

**ARTICULO CIENTIFICO**

**Fenología reproductiva de las especies del dosel en bosques secundarios y primarios de la región Huetar Norte de Costa Rica y su influencia en la regeneración vegetal**

Braulio Vílchez<sup>1</sup>  
Robin Chazdon<sup>2</sup>  
Wendy Alvarado<sup>1</sup>

**Resumen**

Se estudió la fenología reproductiva de especies del dosel en bosques de la Región Huetar Norte, en el cantón de Sarapiquí, Heredia – Costa Rica. Se evaluaron mensualmente los individuos del dosel superior de tres categorías de edad, bosques secundarios jóvenes, de edad intermedia y de bosques primarios; durante un período de veintinueve meses, desde julio del 2005 hasta diciembre del 2008. Se clasificaron los patrones fenológicos en continuos, subanuales, anuales y supranuales. Se describió la distribución y número de individuos por estrato con flores y frutos. Se identificaron las especies dioicas en los árboles reproductivos maduros y se evaluó la influencia de los eventos fenológicos en la regeneración natural. Durante el primer año se observaron dos picos en la producción de flores, en los meses de enero y julio; posteriormente hubo un descenso hasta el mes de octubre. El máximo de floración en el año 2 ocurrió en abril y en junio comenzó a aumentar progresivamente hasta julio y agosto. Setiembre, octubre y noviembre fueron progresivamente los meses con menos flores. La fructificación mayor fue en los meses de marzo, abril y mayo y el máximo ocurrió en setiembre y octubre. El año 2 fue mejor en la producción de frutos. En general, los bosques primarios producen más frutos que los secundarios. La cantidad de especies con un patrón anual, breve e intermedio fue de un 21.35 %. El número de especies subanuales fue de 30.34 %. Las supranuales 38.20 % y con fructificación continua extensa un 10.11 %. En todo el año hay disposición de frutos. El dosel superior fue el de mayor número de árboles y arbustos con flor por estrato. El dosel inferior fue el de mayor cantidad de individuos fructificados. Se encontraron especies dioicas con frutos en las diferentes épocas del año. Los bosques con más regeneración fueron los primarios, seguidos por los secundarios jóvenes y por último los intermedios.

**Palabras clave:** Bosque tropical, Fenología, Floración, Fructificación, Especies dioicas, Regeneración natural, Costa Rica.

<sup>1</sup> Instituto Tecnológico de Costa Rica. [bvilchez@itcr.ac.cr](mailto:bvilchez@itcr.ac.cr), [wendyalvarado@gmail.com](mailto:wendyalvarado@gmail.com)

<sup>2</sup> University of Connecticut. [chazdon@uconn.edu](mailto:chazdon@uconn.edu)

### Abstract

#### **Reproductive phenology of canopy tree species in secondary and mature forests of Huetar Norte, Costa Rica and their influence on forest regeneration.**

Reproductive phenology of canopy tree species was studied in forests of Huetar Norte in Sarapiquí county, Heredia, Costa Rica. Canopy trees were surveyed monthly in three successional stages (young and intermediate secondary forests and mature forests) over a period of 29 months, from June 2005 to December 2007. Phenological patterns were classified as continuous, subannual, annual, or supra-annual. The abundance of flowering and fruiting individuals were quantified in each successional stage. Sexes of dioecious species were identified for reproductively mature trees and the influence of phenological events on seedling regeneration was evaluated. During the first year, two flowering peaks were observed, in January and July, followed by a decline in flowering until October. Maximum flowering in the second year occurred in April, and flowering increased gradually from June to July and August. Flowering declined to a minimum in September, October, and November. Fruiting levels were high in March, April, and May and reached a maximum during September and October. Fruit production was higher during the second year. In general, fruit production was higher in mature forests in secondary forests. Twenty one percent of the species showed an annual fruiting pattern, 30% subannual, 38% supra-annual, and 10% showed continuous fruiting. Fruits were produced throughout the year in all forests. Flowering trees were more abundant in the upper canopy stratum, whereas fruiting trees were more abundant in the lower canopy stratum. Dioecious species produced fruits during different times of the year. Mature forests had the highest levels of tree regeneration, followed by young secondary forests; intermediate age secondary forests had the lowest levels of tree regeneration.

**Key words:** Tropical forest, Phenology, Flowering, Fruit production, Dioecious species, Natural regeneration, Costa Rica.

### INTRODUCCIÓN

El clima estacional de los bosques tropicales favorece que muchas plantas tengan distintos patrones en sus actividades vegetativas y reproductivas (Daubenmire, 1972; Frankie *et al.*, 1974; Croat, 1978). Esto parece indicar que en el desarrollo del proceso evolutivo, ambas características deben tener algunos indicadores cercanos que disparen o inicien la sincronía de la floración y la maduración de los frutos. Ramírez y Armesto (1994) consideran que la fenología de las especies tropicales es moldeada por factores como la competencia por polinizadores y dispersores y su relación con las características del sistema reproductivo de las plantas. Henderson *et al.* (2000), relacionaron la sincronía de la floración con una alta abundancia de grupos de insectos polinizadores. Además, Thies y Kalko (2004), afirmaron que cuando el reclutamiento vegetal es dependiente de la dispersión por fauna, la competencia por los animales dispersores podría seleccionar niveles variables en la sincronía de la fructificación. Adler y Lambert (2008) con trabajos en palmas de las Islas de Barro Colorado en Panamá, encontraron que existen diferencias entre especies, individuos, sitios y una gran variabilidad en la duración de los períodos de fructificación. Además, señalaron que la extensión de las épocas de producción de frutos puede aumentar la probabilidad de éxito en la dispersión de semillas y germinación.

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; Mooney *et al.*, 1980; Huxley, 1983). La temporalidad y distribución de la floración y fructificación de las plantas del dosel son importantes porque favorecen la diversidad vegetal, el mantenimiento de las poblaciones, el cruzamiento entre individuos, la diversidad genética, la disponibilidad de alimento para la fauna, la regeneración de la vegetación, la recuperación de la cobertura boscosa, la adaptación y perpetuación de las especies.

Actualmente en Costa Rica, la cobertura forestal se conforma por pequeñas áreas boscosas o fragmentos con diferentes grados de sucesión secundaria y de bosques maduros. La búsqueda del conocimiento de la dinámica dentro y entre bosques es fundamental para la recuperación y mantenimiento de la cobertura dentro de una matriz de diferentes usos del suelo como agricultura, ganadería, y la expansión urbana, entre otros. Es necesaria la incorporación y aplicación de criterios ecológicos, tales como el conocimiento de los ciclos estacionales de floración y fructificación, 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 que pueden determinar la distribución espacial y temporal de la regeneración.

En este contexto, el presente estudio se propuso aportar información del comportamiento fenológico de las especies de árboles que componen el dosel en bosques primarios y secundarios de la Región Huetar Norte de Costa Rica y su influencia en la regeneración vegetal. Los objetivos específicos fueron:

- Describir la temporalidad número de individuos y de especies en floración y fructificación de las especies que componen el dosel del bosque secundario y primario.
- Clasificar los patrones fenológicos en continuos, subanual, anual y supranual.
- Describir la distribución y número de individuos por estrato (dosel, emergente, inferior) en cada categoría fenológica.
- Identificar las especies dioicas en los árboles reproductivos maduros.
- Evaluar la influencia de los eventos fenológicos en la regeneración.

