



Kurú: Revista Forestal (Costa Rica) 4(10), 2007

ARTÍCULO CIENTÍFICO

Fenología reproductiva de las especies del dosel superior en seis sitios de la Región Huetar Norte de Costa Rica

Braulio Vílchez¹
Robin Chazdon²
Wendy Alvarado¹

Resumen

Se presenta la fase reproductiva de las especies del dosel superior del Bosque Secundario Tropical del primer año de mediciones. Las mediciones se llevaron a cabo dentro de seis parcelas de una hectárea, instaladas por el proyecto Bosques en la Región Huetar Norte en Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Las especies encontradas se clasificaron en tres grupos: comerciales, no comerciales y palmas. Se anotó mensualmente la cantidad de floración y fructificación según la metodología de Fournier (1974) modificada. Las evaluaciones se hicieron durante doce meses, desde julio del 2005 hasta junio del 2006. Se encontró más fructificación que floración para los tres grupos definidos. Las especies comerciales presentaron mayor porcentaje de individuos (42,9%) en ambas fenofases. El número de individuos encontrados en estado reproductivo también depende de la influencia en el comportamiento reproductivo de algunas especies. *Welfia regia* fue la palma con más individuos reproductivos, y fue más abundante en los bosques maduros. El mes de octubre 2005 fue el de menor floración. Las especies del grupo comerciales alcanzó sus valores máximos de floración en los meses de julio 2005 y enero 2006 y la fructificación tuvo sus máximos de octubre 2005 a diciembre 2006. Las especies del grupo no comercial alcanzaron valores máximos de floración en los meses de agosto 2005 y enero 2006 y la mayor producción de frutos fue en los meses de octubre 2005 y marzo 2006.

Palabras clave: Bosque secundario tropical, Fenología, Floración, Fructificación, Estacionalidad.

Abstract

Reproductive phenology of canopy and emergent species in six forests of the North Huetar Region of Costa Rica. The reproductive behaviour of species in the top level during the first year in Tropical Secondary Forest was studied. The studied was carried out in six plots of one hectare of Bosques Project in Región Huetar Norte, Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. The species were divided in three groups: commercial, non commercial and palms. Monthly observations were taken for two phenology events, flowering and fruits by Fournier Methodology. The measures were made between July 2005 and June 2006. Fructification was stronger than flowering in all the groups. The Commercial Species had the major percentage on individuals in both phenology events. The number of individuals in reproductive phase depends of the influence of reproductive

¹ Instituto Tecnológico de Costa Rica. bvilchez@itcr.ac.cr, wendyalvarado@gmail.com

² University of Connecticut. chazdon@uconn.edu.

behaviour of some species. *Welfia regia* was the maximum of individuals reproductive and the most abundant in all the older forests. October was the minimum flowering. The commercial species of was the maximum flowering between July 2005 and January 2006. Fruits was the maximum October 2005 and December 2006. Non commercial species was the maximum flowering between August 2005 and January 2006 and fructification in October 2005 and March 2006.

Keywords: Tropical secondary forest, Phenology, Flowering, Fruiting, Seasonality.

INTRODUCCIÓN

La fenología ha sido tratada por muchos autores desde hace mucho tiempo. De esos estudios se pueden deducir dos corrientes principales; la primera defiende que ésta debe ser vista como eventos biológicos periódicos que tienen relación con los factores ambientales, principalmente las variaciones estacionales de las condiciones climáticas (Heuvel dop *et al*, 1986). En la segunda, Terborgh (1992), define la fenología como la temporalidad de la floración y fructificación en un ciclo anual y propone que estas manifestaciones pueden ser independientes de eventos climáticos. Como se puede observar, estas dos tendencias se diferencian en que una asegura que el comportamiento de las especies de árboles depende de patrones externos a la planta como la precipitación y otra, que es endógena o dependiente de factores fisiológicos de la especie ó del individuo.

Las aplicaciones de la fenología, en general, tienen que ver con la conservación, mejoramiento y manejo de especies. En ecosistemas naturales, el conocimiento y la comprensión de los patrones fenológicos de especies arbóreas son de interés básico en estudios ecológicos sobre las épocas de floración, fructificación, la cantidad de follaje, brotación de hojas y frutos, y su relación con factores climáticos ó estímulos ambientales (Fournier, 1967; Bullock y Bawa, 1981; Bullock *et al*, 1983; Céspedes, 1991). Además, contribuyen a la búsqueda de la optimización del rendimiento de las especies de mayor importancia para el hombre (Heuvel dop *et al*, 1986). Según Vilchez *et al* (2004), en el aprovechamiento forestal, la fenología contribuye para la toma de decisiones de cuánto y cómo realizar los planes de corta, pues tiene un efecto directo sobre la regeneración de especies vegetales, así como en el comportamiento, migración y dieta de la fauna.

El estudio de los eventos fenológicos enfrenta grandes retos, debido a la complejidad y la gran variabilidad compositiva de los bosques tropicales (Heuvel dop *et al*, 1986). Williams y Meave (2002) indican que la distribución geográfica de los estudios sobre fenología de bosques lluviosos neotropicales es tremendamente desigual y no ha ocurrido en todas las regiones. Este sesgo geográfico restringe la posibilidad de detectar patrones fenológicos de áreas, ecosistemas ó sitios más específicos, debido a que describen patrones generales que son algunas veces correlacionados con causas o factores que provocan algún evento fenológico (Frankie *et al*, 1974; Opler, *et al*, 1980). De esta manera, por la gran diversidad de los bosques tropicales, los lugares de estudios realizados y generalidad de los patrones encontrados, es que aún faltan estudios que aumenten la comprensión de los ecosistemas tropicales. En bosques secundarios, aún son insuficientes los estudios descriptivos de los patrones de floración y fructificación de las especies del dosel superior de bosques de diferentes edades, que ayuden a comprender el funcionamiento reproductivo y regenerativo de estos bosques, y con ello, la posibilidad de un manejo adecuado que permita la producción sostenida en el tiempo.

