

ARTÍCULO CIENTÍFICO

Fenología reproductiva de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical

Braulio Vílchez¹
Robin Chazdon²
Alvaro Redondo³

Resumen

Se estudió la época y la fase reproductiva de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical con edades entre 12-25 años después del abandono de pastos. El trabajo se desarrolló en la Región Huetar Norte en el cantón de Sarapiquí en la provincia de Heredia, Costa Rica, América Central. Se recorrieron las parcelas del Proyecto Bosques en las áreas de El Peje y Lindero Sur, en la Estación Biológica La Selva, además de la región de la Virgen de Sarapiquí en las fincas Cuatro Ríos y la Tirimbina. Las especies fueron *Pentaclethra macroloba*, *Xylopia sericophylla*, *Goethalsia meiantha*, *Simarouba amara* y *Vochysia ferruginea*. Se anotó mensualmente la cantidad de floración, fructificación según la metodología de Fournier (1974). Las evaluaciones se hicieron por 20 meses, desde abril de 1998 a noviembre de 1999. Todas las especies estudiadas florecieron y fructificaron durante el período de estudio. La cantidad de árboles florecidos y fructificados varió entre las especies. Los individuos reproductivos de las cinco muestras fue menor a la cantidad total de árboles encontrados; los porcentajes de floración y fructificación fueron respectivamente 9,8 y 10,8%. Se encontró una correlación baja entre precipitación y las fenofases estudiadas. La precipitación favoreció un incremento en la cantidad de flores de *Pentaclethra macroloba* y *Xylopia sericophylla*. Todas estas especies están listas para su dispersión durante e inmediatamente después de la época seca. *Pentaclethra macroloba* tuvo sus frutos regularmente en el año y su reproducción fue más constante e independiente del clima.

Palabras clave: Fenología, Floración, Fructificación, *Pentaclethra macroloba*, *Xylopia sericophylla*, *Goethalsia meiantha*, *Simarouba amara*, *Vochysia ferruginea*, Bosque secundario tropical, Costa Rica.

Abstract

Reproductive phenology of five species of Tropical wet secondary forest. The reproductive phenology of five abundant canopy tree species in secondary forests 12–25 years old was examined. This research was conducted in the North Huetar Region, Sarapiquí county, Heredia province, Costa Rica, Central America. Two plots were located at La Selva Biological Station (El Peje and Lindero Sur) and two plots were located on private farms near La Virgen of Sarapiquí region (Cuatro Rios and Tirimbina). The species studied were *Pentaclethra macroloba*, *Xylopia sericophylla*, *Goethalsia meiantha*, *Simarouba amara* and *Vochysia ferruginea*. The monthly amount of flowering and fruiting for these species, was recorded according to Fournier's methodology (1974). The measurements were taken

¹ Instituto Tecnológico de Costa Rica. bvilchez@itcr.ac.cr.

² University of Connecticut. chazdon@uconn.edu.

³ Yale University. alvaro.redondo@yale.edu.

over 20 months, from April 1998 to November 1999. All species in the study flowered and fruited during the research period. The number of trees flowering and fruiting varied among species. The number of reproductive individuals in the sample was lower than the total number of trees recorded; 9.8 and 10.8% of individuals flowered and fruited, respectively. A slight correlation between precipitation and flowering and fruiting was found. Precipitation was positively correlated with the number of flowers of *Pentaclethra macroloba* and *Xylopia sericophylla*. All five species are ready for seed dispersal during and after the dry season. *Pentaclethra macroloba* showed regular fruit production during the year, and reproductive activity was more constant and independent of weather.

Key words: Phenology, Flowering, Fruit production, *Pentaclethra macroloba*, *Xylopia sericophylla*, *Goethalsia meiantha*, *Simarouba amara*, *Vochysia ferruginea*, Tropical wet secondary forest, Costa Rica.

INTRODUCCIÓN

Durante los últimos cincuenta años, muchas de las tierras bajas de los trópicos han ido convirtiéndose continuamente en un paisaje de fragmentos degradados de bosque, tierras agrícolas y centros de crecimiento urbano. Los futuros refugios de biodiversidad, de recursos maderables y no maderables en varios países tropicales van a estar en las plantaciones y los bosques secundarios manejados, como actualmente sucede con los bosques de las zonas templadas.

