma de decisiones y planificación de actividades para lograr un equilibrio entre el aprovechamiento forestal y la conservación de la biodiversidad.

MATERIAL Y MÉTODOS

Ubicación, clima, topografía y suelos:

El estudio se realizó en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica, específicamente dentro de la Estación Biológica La Selva y alrededores. Dentro de las coordenadas 10°26'N y 84°02'O. La altitud es de 100 msnm, la temperatura media anual es de 25,3°C con máximas y mínimas de 30,3°C y 20,2°C, respectivamente. La precipitación media anual puede llegar hasta los 3721 mm y presenta una época menos lluviosa entre los meses de enero y febrero (Quirós y Finegan, 1994).

Según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1987), el sitio pertenece a la Zona de Vida de Bosque muy húmedo premontano transición a basal y Bosque muy húmedo tropical basal. La topografía general de la zona es de colinas bajas, sin cambios abruptos y con pendientes que van de 10 a 60%. Los suelos son residuales encima de rocas andesíticas, con buena estructura y drenaje, infértiles y con un pH que oscila entre 3,9 y 4,5 (Quirós y Finegan, 1994).

Medición de la floración y fructificación:

Las mediciones se realizaron dentro de seis parcelas de una hectárea, instaladas por el proyecto "Bosques" de la Organización para Estudios Tropicales, Estación Biológica La Selva, Éstas se ubican en la Región Huetar Norte, en Puerto Viejo de Sarapiquí y alrededores, Heredia, Costa Rica. Los sitios evaluados fueron:

I. Bosque Secundario Joven:

Sitio 1: Juan Enríquez (JE); es un bosque secundarios joven de 14 años de edad, ubicado en el caserío de Chilamate. El uso anterior fue de agricultura y pastoreo. Según conversaciones con el propietario se mantuvo ganado equino por varios años. Actualmente se encuentra algunas especies frutales remanentes. El terreno también es ondulado y las pendientes llegan a un máximo de un 70 %.

Sitio 2: El Bejuco (EB); colinda al oeste con Juan Enríquez y tiene la misma edad del anterior. Mantiene iguales condiciones topográficas que el sitio 1 y al este limita con Finca La Martita.

II. Bosque Secundario Intermedio:

Sitio 3: Lindero El Peje Bosque Secundario (LPBS); este bosque secundario se encuentra dentro de la Estación Biológica la Selva, la parcela se encuentra en un solo bloque con sectores quebrados y planos. Su edad es de 29 años y es un terreno abandonado luego de ser utilizado con fines agrícolas y adquirido por la Organización para Estudios Tropicales, con fines de conservación e investigación.

Sitio 4: Lindero Sur (LS); se encuentra en el Parque Nacional Braulio Carrillo, colindante con la Estación Biológica La Selva, ubicada en el cantón de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Este bosque tiene 21 años de edad y su uso anterior fue agrícola. La topografía del sitio es quebrada, con algunos sectores con pendiente de cero grados.

III. Bosque primario:

Sitio 5: Lindero El Peje Bosque Primario (LPBP); es un bosque primario que se ubica dentro de la misma Estación Biológica, con características topográficas que presentan pendientes de 10% hasta un 60% en los bordes de una pequeña quebrada que lo atraviesa diagonalmente.

Sitio 6: Selva Verde (SV), la parcela está localizada en el caserío conocido como Chilamate, dentro de las áreas de bosque primario del Hotel Selva Verde. Tiene la misma Zona de Vida y características topográficas de la Estación Biológica La Selva. Están separadas por el Río Sarapiquí.

Relación fenología – precipitación

Se evaluaron mensualmente los individuos el dosel superior del bosque durante un período de dos años, desde julio del 2005 hasta junio del 2007. Las copas de los árboles se observaron con binoculares desde el piso del bosque. El estadio de floración y fructificación se evaluó usando una escala de cinco puntos de acuerdo a la metodología de Fournier (1974), la cual aplica la siguiente escala:

- 0: Ausencia de la característica, con un ámbito de 0%
- 1: Presencia de la característica, con un ámbito desde 1-25%
- 2: Presencia de la característica, con un ámbito desde 26-50%
- 3: Presencia de la característica, con un ámbito desde 51-75%
- 4: Presencia de la característica, con un ámbito desde 76-100%

Relación fenología – precipitación

Se realizaron pruebas estadísticas de correlación de Pearson para encontrar el grado de asociación entre el evento fenológico observado y la precipitación registrada en la estación pluviográfica de la Estación Biológica La Selva. El análisis contempló la correlación entre el número de individuos en floración y fructificación de las especies del dosel superior de los seis sitios de estudio reportadas cada mes y la cantidad de lluvia (mm) mensual respectiva.

Además para una mejor comprensión de estos eventos, se graficó el patrón de distribución de la floración, fructificación y de la precipitación correspondiente a los dos años de estudio.

Fenología de las especies maderables

Se consideraron especies maderables aquellas con algún valor comercial para el mercado maderero (Jiménez *et al.* 1999, Jiménez y Poveda 1991, Carpio 2003, Flores y Obando 2003).

Medición de la regeneración

Se realizaron tres censos de brinzales (individuos de 20 cm de altura y hasta 0,99 m de diámetro). El censo 1 se efectuó en setiembre y diciembre del año 2005; y en febrero y marzo del año 2006. El censo 2 se realizó en octubre y noviembre del año 2006 y finalmente el censo 3 en abril y mayo del 2007. Se establecieron cinco fajas de muestreo de 200 metros de largo por 2 metros de ancho, dentro de las parcelas de una hectárea de cada sitio de medición de fenología, se cuantificaron los brinzales, se colocaron placas e identificó la especie.

Diámetros

Se cuantificaron los individuos con actividad reproductiva por clases diamétricas. Se utilizó la base de datos del proyecto Bosques, de las mediciones diamétricas de los individuos con diámetros mayores o iguales a 5 centímetros (del año 2006) de cada una de las seis parcelas evaluadas en el estudio.

RESULTADOS

El cuadro 1 muestra el número de individuos y de especies encontradas por evento fenológico en cada año de medición de todos los sitios evaluados.

Cuadro 1. Número de especies y de individuos en floración y fructificación por tipo de vegetación, en seis sitios estudiados en la Región Huetar Norte, Costa Rica.

Evento	Número de especies	Número de individuos		Total
		Año 1	Año 2	
Floración	52	226	237	463
Fructificación	82	656	1046	1702
Total	134	882	1283	2165

Se obtuvo un total de 6564 individuos pertenecientes a 304 especies (con diámetros mayores o iguales a 5 centímetros) en las seis parcelas de muestreo. De estos se reportó un 40% de los individuos en estado reproductivo durante los dos años de evaluación. Los 2165 individuos correspondieron a 82 especies, de las cuales 24 conciernen a árboles maderables, 9 especies de palmas y 49 especies no incluidas en dichas categorías.

El año 2 fue más productivo para ambas fenofases con respecto al primer año de medición. La cantidad de individuos en flor para ambos años se mostró relativamente semejante, no obstante, el comportamiento a nivel de especies difiere, pues algunas especies arbustivas como *Miconia argentea* y *Miconia multiflora*; la palma *Cryosophila warscewiczii* y especies de árboles como *Capparis pittieri*, *Carapa guianensis*, *Dendropanax arboreus*, *Stryphnodendron microstachyum*, *Rollinia pittieri*, *Cecropia obtusifolia*, *Clethra lanata*, *Ferdinandusa panamensis* y *Hampea appendiculata*, se encontraron floreciendo el año 1 y no se reportan el siguiente año. Sin embargo, este evento ocurrió a lo sumo con dos individuos por especie. Por otro lado, el número de individuos en fructificación fue casi el doble en el año 2 (1046 individuos), con un gran aporte de las palmas (47%).

Es evidente que de los eventos fenológicos en estudio, la fructificación fue mayor que la floración, un 21,4% correspondió a la floración y un 78,6% a la fructificación.

En la figura 2 se observa el comportamiento reproductivo mensual de las especies del dosel superior, así como distribución de la precipitación de los sitios evaluados en el año 1 y 2.