El objetivo general de este trabajo, fue mostrar la temporalidad de los eventos fenológicos de las especies que componen el dosel superior de bosque secundario y primario tropical en un ciclo anual.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación, clima, topografía y suelos

El estudio se realizó en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica, específicamente en 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. 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 (Holdridge, 1987), el sitio pertenece a la Zona de vida de Bosque muy húmedo premontano transición a basal y Bosque muy húmedo tropical. 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 en la Región Huetar Norte en Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Los sitios evaluados fueron:

I. Secundario joven:

Sitio 1: Juan Enríquez (JE). Es un bosque secundario 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 encuentran algunas especies frutales como remanentes. El terreno 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 su misma edad. Mantiene iguales condiciones topográficas que el sitio 1 y al este limita con Finca La Martita, la cual mantiene en este punto cardinal un bosque primario.

II. Secundario intermedio:

Sitio 3: Lindero El Peje Bosque Secundario (LPBS). Este bosque secundario se encuentra dentro de la Estación Biológica La Selva y la parcela específicamente, en un solo bloque con sectores quebrados y planos. Su edad es de 29 años, es un terreno abandonado luego de ser utilizado con fines agrícolas, 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. Este bosque tiene 21 años de edad y su uso anterior fue agrícola. La topografía del sitio es quebrada, aunque hay sectores con pendiente de cero grados.

III. Bosque maduro:

Sitio 5: Lindero El Peje Bosque Primario (LPBP). Es un bosque primario sin evidencias de intervención humana. Se ubica dentro de la misma estación biológica, con características

topográficas de pendientes de 10% y de 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 entre ellas por el Río Sarapiquí.

Se evaluaron mensualmente los individuos del dosel superior del bosque durante los primeros 12 meses de investigación, desde julio del 2005 hasta junio del 2006. Las copas de los árboles se midieron con binoculares desde el piso del bosque. El estadio de floración-fructificación fue evaluado usando una escala de cinco puntos, de acuerdo con la metodología de Fournier (1974), la cual aplica la siguiente escala:

- 0: Ausencia de la característica
- 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%

Además, se clasificaron las especies en tres categorías:

- Comerciales
- No Comerciales
- Palmas.

Se consideraron especies comerciales las catalogadas como maderables; según Jiménez *et al* (1999).

RESULTADOS

En el Cuadro 1 se puede observar la cantidad de individuos florecidos o fructificados por tipo de vegetación en los seis sitios de estudio.

Cuadro 1. Especies e individuos florecidos y fructificados por tipo de vegetación en seis sitios. Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

Grupo	Especies (n)	Individuos (n)		
		Flor	Fruto	Total
Comerciales	22	114	236	350
No comerciales	43	81	159	239
Palmas	8	33	264	298
Total	73	228	659	887

En los tres grupos se encontró un total de 887 individuos con actividad reproductiva, correspondiente a 73 especies, de las cuales 22 son comerciales, 43 no comerciales y 8 especies de palmas. Ello indica que hay una mayor abundancia relativa de especies no comerciales en estado reproductivo (59%), seguido por el grupo de las comerciales (30,1%) y las palmas (10,9%).

Siete individuos presentaron simultáneamente floración y fructificación. Las especies comerciales vistas con ambas fenofases fueron *Goethalsia meiantha* y *Pentaclethra macroloba*. En las palmas, dicho evento ocurrió en *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*. La fructificación fue la fenofase que se encontró con mayor abundancia en las palmas. Ninguna de las especies no comerciales floreció ni fructificó al mismo tiempo.

De los eventos fenológicos evaluados un 74,3% correspondió a la fructificación y un 25,7% a la floración. Cabe recalcar que en los tres grupos definidos se encontró más fructificación que floración.

De los tres grupos de vegetación, el de las especies comerciales presentó mayor porcentaje de individuos (39,5%) en ambas fenofases, seguido por las palmas (33,6%) y las especies no comerciales (26,9%).

Se presentó una tendencia decreciente en la cantidad de individuos que alcanzan el máximo de floración (Cuadro 2). Del total de 880 individuos, 74% no florecieron (653). La mayoría de ellos -un 52,6% (120)- no alcanzan valores mayores al 25% de sus copas (categoría 1). Un 22,4 % (51) obtuvo categoría 2 y las categorías 3 y 4 estuvieron cercanas al 12,5 %.

Cuadro 2. Individuos en cada una de las categorías de floración de la escala de cinco puntos por tipo de vegetación en seis sitios estudiados. Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

Grupo	Individuos/categoría (n)					Total
	0	1	2	3	4	
Comerciales	234	49	27	20	18	348
No comercial	164	45	21	6	9	245
Palmas	254	26	3	2	2	287
Total	652	120	51	28	29	880

Se observa una tendencia decreciente en la cantidad de individuos que alcanzan el máximo de fructificación (Cuadro 3). De los 659 con frutos, un 56,7% (374) no alcanzan valores mayores al 25% de sus copas (categoría 1); un 20,5% (135) obtuvo categoría 2, un 11,8% la categoría 3 y un 11% la 4.