## **MATERIALES 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 m, 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).

### **Mediciones de la temporalidad de la floración y fructificación**

Se evaluaron mensualmente los individuos del dosel superior del bosque durante un período de 29 meses, desde julio del 2005 hasta diciembre 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%

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. Estas se ubican en la región Huetar Norte, en Puerto Viejo de Sarapiquí y alrededores, Heredia, Costa Rica. Los sitios evaluados se dividieron en tres tipos de sucesión:

#### I. Bosque Secundario Joven

*Sitio 1: Juan Enríquez (JE)*; es un bosque secundario joven de 14 años de edad, ubicado en el pueblo de Chilamate. El uso anterior fue de agricultura y pastoreo. Según conversaciones con el propietario se mantuvo ganado equino por varios años. Actualmente se encuentran 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 en pastizales para ganadería 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 pastizales para ganadería. La topografía del sitio es quebrada, con algunos sectores con pendientes entre cero y cinco 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 pueblo de 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.

#### **Descripción de los patrones fenológicos**

Se modificó la metodología de Newstron *et al.* (1994) usada para medir y clasificar los patrones de floración de la misma zona de estudio que el presente trabajo. En este caso se evaluaron los patrones de la producción de frutos de las especies del dosel. Se consideraron cuatro principales patrones:

1. Patrón continuo: la producción de flores o frutos cesa esporádicamente y por poco tiempo.
2. Patrón subanual: es más irregular y poco entendido, la floración o fructificación ocurre en cualquier época del año y a intervalos variables.
3. Patrón anual: tiene un episodio de floración y fructificación al año.
4. Patrón supranual: tiene episodios florales o de frutos en ciclos de varios años.

Se consideraron períodos breves los menores o iguales a un mes, los intermedios entre 1 y 5 meses y extensos los mayores de 5 meses.

### Distribución de número de individuos por estrato

Del total de árboles  $\geq 10$  cm de diámetro (d) registrados en floración o fructificación según especie; se clasificaron en emergentes, dosel superior e inferior. Especies emergentes fueron las que se elevaron por encima del dosel superior del bosque. Dosel superior las que estuvieron arriba en el primer tercio de la altura y dosel inferior fueron aquellas especies que su tamaño es más bajo, pero que por razones varias como claros de bosque o etapas sucesionales tempranas estaban en la parte superior del bosque.

### Identificación de las especies dioicas en los árboles reproductivos maduros

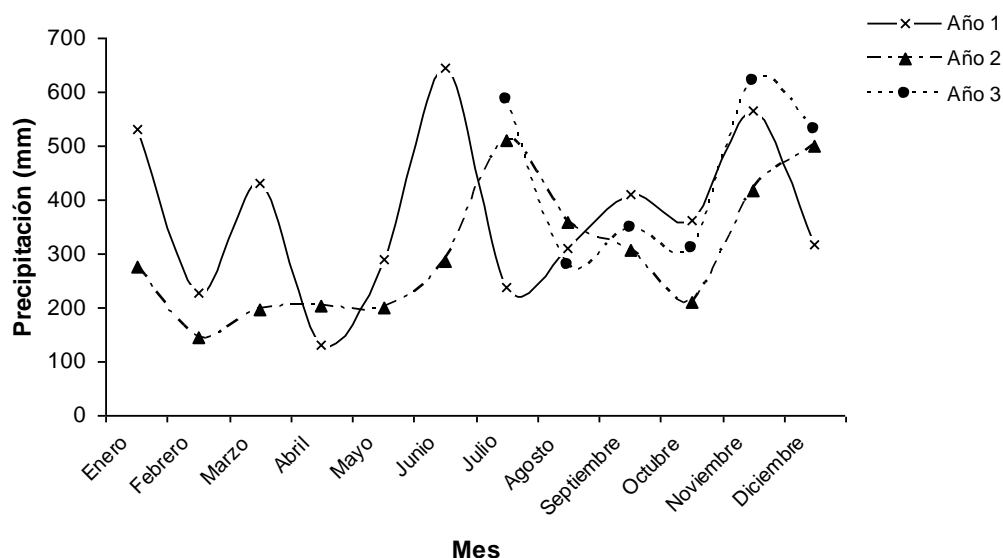
Una vez ubicados e identificados los árboles del dosel superior de las seis parcelas, se comparó la composición total de las especies en estudio respecto a varias listas de especies dioicas de la zona, y muestras de herbario del Museo Nacional de Costa Rica y del Instituto de Biodiversidad (INBio).

### Medición de la regeneración

Se realizaron tres censos de la regeneración. Se evaluaron brinzales (individuos de 20 cm de altura y hasta 0,99 cm de diámetro) y latizales (individuos con diámetros entre 1 – 4,99 cm) de especies de árboles. No se incluyó especies de arbustos o árboles del subdosel. 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 individuos, se colocaron placas y se identificó la especie.

## RESULTADOS

La figura 1 muestra la cantidad de precipitación registrada durante el período de 29 meses de mediciones, desde julio del 2005 hasta diciembre del 2007 en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.



**Figura 1.** Precipitación registrada en la estación pluviográfica de la Estación Biológica La Selva, Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.

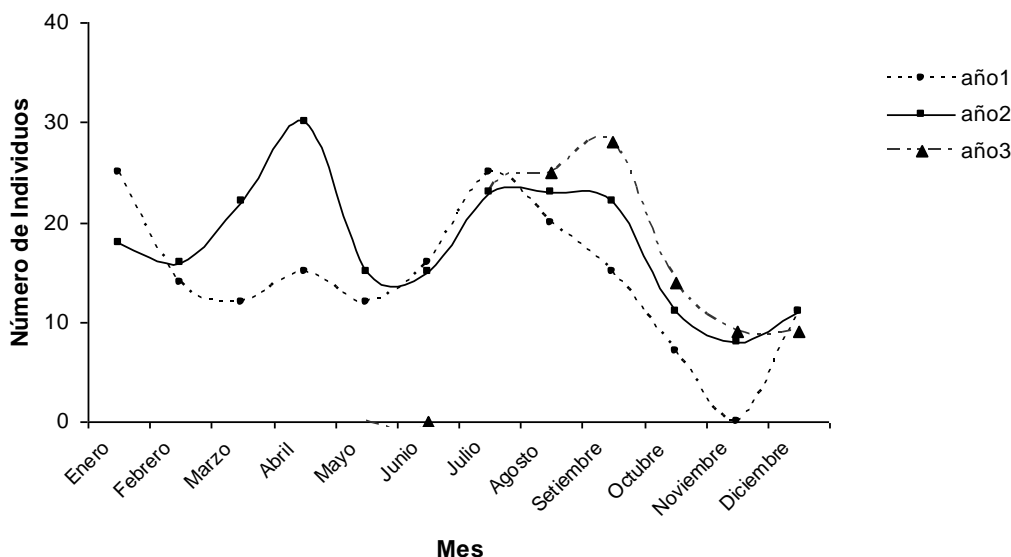
El comportamiento de la precipitación es bimodal, con dos picos o máximos de lluvias. El primero en los meses de junio a julio, seguido por una baja en agosto y octubre y nuevamente un alza de noviembre a enero.