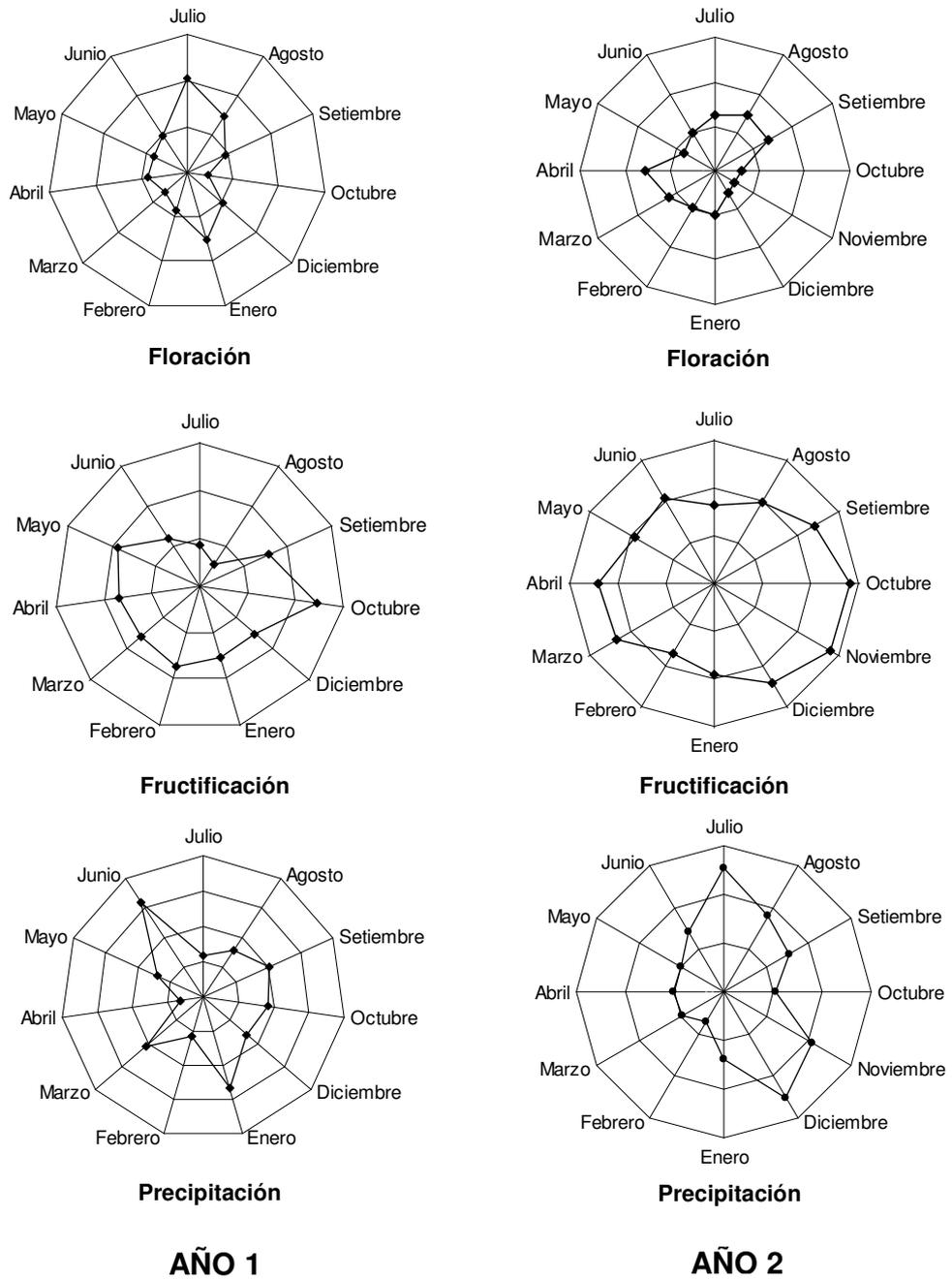


Figura 2. Distribución mensual del número de individuos en floración y fructificación y de la precipitación durante los dos años de estudio en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Durante el primer año se observaron tres picos en la producción de flores. La máxima floración fue en el mes de julio, posterior a este mes hubo un descenso hasta el mes de octubre, donde se observó el menor número de individuos en floración y se da otro aumento en diciembre y enero. En el mes de noviembre no se reportó ningún dato, debido que las condiciones climáticas, no permitieron realizar las mediciones en ninguno de los sitios.

La fructificación muestra una distribución más regular durante un período de seis meses (de diciembre a mayo), posteriormente experimenta un descenso paulatino desde mayo hasta alcanzar un mínimo en el mes de agosto e incrementa hacia el mes de setiembre y finalmente se da un máximo en el mes de octubre.

La distribución mensual de precipitación es más irregular, se observa que enero, marzo y junio fueron los meses más lluviosos. El mes de junio reportó mayor cantidad de precipitación (645 mm) y posterior a este mes se da un gran descenso hacia el mes de julio. En los siguientes cuatro meses se mantiene relativamente regular y febrero fue el mes que registró menos lluvia (227,3 mm). Se registró en total 4462 mm de lluvia y en promedio 371,9 mm.

En términos generales el comportamiento fenológico y la precipitación del año 2 fue más regular, además fue más productivo en comparación con el primero. La floración en el año 2 mostró dos picos, el primero en el mes de abril, luego disminuye en el mes de mayo y comienza a aumentar progresivamente hasta el mes de agosto y setiembre donde se da el segundo pico. Seguidamente disminuye la producción en los meses siguientes. Un mes después ocurrió un incremento en la fructificación (octubre y noviembre), estos meses fueron los meses más productivos, seguidos por marzo, abril y setiembre.

El mes de abril fue un mes de alta producción de flor y frutos. Los meses con menor número de individuos fructificados fueron febrero y julio.

En el año 2 la precipitación disminuyó con respecto al primer año, el total de lluvia reportada fue de 3610,3 mm y el promedio mensual de 300,9 mm. Los meses más lluviosos fueron julio, noviembre y diciembre. Febrero, marzo y mayo fueron los meses con menor precipitación. El valor máximo fue de 510,1 mm en julio y un mínimo de 144,6 mm en febrero.

Cabe mencionar que las especies con mayor número de individuos fructificados fueron las palmas, al parecer su producción es continua. Aunque experimenta un valor mínimo marcado en abril del primer año. El comportamiento de las especies maderables fue discontinuo, con un valor mínimo en julio del año 1, a partir de este mes experimenta un aumento hasta alcanzar el valor máximo en el mes de octubre, decrece paulatinamente hasta el mes de julio del año 2 e incrementa la fructificación en los meses de octubre y diciembre, para finalmente disminuir.

El cuadro 2 resume los datos obtenidos en un análisis de correlación de Pearson, entre el número de individuos en floración y fructificación de las especies del dosel superior y la cantidad de precipitación de la Estación Biológica La Selva.

Cuadro 2. Análisis de correlación de Pearson entre el número de individuos en floración y fructificación de las especies del dosel superior y la cantidad de precipitación de la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Año	Coeficiente de correlación		Significancia	
	Floración	Fructificación	Floración	Fructificación
1	-0,057	-0,073	0,869	0,832
2	-0,162	0,015	0,615	0,962

Para ninguna de las pruebas se obtuvo un coeficiente de correlación alto. Los valores de significancia impiden afirmar que las fenofases (floración y fructificación) ocurren como consecuencia de la variación en la precipitación. En sentido general, no se encuentra un patrón conspicuo observable para los dos años de medición, según la prueba estadística realizada.

La correlación entre la producción de flores y frutos versus precipitación fue negativa, a excepción de la fructificación en el año 2, con un coeficiente de correlación de 0,015; pero de igual forma el valor de significancia es bajo (0,962). Por lo tanto, no existió correlación entre la precipitación y la fenología reproductiva de las especies del dosel superior.

En la figura 3 se presenta el número de individuos de todas las especies reportadas con flores en cada categoría durante un período de dos años.