Cuadro 3. Individuos en cada una de las categorías de fructificación de la escala de cinco puntos por tipo de vegetación en seis sitios estudiados. Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

Grupo	Individuos/categoría (n)					Total
	0	1	2	3	4	
Comerciales	112	117	51	38	30	348
No comercial	87	111	18	12	17	245
Palmas	22	146	66	28	25	287
Total	221	374	135	78	72	880

El sitio con más individuos reportados para floración y fructificación fue Lindero El Peje Bosque Primario con 24,5%, seguido por Lindero El Peje Bosque Secundario con 17,1% (Cuadro 4). Sin embargo, Juan Enríquez (secundario joven) se encontró con más árboles florecidos (25,9%) y Lindero el Peje Bosque Primario con más fructificación (27,5%), de la cual un 65% lo aportaron las palmas, predominantemente *Welfia regia* y *Socratea exorrhiza*.

Cuadro 4. Individuos florecidos y fructificados por sitio en cada uno de los seis lugares de estudio. Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

Sitio	Especies (n)	Individuos (n)		
		Flor	Fruto	Total
Juan Enríquez	29	59	90	149
El Bejuco	25	42	76	118
Lindero El Peje Bosque Secundario	17	36	116	152
Lindero Sur	18	38	82	120
Lindero el Peje Bosque Primario	22	36	181	217
Selva Verde	21	17	114	131
Total	132	228	659	887

El número total de especies (132), presentado en el Cuadro 4, se debe a que hay algunas de éstas que se repiten entre sitios. Del total de 73 especies encontradas con algún evento fenológico, los bosques secundarios más jóvenes reportaron un mayor número de especies. Juan Enríquez fue el sitio que presentó mayor abundancia relativa (40%) seguido por El Bejuco (34%), los bosques primarios (30,1% y 28,8% para los sitios 5 y 6, respectivamente) y por último los bosques secundarios intermedios (23,3% y 24,6% para los sitios 3 y 4, respectivamente). En el anexo se presenta la lista total de especies encontradas.

Con respecto a las palmas, la mayor cantidad reportadas con flores y frutos correspondieron a los dos bosques primarios, Lindero El Peje Bosque Primario y Selva Verde, con un total de 69,1% (Cuadro 5). En los bosques secundarios intermedios el porcentaje de individuos en etapas reproductivas fue de 23,2% y en los bosques jóvenes solo un 7,7%.

Cuadro 5. Individuos por especie de palmas que florecieron y fructificaron en cada uno de los sitios de estudio. Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

Especie	Sitio*						Total
	JE	EB	LPBS	LS	LPBP	SV	
<i>Astrocaryum confertum</i>	0	9	3	0	0	0	12
<i>Bactris gasipaes</i>	7	4	0	0	0	0	11
<i>Cryosophila warscewiczii</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Euterpe precatória</i>	0	0	6	7	9	12	34
<i>Iriartea deltoidea</i>	0	0	4	0	20	17	41
<i>Prestoea decurrens</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Pholidostachys pulchra</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Socratea exorrhiza</i>	0	2	36	11	19	1	69
<i>Welfia regia</i>	1	0	2	0	81	44	128
Total	8	15	51	18	132	74	298

* Secundario joven: Juan Enríquez (**JE**); Secundario joven: El Bejuco (**EB**); Secundario intermedio: Lindero El Peje Bosque Secundario (**LPBS**); Secundario intermedio: Lindero Sur (**LS**); Bosque maduro: Lindero El Peje Bosque Primario (**LPBP**); Bosque maduro: Selva Verde (**SV**).

Welfia regia fue la palma con más individuos reproductivos, y fue más abundante en los bosques maduros o primarios. *Bactris gasipaes* se encontró en El Bejuco y Juan Enríquez (sitios más jóvenes). *Euterpe precatoria*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Welfia regia* se encontraron en los sitios con bosque de edad intermedia y madura (Lindero El Peje Bosque Secundario, Selva Verde, Lindero El Peje Bosque Primario y Lindero Sur; en este último sitio se encontró solamente *Euterpe precatoria* y *Socratea exorrhiza*).

En el Cuadro 6 se presentan las especies que se encontraron exclusivamente en un sitio con algún evento fenológico.

Cuadro 6. Especies encontradas en un solo sitio en alguna fenofase reproductiva de los seis lugares de estudio. Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

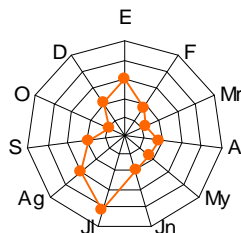
Especie	Familia	Sitio*					
		JE	EB	LPBS	LS	LPBP	SV
<i>Apeiba membranacea</i>	Malvaceae					■	
<i>Calophyllum brasilense</i>	Clusiaceae						■
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Urticaceae	■					
<i>Colubrina spinosa</i>	Rhamnaceae						■
<i>Cryosophila warscewiczii</i>	Areaceae					■	
<i>Eugenia</i> sp.	Myrtaceae						■
<i>Hampea appendiculata</i>	Malvaceae				■		
<i>Inga</i> sp.	Fabaceae					■	
<i>Inga speciosa</i>	Fabaceae	■					
<i>Inga thibaudiana</i>	Fabaceae	■					
<i>Pholidostachys pulchra</i>	Areaceae					■	
<i>Prestoea decurrens</i>	Areaceae					■	
<i>Protium confusum</i>	Burseraceae			■			
<i>Rollinia pittieri</i>	Annonaceae	■					
<i>Senna papilosa</i>	Fabaceae	■					
<i>Spachea correae</i>	Malphiaceae		■				
<i>Talauma gloriensis</i>	Magnoliaceae						■
Total	17	5	1	1	1	5	4

* Secundario joven: Juan Enríquez (JE); Secundario joven: El Bejuco (EB); Secundario intermedio: Lindero El Peje Bosque Secundario (LPBS); Secundario intermedio: Lindero Sur (LS); Bosque maduro: Lindero El Peje Bosque Primario (LPBP); Bosque maduro: Selva Verde (SV).