Durante el primer año se reportó un total de 4462.8 mm de lluvia, el promedio mensual fue de 371.9 mm. En los tres años de observaciones este fue el mayor. Los meses más lluviosos fueron junio, noviembre y enero (645.3, 565.3, 532.3 mm, respectivamente). Un mes después de los máximos de precipitación, ésta descendió marcadamente. En abril se obtuvo la menor cantidad de precipitación con 130.3 mm.

En el año 2 se obtuvo un total de 3610.3 mm y un promedio mensual de 300.9 mm de precipitación. De enero a junio la cantidad de lluvia fue relativamente baja, pues se mantuvo con valores entre 144.6 - 285 mm. Un mes después se presentó el primer máximo durante julio con 510 mm y descendió paulatinamente hasta noviembre, donde se dio un aumento que en diciembre obtuvo 501.1 mm.

Los seis meses del año 3 reportaron un total de 2673.5 y un promedio de 445.6 mm de precipitación. Presentó dos máximos, el primero en julio (585.8 mm) y el segundo en noviembre (619 mm).

En la figura 2 se observa la distribución mensual de los individuos del dosel en floración durante un período de veintinueve meses.

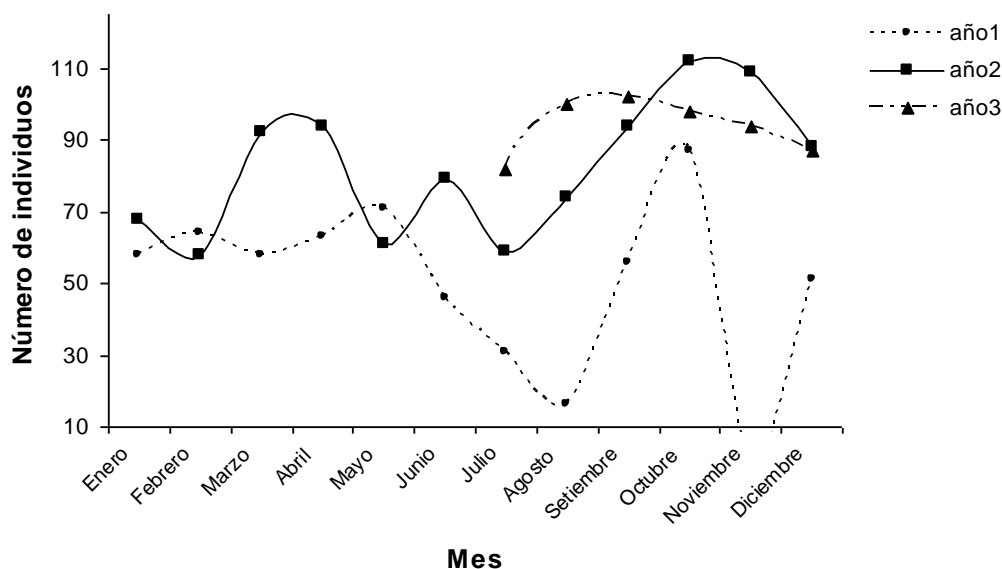


**Figura 2.** Distribución mensual del número de individuos en floración en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica

Durante el primer año se observaron dos picos en la producción de flores, en los meses de enero y julio. Posterior al mes de julio, hubo un descenso hasta el mes de octubre, donde se observó el menor número de individuos en floración. En el mes de noviembre no se reportó ningún dato, debido a las condiciones climáticas que no permitieron realizar las mediciones en ninguno de los sitios.

Los máximos de floración en el año 2 ocurrieron en el mes de abril. Luego disminuyó en mayo. En junio comenzó a aumentar progresivamente hasta julio y agosto donde se ocurrió el segundo pico. La floración mantuvo una tendencia hacia la disminución durante setiembre, octubre y noviembre en las tres mediciones.

La figura 3 resume la distribución mensual del número de individuos fructificados.



**Figura 3.** Distribución mensual del número de individuos en fructificación en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.

La fructificación en los dos primeros años tuvo dos máximos, el primero entre marzo, abril y mayo, y el segundo entre setiembre y octubre. En general, el segundo año fue mayor al primero en la cantidad de fructificación y las tendencias entre mayo y agosto fueron diferentes; pues, en el primero la baja fue continua hasta agosto, y en el segundo tuvo una recuperación en junio. En agosto se inicia un incremento en la producción de frutos que culmina en octubre.

El cuadro 1 resume el número de individuos y de especies en estado reproductivo en los sitios de estudio.

**Cuadro 1.** Número de individuos y de especies en estado reproductivo en cada uno de los sitios de estudio en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.

Sitio	Estado reproductivo			
	Flor (n)		Fruto (n)	
	Individuos	Especies	Individuos	Especies
EB	69	22	212	21
JE	90	22	298	30
LPBS	92	18	243	19
LS	70	12	617	37
LPBP	92	21	332	22
SV	81	24	450	32
<b>Total</b>	<b>494</b>	<b>119</b>	<b>2152</b>	<b>161</b>

Donde: secundarios jóvenes son EB: El Bejuco, JE: Juan Enríquez; secundarios intermedios son LPBS: Lindero el Peje Bosque Secundario, LS: Lindero Sur, LPBP y bosques primarios son Lindero el Peje Bosque Primario y SV: Selva Verde.

En las seis hectáreas se obtuvo un total de 2646 individuos con diámetros mayores o iguales a 5 cm, reproductivos, pertenecientes a 98 especies. Con flores 494 (18.7%) especímenes y en fructificación 2152 (81.3%). De las 98 especies vistas con flores o frutos, sólo a 9 se les observaron las flores, entre ellas *Hirtella media*, *Minquartia guianensis*, *Ocotea cernua* y *Pouteria durlandii* y 38 (38.77%) fueron vistas sólo con frutos.

La floración fue más baja que la fructificación y con valores más parecidos entre los sitios de estudio. El número de individuos promedio; que en algún momento fueron vistos con flores en

los seis sitios fue de 82.33, con una desviación estándar de 10.75 y un coeficiente de variación relativamente bajo de 13.05%. Los sitios con más individuos florecidos fueron Lindero el Peje Bosque Primario y Lindero el Peje Bosque Secundario.

Por otro lado, la fructificación fue más variable entre sitios, tanto en el número de individuos como de especies. El número promedio de individuos que fueron vistos con frutos en todos los lugares fue de 358.67, con una desviación estándar de 151.23 y un coeficiente de variación alto de 42.17%.

En las visitas al campo y al agrupar los seis bosques estudiados en tres categorías, bosques primarios, secundarios intermedios y secundarios jóvenes, se pudo observar que en general los primarios son más productivos que los secundarios. La cantidad de árboles observados con frutos en los 29 meses (algunos individuos repitieron) en las tres categorías tuvieron 1067, 575 y 510, respectivamente. El cuadro 2 resume los datos obtenidos de una prueba de comparaciones múltiples de Tukey – Kramer entre esos tres tipos de bosque.

**Cuadro 2.** Resumen de la prueba de comparaciones múltiples de Tukey – Kramer para la cantidad de árboles vistos con frutos en tres categorías de bosques en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.

Comparación	Diferencia de medias	q	Valor de P
BP vs BSI	17.034	9.444	*** P<0.001
BP vs BSJ	19.276	10.687	*** P<0.001
BSI vs BSJ	2.241	1.243	ns P>0.05

Donde: BP son bosques primarios; BSI son secundarios intermedios y BSJ son secundarios jóvenes.