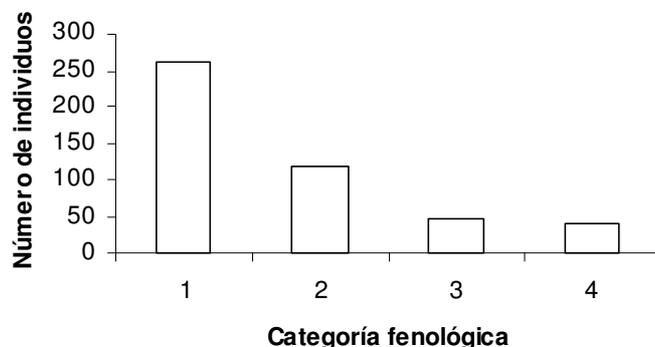


Figura 3. Número de individuos en cada una de las categorías de floración en los seis sitios estudiados en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Se puede observar la tendencia decreciente en el número de individuos que alcanzan el máximo de floración, 261 se agrupan en la categoría 1, es decir más de la mitad de éstos (56,4%) no alcanzan valores mayores al 25 % de sus copas con flor. Un 35,2 % se encontró en las categorías 2 y 3, y apenas 39 individuos (8,4%) reportaron sus copas con más del 75% en flor. En todas las categorías fenológicas las especies maderables tuvieron una mayor influencia, pues un 50% de los individuos con actividad correspondían este grupo y 18% fue aporte de las palmas, las cuales se concentraron en la categoría 1.

La figura 4 muestra el número de individuos reportados en fructificación por categoría para cada año.

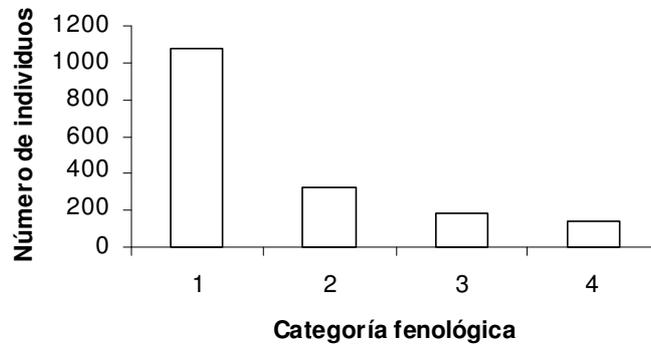


Figura 4. Número de individuos en cada una de las categorías de fructificación en los seis sitios estudiados en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Para la fructificación se mantiene el comportamiento decreciente en las categorías fenológicas. Un 82% de los individuos (1395) evaluados con frutos no alcanzan valores mayores al 50 % de sus copas, pues estos se agrupan en las categorías 1 y 2. Por otro lado un 10% de los individuos reportaron sus copas con un rango de 51-75% (categoría 3) de fructificación y apenas un 8% alcanzó más del 75% de sus copas con frutos.

En las primeras dos categorías las palmas tienen mayor aporte (47%), mientras que en las últimas (categoría 3 y 4) son las especies maderables aportan mayor porcentaje (33%).

El cuadro 3 resume la cantidad de individuos encontrados en floración y fructificación durante los dos años de estudio en cada uno de los sitios.

Cuadro 3. Número de especies y de individuos en floración y fructificación en cada uno de los sitios de estudio en la Región Huetar Norte, Costa Rica.

Sitio	Número de especies	Número de individuos		Total
		Flor	Fruto	
EB	35	73	174	247
JE	34	100	253	353
LPBS	27	78	239	317
LS	21	76	220	296
LPBP	34	77	474	551
SV	37	59	342	401
Promedio	31	77	284	361
Total	188	463	1702	2165

El número total de especies en flor y fructificación en todos los sitios fue de 82 y el promedio por sitio fue de 31. Sin embargo, si se toman las especies repetidas entre sitios, se alcanzó un total de 188.

Selva Verde fue el sitio con mayor número de especies (37), seguido por el Bejuco (35), Juan Enríquez y Lindero el Peje Bosque Primario (34), y por último los bosques secundarios de edad intermedia.

En Juan Enríquez un 51% y en El Bejuco un 47% del total de las especies, reportó algún evento fenológico reproductivo, mientras que en los otros sitios fue en promedio un 25%.

Los bosques primarios fueron los sitios con más individuos reproductivos (44%). Posteriormente, los bosques secundarios intermedios (28,3%) y finalmente los bosques secundarios jóvenes (27,7%). No obstante, Juan Enríquez (Secundario joven) se encontró con más individuos en floración (23,8%) y las palmas en este sitio no aportaron ningún individuo en dicha fenofase. En Lindero el Peje Bosque Primario hubo más fructificación (27,8%), con un gran aporte de las palmas (71%).

El cuadro 4 resume el número de individuos en floración del grupo de las especies maderables en los bosques evaluados durante un período de dos años.

Cuadro 4. Número de individuos por especie del grupo Maderable en floración en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.

Especie	Bosque secundario		Bosque Primario	Total
	Joven	Intermedio		
<i>Balizia elegans</i>	0	0	4	4
<i>Carapa guianensis</i>	2	0	3	5
<i>Cespedesia spathulata</i>	0	0	3	3
<i>Cordia bicolor</i>	22	5	0	27
<i>Dendropanax arboreus</i>	1	1	0	2
<i>Dipteryx panamensis</i>	4	0	2	6
<i>Goethalsia meiantha</i>	7	34	0	41
<i>Jacaranda copaia</i>	0	5	0	5
<i>Laetia procera</i>	0	3	2	5
<i>Pentaclethra macroloba</i>	13	16	11	40
<i>Protium panamense</i>	1	0	1	2
<i>Rollinia pittieri</i>	1	0	0	1
<i>Simarouba amara</i>	6	2	0	8
<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	0	1	0	1
<i>Virola koschnyi</i>	1	1	13	15
<i>Virola sebifera</i>	22	0	7	29
<i>Vochysia ferruginea</i>	15	0	2	17
<i>Xylopia sericophylla</i>	1	19	5	25
Total	96	87	53	236

De un total de 24 especies maderables reportadas con alguna fenofase reproductiva durante los dos años de estudio, 18 se reportaron en flor, con un total de 236 individuos. En los bosques jóvenes se encontró más individuos en floración (40,7%), en donde las especies *Virola sebifera* y *Cordia bicolor* son las que más aportaron a este valor. El 81% de las copas de los árboles de *V. sebifera* presentaron menos de un 25% de producción de estructuras florales, mientras que las copas de *C. bicolor* se encontraron distribuidas de forma más homogénea entre las categorías fenológicas. En los bosques de edad intermedia las especies *Goethalsia meiantha* y *Xylopia sericophylla* reportaron mayor cantidad de árboles en estado reproductivo.

G. meiantha y *Pentaclethra macroloba* fueron las especies que presentaron el mayor número de individuos reproductivos (41 y 40 respectivamente) entre sitios y entre especies. Un 65,9% de los individuos de la primer especie mencionada anteriormente mostraron sus copas entre la categoría de 50-75% en floración, cabe mencionar que en los bosques primarios la floración fue inactiva o no se logró observar durante el período de estudio. Por otro lado *P. macroloba* reportó más de la mitad de los árboles en la categoría 1 (con menos de 25% de sus copas en flor), sin embargo esta especie fue la única que se encontró en todos los sitios con actividad reproductiva y además se distribuyeron relativamente de forma homogénea en cada uno.

El cuadro 5 resume el número de individuos de cada una de las especies del grupo maderable reportados con frutos en los bosques estudiados durante un período de dos años.

Cuadro 5. Número de individuos por especie del grupo Maderable fructificados en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.

Especie	Bosque secundario		Bosque Primario	Total
	Joven	Intermedio		
<i>Brosimum lactescens</i>	1	0	0	1
<i>Callophyllum brasiliense</i>	0	0	1	1
<i>Carapa guianensis</i>	0	0	4	4
<i>Cespedesia spathulata</i>	0	3	1	4
<i>Cordia bicolor</i>	13	11	0	24
<i>Dendropanax arboreus</i>	0	4	3	7
<i>Dipteryx panamensis</i>	4	0	0	4
<i>Goethalsia meiantha</i>	32	161	1	194
<i>Laetia procera</i>	2	10	2	14
<i>Pentaclethra maculoba</i>	11	31	13	55
<i>Protium panamense</i>	0	0	6	6
<i>Protium pittieri</i>	0	8	34	42
<i>Ryania speciosa</i>	1	1	11	13
<i>Simarouba amara</i>	4	3	0	7
<i>Talauma gloriensis</i>	1	0	2	3
<i>Tetragastris panamensis</i>	0	0	9	9
<i>Virola koschnyi</i>	0	0	1	1
<i>Virola sebifera</i>	31	1	6	38
<i>Vochysia ferruginea</i>	1	0	0	1
<i>Xylopia sericophylla</i>	3	46	10	59
Total	104	279	138	521

De un total de 24 especies maderables reportadas con alguna fenofase, un 88% fructificaron. En promedio se encontraron 9 especies por sitio en estado reproductivo.