Se encontró un total de 11 familias, 15 géneros y 17 especies en estado reproductivo en un solo sitio de los seis lugares de estudio. El 52,9% de éstas estuvo en bosques viejos o primarios, seguido por los bosques jóvenes con un 35,3%, mientras que los bosques de edad intermedia apenas un 11,8%.

En la Figura 1 se observa el patrón anual de distribución de la floración y fructificación en los lugares evaluados.

Floración



Fructificación

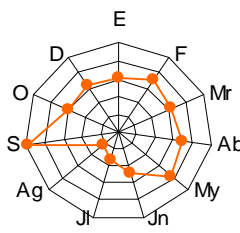


Figura 1. Patrón anual (por mes) de floración y fructificación en los seis sitios de estudio. Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

Nota: las letras indican cada uno de los meses del año.

El patrón de floración demuestra que durante el periodo de estudio, hubo tres aumentos en la cantidad de individuos florecidos, específicamente en los meses de enero, julio y agosto.

Por otro lado, la fructificación fue más regular durante un período de siete meses, bajó de junio a agosto de forma progresiva y finalmente se dio un gran incremento en el mes de setiembre.

La máxima floración fue en el mes de julio para el grupo de las especies comerciales (Figura 2). Este mismo grupo experimenta un descenso paulatino en el transcurso de los meses desde julio hasta octubre, donde se observó un menor número de individuos en floración. Posteriormente, se da otro aumento hasta enero, para luego decaer hasta mayo del siguiente año. Al final, en junio del 2006 se experimentó una fuerte recuperación de la floración de las especies comerciales. El mes de octubre fue el de menor floración. El mayor número de individuos de las especies no comerciales, florecieron en el mes de enero, para luego decaer hasta marzo y a partir de aquí, se observó un

continuo y leve incremento. Las palmas fueron las que reportaron menor cantidad de individuos en flor, al parecer porque su época de floración es muy corta. Sin embargo, tuvieron individuos florecidos durante casi todo el año.

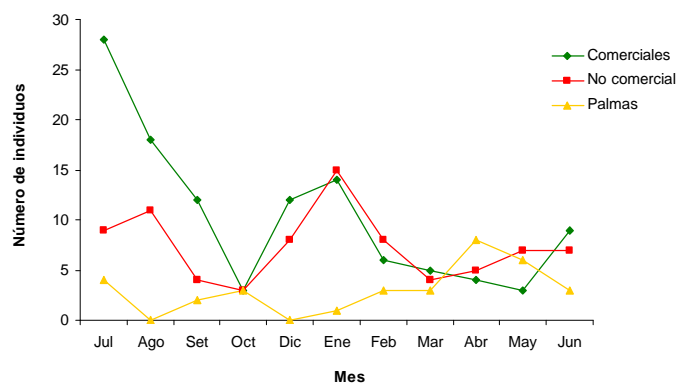


Figura 2. Individuos florecidos por mes en las diferentes categorías de vegetación en seis sitios. Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

Con respecto a la fructificación, las especies comerciales tuvieron su máximo del mes de octubre a diciembre del 2005 y coincide con el descenso hacia los valores mínimos de floración (Figura 3).

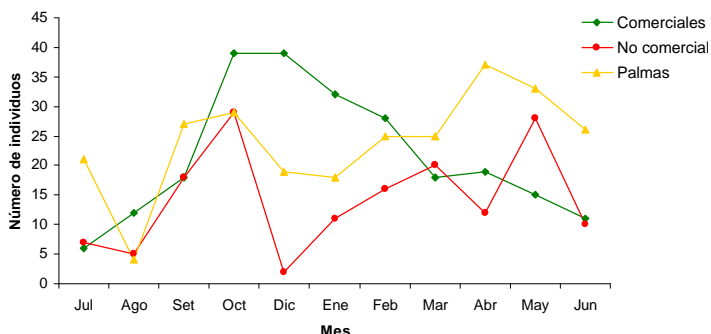


Figura 3. Número de individuos fructificados por mes en las diferentes categorías de vegetación en los seis sitios, Región Huetar Norte, Heredia, Costa Rica. 2005-2006.

En las palmas una baja en agosto del 2005, pero se dieron dos máximos en los meses de octubre y abril. Hubo frutos de palmas todo el año.

La mayor fructificación de las especies no comerciales se inicia en agosto y alcanza el mayor pico también en octubre, decae hasta un mínimo en diciembre, pero aumenta paulatinamente hasta marzo, de allí baja y vuelve a subir en mayo.

DISCUSIÓN

El estudio de los ritmos biológicos cíclicos enfrenta grandes retos, debido a la complejidad de los ecosistemas tropicales. En particular, la búsqueda de patrones generales se ve obstaculizada por la gran variedad de especies con comportamientos biológicos e historias evolutivas diferentes (Williams y Meave (2002). Sin embargo, el estudio de la fenología es trascendental para el entendimiento de la dinámica, coexistencia y conservación de las numerosas especies de los bosques tropicales.