El valor de q es más grande que 3.382 y el de P es menor que 0.05 al comparar BP con BSI y BP con BSJ. Los bosques primarios son estadísticamente diferentes de los secundarios intermedios y jóvenes. No hubo diferencias entre los dos tipos de secundarios.

El problema para este experimento fue que existen solo dos repeticiones por tratamiento, y los análisis estadísticos, aunque demostraron diferencias altamente significativas en la producción de frutos de los bosques primarios sobre los secundarios, la sensibilidad y precisión estadística es débil porque las réplicas son muy pocas. Esta falta de repeticiones puede explicar que un bosque de edad intermedia, como en el caso de Lindero Sur, fuera el sitio que tuvo mayor actividad con 617 individuos pertenecientes a 37 especies, seguido por un primario, Selva Verde con 450 individuos y 32 especies.

El cuadro 3 resume los patrones de producción de frutos continuos, subanuales, anuales y supranuales.

**Cuadro 3.** Número de especies por patrón de producción de frutos en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.

Patrón	Especies (n)
Anual breve	7
Anual intermedio	9
Anual extenso	3
Subanual breve	8
Subanual intermedio	12
Subanual extenso	7
Supranual breve	29
Supranual intermedio	4
Supranual extenso	1
Continua extensa	9
<b>Total</b>	<b>89</b>

La cantidad de especies con un patrón anual, breve e intermedio fue de 19 (21.35%), de las cuales 16 se extienden desde pocos días hasta 5 meses con frutos. Solo una especie (*Balizia elegans*), especie emergente, tiene período supranual extenso (mayores de 5 meses).

El número de especies subanuales fue de 27 (30.34%), donde 20 tienen entre 1 semana y 5 meses de frutos. Entre ellas están *Miconia multiflora*, *Hernandia didimantha*, *Prestoea decurrens*, *Vochysia ferruginea*, *Apeiba membranaceae*, *Casearia arborea*, *Cecropia insignis*, *Laetia procera*, *Tetragastis panamensis*.

Las supranuales fueron 34 (38.20%). A este grupo pertenece la mayoría de las especies (29), con períodos breves o menores a 1 mes de frutos. A este grupo pertenecen los árboles y arbustos de bosques secundarios como: *Alchornea costaricensis*, *Cespedesia spathulata*,



*Clethra lanata*, *Guatteria diospyroides*, *Inga cocleensis*, *Miconia punctata*. Es importante destacar a las especies supranuales breves dioicas como *Alchornea costaricensis* y *Tapirira guianensis*.

Se encontraron con fructificación continua extensa a 9 especies (10.11%), de las cuales 4 son palmas (*Euterpe precatoria*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Welfia regia*) y 5 especies arbóreas (*Miconia elata*, *Ossaea brenesii*, *Pentaclethra macroloba*, *Posoqueria maxima* y *Virola sebifera*).

Los datos de campo ponen de manifiesto que en todo el año hay disposición de frutos y un 40.45% de la extensión de las cosechas de frutos tarda entre tiempos menores al mes y 5 meses de frutos.

El cuadro 4 resume el número de árboles vistos en floración por estrato y categoría fenológica. Algunos árboles fueron vistos repetidamente en los diferentes meses de estudio.

**Cuadro 4.** Número de árboles vistos en floración por estrato en cada una de las categorías fenológicas en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.

Estrato vertical	Categoría de floración				Total
	1	2	3	4	
<b>Dosel inferior</b>	168	36	12	7	<b>223</b>
<b>Dosel superior</b>	139	76	20	11	<b>246</b>
<b>Emergentes</b>	14	5	2	4	<b>25</b>
<b>Total</b>	<b>321</b>	<b>117</b>	<b>34</b>	<b>22</b>	<b>494</b>

El 64.98% de los árboles con flores tienen categoría 1 (321), es decir, porcentajes de flores menores al 25%. La cantidad de flores decrece progresivamente en las categorías 2, 3 y 4 hasta un 4.45% (22) en los árboles que alcanzan más del 76% de flores. Son pocos los individuos que alcanzan valores entre 76 y 100% de floración.

En la categoría 1 (con porcentajes de flores menores al 25%), el dosel inferior tuvo mayor número de individuos (168), seguido por el dosel superior y luego el de los emergentes.

El dosel superior fue el de mayor floración en las categorías 2, 3 y 4 para un total del 21.65% (107) de los árboles que fueron vistos con flores en estas tres categorías.

Al analizar las cantidades totales de árboles con flor por estrato, el dosel superior obtuvo un 49.79% (246), seguido por el dosel inferior con el 45.14 % (223) y el de emergentes con 5.07% (25).

El cuadro 5 resume el comportamiento de la producción de frutos en el estrato vertical por cada categoría de fructificación.

**Cuadro 5.** Número de árboles vistos en fructificación por estrato en cada una de las categorías fenológicas en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica

Estrato vertical	Categoría fructificación				Total
	1	2	3	4	
<b>Dosel inferior</b>	995	274	90	63	<b>1422</b>
<b>Dosel superior</b>	446	117	74	40	<b>677</b>
<b>Emergentes</b>	44	4	2	3	<b>53</b>
<b>Total</b>	<b>1485</b>	<b>395</b>	<b>166</b>	<b>106</b>	<b>2152</b>

El 69% de los árboles con frutos tienen categoría 1 (1485); o sea, porcentajes de frutos menores al 25%. La cantidad de frutos decrece progresivamente en las categorías 2, 3 y 4 hasta un 4.92% (106) en los árboles que alcanzan más del 76% de la producción de frutos. Al igual que con la floración, son pocos los individuos que alcanzan valores entre 76 y 100% de frutos.

En la categoría 1 (con porcentajes de frutos menores al 25%), el dosel inferior tuvo mayor número de individuos (995), seguido por el dosel superior y luego el de los emergentes.

El dosel inferior fue el de mayor cantidad de individuos fructificados en todas las categorías de fructificación y descendió conforme se subió en el estrato vertical.

El patrón fenológico encontrado de las especies dioicas, se resume en el cuadro 6.

**Cuadro 6.** Patrón fenológico y número de árboles con frutos de las especies dioicas en veintinueve meses de observaciones en la Zona Norte, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.

Especie	Árboles (n)	Patrón fenológico
<i>Alchornea costaricensis</i>	2	Supranual breve
<i>Alchorneopsis floribunda</i>	2	Anual breve
<i>Brosimum lactescens</i>	3	Subanual breve
<i>Cecropia insignis</i>	8	Subanual intermedia
<i>Dendropanax arboreus</i>	13	Anual intermedia
<i>Guarea guidonia</i>	1	Supranual breve
<i>Hampea appendiculata</i>	28	Subanual extensa
<i>Pouroma bicolor</i>	1	Supranual breve
<i>Protium panamense</i>	6	Subanual intermedia
<i>Simarouba amara</i>	5	Anual breve
<i>Tapirira guianensis</i>	1	Supranual breve
<i>Tetragastis panamensis</i>	13	Subanual intermedia
<i>Virola sebifera</i>	47	Continua extensa

Se encontraron trece especies dioicas. *A. costaricensis*, *G. guidonia*, *P. bicolor* y *T. guianensis* son supranuales breves, por lo que sus cosechas duran menos de un mes y ocurrieron en tiempos mayores a un año entre cosechas. Fueron vistas con frutos dos y una vez respectivamente en 29 meses. El aporte de frutos de estas especies mencionadas fue muy bajo.