En contraste, casi todo nuestro conocimiento de la dinámica forestal y regeneración de árboles en los trópicos húmedos, es basada en la conducta de bosques primarios (Condit *et al*, 1992; Clark y Clark, 1992) y la ecología y crecimiento de los bosques secundarios tropicales han quedado retrasados (Brow y Lugo, 1990; Finegan, 1996).

Newstrom *et al* (1994) señalaron los estudios fenológicos como un importante componente de la biología de poblaciones de plantas y la ecología de comunidades. Hicieron énfasis en que los patrones de crecimiento temporal y reproducción en plantas tienen una importante influencia en la estructura y dinámica de comunidades animales, y además, reconocieron que aunque en bosques tropicales la estacionalidad es menos pronunciada que en climas templados, la fenología puede responder sustancialmente a las preguntas actuales de la biología de poblaciones vegetales.

Hasta la década de los años ochenta, el conocimiento de la fenología tropical estaba más desarrollado a nivel de comunidades de bosques primarios (Augsburger, 1983). En los trabajos realizados en este campo, se encontró de manera general, que existe variación en la producción de flores y frutos en los diferentes años, y que ésta depende de la intensidad y la duración de la estación seca, de las formas de vida y de la posición fitosociológica de las especies en el dosel (Frankie *et al*, 1974; Opler *et al*, 1980; Foster, 1990). Estos mismos autores observaron diferencias en los picos de producción entre y dentro especies. Por lo tanto, para comprender la relación de la vegetación y los factores ambientales que regulan el inicio y el final de las diferentes fases, es necesario estudios más detallados para especies de interés.

El registro de la variación de las características fenológicas de los árboles es importante, como un indicador de la respuesta de estos organismos a las condiciones climáticas (Fournier, 1966). En las regiones tropicales, la temperatura es relativamente constante en el tiempo, pero la disponibilidad de agua a través de la precipitación suele fluctuar enormemente de forma cíclica en un período anual y es la principal variable climática a medir en el trópico en estudios fenológicos (Mejía, 1990).

Mooney *et al* (1980) y Huxley (1983) destacaron que el conocimiento y la comprensión de los patrones fenológicos de especies arbóreas en ecosistemas naturales es de interés básico no solo en estudios de biodiversidad, productividad y organización de las comunidades y de las interacciones de las plantas con la fauna, sino también en programas de conservación de recursos genéticos, manejo forestal y viveros forestales.

Para la conservación de recursos genéticos, manejo forestal de los bosques secundarios y viveros, el conocimiento de las épocas de floración y fructificación son importantes, pues marca los meses en los que suceden, cuáles son las zonas, lugares e individuos donde se produce frutos y se cuantifica la cosecha. Además, ayuda en la planificación de colectas de semilla y en la detección de las mejores procedencias por “árboles plus”.

En el aprovechamiento forestal, contribuye con información para la toma de decisiones de cuándo y cómo realizar los planes de corta, pues si se decide realizarlos, sería más conveniente después de la época reproductiva, porque las especies secundarias regeneran mejor en espacios abiertos y éste podría ser un factor más para favorecer la continuidad de las especies.

En Costa Rica, los estudios fenológicos de comunidades forestales se centraron en los bosques secos y húmedos de las tierras bajas (Fournier y Salas, 1966; Frankie *et al*, 1974; Borchert, 1983) primeramente, luego vinieron otros en especies arbóreas del bosque montano (Céspedes, 1991; Vílchez y Murillo, 1995). Sin embargo, estos estudios son insuficientes en áreas específicas de bosques secundarios.

Por estas razones se establecieron los siguientes objetivos:

General:

Identificar las épocas de floración y fructificación de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical.

Específicos:

- Estudiar la correlación entre el clima y las fenofases de floración y fructificación.
- Estimar la población efectiva de la muestra de las cinco especies en los cuatro sitios estudiados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Clima, vegetación, topografía y suelos

La Estación Biológica La Selva se encuentra en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica, en las coordenadas 10°26'N y 84°02'O. La altitud es de 100 m sobre el nivel del mar, la temperatura media anual es de 25,3°C con máximas y mínimas de 30,3°C y 20,2°C. La precipitación media por año puede llegar hasta los 3 721 mm (período de 1959-1994) y hay 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 área de estudio pertenece a la Zona de Vida Bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P ▼) y Bosque muy húmedo tropical (bmh-T). La topografía es de colinas bajas, sin cambios abruptos y con pendientes que van desde 10 a 60 %. Los suelos son residuales encima de rocas andesíticas, con buena

estructura y drenaje, infértiles y con un pH que puede variar entre 3,9 y 4,5 (Quirós y Finegan, 1994).