Entre las limitantes del presente trabajo, se puede mencionar que se sintetiza el primer año de mediciones de la fenología de sólo seis parcelas de una hectárea en bosques húmedos y lluviosos de bajura del geotrópico, con una estación seca corta ó ausente. Dos de las áreas de estudio corresponden a bosques primarios y cuatro de bosques secundarios de diferentes edades. Se debe aumentar preferiblemente el tiempo de mediciones, el área de muestreo y el número de repeticiones a través de la región. Sin embargo, el número de individuos para cada uno de los tipos de vegetación es grande. Cabe destacar que es trascendental analizar la cantidad de individuos por especie, para así poder determinar la influencia de cada una de éstas con mayor certeza. Al no tomar en cuenta el posible efecto de fenómenos climáticos como El Niño ó La Niña, con sus consecuentes disminuciones y aumentos de precipitación en la región de estudio, se puede omitir la influencia de los eventos climáticos en el comportamiento reproductivo de algunas de las especies. Otra limitante fue que se trabajó en bosques secundarios con diferentes edades y estadios de sucesión, con diferentes alturas, tamaño de claros, cantidad y distribución de la luz, así como la densidad del dosel. Se puede afirmar que esta síntesis no es exhaustiva, pues los estudios del comportamiento vegetal deben ser más amplios.

El término fenología pasó por un proceso de cambios, donde se partió por describir la temporalidad de los eventos biológicos cíclicos y su relación con la estacionalidad climática. Sin embargo, numerosos estudios mostraron que la periodicidad de los eventos fenológicos no siempre está relacionada con el clima, lo que hizo que esta definición fuera considerada incorrecta (Williams y Meave (2002). Actualmente, se conoce como la determinación de la periodicidad biológica de las plantas (Harvey y Pagel, 1995) y los ciclos que la componen son conocidos como fenofases, las cuales son útiles para distinguir el ciclo de vida de las plantas en dos categorías: vegetativas y reproductivas. La primera incluye básicamente la producción de hojas nuevas y la caída de éstas. El presente trabajo enfatizó la reproductiva, la de floración y fructificación, pues son las que terminan de completar el ciclo biológico de las especies de plantas y determinan mucho de la dinámica, composición y patrones de colonización de las especies vegetales.

Los datos obtenidos del número de individuos florecidos y fructificados, indican que la descripción de las fenofases reconoce etapas de desarrollo, y no se debe perder de vista que existen interrelaciones entre ellas y pueden ocurrir juntas en una especie ó individuo (van Schaik *et al*, 1993). Estas fenofases no siempre fueron excluyentes; algunas especies que presentaron simultáneamente floración y fructificación fueron: *Goethalsia meiantha*, *Pentaclethra macroloba*, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*, todas éstas son abundantes en los bosques estudiados y sus ciclos de reproducción ocurren prácticamente todos los años. La posibilidad de la simultaneidad de ambas fenofases, puede deberse a que un individuo ó especie no florece completamente en un mismo tiempo, no todos los árboles florecen en igual fecha y en toda su intensidad, pues se observan diferencias entre individuos y entre las ramas de una misma planta. Los resultados comprueban que una cuarta parte de los individuos florecieron y los que llegaron a cubrir completamente sus copas de flores son pocos. La permanencia de los frutos en las plantas de varias especies puede ser otro factor de simultaneidad, pues se observó que en varias especies de palmas es prolongada, y permanecen por mucho tiempo sin caerse ó ser removidas por animales dispersores como murciélagos.

La cantidad de especies en alguna fenofase reproductiva varía de un año a otro y de una estación a otra. Varios autores señalaron los factores climáticos como la duración de la estación seca entre las principales variables que afectan el comportamiento reproductivo de las especies (Augsburger, 1990; Foster, 1990a). Las corrientes polares del hemisferio occidental (los vientos del norte) que se dirigen hacia las regiones tropicales, pueden alterar los ciclos de fructificación, pues provocan variaciones en la precipitación, que a su vez afectan la emergencia, la permanencia ó la caída de la floración y por ende, la cantidad de frutos también.

Los bosques secundarios jóvenes tienen una mayor cantidad de especies en flor ó fruto, porque 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/o frutos (Louman *et al*, 2001). El aumento en la composición florística de los bosques secundarios en estado sucesional más avanzados, crea una mayor variedad de alturas en las diferentes partes del área de estudio. Algunas de las especies pueden crecer más que otras, y forman más estratos en la estructura vertical del bosque, así como también se afecta el ancho de las copas, donde los más altos son las de mayor área de copa y los de estratos de menor altura de los árboles vecinos, que también forman parte del dosel superior, reciben menor cantidad de luz y por ello la oportunidad de reproducirse. Las especies del dosel intermedio, que se desarrollan en los bosques primarios, están adaptadas para cumplir todo su ciclo reproductivo bajo condiciones de poca luz. Varias especies de árboles y palmas, presentes en estos bosques, son los que hacen que superen a los secundarios de edad avanzada, en la cantidad de especies y de individuos en estado reproductivo.

La edad de los sitios estudiados parece no afectar la cantidad de individuos en reproducción. Esta variabilidad puede deberse a respuestas particulares de las especies ó gremios que conforman la comunidad, así como a las formas de vida, la biología reproductiva de las especies, la posición fitosociológica de los individuos en el dosel, así como a condiciones climáticas como la precipitación, la temperatura, la radiación solar, la intensidad y duración de la estación seca (Rathcke & Lacey, 1985; Primack, 1985; Newstrom *et al*, 1994 a y b).