Los bosques intermedios fueron los que reportaron mayor cantidad de individuos con frutos (279, lo cual representa un 54% del total), seguido por los bosques maduros (26%) y por último los bosques jóvenes (20%).

De un total de 521 individuos, el 37% fue representado por la especie *G. meiantha* (194 individuos), los cuales se concentran principalmente en los bosques de edad intermedia (57%) y además con una distribución relativamente uniforme en las cuatro categorías fenológicas. Además de ésta, las cinco especies que se encontraron con más individuos fructificados fueron *Xylopia sericophylla*, *Pentaclethra macroloba*, *Protium pittieri*, *Balizia elegans* y *Virola sebifera*.

Por otro lado, las especies *Brosimum lactescens*, *Callophyllum brasiliense*, *Virola koschnyi*, *Vochysia ferruginea*, *Talauma gloriensis*, *Carapa guianensis* y *Dipteryx panamensis* fueron las que presentaron menos individuos en fructificación.

En el cuadro 6 se presenta la abundancia de los brinzales de las especies reportadas en los bosques primarios y secundarios muestreados durante el período de estudio.

Cuadro 6. Número de brinzales de cada una de las especies encontradas en los bosques de estudio en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Especie	Bosque secundario		Bosque Primario	Total
	Joven	Intermedio		
<i>*Brosimum guianense</i>	87	0	94	181
<i>*Brosimum lactescens</i>	165	93	57	315
<i>Casearea arborea</i>	61	0	0	61
<i>*Cordia bicolor</i>	175	0	0	175
<i>*Dendropanax arboreus</i>	265	44	14	323
<i>Euterpe precatoria</i>	64	30	68	162
<i>*Gaurea guidonia</i>	0	91	0	91
<i>*Goethalsia meiantha</i>	0	7	0	7
<i>Hampea appendiculata</i>	65	0	0	65
<i>Hernadia didimantha</i>	174	53	40	267
<i>*Inga alba</i>	201	136	125	462
<i>Iriartea deltoidea</i>	48	162	208	418
<i>Miconia elata</i>	284	0	0	284
<i>*Miquartia guianensis</i>	176	34	17	227
<i>*Pentaclethra maculoba</i>	764	214	413	1391
<i>*Pouroma bicolor</i>	137	0	25	162
<i>Protium ravenii</i>	0	14	0	14
<i>*Protium panamense</i>	0	65	52	117
<i>*Protium pittieri</i>	0	24	0	24
<i>*Sacoglottis trichogyna</i>	0	13	0	13
<i>*Simarouba amara</i>	135	39	0	174
<i>Socratea exorrhiza</i>	37	70	42	149
<i>*Virola koschnyi</i>	106	24	23	153
<i>*Virola sebifera</i>	522	77	52	651
<i>*Vochysia ferruginea</i>	630	0	12	642
<i>*Vochysia guatemalensis</i>	31	0	0	31
<i>Welfia regia</i>	287	169	3905	4361
Total	4414	1359	5147	10 920

* Especies maderables

Se encontraron un total de 10 920 individuos en regeneración pertenecientes a 28 especies. De éstas 16 especies (57%) fueron maderables.

Los bosques con más brinzales fueron los primarios, posteriormente los jóvenes y por último los intermedios.

Welfia regia aportó un 80,2% del valor total de los brinzales en los bosques primarios, además fue la especie más abundante entre bosques y entre especies.

De las 82 especies del dosel superior reportadas en estado reproductivo un 33% está representado en la regeneración de todos los sitios. Siete especies se reportaron en el muestreo de regeneración y no aparecieron en el estudio fenológico (*Brosimum guianense*, *Gaurea guidonia*, *Miquartia guianensis*, *Pouroma bicolor*, *Protium ravenii*, *Sacoglottis trichogyna* y *Vochysia guatemalensis*).

Las especies que se encontraron regenerando en un sitio fueron *Goethalsia meiantha*, *Hampea appendiculata*, *Protium ravenii*, *Protium pittieri*, *Sacoglottis trichogyna* y *Vochysia guatemalensis*.

En los bosques jóvenes se encontraron 35 especies regenerando, en los bosques de edad intermedia 29 y en los bosques primarios 24.

La figura 5 muestra el número de individuos de las especies que fructificaron en el período de estudio, agrupados en las diferentes categorías diamétricas.

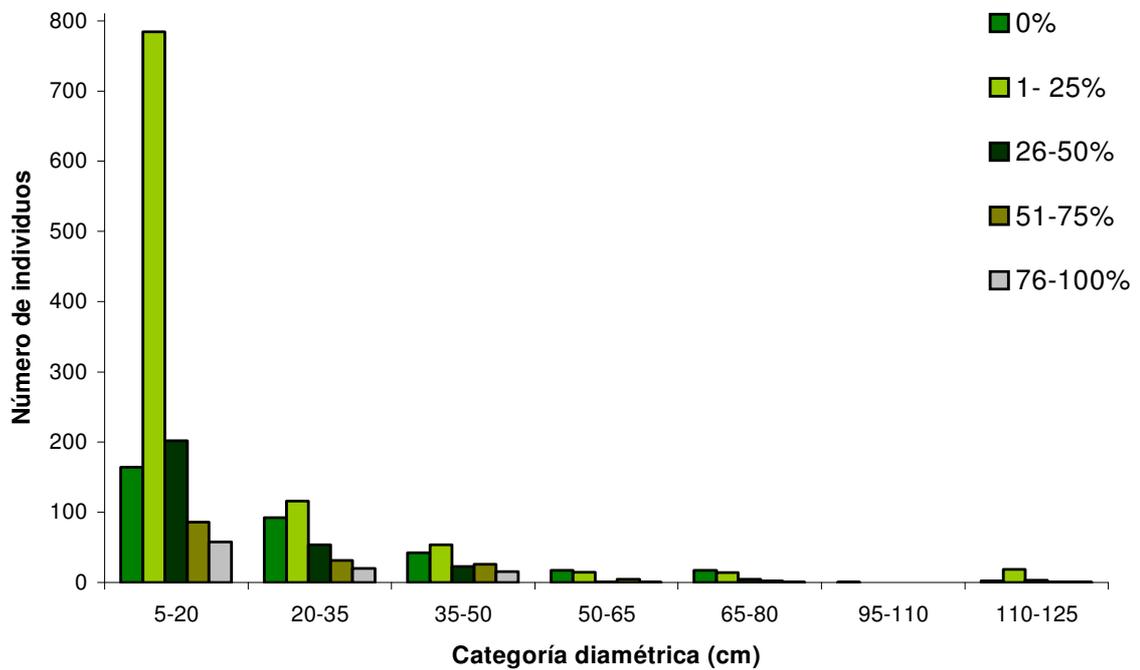


Figura 5. Número de individuos por categoría diamétrica de las especies del dosel superior reportadas con frutos en los seis sitios de estudio ubicados en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

En la primera categoría diamétrica se agrupó el mayor número de individuos en estado reproductivo (69%), la cual está representada en un 60% por las palmas (*Astrocaryum confertum*, *Bactris gasipaes*, *Cryosophila warscewiczii*, *Euterpe predatoria*, *Iriartea deltoidea*, *Prestoea decurrens*, *Pholidostachys phulcra*, *Socratea exorrhiza* y *Welfia regia*), que reportaron niveles intermedios en su producción pues, apenas una cuarta parte de sus copas se observaron con frutos. Otras especies representativas en dicha categoría fueron *Miconia elata* y *Casearea arborea*.

Posteriormente, la cantidad de individuos con frutos es descendente conforme incrementan las dimensiones diamétricas y en general más de la mitad de los árboles se encontraron en la categoría fenológica de 1-25% en todas las dimensiones.

Las especies maderables se encontraron mejor representadas en las primeras tres clases diamétricas, sin embargo en la segunda y tercer categoría diamétrica, éstas aportaron casi el 80% de los individuos con frutos, sobre todo las especies *Goethalsia meiantha*, *Pentaclethra macroloba*, *Cordia bicolor*, *Viola sebifera* y *Xylopia sericofila*. Los individuos de *Carapa guianensis* que fructificaron se encontraron en las categorías diamétricas que abarcan los 35-110 cm, mientras que *Balizia elegans* se reportó en la clase diamétrica 35-50 y un solo individuo en la última clase (100-125 cm).