Medición de la floración y fructificación

Se levantó información fenológica de 101 especies de plantas de bosques secundarios, tanto de árboles como de arbustos. Se escogieron para este trabajo cinco especies de árboles, con base en su presencia, abundancia, en los cuatro sitios de estudio, manifestación de fases reproductivas y por el potencial de uso maderable en Costa Rica (Jiménez *et al*, 1996). Este último aspecto fue determinante pues se consideró que son las especies de las que se necesita conocer más información para el manejo forestal.

Las mediciones se llevaron a cabo dentro de cuatro parcelas de 10 000 m² (una hectárea) instaladas por el proyecto Bosques en la Región Huetar Norte en Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Los lugares estudiados fueron: 1- El Peje en la Estación Biológica La Selva, 2- Lindero Sur en el límite entre Estación La Selva y el Parque Nacional Braulio Carrillo, 3- Cuatro Ríos y 4- Finca La Tirimbina en la misma región de La Virgen de Sarapiquí.

Las evaluaciones se hicieron por 20 meses, desde abril de 1998 a noviembre de 1999. Se anotó mensualmente la cantidad de follaje, floración, y fructificación según la metodología de Fournier (1974). Esta metodología facilita la evaluación cuantitativa de las diferentes características fenológicas de cada miembro en una muestra, y permite obtener gráficamente los períodos del comportamiento reproductivo de las especies de árboles.

Esta metodología consiste en la aplicación de 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% |

Se aplicó en cinco especies comunes del dosel superior del bosque secundario de la zona: *Goethalsia meiantha* (J.D.Smith) Burret, *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Ktze, *Simarouba amara* Aublet, *Vochysia ferruginea* Mart. y *Xylopia sericophylla* Standl. & L.O. Williams. Para estudiar la posible relación de las fases reproductivas con variables climáticas, se recolectó datos de precipitación y temperatura de la estación meteorológica más cercana, localizada en la Estación Biológica La Selva. Se realizaron correlaciones entre precipitación contra respuesta fenológica de las plantas, expresadas en porcentaje, por considerar que es la mejor prueba para relacionar dos variables independientes. Como porcentaje de precipitación se consideró, la cantidad de lluvia caída en un mes con respecto al total caído durante 12 meses. El porcentaje de fenofase se tomó como la cantidad de árboles con floración/fructificación expresado en porcentaje, según la cantidad de árboles totales en el sitio con diámetros mayores o iguales a 5 cm de diámetro de cada especie.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Cuadro 1 se puede observar la cantidad total de individuos encontrados, el porcentaje de árboles florecidos y fructificados, mayores a cinco centímetros de diámetro para las cinco especies estudiadas en los cuatro sitios.

Cuadro 1. Total de individuos mayores o iguales a 5 cm de diámetro florecidos o fructificados en las cinco especies estudiadas en cada uno de los cuatro sitios estudiados. Región Huetar Norte, Costa Rica.

Especie	Total	Floreados	Fructificados
<i>Goethalsia meiantha</i>	266	52 (19,5%)	53 (19,9%)
<i>Pentaclethra maculoba</i>	425	6 (1,41%)	14 (3,3%)
<i>Simarouba amara</i>	86	12 (13,9%)	8 (9,3%)
<i>Vochysia ferruginea</i>	152	13 (8,5%)	7 (4,6%)
<i>Xylopia sericophylla</i>	69	13 (18,8%)	26 (37,7%)
Total	998	96	108

Se encontró que en *G. meiantha* prácticamente todos los árboles que florecen, fructifican y que es un valor cercano al 20%. En *P. maculoba*, se observó que son muy pocos los árboles que se reproducen. Además, se puede observar que los fructificados son más que los vistos en floración. Esto puede ser por la metodología empleada, con observaciones mensuales, donde no todos los árboles que fructificaron, se vieron en flor. Lo mismo parece ocurrir con *X. sericophylla*. Para el resto de las especies, las fructificaciones fueron menores que las floraciones y menores al 10%.

En el Cuadro 2 se presentan los datos resumidos de la cantidad de individuos florecidos en total (número superior), y porcentaje con respecto a la muestra (número inferior entre paréntesis) en los cuatro sitios.