Otros autores como Borchert (1980), con trabajos en *Erythrina poeppigiana*, afirman que la fenología de los árboles es una compleja manifestación de eventos endógenos (niveles internos de reguladores del crecimiento u hormonas) y no tanto del efecto de la luz ó del clima. Frankie *et al* (1974), en trabajos realizados en la Estación Biológica La Selva, indican que los árboles del dosel superior son más dependientes de los factores de clima y que los del dosel medio e inferior dependen más de factores endógenos. Estos mismos autores, señalaron que la tendencia de la fenología floral presenta un aumento en la época de sequía, con otro pico importante al inicio de la

estación lluviosa; por otro lado, la producción de frutos se presenta de manera más continua durante el año, con un aumento durante las lluvias. El presente trabajo coincide con lo reportado por estos autores.

Desde el punto de vista de la dinámica, colonización, composición y dispersión de semilla, es importante tener claro que las producciones de frutos son heterogéneas y hasta impredecibles por la complejidad de factores que intervienen desde la floración, hasta el desarrollo del fruto y su dispersión. Del total de la cantidad de individuos que fructificaron en este trabajo, un 56,7% no alcanza valores mayores al 25% de sus copas. Muchos frutos se pierden por depredación de animales, como aves y monos ó por caída natural, lo que disminuye el número de propágulos que pueden quedar dispuestos en el bosque para germinar. Foster (1990b) afirma que la duración y la intensidad de la estación seca influye en la cantidad de frutos importantes para la alimentación de la fauna y que en algunos años la cantidad de forrajeo se extiende por más tiempo.

En los tres grupos de especies definidos como: comerciales, no comerciales y palmas, se encontró mayor cantidad de plantas fructificadas que florecidas. Según Vélchez *et al* (2004), esto puede ser por la metodología empleada. En las observaciones mensuales empleadas, varias de las especies ó individuos pueden escapar de las mediciones porque presentan eventos de poca duración, incluso efímeras (Vélchez y Murillo, 1995). Esta observación puede ser tomada en cuenta para futuros trabajos de investigación, así como por viveristas, colectores de semilla ó biólogos, forestales encargados del manejo de bosques, que requieran conocer los periodos en los que ocurre la fructificación y dispersión.

La mayor cantidad de especies de palmas en estado reproductivo en los bosques primarios, hacen pensar que para la conservación de la familia de las palmas (Arecaceae), es fundamental mantener ó ampliar la cobertura de estos bosques, pues sus polinizadores y dispersores posiblemente son poco abundantes ó no se encuentren en los bosques secundarios jóvenes. Sezen *et al* (2005), trabajaron en un bosque secundario de 20 años de edad en la Estación Biológica La Selva, con la palma *Iriarteia deltoidea*, de amplia distribución geográfica en el neotrópico (Henderson, 1990) citado por Sezen *et al.* (2005). Ellos encontraron una alta dominancia reproductiva por parte de algunos parientes, pues en 66 plantas marcadas, el 56% de los genes provenían de dos individuos, el restante 44% provenía de otras 23 palmas y 41 no tuvieron cruzamientos. En los sitios jóvenes se encontraron varios individuos adultos de la palma conocida como pejibaye (*Bactris gasipaes*), posiblemente plantados con anterioridad, durante el tiempo cuando los lugares se emplearon para agricultura y/o ganadería, pues se conoce que es una costumbre de muchos campesinos cultivarlas para consumo y venta a baja escala. Además, se pudo observar que, en las áreas donde el dosel se empieza a cerrar, esta palma empieza a morir progresivamente. Otras especies de palmas como *Astrocaryum confertum* y *Pholidostachys pulchra* al parecer son especies menos frecuentes ó raras, más propias de bosques primarios las cuales tienen baja probabilidad de ser encontradas en una determinada hectárea. En la finca El Bejuco, la abundancia de *Astrocaryum confertum* se puede deber a la colindancia con el amplio bosque primario de finca La Martita. Según De Steven *et al* (1987), el grupo de palmas es muy homogéneo en su fenología reproductiva; sin embargo, existen diferencias significativas en los patrones estacionales de cada una de ellas.

En el grupo de especies comerciales, el valor cercano al 43% correspondiente a los períodos reproductivos, se debió más a la fenofase de fructificación de *Pentaclethra maculosa* y *Goethalsia meiantha*, y no a un aumento general de todas las poblaciones.

Las especies del grupo no comercial también presentaron un comportamiento bimodal en ambas fenofases. Éstas alcanzaron valores máximos de floración en los meses de agosto y enero, y no hubo influencia de alguna especie en particular.

Aunque todas estas observaciones acerca de la fenología de bosques secundarios son relevantes para el sector forestal, quizá los aspectos de mayor importancia son los que se refieren a la planificación de diferentes actividades. En el campo silvicultural, como se mencionó anteriormente, es determinante para determinar las épocas más oportunas para la recolección de frutos ó semillas y predecir el volumen de las cosechas. En el manejo de bosques secundarios, son fundamentales en la fase del aprovechamiento, para la toma de decisiones de cuándo y cómo realizar los planes de corta; éstos se deberían hacer después de la época reproductiva, con el fin de favorecer la regeneración de especies heliófitas que se desarrollan en condiciones de espacios abiertos y promover de este modo la continuidad de las especies (Vílchez *et al*, 2004).