DISCUSIÓN

El 40% de los individuos en estado reproductivo, hace pensar que éstos están ocupando la mayoría de los recursos. Foster (1990) afirmó que los árboles del dosel superior dominan el ciclo de fructificación del bosque, pues por lo general son individuos más grandes; los cuales invierten su energía en reproducción para mantener las poblaciones. Lo anterior implicaría que el otro 60% posiblemente no se encuentra en sitios o microambientes óptimos (calidad de luz, suelo) para la producción de flores y frutos. Otras razones podrían ser: que hay individuos de algunas especies incapaces de producir estructuras reproductivas (infértiles), o bien, especies con ciclos de producción de flores y frutos mayores a dos años o simplemente no tienen la madurez, ni el estado de desarrollo adecuado.

Las especies del dosel superior presentaron variaciones en el comportamiento fenológico de un año a otro. La fenología, puede variar entre especies en diferentes ecosistemas (Newstrom *et al.* 1994), entre poblaciones, entre individuos y entre años (Stephenson 1981). Este evento, es más evidente en la fructificación, donde en el primer año la actividad fue menor que en el segundo año. Dicha variación interanual es común para muchas especies. Además, es usual que en un año dado algunos árboles hagan una contribución desproporcionadamente alta a la producción total (Schupp, 1990; De Steven, 1994, Forget, 1996), otras especies bajan sus cosechas después de un año productivo, por que agotaron sus recursos.

Esta variabilidad se presenta también en la distribución mensual del número de individuos con flores y frutos para cada año.

Varios autores explican el comportamiento de la floración y fructificación con eventos climáticos como la precipitación y la duración de la estación seca, pues los consideran entre las principales variables que estimulan a las plantas a originar estructuras reproductivas. En términos muy generales, se presenta una tendencia en la fenología floral, la cual se caracteriza por una abundante producción en la época de menor precipitación; con otro pico al inicio de la estación lluviosa. Esto ocurre porque la planta requiere de una sequía seguida de un aumento de humedad en el suelo para estimular el desarrollo floral, mientras que la producción de frutos se mantiene más continua en el año (Augspurger 1990, Foster 1990). Frankie *et al.* (1974) determinaron que el pico de producción de frutos en la Estación Biológica la Selva está estrechamente relacionado con la segunda estación seca (setiembre y octubre). Además, indicaron que los árboles del dosel superior son más dependientes de los factores de clima (radiación solar y precipitación) y que los del dosel medio e inferior dependen más de factores endógenos como el estado hídrico de las plantas y la acumulación de recursos en los tejidos vegetales.

Estas mismas tendencias concuerdan con los datos obtenidos en el presente estudio. Sin embargo, los resultados indican que estadísticamente no existió correlación entre la producción de flores y frutos con la precipitación. Esto posiblemente se debe a varios aspectos: para el análisis estadístico se tomaron los datos de dos años, lo cual puede manifestar tendencias, pero podrían ser datos insuficientes para que sean estadísticamente significativos. Además, en el análisis se incluyeron las 82 especies de diferentes formas de vida, que incluyeron árboles, arbustos y palmas. También la influencia de otras variables, pues la fenología reproductiva de la vegetación es producto de múltiples interacciones ambientales, fisiológicas, fitosociológicas y respuestas particulares de las especies que conforman la comunidad, así como a las formas de vida y la biología reproductiva de las especies (Rathcke y Lacey 1985, Primack 1985, Howe 1990, Foster 1990, Auspurger 1990, Newstrom *et al.* 1994).

La diferencia en el número de individuos observados en floración y fructificación (21% y 79%, respectivamente) posiblemente se debe a un aspecto metodológico, pues las mediciones son mensuales y al parecer la floración es un evento más efímero respecto a la permanencia de los frutos en los individuos (Vílchez *et al.* 2004), pues generalmente los períodos de desarrollo de los frutos son más prolongados.

Las categorías fenológicas permiten dar una idea del tamaño de las cosechas. Para ambas fenofases la tendencia decreciente en el número de individuos que alcanzan el máximo de producción de flores y frutos, indica que la mayoría de las copas de los individuos (aproximadamente el 80%) no alcanzaron más de una cuarta parte de ésta con estructuras reproductivas, ya sea por asincronía entre individuos o entre las ramas de un mismo individuo, por la frecuencia de las observaciones o simplemente las especies no llegan a florecer o fructificar en toda su copa, pues no es su estrategia. En un estudio (Howe 1990) se determinó que en la producción de frutos de dos especies, (*Tetragastris panamensis* y *Virola surinamensis*) los individuos de *T. panamensis* atraen diseminadores oportunistas mediante cosechas vistosas y abundantes de frutos, mientras que *Virola* atrae diseminadores especialistas dispuestos a buscar cantidades pequeñas de sus frutos. También hay que tomar en cuenta que muchas de las estructuras florales y frutos se pierden por depredación de animales, como monos, aves, insectos, caída natural, factores ambientales como viento y precipitación, lo que disminuye el número de propágulos que pueden quedar dispuestos (Vílchez *et al.* 2007).

Tanto la temporalidad, como el tamaño y cambio en las cosechas mensuales y anuales de flores y frutos produce un impacto sobre la fauna. En la isla de Barro Colorado, se llevaron acabo varios estudios que demostraron que, aunque el bosque produce anualmente más frutos de los que los frugívoros pueden comer, las poblaciones de éstos son limitadas por la escasez estacional de frutos. Esta escasez es suficientemente intensa para que los murciélagos frugívoros del dosel ajusten su ciclo reproductivo cuando la competencia por frutos es mayor. Por otro lado, en las poblaciones de monos cariblancos (*Cebus capucinus*) y aulladores (*Alouatta palliata*), las fluctuaciones estacionales y multianuales de frutos en árboles del dosel, provoca disminución en sus poblaciones en los períodos de escasez, así como migraciones en búsqueda de alimento (Leigh *et al.* 1990, Oppenheimer 1990, Milton 1990). Es importante tomar en cuenta que estos animales juegan un papel importante en el control biológico de insectos y en la diseminación de semillas que por lo que también dicho cambio repercute en el abastecimiento de las plántulas.

La relación de la fenología con la regeneración de los bosques es estrecha, pues la época y sincronía floral interespecífica e intraespecífica juega un papel preponderante en la formación de frutos que serán la fuente de semilla para la continua propagación de las especies. Sin embargo, otros factores que influyen en el establecimiento de éstas son el banco de semillas, tipo de dispersión, grado de disturbio, cercanía del la fuente semillera, condiciones edáficas y ambientales, dinámica de claros, crecimiento y supervivencia, entre otros (Garwood 1989, Lieberman *et al.* 1995).

En el presente estudio se infiere en forma general la influencia de la fenología en la regeneración, pues un análisis de regeneración requiere identificar los factores ambientales específicos que controlan el proceso de establecimiento, reclutamiento, crecimiento y supervivencia.

Algunas posibles razones que impidieron la representación de todas las especies en regeneración son: los individuos que se encontraron con estructuras reproductivas no llegaron a culminar su desarrollo para producir semillas viables, por depredación; por daño de patógenos, por requerimientos específicos de las especies, condiciones climáticas adversas, tipo de sustrato donde cae la semilla, entre otros.

En los bosques primarios el mayor número de individuos en regeneración fue producto de la alta y continua producción de frutos de *Welfia regia*. La regeneración de ésta especie fue abundante en todos los sitios, pero en mayor grado en los bosques primarios, donde hay más individuos adultos y las condiciones ambientales son más favorables para su establecimiento. Es importante recalcar que los bosques secundarios empiezan a ser repoblados por palmas como *W. regia*, *Socratea exorrhiza*, *Iriartea deltoidea* y *Euterpe precatoria*, pues éstas mantienen las poblaciones de animales que se alimentan de sus frutos y a su vez se encargan de diseminar las semillas de otras plantas (Vílchez, conversación personal). Por otro lado, los bosques secundarios jóvenes mostraron gran número de brinzales, ya que se encuentran en una etapa de sucesión, donde las especies que lo conforman se caracterizan por una temprana, alta y continua producción de flores y frutos que favorecen el banco de semillas (Louman *et al.* 2001). Otro aspecto a considerar es la colindancia de los sitios Juan Enríquez y El Bejuco (bosques secundarios jóvenes) con el amplio bosque primario de finca La Martita, que actúa como fuente semillera.