Para las especies anuales breves como *A. floribunda* y *S. amara* aunque sus períodos de fructificación son efímeros, sus cosechas se presentaron anualmente. Las cosechas en *D. arboreus* varían entre 1 y 5 meses el según sitio y árbol.

Se encontraron especies dioicas, clasificadas como subanuales intermedias y extensas, tales como *Cecropia insignis*, *P. panamense*, *Tetragastis panamensis* y *Hampea appendiculata*. Corresponden al 42% de árboles vistos con frutos de las observaciones de especies dioicas. Las primeras tres especies fueron vistas como alimento de fauna. *Virola sebifera* tuvo un patrón continuo – extenso, por tanto fue la especie dioica con más tiempo de exposición de frutos.

Ninguna de las especies dioicas encontradas es reportada como escasa. Todas son del dosel inferior y superior.

El cuadro 7 resume la prueba de Chi cuadrado del número de individuos por especies en regeneración en cada una de las especies encontradas.

Se observaron un total de 10920 individuos en regeneración pertenecientes a 27 especies. En los bosques jóvenes se encontraron 21 especies regenerando, en los de edad intermedia 19 y en los primarios 16. De 89 especies del dosel reportadas en fructificación, un 23.6% está representado en la regeneración de todos los sitios. Cinco especies se reportaron en el muestreo de regeneración y no fueron vistas con frutos en los árboles (*Brosimum guianense*, *Minquartia guianensis*, *Sacoglottis trichogyne*, *Vochysia guatemalensis* y *Virola koschnyi*).

Las especies dioicas fueron *Brosimum guianense*, *Brosimum lactescens*, *Dendropanax arboreus*, *Guarea guidonia*, *Hampea appendiculata*, *Pouroma bicolor*, *Protium panamense*, *Simarouba amara*, *Virola koschnyi*, *Virola sebifera*.

**Cuadro 7.** Prueba de Chi cuadrado del número individuos en regeneración de cada una de las especies encontradas en los bosques de estudio en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Especie	Observado/Esperado			Total	Contribución por especie entre Observado - Esperado
	BP	BSI	BSJ		
<i>Brosimum guianense</i>	94 85.31	0 22.53	87 73.16	181	0.30
<i>Brosimum lactescens</i>	57 148.87	93 39.20	165 127.33	315	1.65
<i>Casearia arborea</i>	0 28.75	0 7.59	61 24.66	61	1.05
<i>Cordia bicolor</i>	0 82.48	0 21.78	175 70.74	175	3.02
<i>Dendropanax arboreus</i>	14 152.24	44 40.20	265 130.56	323	3.09
<i>Euterpe precatoria</i>	68 76.36	30 20.16	64 65.48	162	0.07
<i>Guarea guidonia</i>	0 42.89	91 11.33	0 36.78	91	7.49
<i>Goethalsia meiantha</i>	0 3.30	7 0.87	0 2.83	7	0.58
<i>Hampea appendiculata</i>	0 30.64	0 8.09	65 26.27	65	1.12
<i>Hernandia didimantha</i>	40 125.85	53 33.23	174 107.92	267	1.30
<i>Inga alba</i>	125 217.76	136 57.50	201 186.75	462	1.73
<i>Iriartea deltoidea</i>	208 197.02	162 52.02	48 168.96	418	3.74
<i>Miconia elata</i>	0 133.86	0 35.34	284 114.80	284	4.90
<i>Minuartia guianensis</i>	17 106.99	34 28.25	176 91.76	227	1.80
<i>Pentaclethra macroloba</i>	413 655.63	214 173.11	764 562.26	1391	2.01
<i>Pouroma bicolor</i>	25 76.36	0 20.16	137 65.48	162	1.55
<i>Protium ravenii</i>	0 6.60	14 1.74	0 5.66	14	1.15
<i>Protium panamense</i>	52 55.15	65 14.56	0 47.29	117	2.60
<i>Protium pittieri</i>	0 11.31	24 2.99	0 9.70	24	1.98
<i>Sacoglottis trichloma</i>	0 6.13	13 1.62	0 5.25	13	1.07
<i>Simarouba amara</i>	0 82.01	39 21.65	135 70.33	174	1.82
<i>Socratea exorrhiza</i>	42 70.23	70 18.54	37 60.23	149	1.91
<i>Virola koschnyi</i>	23 72.11	24 19.04	106 61.84	153	0.78
<i>Virola sebifera</i>	52 306.84	77 81.02	522 263.14	651	5.46
<i>Vochysia ferruginea</i>	12 302.60	0 79.90	630 259.50	642	10.39
<i>Vochysia guatemalensis</i>	0 14.61	0 3.86	31 12.53	31	0.53
<i>Welfia regia</i>	3905 2055.50	169 542.73	287 1762.77	4361	36.93
<b>TOTAL</b>	<b>5147</b>	<b>1359</b>	<b>4414</b>	<b>10920</b>	<b>100</b>

Donde: BP: bosque primario; BSI: bosque secundario intermedio; BSJ: bosque secundario joven.

Los bosques con más regeneración fueron los primarios, posteriormente los jóvenes y por último los intermedios. El análisis estadístico de Chi – cuadrado (ver cuadro 7) demostró diferencias altamente significativas entre los tipos de bosque, con un valor observado de 2218; 2 grados de libertad y un valor tabular de  $10.6 p \geq 0.005$ . En el mismo cuadro se muestra la contribución por especie entre lo observado – esperado. El 65% de la diferencia entre los bosques estudiados fue por la influencia de 5 especies, *Welfia regia* (36.93%); *Vochysia ferruginea* (10.39%); *Virola sebifera* (5.46%); *Miconia elata* (4.90%) y *Guarea guidonia* (7.49%). *W. regia* aportó un 76% del valor total de la regeneración en los bosques primarios, además fue la especie más abundante entre bosques y entre especies.

La hipótesis nula que plantean los valores esperados propone que las diferencias en la cantidad de individuos en regeneración no se deben al tipo de bosque, y propone cuántos se podrían encontrar. En general, distribuye la abundancia de las especies entre los sitios.

## DISCUSIÓN

La precipitación promedio anual es la característica de un bosque muy húmedo tropical (Holdridge, 1987) con alta producción de biomasa y que en condiciones inalteradas de bosques primarios, presentan una alta diversidad, una altura que varía entre los 40 y 50 metros, pero hay algunas especies emergentes como *Balizia elegans* de hasta 55 m. El bosque es siempreverde, con muy pocas especies deciduas que no eliminan completamente su follaje, posee tres estratos y los árboles son altos y rectos y epífitas y lianas abundantes. Los bosques secundarios de estas zonas de vida son relativamente menos diversos, con alturas de 25 a 30m, algunas de las especies son parcialmente caducifolias en períodos muy cortos durante la época más seca, de dos a tres estratos según la edad o el estadio de desarrollo y se presentan muchos árboles bifurcados.

La precipitación tuvo un comportamiento bimodal con dos picos de aumento de las lluvias al año. Estos períodos de transición de la estación seca a la lluviosa parecen ser el disparador de la floración y fructificación, después de períodos secos en marzo y junio. Adler y Kielinski (2000) estudiaron la floración y fructificación de la especie *Spondias mombin* en Barro Colorado, Panamá, y encontraron que la producción de flores fue altamente sincrónica entre el conjunto de islas a través de los años. La sincronía floral probablemente fue debida a la respuesta a señales o disparadores ambientales próximos, tales como precipitación, estrés de agua y radiación solar y factores últimos como la necesidad de reproducción cruzada, abundancia de polinizadores, dispersores de semillas y depredación de semillas. Sin embargo, para la cosecha de frutos de esta especie hubo diferencias en la proporción de individuos entre las islas, años y las clases de tamaño. La producción de frutos aumentó con el tamaño de los árboles. Según estos autores, la variabilidad espacial y temporal en períodos extensos de fructificación puede aumentar el éxito reproductivo.