Cuadro 2. Número y porcentaje de individuos florecidos por sitio en cada uno de los cuatro lugares estudiados en la Región Huetar Norte, Costa Rica.

Especie Sitio	El Peje	Cuatro Ríos	Lindero Sur	Tirimina	Total
<i>Goethalsia meiantha</i>	13 (10,8)	2 (11,1)	37 (29,4)	0	52 (19,6)
<i>Pentaclethra maculoba</i>	3 (2,3)	2 (1,5)	1 (0,6)	0	6 (1,4)
<i>Simarouba amara</i>	1 (12,5)	1 (33,3)	10 (100)	0	12 (13,9)
<i>Vochysia ferruginea</i>	0	3 (13,6)	0	10 (8,2)	13 (8,6)
<i>Xylopia sericophylla</i>	4 (80)	5 (15,2)	4 (13,3)	0	13 (18,8)
Total	21	13	52	10	96

Al comparar con el cuadro del número total de individuos, se puede observar que en porcentaje la cantidad de floración total es de un 9.6%, pues sólo la alcanzaron 96 de 998 árboles. Para todas las especies, esta fenofase fue menor a un 20%. Se encontró que todas las especies florecieron. El sitio con más árboles florecidos fue Lindero Sur, que duplica en cantidad de individuos a El Peje que es el segundo en número total. Se puede observar que la razón que explica este comportamiento en Lindero Sur es *Goethalsia meiantha*, donde cerca del 30% de los árboles florecieron.

En el Cuadro 3 se puede apreciar los porcentajes de floración y fructificación alcanzados para las cinco especies escogidas en los años de 1998 y 1999, en los cuatro sitios estudiados en la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica.

Cuadro 3 Resumen de porcentajes de floración y fructificación en los meses estudiados a cinco especies forestales maderables de cuatro bosques secundarios en la Región Huetar Norte, Costa Rica.

Mes/Especie	Especie1									
	<i>Goethalsia meiantha</i>		<i>Pentaclethra macroloba</i>		<i>Simarouba amara</i>		<i>Vochysia ferruginea</i>		<i>Xylopia sericophylla</i>	
	% Flor	% Frut	% Flor	% Frut	% Flor	% Frut	% Flor	% Frut	% Flor	% Frut
Abril 98	0	0	0	0,1	0	0	1	1	0	0
Mayo 98	0	0	0	0,2	0	0	0,7	0	8,7	0
Junio 98	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4,3
Julio 98	1,6	0,1	0	0	0	0	0	0,5	0	0
Agosto 98	6,5	2,8	0	0,06	0	0	0	0	0	0
Setiembre 98	3,2	0	0	0,1	1,2	0	0	0	0	0
Octubre 98	0	0	1,8	0	0	0	0	0	0	0
Noviembre 98	0	1,1	0	0	0	0	0	0	0	0
Diciembre 98	0	4,9	0	0	0	0	0	0	0	2,9
Enero 99	0	3,9	0	0,2	0	0	0	0	0	8
Febrero 99	0	0,3	0	0	11	0	11	0	0	14,5
Marzo 99	0	0	0	0,06	0	4,9	0	4,9	0	0,7
Abril 99	0	0	0,1	0	0	0,3	0	0,3	0	0,4
Mayo 99	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
Junio 99	0	0	0,2	0,06	0	0	0	0	58	0
Julio 99	2	0	0	0,2	0	0,3	0	0,3	1,5	0
Agosto 99	2,9	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0
Setiembre 99	0,4	2,3	0	0,2	0	0	0	0	0	0
Octubre 99	0,1	3,4	0	0,2	0	0	0	0	0	3,3
Noviembre 99	0	1,9	0	0,2	0	0	0	0	0	0
Diciembre 99	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0

En *G. meiantha* la floración y la fructificación no alcanzaron valores superiores a un 7%. La floración empezó en julio de 1998 (1,6%) y alcanzó sus máximos valores en el mes de agosto (6,5%). Se mantuvo, aunque decreciendo hasta setiembre de ese mismo año (3,2%). En julio de 1999 hubo otra floración, con un máximo en agosto de 2,9% que se mantuvo hasta setiembre y octubre con valores bajos de 0,4 y 0,1% respectivamente. La fructificación alcanzó sus máximos valores en los meses de agosto (2,8%) y diciembre de 1998 (4,9%) y en octubre de 1999 (3,4%). La fructificación ocurrió durante los meses más secos.