Especies como *Goethalsia meiantha* y *Pentaclethra macroloba* producen abundantes cantidades de frutos. No obstante su representación en la regeneración difiere; pues *P. macroloba* es la segunda especie más abundante y se presenta en todos los sitios de estudio de forma más o menos regular; mientras que en *G. meiantha* se encontraron 7 individuos en los bosques de edad intermedia.

Dichas especies son dominantes del dosel superior en bosques secundarios y tuvieron un gran aporte en el valor de las especies maderables reproductivas, sobre todo en bosques de edad intermedia. Vélchez *et al.* (2004) encontraron que *G. meiantha* incrementa la producción de frutos en los meses más lluviosos, mientras que *P. macroloba* lo hace con regularidad durante el año y su reproducción es más constante e independiente del clima. Foster (1990) encontró que la máxima germinación de semillas se da a comienzos de la estación lluviosa, pero una gran proporción se mantiene latente hasta la llegada de la estación lluviosa siguiente. Lo anterior podría implicar que las semillas de la mayoría de las plantas que dispersan los individuos de *G. meiantha* sucede a finales de la estación lluviosa o en la época seca y por lo tanto no germinan antes del comienzo de la estación lluviosa siguiente, mientras que la continua producción de la otra especie le permite tener mayor disponibilidad de semillas durante todo el año, por lo tanto tienen mayor ventaja para germinar y además ésta especie al parecer posee una mayor rango de adaptabilidad y menores exigencias de recursos que le permiten el establecimiento de las plántulas en todos los sitios.

Si bien es cierto, la fenología es un factor crítico para la regeneración, ésta conforma un escenario donde interactúan múltiples factores que rigen dicho proceso. Generalmente las especies con semillas livianas dispersadas por el viento dependen de claros del dosel o de grandes perturbaciones para su crecimiento. Por otro lado, el tipo de dispersión es fundamental en la distribución espacial de las semillas. Harms (1997; citado por Guariguata 1998) afirma que la mayoría de las semillas de los árboles es dispersada de forma restringida tanto espacial como temporalmente. Además, éstas se distribuyen de forma heterogénea y restringida alrededor de la fuente parental, aunque las distancias máximas de dispersión varían entre especies, pero en su mayoría se concentran alrededor de éste. Cerca del 75% caen dentro de un radio de 30 m (Augspurger 1983, Augspurger y Hogan 1983; citado por Guariguata 1998, Foster 1990).

De esta manera, la diversidad de tipos de semilla, de métodos de polinización, patrones fenológicos y diseminación, debería hacer que las tasas de reproducción y regeneración de diferentes especies respondieran de forma diferente a los cambios y condiciones ambientales en donde se desarrollan.

Es razonable pensar, que en bosques sometidos a intervenciones para el aprovechamiento del recurso madera, su dinámica estructural y funcional se ven alteradas. Por lo tanto, es indispensable tomar en cuenta cada uno de los puntos en mención para una correcta planificación de las labores que implica esta actividad. Por ejemplo, para la selección de individuos semilleros, ya que este aspecto es primordial para promover la regeneración del ecosistema. Es necesario considerar dónde dejarlos, cuántos árboles por hectárea, su mecanismo de dispersión, si son especies diocas o monoicas, su efecto sobre la fauna, entre otros aspectos. Además, para establecer el diámetro mínimo de corta, pues es necesario garantizar que los individuos que quedan tengan el potencial para reproducirse, pues es bien sabido que, atributos como las dimensiones diamétricas, la forma del tronco y la iluminación de la copa influyen en la calidad y cantidad de semillas producidas a nivel de individuo. En estudios anteriores se encontró que en la mayoría de los casos el diámetro a la altura del pecho está relacionado con la producción de semillas (Leighton y Leighton 1982, Chapman *et al.* 1992).

Los datos obtenidos en este estudio revelan que en la categoría diamétrica de 5 a 20 centímetros hubo mayor actividad reproductiva, esto en parte se debe a que los individuos de menores dimensiones en los bosques tropicales son más abundantes por unidad de área que los más grandes. Sin embargo, se debe tener cuidado de no manipular esta información incorrectamente pues las palmas tienen un gran aporte en estos valores ya que estos individuos no llegan a alcanzar dimensiones mayores a 20 cm de diámetro y su fructificación es continua y abundante durante el año.

Las especies maderables que representaron el 80% en la segunda (20-35 cm) y tercer (35-50 cm) categoría diamétrica son especies de rápido crecimiento, que presentan una escasez paulatina en las mayores clases diamétricas y por lo general llegan a su estado reproductivo al alcanzar estas dimensiones. Otras especies de crecimiento más lento como *Carapa guianensis*, *Dipteryx panamensis* y *Balizia elegans* empiezan a fructificar cuando alcanzan dimensiones aproximadamente de 35 cm, pero el número de individuos es menor al incrementar las dimensiones diamétricas. Un estudio realizado en bosques dominados por *C. guianensis*, al norte de Costa Rica (McHargue y Hartshorn 1983; citado por Guariguata 1998) determinó que el diámetro mínimo de los árboles reproductivos es de 40 cm y el máximo es de 2 m, además cerca del 50% de la producción de semilla en el rodal provenía de la clase de 40-60 cm; sin embargo los individuos de las clases diamétricas más pequeñas produjeron las plántulas más vigorosas. Dicho estudio sugiere que los individuos más grandes no aportan necesariamente la mayor cantidad de semillas y plántulas.

Lo anterior implica que si esta información no se toma en cuenta a la hora de determinar los diámetros mínimos de corta, la probabilidad de que un individuo sea talado sin haberse reproducido es alta, pues los diámetros mínimos de corta se establecen por condiciones de mercado y no por aspectos ecológicos. Por lo que es necesario un estudio a nivel de especie para poder inferir correctamente sobre el diámetro mínimo de floración y fructificación de los individuos.

Por lo tanto la amplitud de investigación sobre la fenología reproductiva aplicada y complementaria en el conocimiento silvicultural es sumamente relevante para desarrollar criterios y lineamientos que permitan tomar decisiones acertadas para lograr el aprovechamiento sostenible del ecosistema forestal.

CONCLUSIONES

- Un 40% de los individuos se encontraron en estado reproductivo durante los dos años de evaluación.
- El año dos fue más productivo en floración y fructificación.
- La fructificación fue mayor que la floración.
- La máxima floración ocurrió un mes después del máximo de precipitación y es precedida por meses más secos.
- La máxima producción de frutos ocurrió en la segunda estación de menor precipitación (setiembre y octubre); aproximadamente 1-3 meses después de los picos de floración.
- No existió correlación entre la producción de flores y frutos con la precipitación.
- En la categoría 1 se encontraron 261 individuos en floración, 116 en la categoría 2; 47 en la categoría 3 y 39 en la categoría 4.
- En la categoría 1 se encontraron 1075 individuos en fructificación; en la segunda categoría 320; 175 en la categoría 3 y 132 en la categoría 4.
- Los bosques primarios fueron los sitios con más individuos en estado reproductivo, seguido por los bosques secundarios intermedios y finalmente los bosques secundarios jóvenes.

- La floración fue mayor en uno de los bosques secundarios jóvenes (JE).
- La fructificación fue mayor en los bosques primarios.
- Se encontró un 75% de las especies maderables con floración y un 88% en fructificación.
- La mayor cantidad de individuos reproductivos de las especies maderables se encontró en los bosques secundarios.
- *Virola sebifera* y *Cordia bicolor* fueron las especies maderables que aportaron un mayor porcentaje de individuos en floración en los bosques secundarios jóvenes.
- En los bosques de edad intermedia las especies *Goethalsia meiantha* y *Xylopia sericophylla* reportaron mayor cantidad de árboles en flor.
- *Goethalsia meiantha* y *Pentaclethra macroloba* fueron las especies maderables que presentaron el mayor número de individuos en floración entre los sitios y entre las demás especies.
- *Pentaclethra macroloba* se encontró en todos los sitios con actividad reproductiva.
- Los bosques secundarios de edad intermedia fueron los que reportaron mayor porcentaje de individuos con frutos (54%), seguido por los bosques maduros (26%) y por último los bosques jóvenes (20%).