En el presente estudio la distribución de las lluvias también afectó los patrones de fructificación. Muchas de las especies desarrollaron sus frutos durante la primera fase de la estación lluviosa, pero se observó que la mayoría lo hacen durante el segundo semestre del año con un pico entre los meses de agosto, setiembre y octubre. Adler y Kielinski (2000) encontraron la máxima producción de frutos entre agosto y octubre. Adler y Lambert (2008) estudiaron dos especies de palmas *Astrocaryum standleyanum* y *Attalea butyracea* y observaron que el tiempo de maduración de frutos y cosecha es muy extenso, con diferencias entre individuos, sitios y puede tardar de 10 a 12 meses. El rendimiento reproductivo medido como el porcentaje de individuos que producen frutos maduros, indican que factores aleatorios afectan sobre una pequeña escala espacial. Tormentas de lluvia, vientos o períodos de sequía pueden afectar las poblaciones de polinizadores y dañar o botar las estructuras reproductivas. Áreas de bosques extensas pueden tener poblaciones más grandes y comunidades más diversas de especies de plantas y polinizadores donde los períodos extensos de fructificación pueden aumentar el éxito de las especies por la disminución de la competencia en la polinización, dispersión y germinación de semillas.

La fenología reproductiva influye sobre la abundancia de polinizadores y animales dispersores de semillas. Stacy *et al.* (2004) afirmaron que en muchas especies de árboles tropicales, el cruzamiento entre individuos diferentes tiene una marcada tendencia, pues aunque la mayoría de las especies son monoicas o hermafroditas tienden a ser autoincompatibles. Señalaron además que existen excepciones donde las plantas tienen una combinación de sistemas de apareamiento de auto y exo-polinización y que esto les puede representar alguna ventaja adaptativa. En el caso del presente estudio, quedan todavía muchas preguntas, como cuántos árboles se reproducen por año en las diferentes especies, de la distancia que puede ser recorrida por el polen, por los polinizadores y cuál es la frecuencia de visita de éstos en esas especies de árboles y cómo afectan su densidad, distribución espacial y cuál es el comportamiento entre los diferentes años. Hamrick y Murawski (1990) investigaron los patrones de apareamiento de una especie de baja densidad, *Platypodium elegans* (Papilionoidae) en un área de estudio de 84 hectáreas por tres años consecutivos.

La población de individuos reproductivos varió entre 8 y 12 por año. Los análisis de exclusión de paternidad revelaron que el apareamiento con los vecinos más cercanos fue frecuente en densidades de poblaciones bajas, y que el movimiento promedio de polen entre árboles excedió los 300 m en cada año de estudio. Además encontraron que en un 18 a 40% de la progenie, el polen provino de donadores que estaban fuera de las 84 hectáreas. En un segundo estudio con dos especies del dosel superior, *Spondias mombin* y *Calophyllum longifolium*, que son especies hermafroditas, con flores no especialistas y presumiblemente polinizadas por una amplia cantidad de pequeños insectos, la densidad de adultos reproductivos fue de un árbol cada 7 – 10 hectáreas. Aunque la distribución espacial varió entre las especies, la distancia media entre vecinos cercanos reproductivos tuvo un intervalo de 67 a 100 m entre especies, lo cual implica una asociación muy fuerte entre la densidad local de árboles reproductivos, la distribución espacial y la polinización cruzada.

Muchas de las especies dispersadas por viento lo hacen durante la baja de la precipitación que inicia en diciembre y se extiende hasta febrero. Algunas de ellas son de floraciones y fructificaciones anuales o supranuales pero breves, como: *Alchorneopsis floribunda*, *Inga spectabilis*, *Goethalsia meiantha*, *Simarouba amara*, *Xylopia sericophylla*, que tienen frutos característicos de las formas dispersadas por aire como secos y dehiscentes. Estos atributos coinciden con los períodos más secos, de menos nubes y altas temperaturas que pueden promover la abertura de sus frutos. Algunas especies con semillas aladas, como *Goethalsia meiantha*, *Vochysia ferruginea* y *Vochysia guatemalensis*, también tienen una mayor concentración de su dispersión por viento durante esta época.

En resumen la temporalidad de la floración y fructificación varía entre sitios, individuos y especies, lo que sugiere que para poder asegurar el banco genético de las poblaciones de árboles se necesitan áreas de cobertura forestal amplias, menos fragmentadas y diversas que aseguren una amplia diversidad genética.

En el año 2, la precipitación tuvo un comportamiento diferente a los años 1 y 3, pues se extendieron las lluvias durante los meses de diciembre, donde generalmente bajan hasta parte de enero, lo que significó una extensión de la época lluviosa y donde se observaron fuertes inundaciones en la región. Sin embargo, las curvas de precipitación mensual de los meses normalmente más lluviosos de setiembre a noviembre muestran valores más bajos. Ese año tuvo los efectos del fenómeno del Niño, que aunque es una corriente marina que está en la costa pacífica, en la costa atlántica de Costa Rica genera una baja en las lluvias porque debilita los vientos alisios. Es conocido, que el fenómeno del Niño es una causa fuerte de variabilidad climática interanual. Produce desviaciones en las cantidades de precipitación y de la temperatura, pues afecta la dirección del viento y la presión atmosférica. Según las observaciones en este proyecto, la cantidad de individuos florecidos durante el año 2 tuvo la misma tendencia de los otros dos años medidos y no se pudo medir si los cambios en floración son realmente diferentes.

Los ciclos estacionales de floración y fructificación afectan a sus propias poblaciones vegetales; así como a los animales del bosque. La alternancia de abundancia y escasez de flores – frutos puede desempeñar un control de las poblaciones de polinizadores y frugívoros, pues mantienen sus poblaciones a proporciones bajas que no puedan destruir el máximo de los

frutos del bosque. Leigh y Windsor (1990) aseguraron que los ciclos estacionales, la iniciación de las lluvias, con la consiguiente descomposición de la hojarasca y liberación de los nutrientes en el suelo, son las estaciones más favorables para las plantas. La abundancia de insectos polinizadores y de recursos que apoyan la floración, hacen que el comienzo de la estación lluviosa sea una época favorable para producir flores y frutos.

Los patrones fenológicos de las especies forestales de los bosques tropicales son muy diversos y todavía no bien conocidos. Ese conocimiento es fundamental para el entendimiento de la ecología y evolución de las especies y comunidades tropicales. Los ciclos reproductivos de las plantas afectan las interacciones y factores de competencia por recursos de las especies del bosque. Newstrom *et al.* (1994) proponen que los tiempos de floración pueden servir como un mecanismo de aislamiento en la formación de nuevas especies, mientras que los períodos de actividad de los polinizadores y dispersores podrían limitar la cantidad de especies, el ámbito de distribución y las épocas de cosechas de semillas la dinámica de poblaciones. Por esas razones, estos mismos autores en su clasificación de la floración según los patrones continuos, subanuales, anuales y supranuales; generaron una herramienta que describe la influencia de la extensión de los períodos de las épocas reproductivas e identifica patrones que pueden representar síndromes adaptativos. También facilita el análisis u organización de la información.