Para *P. macroloba* la floración y la fructificación no alcanzaron valores superiores a un 2%. La floración alcanzó sus máximos valores en el mes de octubre de 1998 y decreció rápidamente. En abril, junio y diciembre de 1999 hubo otras floraciones, pero muy pequeñas, de 0,1, 0,2 y 0,2 respectivamente. La fructificación fue muy baja para esta especie, pues no llegó ni a un 1% en los dos años de estudio. Alcanzó su máximo valor en agosto de 1999 (0,5%). Sin embargo, se puede observar que permanecen frutos casi todo el año.

Los porcentajes de floración y fructificación alcanzados para *S. amara* no alcanzaron valores superiores a un 11%. Se observó una pequeña floración en setiembre de 1998 (1,2%) y una más grande en febrero de 1999 (11%). La fructificación alcanzó su máximo en marzo de 1999 (4,9%). la cual continuó hasta abril de ese mismo año. Hubo otra pequeña en julio de 1999. En junio de 1998 se presentó otro pico de floración, pero muy pequeño (1%).

Los porcentajes de floración y fructificación alcanzados para *V. ferruginea* no alcanzaron valores superiores a un 4,9%. En junio de 1998, hubo una floración muy pequeña (1%). La floración alcanzó su máximo en el mes de abril de 1999 (3,6%) y se mantuvo prácticamente por un sólo mes. La fructificación fue baja y se dio en los meses de abril y junio de 1998 con valores apenas de un 1%. La fructificación ocurrió un mes después del pico máximo de floración.

La floración de *X. sericophylla* en mayo de 1998 (8,7%) fue muy inferior a la de junio de 1999, que alcanzó un máximo de un 58% y se mantuvo prácticamente por un sólo mes. La fructificación fue baja y alcanzó su máximo en febrero de 1999 (14,5%). La fructificación tuvo su valor superior un mes después del pico máximo de floración.

En el Cuadro 4 se resume lo encontrado en un análisis de correlación de Pearson, entre los porcentajes de la floración y fructificación de las seis especies estudiadas y los porcentajes de precipitación de la Estación Biológica La Selva.

Cuadro 4. Análisis de correlación de Pearson entre los porcentajes de floración y fructificación de cinco especies y los porcentajes de precipitación de la Estación Biológica La Selva.

Especie	Floración (%)	Significancia	Fructificación (%)	Significancia
<i>Goethalsia meiantha</i>	-0,151	0,49	0,481	0,03
<i>Pentaclethra macroloba</i>	0,101	0,66	-0,239	0,3
<i>Simarouba amara</i>	-0,259	0,26	-0,238	0,29
<i>Vochysia ferruginea</i>	-0,038	0,86	-0,26	0,27
<i>Xylopia sericophylla</i>	0,021	0,93	-0,052	0,82

Al observar los datos de correlación entre los porcentajes de la precipitación y de las fenofases en los meses de estudio, se puede observar que estas fenofases no están estadísticamente correlacionadas con la lluvia, con excepción de fructificación para *G meiantha* ($P = 0,03$).

La mayor precipitación provocó un incremento en la cantidad de flores de las especies estudiadas; sin embargo, en los meses de más lluvias fue cuando hubo más frutos de *G. meiantha*. Todas estas especies, a excepción de *P. maculoba*, parece que estuvieron listas para la dispersión del fruto durante e inmediatamente después de la época seca, pues esta época favorece su tipo de dispersión anemócora; *P. maculoba* tuvo frutos más regularmente en el año y parece que su reproducción fue más constante e independiente del clima.

La precipitación es una variable que ha sido correlacionada con la cantidad de follaje, Mejía (1990) señaló en su trabajo sobre fundamentos y métodos en fenología, que para el trópico la precipitación ha sido el elemento de obligada utilización, pues es evidente la relación entre variaciones en el suministro de agua y sus efectos en los procesos biológicos, en particular vegetales. Bullock y Solís-Magallanes (1990) trabajaron la fenología de ciento ocho especies de árboles en una selva tropical caducifolia en México; y encontraron que la fuerza principal que dirige el comportamiento fenológico es la lluvia. Además señalaron las condiciones del suelo y la hidrología de la zona como otros factores que influyen en el comportamiento fenológico de las especies analizadas. Otro ejemplo, ilustra que en *Alnus acuminata* el inicio de la brotación de hojas y la floración ocurrió al reiniciarse las lluvias después de un período seco (Vílchez y Murillo, 1995).