- El 37% de los individuos fructificados fue representado por la especie *Goethalsia meiantha*.
- Un 33% de las especies del dosel superior en estado reproductivo estuvo representado en la regeneración.
- Los bosques primarios mostraron mayor número de individuos en regeneración.
- Algunas especies con abundante fructificación fueron escasas en la regeneración de brinzales.
- Hubo mayor actividad reproductiva en la categoría diamétrica de 5 a 20 centímetros y descendió conforme aumentó el diámetro.
- Las palmas no llegan a alcanzar diámetros mayores a 20 centímetros y su fructificación es continua durante el año.
- *Welfia regia* presentó una alta y continua producción de frutos.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide, T.M. 1991. Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. *Oecologia* 88: 511-514.
- Auspurger, C. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* (G.B.) 4 (3): 239-252.)
- Augsburger, C. 1990. Una señal para la floración sincronica. Egbert G. Leigh, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p 201-218.
- Auspurger, C y Hogan, K. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). *American Journal of Botany* (EE.UU.) 70 (7): 1031-1037.
- Camacho, M y Orozco, L. sf. Patrones fenológicos en doce especies arbóreas del bosque montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. proyecto Silvicultura Bosques Naturales, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, CR. 17 p.
- Carpio, I. 2003. Madera de Costa Rica: 150 especies forestales. 2 ed. Universidad de Costa Rica. San José, CR. 340 p.
- Céspedes, R. 1991. Fenología de *Quercus semanni* Lieb. (Fagaceae) en Cartago. Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 39:243-248.

- Chapman, C. A.; Chapman, L. J.; Wingham, R.; Hunt, K.; Gebo, D.; Gardner, L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* (EE. UU.) 24: 527-531.
- Clark, D y Clark, D. 1987. Análisis de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Rev. Biol. Trop.*, 35 (Supl. 1): 41-54
- _____.1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62: 315-344.
- Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo en el noroeste de Costa Rica. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico no. 298. 38 p.
- De Steven, D. 1994 Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three Canopo species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* (G. B) 10: 369-383.
- Flores, E. y Obando, G. 2003. Árboles del Trópico Húmedo. Importancia Socioeconómica. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, CR. 922p.
- Forget, P.M. y Sabatier, D. 1997. Dynamics of the seedling shadow of a frugivore-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. (G.B.) 13: 767-773.
- Forget, P.M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rain forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. (G.B.) 12: 751-761.

- Foster, R.B. 1990. Hambruna en la isla de Barro Colorado. *In* Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Egbert G. Leigh, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p 271-283.
- Foster, R.B. 1990. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. *En* Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Egbert G. Leigh, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p 219-233.
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. Turrialba. 24:422-423.
- Frankie, G; Baker, H; Opler, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical-wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. (G.B.) 62 (3): 881-919.
- Garwood, N.C. 1989. Tropical seed bank: a review. In Lek, M.A.; Parker, V.T.; Simpson, R. L. (Eds.), *Ecology of soil seed banks*. San Diego, E.E.U.U., Academic Press. p 149-209.
- _____. 1990. Ciclo estacional de germinación de semillas en un bosque semicaducifolio tropical. Egbert G. Leigh, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p 243-255.
- Guariguata, M. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico No. 304. 27 p.

- Heuvelop, J.; Pardo, J.; Quirós, S.; Espinoza, L. 1986. Agroclimatología Tropical. San José, CR, Editorial Universidad Estatal a Distancia. p 171-177.
- Howe, H. 1990. Producción de frutos y actividad animal en dos árboles tropicales. Egbert G. Leigh, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p 259-269.
- Huxley, P. A. 1983. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems. In P. A. Huxley (ed). Plant research and agroforestry. Nairobi, KE, ICRAF. 503-525.
- Jiménez, Q; Estrada, A.; Rodríguez, A.; Arroyo, P. 1999. Manual Dendrológico de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 150 p.
- Jiménez, Q. y Poveda, L. 1991. Árboles Maderables nativos de Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica. San José, CR. 32 p.
- Johs, J; Barreto, P.; Uhl, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operation in the Eastern Amazon. Forest Ecology and Management. (Holanda) 89 : 59-77.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los Trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas – posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Traducido por: Antonio Carrillo. Eschborn, República Federal Alemana. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ). 335 p.

- Leigh, E.G.; Wright, S. J.; Herre, E. A.; Putz, F.E. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* (G.B.) 7: 767-102.
- Leighton, M.; Leighton, D. R. 1982. The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: Howler monkeys (*Alouatta palliata*) in *Trichillia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica* (EE. UU.) 14: 81-90.
- Leiva, J. 2001. Comparación de las Estrategias de Regeneración Natural entre los Bosques Primarios y Secundarios en las zonas bajas del Atlántico Costarricense. Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, CR. 100 p.
- Liberman, M.; Liberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. *In* McDade, L.A. Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A.; Hartshorn, G.S. (Eds.). *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago, E.E.U.U., University of Chicago Press. p. 106-119.
- Louman, B *et al.* 2001. *Silvicultura de Bosques Latifoliados Húmedos con Énfasis en América Central*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, C R. 265 p.
- Mchargue, L. A.; Hartshorn, G. S. 1983. *Carapa guianensis*. *In* Jansen, D. H. (Ed.), *Costa Rican Natural History*. Chicago, EE.UU., University of Chicago Press. p. 2006-207.

- Milton, K. 1990. *Calidad dietética y regulación demográfica de una población de monos aulladores *Alouatta palliata**. En *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Egbert G. Leigh, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p 337-356.
- Mooney, H.A. 1980. The study of physiological ecology of tropical-current status and needs. *Bioscience* 30:22-26.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G. W.; Baker, H. G. 1994. A new classification for plant phenology base on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Newstrom, L.E., G. W. Frankie & H.G. Baker y R. K. Colwell. 1994. Diversity of long-term flooring patterns. *In* L.A. McDade, K.S. Bawa, H. A Hespeneide, & G. S. Hartshorn, editores. *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, USA. p. 142-160.
- Opler, P. A.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. (G.B.) 68:167-188.
- Oppenheimer, J. 1990. *Cebus capucinus: ámbito domestico, dinámica de población y relaciones interespecíficas*. En *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Egbert G. Leigh, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p 337-356.
- Primack, R. B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, population, individuals, and single flowers. Pp 571-593 *en* J. White, editor. *The Population Structure of Vegetation*. Dr. W. Junk, The Netherlands.

- Quirós, D.; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico No. 225. 25 p.
- Rathcke, B. y E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics 16: 179-214.
- Shupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. Ecology (EE. UU.) 71: 504-515.
- Stephenson, A. G. 1981. flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annu. Rev. Ecol. Syst. 12: 253-279.
- Verissimo, A.; Barreto, P.; Mattos, M.; Tarifa, R.; Uhl, C. 1992. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian frontier: the case of Paragominas. Forest Ecology and Management (Holanda) 55: 169-199.
- Vílchez, B. ;Murillo, O. 1995. Análisis fenológico y de la biología reproductiva del jaúl (*Alnus acuminata*) en Costa Rica. Tecnología en Marcha. 12(3): 65-73.
- Vílchez, B.; Chazdon, R., Redondo, Á. 2004. Fenología de cinco especies forestales del Bosque Secundario tropical (en línea). Kurú: Revista Forestal. 1(2). Disponible en <http://www.itcr.ac.cr/publicaciones/revistakuru> (Artículo científico).
- Vílchez, B.; Rocha,O. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central (en línea). Kurú: Revista Forestal. 1(1): 1-14. Disponible en <http://www.itcr.ac.cr/publicaciones/revistakuru> (Artículo científico).

Williams, L y Meave, J. 2002. Patrones Fenológicos. En Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Manuel Guariguata, Gustavo Kattan. Edición LUR. Cartago, Costa Rica. P. 408-431.

Whitmore, T. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology (EE.UU.) 70: 536-538.

ANEXOS

ANEXO 1. Lista de especies y número de individuos en floración en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.