Otro aporte de los estudios de los eventos fenológicos, es la creación de bancos de datos que sirvan para la mayor comprensión de los diferentes tipos de bosques. Se pueden establecer comparaciones básicas para el desarrollo del conocimiento ecológico, el cual es fundamental para sustentar un manejo sostenible de los recursos y asegurar la permanencia de los mismos en el tiempo.

CONCLUSIONES

- Se encontró más fructificación que floración.
- Los porcentajes de floración y fructificación, para los tres grupos definidos, fueron respectivamente 26,3% y 73,7%.
- Las especies comerciales presentaron mayor porcentaje de individuos (42,9%) en ambas fenofases.
- La cantidad de individuos encontrados en estado reproductivo también depende de la influencia en el comportamiento reproductivo de algunas especies.
- *Welfia regia* fue la palma con más individuos reproductivos y fue más abundante en los bosques maduros ó primarios.
- La edad de los sitios estudiados parece no afectar la cantidad de individuos en reproducción.
- La floración de las especies en los sitios estudiados, mostraron un aumento en los meses de enero, julio y agosto.
- El mes de octubre fue el de menor floración.
- La fructificación fue más regular y presentó un incremento en el mes de setiembre.
- Las especies del grupo *comerciales* alcanzó sus valores máximos de floración en los meses de julio y enero y la fructificación tuvo sus máximos de octubre a diciembre.
- Las especies del grupo *no comercial* alcanzaron valores máximos de floración en los meses de agosto y enero y la mayor producción de frutos fue en los meses de octubre y marzo.

AGRADECIMIENTO

Los autores desean agradecer a los señores Mario Guevara, estudiante de la carrera de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica y Juan Romero, por su valiosa ayuda en la toma de datos de campo, identificación de especies e inigualable disposición.

BIBLIOGRAFÍA

- Augspurger, CK. 1990. Una señal para la floración sincrónica. **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. 201-218.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology* 61:1065-1074.
- Bullock, HS; Bawa, K. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rica rain Forest. *Ecology*. 62:1494-1504.
- Bullock, HS; Beach, JH; Bawa, K. 1983. Episodic Flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rican rain forest. *Ecology*. 64:851-861.
- Céspedes, R. 1991. Fenología de *Quercus semanni* Lieb. (Fagaceae) en Cartago. Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 39:243-248.
- De Steven, D; Windsor, DM; Putz, FE; De León, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*. 19:342-356.
- Foster, RB. 1990a. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. **In** Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Egbert G. Leigh, A Stanley Rand y Donald M. Windsor. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p. 219-233.
- Foster, RB. 1990b. Hambruna en la isla de Barro Colorado. **In** Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Eds. E G Leigh, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p 271-283.
- Fournier, LA. 1967. Estudio preliminar sobre la floración en el roble sabana, *Tabebuia pentaphyla* (L.) Hemsl. *Rev. Biol. Trop.* 15: 259-267.
- Fournier, LA. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- Frankie, GA; Baker, H; Opler, PA. 1974. Comparative Phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-913.
- Harvey, PH; Pagel, MD. 1995. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford, UK, Oxford University Press.
- Henderson, AJ. 1990. Arecaceae. Part. I. Introduction and the Iriarteinae. *Flora Neotropica Monographs*. 53: 1-100.
- Heuvelodp, J; Pardo, J; Quirós, S; Espinoza, L. 1986. *Agroclimatología Tropical*. San José, CR, Editorial Universidad Estatal a Distancia. p. 171-177.
- Holdridge, L R. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, CR. IICA. 216 p.

- Jiménez, Q; Estrada, A; Rodríguez, A; Arroyo, P. 1999. Manual Dendrológico de Costa Rica. Cartago, C R, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 150 p.
- Louman, B; Quiros, D; Nilsson, M. 2001. Silvicultura de Bosques Latifoliados Húmedos con Énfasis en América Central. Turrialba, CR, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). 265 p.
- Newstrom, LE, Frankie, GW; Baker, HG; Colwell, RK. 1994b. Diversity of long – term flowering patterns. **In** La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. Eds. LA McDade, KS Bawa, HA Hespeneheide and GS Hartshorn. The University of Chicago Press, USA. p. 142-160.
- Newstrom, LE; Frankie, GW; Baker, HG. 1994a. 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.
- Opler, PA; Frankie, GW; Baker, HG. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68:167-188.
- Primack, RB. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, population, individuals, and single flowers. **In** The Population Structure of Vegetation. Eds. J White; W Junk. The Netherlands. p. 571-593.
- Quirós, D; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica. Turrialba, Costa Rica, CATIE/COSUDE. 26 p. (Informe técnico N° 225).
- Rathcke, B; Lacey, EP. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Sezen, UU; Chazdon, RL; Holsinger, KE. 2005. Genetic Consequences of Tropical Second - Growth Forest Regeneration. *Science* vol 307. Consultado el 15 de ago. 2007. Disponible en <http://www.sciencemag.org>.
- Terborgh, J. 1982. Diversity and the Tropical Rain Forest. Scientific American Library. New York, US.
- van Schaik, CP; Terborgh, JW; Wright, SJ. 1993. The phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vílchez, B; Chazdon, R; Redondo, Á. 2004. Fenología de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical. (Artículo científico). (en línea). *Kurú: Revista Forestal* 1(2): 10 p. Consultado 15 junio 2007. Disponible en <http://www.itcr.ac.cr/publicaciones/revistakuru>.
- 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; 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. (Artículo científico). (en línea). *Kurú: Revista Forestal* 1(1): 14 p. Disponible en <http://www.itcr.ac.cr/publicaciones/revistakuru>.
- Williams, GL; Meave, J. 2002. Patrones Fenológicos. **In** Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Eds. M Guariguata, G Catan. Edición LUR. Cartago, Costa Rica. p 408-431.