Es importante destacar que la caducidad ocurrió en todos los árboles al menos en un 10%, excepto en *P. maculoba*. Esto explica que el follaje de estas especies, tanto en su brotación como en su caída, se ven altamente afectadas por la precipitación, pero la recuperación de las hojas no es completamente sincrónica. Además, se observó diferencias de la respuesta entre individuos y entre ramas de un mismo árbol.

Bawa (1983), trabajando con las leguminosas *Caesalpinia eriostachys* y *Myrospermum frutescens*, encontró una mortalidad de flores cercana al 90% en esas especies. Además obtuvo que la principal causa de mortalidad fue el aborto temprano que ocurrió durante la primera semana después de la antesis. Grimm (1995), reportó para *Pithecellobium pallens* un ámbito de fructificación entre un 1 y un 10% del total de floración. Vílchez (1998) obtuvo valores de un 10% en *Peltogyne purpurea*.

CONCLUSIONES

- Todas las especies estudiadas florecieron y fructificaron durante el período de estudio.
- En las especies analizadas la población efectiva fue menor a la cantidad de árboles encontrados.
- La periodicidad de árboles florecidos y fructificados varió entre las especies.
- Los porcentajes, para las cinco especies de floración y fructificación, fueron respectivamente 9,8 y 10,8%.
- Se encontró una correlación no significativa entre precipitación y las fenofases estudiadas a excepción de la fructificación en *G. Meiantha*.
- Todas estas especies están listas para su dispersión durante e inmediatamente después de la época seca.
- *P. maculoba* tuvo sus frutos regularmente en el año.

BIBLIOGRAFÍA

- Augspurger, C.K. 1983. Flowering Synchrony, and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs. *Biotropica* 15:257-267.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In Jones, C.E. and Litle, R.J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. New York, US, Van Nostrand Reinhold. p. 394-410.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*. 15:81-89.
- Brown, S.; Lugo, A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-32.
- Bullock, H.S.; Solis-Magallanes, J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 22(1):22-35.
- Céspedes, R. 1991. Fenología de *Quercus seemanii* Lieb. (Fagaceae) en Cartago. Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 39:243-248.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62:315-344.
- Condit, R.; Hubbel, S.P.; Foster, R.B. 1992. Short – term dynamics of a neotropical forest. *Bioscience* 42:822-828.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*. 11:119-124.
- Foster, R.B. 1990. 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, Jr. A. Stanley Rand y Donald M. Windsor, Eds. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p. 219-233.
- Fournier, L.A.; Salas, S. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. *Rev. Biol. Trop.* 14:75-85.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*. 24(4):422-423.
- Frankie, G.W.; Baker, H.G.; Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-913.
- Grimm, C. 1995. Seed predators and the fruiting phenology of *Pithecellobium pallens* (Leguminosae) in thornscrub. North-Eastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 11:321-332.
- Holdridge, L.R. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José. CR, IICA. 216 p.
- Huxley, P.A. 1983. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems. In P. A. Huxley (ed). *Plant research and agroforestry*. Nairobi, KE, ICRAF. 503-525.
- Jimenez, Q.; *et al.* 1996. *Manual dendrológico de Costa Rica. Proyecto REFORMA / CIIBI*. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Ing. Forestal. 165 p.
- Mejía, M.G. 1990. Fenología: Fundamentos y métodos. *In* *Seminario Taller en Semillas Forestales Tropicales*, (2do., Bogotá, CO). Memoria. Triviño. T. Ed. Bogotá, CO.. p. 65-79.
- Mooney, H.A., *et al.* 1980. The study of physiological ecology of tropical-current status and needs. *Bioscience* 30:22-26.

- Newstrom, L.E.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva. Costa Rica. *Biotropica*. 26:141-159.
- Opler, P.A.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 68:167-188.
- Quirós, A.; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica. Turrialba, CR, CATIE/COSUDE. 26 p. (Informe Técnico, no 225).
- Vílchez, B. 1998. Análisis fenológico y de la biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* (Pittier)) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. Tesis M.Sc. San José, CR, Universidad de Costa Rica. p. 1–18.
- 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.