Especie	Secundario joven		Secundario Intermedio		Bosque Primario		Total
	EB	JE	LS	LPBS	SV	LPBP	
<i>Alchornea costaricensis</i>		4					4
<i>Astrocaryum confertum</i>	4						4
<i>Balizia elegans</i>					1	3	4
<i>Capparis pittieri</i>				1			1
<i>Carapa guianensis</i>	2				2	1	5
<i>Casearea arborea</i>	1	9	9	14			33
<i>Cecropia insignis</i>			3				3
<i>Cecropia obtusifolia</i>		1					1
<i>Cespedesia spathulata</i>					3		3
<i>Clethra lanata</i>				3			3
<i>Cordia bicolor</i>	7	15	2	3			27
<i>Croton killipianus</i>	3	8			1		12
<i>Crysophila warscewiczii</i>				1			1
<i>Dendropanax arboreus</i>	1			1			2
<i>Dipteryx panamensis</i>	2	2			2		6
<i>Euterpe precatoria</i>			8	5	10	16	39
<i>Faramea parvibractea</i>					6		6
<i>Ferdinandusa pananensis</i>						3	3
<i>Goethalsia meiantha</i>	3	4	14	20			41
<i>Hampea appendiculata</i>			1				1
<i>Hernadia didimantha</i>	2						2
<i>Inga sp.</i>		1					1
<i>Inga thiboudiana</i>	2		1				3
<i>Iriartea deltoidea</i>				4	6	7	17
<i>Jacaranda copaia</i>			5				5
<i>Laetia procera</i>				3		2	5
<i>Miconia affinis</i>	5	2	1				8
<i>Miconia appendiculata</i>	1	2			1		4
<i>Miconia argentea</i>					1		1
<i>Miconia elata</i>	10	12	1				23
<i>Miconia multiflora</i>				2			2
<i>Miconia punctata</i>					4		4
<i>Ossae brenesii</i>		2					2
<i>Palicourea guianensis</i>		2					2
<i>Pentaclethra macroloba</i>	6	7	9	7	5	6	40
<i>Persea americana</i>		3					3
<i>Protium panamense</i>	1					1	2
<i>Quararibea bracteolosa</i>					4		4

Especie	Secundario joven		Secundario Intermedio		Bosque Primario		Total
	EB	JE	LS	LPBS	SV	LPBP	
<i>Rollinia pittieri</i>		1					1
<i>Senna papillosa</i>		3					3
<i>Simarouba amara</i>	3	3	2				8
<i>Socratea exorrhiza</i>	1		4	4		3	12
<i>Spachea correae</i>	1						1
<i>Stryphnodendron microstachyum</i>				1			1
<i>Virola koschnyi</i>	1			1	3	10	15
<i>Virola sebifera</i>	3	19				7	29
<i>Vismia billbergiana</i>		1					1
<i>Vochysia ferruginea</i>	9	6			1	1	17
<i>Warszewiczia coccinea</i>		2		4		4	10
<i>Welfia regia</i>				1	3	6	10
<i>Xylopia sericophylla</i>		1	16	3		5	25
<i>Zanthoxylum panamense</i>	3						3
Total	71	110	76	78	53	75	463

ANEXO 2. Lista de especies y número de individuos en fructificación en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte, Sarapiquí Costa Rica.

Especie	Secundario joven		Secundario Intermedio		Bosque Primario		Total
	EB	JE	LS	LPBS	SV	LPBP	
<i>Alchornea costaricensis</i>			4				4
<i>Apeiba membranaceae</i>			2			1	3
<i>Astrocaryum confertum</i>	12	1		5			18
<i>Bactris gasipaes</i>	8	7					15
<i>Balizia elegans</i>					11	23	34
<i>Byrsonima crassifolia</i>	1	6					7
<i>Brosimum lactescens</i>	1						1
<i>Callophyllum brasiliense</i>					1		1
<i>Capparis pittieri</i>						2	2
<i>Carapa guianensis</i>					4		4
<i>Casearea arborea</i>		1	5	8		1	15
<i>Cecropia insignis</i>			5				5
<i>Cespedesia spathulata</i>			1	2	1		4
<i>Cocos nucifera</i>		15					15
<i>Colubrina spinosa</i>					1		1
<i>Cordia bicolor</i>	4	9		11			24
<i>Croton killipianus</i>		1					1
<i>Cryosophila warscewiczii</i>				4		4	8
<i>Cupania rufescens</i>					1		1
<i>Dendropanax arboreus</i>			4			3	7
<i>Dipteryx panamensis</i>	3	1					4
<i>Euterpe precatória</i>			14	14	42	47	117
<i>Faramea multiflora</i>					3	2	5
<i>Ferdinandusa pananensis</i>					21	15	36
<i>Goethalsia meiantha</i>	3	29	88	73	1		194
<i>Guatteria diospyriodes</i>			2				2
<i>Hampea appendiculata</i>		14	2				16
<i>Hernadia didimantha</i>	3						3
<i>Inga sp.</i>		2					2
<i>Iriartea deltoidea</i>				12	27	57	96
<i>Lacmellea panamensis</i>					4		4
<i>Laetia procera</i>	2			10		2	14
<i>Mabea occidentalis</i>					3		3
<i>Miconia affinis</i>	28	19		1	1		49
<i>Miconia appendiculata</i>	17	7					24
<i>Miconia elata</i>	63	51	3		6		123
<i>Miconia multiflora</i>				2			2
<i>Miconia punctata</i>	1						1

Especie	Secundario joven		Secundario Intermedio		Bosque Primario		Total
	EB	JE	LS	LPBS	SV	LPBP	
<i>Ossae brenesii</i>	2	19					21
<i>Palicourea guianensis</i>	1	5					6
<i>Pausandra trianae</i>					2		2
<i>Pentaclethra macroloba</i>	11		13	18	7	6	55
<i>Persea americana</i>	1	3					4
<i>Pholidostachys pulchra</i>						5	5
<i>Piper colonense</i>	1	1					2
<i>Posoqueria maxima</i>					31	1	32
<i>Prestoea decurrens</i>					1	3	4
<i>Protium ravenii</i>				1			1
<i>Protium panamense</i>						6	6
<i>Protium pittieri</i>			8			34	42
<i>Psychotria cooperi</i>		1					1
<i>Coussarea psychotrioides</i>						1	1
<i>Quararibea bracteolosa</i>				1	2	2	5
<i>Quararibea ochrocalyx</i>						7	7
<i>Ryania speciosa</i>	1			1		11	13
<i>Senna papillosa</i>		2					2
<i>Simarouba amara</i>	1	3	2	1			7
<i>Socratea exorrhiza</i>	6		27	76	3	39	151
<i>Talauma gloriensis</i>	1				2		3
<i>Tetragastris panamensis</i>					9		9
<i>Virola koschnyi</i>						1	1
<i>Virola sebifera</i>	2	29	1			6	38
<i>Vismia baccifera</i>		7					7
<i>Vismia billbergiana</i>		15					15
<i>Vochysia ferruginea</i>		1					1
<i>Welfia regia</i>		1		1	147	187	336
<i>Xylopia sericophylla</i>		3	39	7		10	59
<i>Zanthoxylum panamense</i>	1						1
Total	174	253	220	248	331	476	1702

ANEXO 3. Número de individuos en floración y fructificación y Precipitación mensual evaluados durante un período de dos años en la Región Huetaar Norte, Sarapiquí Costa Rica.

Mes	Año	Precipitación	Número de individuos	
			Flor	Fruto
Julio	2005	239,1	41	34
Agosto	2005	311,3	29	21
Setiembre	2005	410,6	18	63
Octubre	2005	362,5	9	97
Diciembre	2005	318,1	20	60
Enero	2006	532,3	30	61
Febrero	2006	227,3	17	69
Marzo	2006	432,1	13	63
Abril	2006	130,3	17	68
Mayo	2006	288,6	16	75
Junio	2006	645,3	19	47
Julio	2006	510,1	25	62
Agosto	2006	357,9	29	77
Setiembre	2006	308,6	27	100
Octubre	2006	209,9	12	120
Noviembre	2006	416,9	10	119
Diciembre	2006	501,1	11	99
Enero	2007	275,2	20	75
Febrero	2007	144,6	19	64
Marzo	2007	197,3	24	97
Abril	2007	203,7	31	99
Mayo	2007	200,1	16	75
Junio	2007	284,9	20	82

ANEXO 4. Número de individuos en cada una de las categorías de floración de todos los sitios evaluados para los dos años de estudio en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Año	Categoría fenológica				Total
	1	2	3	4	
1	118	51	28	29	226
2	143	65	19	10	237
Total	261	116	47	39	463

ANEXO 5. Número de individuos en cada una de las categorías de fructificación de todos los sitios evaluados para los dos años de estudio en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Año	Categoría fenológica				Total
	1	2	3	4	
1	372	135	78	71	656
2	703	185	97	61	1046
Total	1075	320	175	132	1702