En el presente trabajo se pudo comprobar que la creencia de que todos los individuos de las especies una vez que alcanzan el dosel superior pueden reproducirse, no se cumple para todas las especies. Si bien es cierto que en los bosques estudiados hay frutos durante todo el año, existen fuertes variaciones entre sitios, especies e individuos. Muchos árboles repiten en las cosechas y otros no fueron vistos en producción. Quesada *et al.* (2003 y 2004), encontraron que el aislamiento espacial y reducción de poblaciones naturales, afectan negativamente el éxito reproductivo de muchas plantas tropicales porque afecta la actividad de polinizadores. Sin embargo, Herrerías *et al.* (2006), afirman que si bien es cierto los aislamientos causados por la fragmentación de bosques y el temporal causado por la asincronía de floraciones, han sido propuestos como factores importantes porque afectan la reproducción de plantas, no es así para todas las especies. En su estudio sobre el efecto de la fragmentación en los patrones fenológicos y éxito reproductivo de *Ceiba aesculifolia*, en dos tipos de hábitat -perturbados, rodeados de zonas con agricultura y pastizales y no perturbados-, concluyeron que la fragmentación no afecta negativamente el éxito reproductivo de esta especie y proponen que los murciélagos polinizadores son altamente móviles y mantienen la conectividad reproductiva entre árboles. En el presente trabajo un máximo de 10% de las especies tuvieron fructificación continua, y con excepción de *P. maculosa* ninguna de ellas alcanza a ser emergente. Se encuentran generalmente en el dosel medio de la mayoría de los bosques, sea por su condición de ser tolerantes a la sombra, como es el caso de las palmas y de especies de árboles como *P. maxima* y *V. sebifera*. Otras de las especies de este grupo pertenecen a las especies de la familia Melastomataceae, *M. elata* y *O. bresessi*, plantas heliófitas que se pudo observar son muy permanentes en las cosechas de frutos y frecuentemente visitadas por especies de fauna como los monos *Cebus capucinus*, y roedores *Sciurus variegatoides* y *Dasyprocta punctata*, que durante las épocas de baja fructificación en los bosques primarios (enero y febrero) fueron vistas comiendo en las parcelas de bosques secundarios jóvenes.

Es importante destacar que los árboles que tuvieron flores-frutos fueron el 65 y 69% de los individuos, respectivamente. En todos los tipos de bosque, las cantidades de producción de flores-frutos fueron menores al 25%. Esto explica que la gran mayoría de las especies invirtieron la energía de sus cosechas en no todos los individuos y que esos árboles reproductivos lo hacen también parcialmente. El dosel que más produce flores-frutos es el inferior. Muchas de las especies que conforman este estrato son aquellas que cumplen todo su ciclo reproductivo en estas condiciones de tolerancia a la sombra. Algunas de ellas como *Capparis pittieri* y *Quararibea ochrocalyx* dan pocos y persistentes frutos; pero palmas como *Welfia regia* y *Socratea exorrhiza* son poblaciones de mayores cosechas, y un mismo individuo puede tener flores recientes y frutos de las cosechas anteriores en un mismo momento. Sus frutos son característicos de dispersión animal, permanecen por más tiempo y posiblemente sean menos visitados por animales frugívoros, que fueron vistos comiendo siempre en las partes más altas del bosque. Conforme se sube en el estrato vertical disminuyen las cosechas de las especies dispersadas por fauna. En los bosques secundarios jóvenes e intermedios,

algunas de las especies como *G. meiantha*, *X. sericophylla*, *D. arboreus* presentan cosechas masivas, de breve e intermedia duración y sus frutos son dispersados por viento, lo que les favorece a su capacidad de colonizar áreas de claros del bosque. La condición de producir valores bajos y alternos de flores-frutos entre ramas de un mismo individuo podría favorecer el éxito reproductivo de las especies, porque mantienen las poblaciones de polinizadores y dispersores a niveles donde la sobreabundancia de flores-frutos podría causar efectos negativos como alta depredación (Leigh y Windsor, 1990). Frankie *et al.* (1974 y 1990) concluyeron que la duración de los eventos reproductivos es altamente variable entre especies.

La separación de los sexos en dos individuos diferentes no es la más común en las especies vegetales. Se considera que una gran mayoría de las especies de árboles son monoicas y hermafroditas. Otros resultados de estudios en bosques maduros inalterados o poco disturbados, afirman que la polinización cruzada es lo predominante (Hamrick y Murawski, 1990; Bullock, 1995). Cualquier causa que reduzca del número de individuos va a bajar el número de flores por unidad de área. Esto podría afectar la eficiencia y actividad de los animales polinizadores y por ende la regeneración de muchas especies de plantas (Benítez-Malvido y Martínez Ramos, 2003). El impacto de la fragmentación sobre las poblaciones de árboles se espera que afecte negativamente y con mayor fuerza a las especies dioicas, pues algunos de los individuos pueden quedar separados y la posibilidad de la polinización se puede reducir. Dick (2001) y Dick *et al.* (2003) encontraron un efecto positivo de la fragmentación sobre el flujo de polen. Herrerías *et al.* (2006) indican que los árboles tropicales tienen diferentes respuestas hacia la fragmentación. Individuos remanentes en áreas degradadas y fragmentadas pueden tener una especial importancia en los valores de conservación, pues su biología reproductiva poco alterada y su efecto individual pueden contribuir dentro de una región a la conservación de algunas especies que se distribuyen dentro de un paisaje disperso y con diferentes usos de suelo (Holl *et al.*, 2000).

La permanencia de las especies dioicas en los registros de la regeneración, parece no ser dependiente de los tipos de bosque estudiados, secundarios jóvenes, intermedios o bosques primarios, sino de la distancia a fuentes de semilla. Todas las especies registradas como dioicas aparecieron en las listas del inventario de árboles, pero se desconoce el tipo de sexo de los individuos marcados. Otro factor posible, es el gremio ecológico de la especie. *Brosimum guianense*, *Brosimum lactescens*, *Guarea guidonia*, *Protium panamense*, *Virola koschnyi*, *Virola sebifera*, son esciófitas, con capacidad de crecer en condiciones de poca luz. *Dendropanax arboreus*, *Simarouba amara*, *Hampea appendiculata*, *Pouroma bicolor* crecen y permanecen bajo condiciones de alta luminosidad y su sobrevivencia es baja en el tiempo, pues su número de individuos decrece conforme aumenta la sombra del bosque. Tal parece que la permanencia o salida de las especies que regeneran en el bosque no tuvo que ver con el tipo de reproducción.