Anexo
Especies por grupo comercial, no comercial y palmas en cada uno de los sitios evaluados estudio en la Región Huetar Norte, Costa Rica

Especie	Sitio*						Grupo
	EB	JE	LS	LPBP	LPBS	SV	
<i>Alchornea costaricensis</i>		■					No Comercial
<i>Apeiba membranaceae</i>				■	■		No Comercial
<i>Astrocaryum confertum</i>	■				■		Palmas
<i>Bactris gasipaes</i>	■	■					Palmas
<i>Balizia elegans</i>				■		■	Comercial
<i>Byrsonima crassifolia</i>		■					No Comercial
<i>Callophyllum brasiliense</i>						■	Comercial
<i>Carapa guianensis</i>						■	Comercial
<i>Casearea arborea</i>		■	■		■		No Comercial
<i>Cecropia insignis</i>			■	■			No Comercial
<i>Cecropia obtusifolia</i>		■					No Comercial
<i>Cespedesia spathulata</i>			■		■	■	Comercial
<i>Colubrina spinosa</i>						■	No Comercial
<i>Cordia bicolor</i>	■	■	■		■		Comercial
<i>Cryosophila warscewiczii</i>	■	■	■				Palmas
<i>Dendropanax arboreus</i>			■	■			Comercial
<i>Dipteryx panamensis</i>	■	■					Comercial
<i>Eugenia sp</i>						■	No Comercial
<i>Euterpe precatoria</i>			■	■	■	■	Palmas
<i>Faramea multiflora</i>				■	■		No Comercial
<i>Faramea parvibractea</i>						■	No Comercial
<i>Goethalsia meiantha</i>	■	■	■		■		Comercial
<i>Guatteria diospyriodes</i>			■	■			No Comercial
<i>Hampea appendiculata</i>			■	■			No Comercial
<i>Hernadia didimantha</i>	■						No Comercial
<i>Inga sp.</i>				■	■		No Comercial
<i>Inga spectabilis</i>		■					No Comercial
<i>Inga thiboudiana</i>			■	■			No Comercial
<i>Iriartea deltoidea</i>				■	■	■	Palmas
<i>Jacaranda copaia</i>			■	■			Comercial
<i>Laetia procera</i>	■			■	■		Comercial
<i>Mabea occidentalis</i>						■	No Comercial
<i>Miconia affinis</i>	■	■	■	■			No Comercial
<i>Miconia appendiculata</i>	■	■					No Comercial
<i>Miconia elata</i>	■	■	■	■			No Comercial
<i>Miconia punctata</i>	■					■	No Comercial
<i>Ossae brenesii</i>	■	■					No Comercial

Especie	Sitio*						Grupo
	EB	JE	LS	LPBP	LPBS	SV	
<i>Palicourea guianensis</i>	■	■					No Comercial
<i>Pausandra trianae</i>						■	No Comercial
<i>Pentaclethra macroloba</i>	■	■	■	■	■	■	Comercial
<i>Persea americana</i>		■					No Comercial
<i>Pholidostachys pulchra</i>				■	■		Palmas
<i>Piper colonense</i>	■	■					No Comercial
<i>Posoqueria grandiflora</i>						■	No Comercial
<i>Prestoea decurrens</i>				■	■		No Comercial
<i>Protium ravenii</i>					■	■	No Comercial
<i>Protium panamense</i>				■	■		Comercial
<i>Protium pittieri</i>			■	■	■		Comercial
<i>Quararibea bracteolosa</i>					■	■	No Comercial
<i>Quararibea ochrocalyx</i>				■	■		No Comercial
<i>Rollinia pittieri</i>		■					Comercial
<i>Ryania speciosa</i>	■			■	■		No Comercial
<i>Senna papillosa</i>		■					No Comercial
<i>Simarouba amara</i>	■	■	■				Comercial
<i>Socratea exorrhiza</i>	■		■	■	■	■	Palmas
<i>Spachea correae</i>	■						No Comercial
<i>Talauma gloriensis</i>						■	Comercial
<i>Tetragastris panamensis</i>						■	Comercial
<i>Virola koschnyi</i>				■	■	■	Comercial
<i>Virola sebifera</i>	■	■		■	■		Comercial
<i>Vismia baccifera</i>		■					No Comercial
<i>Vismia billbergiana</i>		■					No Comercial
<i>Vismia macrophylla</i>	■	■					No Comercial
<i>Vochysia ferruginea</i>	■	■				■	Comercial
<i>Warszewiczia coccinea</i>		■		■	■	■	No Comercial
<i>Welfia regia</i>		■		■	■	■	Palmas
<i>Xylopia sericophylla</i>		■	■	■	■		Comercial
<i>Zanthoxylum panamense</i>	■						No Comercial
Total general	25	29	18	22	17	21	

* Secundario joven: Juan Enríquez (JE); Secundario joven: El Bejuco (EB); Secundario intermedio: Lindero El Peje Bosque Secundario (LPBS); Secundario intermedio: Lindero Sur (LS); Bosque maduro: Lindero El Peje Bosque Primario (LPBP); Bosque maduro: Selva Verde (SV).