El éxito reproductivo de las especies de árboles depende de la cantidad de semilla que se produce, pero también del éxito de la dispersión y la germinación (Adler y Kielipinski, 2000). Durante los dos períodos de transición de la estación seca a lluviosa ocurrió una importante diseminación de frutos de los árboles seguida por brotes de plántulas de las especies de árboles que pueden germinar bajo un dosel completo, pero que después necesitan luz para crecer. Estos patrones de diseminación y brote de plántulas pueden deberse a los patrones de floración y fructificación, a mejores posibilidades de dispersión o a que las relaciones favorables de agua están aseguradas (Foster, 1982). También se debería considerar que durante mediados de la estación lluviosa ocurre la caída máxima de árboles, lo que podría fortalecer la selección de la diseminación y brote cerca del comienzo de las estaciones (Brokaw, 1985) en las especies que necesitan de claros para sobrevivir. Germinar y aparecer como plántula optimiza las probabilidades de que haya una planta en un claro en unos pocos meses después. Las plantas pioneras diseminadas por el viento sueltan sus semillas en febrero y marzo, durante las tormentas de inicio de lluvia que también forman los claros. Parece entonces que existe una situación paralela entre los picos estacionales de floración y fructificación con los de perturbación por claros en el bosque, aunque se conoce que muchas especies pioneras permanecen latentes por mucho tiempo en el suelo del bosque (Vasquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1983).

Norden *et al.* (2009) encontraron que si se analiza la regeneración, la acumulación de especies

de árboles, y el grado de similitud entre los sitios para estos mismos lugares de estudio, los cuatro bosques secundarios son bastante similares con respecto a los árboles (diámetros  $\geq 5$  cm), pero entre todos los tipos de bosque la regeneración fue muy parecida. En los bosques maduros, toda la regeneración es similar a los árboles.

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 pueden carecer de criterios ecológicos como la temporalidad de los patrones de producción de semillas, la distribución del número de individuos reproductivos por estrato, la identificación de las especies dioicas, la calidad de la regeneración ya que usualmente los sistemas de producción maderera se concentran en áreas fragmentadas y en estimular el crecimiento volumétrico de los árboles de futura cosecha (Verissimo *et al.*, 1992; Quirós y Finegan, 1994; Guariguata, 1998). Como consecuencia, las altas tasas de deforestación, fragmentación y la dinámica poblacional, han afectado los patrones espaciales de dispersión de las semillas, reclutamiento de árboles, composición y comportamiento de la flora y fauna (Leigh *et al.*, 1993).

El éxito reproductivo de especies vegetales del sotobosque debería ser considerado como un verificador de criterios e indicadores para la conservación de la biodiversidad en bosques manejados y podría ser medido por el número de individuos y la cantidad proporcional de frutos. 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. La dinámica de las poblaciones de árboles es fundamental para el mantenimiento de la alta diversidad de los bosques húmedos tropicales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adler, GH; Kielpinski, KA. 2000. Reproductive Phenology of a Tropical Canopy Tree, *Spondias mombin*. *Biotropica*. 32 (4): 686-692.
- Adler, GH; Lambert, TD. 2008. Spatial and temporal variation in the fruiting phenology of palms in isolated stands. *Plant Species Biology*. 23 (1): 9-17.
- Benítez-Malvido, J; Martínez-Ramos, M. 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica*. 35(4):530-541.
- Brokaw, NVL. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. **In** The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Eds. STA. Pickett; PS. White. New York, US. The Academic. p. 53-59.
- Bullock, SH. 1995. Plant reproduction in Neotropical dry forests. **In** Seasonally dry tropical forest. Eds. SH. Bullock; HA. Mooney; E. Medina. Cambridge, UK. Cambridge University Press. p. 277-303.
- Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press. 943 p.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. *Journal of Ecology* 60(1): 147-170
- Dick, CW. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268:2391-2396.
- Dick, CW; Etchelecu, G; Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology*. 12: 753-764.
- Foster R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. **In** The ecology of a tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long Term Changes. Eds. EG. Leigh Jr; AS. Rand y DM. Windsor. Washington, US. Smithsonian Institution Press. p. 151-172
- Fournier, LA. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. *Turrialba*. 24:422-423



- Frankie, GW; Baker, HG; Opler, PA. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical-wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 62: 881-919.
- Frankie, GW; Vinson, SB; Newstrom, LE; Barthel, JF; Haber, WA; Frankie, JK. 1990. Chapter 4: Plant phenology, pollination ecology, pollinator behaviour and conservation of pollinators in Neotropical dry forest. *In* Reproductive ecology of tropical forest plant. Eds. KS. Bawa; M. Handley. Canforth, UK. UNESCO. 7 vols. p. 37-47.
- Guariguata, M. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Turrialba, CR. CATIE. Serie Técnica: Informe Técnico No. 304. 27 p.
- Hamrick, JL; Murawski, DA. 1990. The breeding structure of tropical tree populations. *Plant Species Biology*. 5(1):157-165.
- Henderson, A; Fischer, B; Scariot, A; Whitaker Pacheco, MA; Pardini, R. 2000. Flowering phenology of a palm community in a central Amazon Forest. *Brittonia*. 52(2): 149-159.
- Herrerías-Diego, Y; Quesada, M; Stoner, KE; Lobo, JA. 2006. Effects of forests Fragmentation on Phenological Patterns and Reproductive Success of the tropical Dry Forest Tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology*. 20(4):1111-1120
- Holdridge, LR. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, CR. IICA. 216 p.
- Holl, KD; Loik, ME; Lin, EHV; Samuels, IA. 2000. Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. *Restoration Ecology*. 8(4): 339-349.
- Huxley, PA. 1983. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems. *In* Plant research and agroforestry. Ed. PA. Huxley. Nairobi, KE. ICRAF. p. 503-525.
- Leigh Jr; EG; Windsor, DM. 1990. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de la isla de Barro Colorado. *In* *Ecología de un Bosque Tropical*. Ed. EG. Leigh Jr. Balboa, PA. Smithsonian Tropical Research Institute. s.p.
- Leigh, EG; Wright, SJ; Herre, EA; Putz, FE. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology*. 7: 76-102.
- Mooney, HA; Bjorkman, O; Hall, AE; Medina, E; Tomlinson, PB. 1980. The study of physiological ecology of tropical-current status and needs. *Bioscience* 30:22-26.
- Newstrom, LE; Frankie, GW; Baker, HG; Colwell, RK. 1994. Diversity of long term flowering patterns. *In* *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. Eds. LA. Mc Dade; KS. Bawa; HA. Hesperheidae; GS. Hartshorn. Chicago, US. University of Chicago Press. p. 142-160.
- Norden, N; Chazdon, RL; Chao, A; Jiang, YH; Vélchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12: 1-10.
- Quesada, M; Stoner, KE; Lobo, JA; Herrerías – Diego, Y; Palacios-Guevara, C; Murguía-Rosas, MA; Salazar, KAO. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Quesada, M; Stoner, KE; Rosas Guerrero, V; Palacios-Guevara, C; Lobo, JA. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry forest: implications for the reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia*. 135:400-406
- Quirós, D; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica. Turrialba, CR. CATIE. Serie Técnica: Informe Técnico No. 225. 25 p.
- Ramírez, CS; Armesto, JJ. 1994. Flowering and fruiting patterns in temperate rainforest of Chiloé, Chile – Ecologies and climatic constraints. *Journal of ecology*. 82(2): 353-365.
- Stacy, EA; Hamrick, JL; Nason, JD; Hubbell, SP; Foster, RB; Condit, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of tree species. *The American naturalist*. 148(2):275-298.
- Thies, W; Kalko EKV. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C.castanea* (Phyllostomidae). *Oikos*. 104: 362-376.
- Vasquez-Yanes, C; Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 24:69-87.
- 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. 55: 169-199.

Williams, L; Meave, J. 2002. Patrones Fenológicos. **In** Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Eds. M. Guariguata; G. Kattan. Cartago, CR. LUR. p. 408-431.