

## Comportamiento fenológico del árbol *Elaeagia uxpanapensis* (Rubiaceae), en un bosque pluvial premontano de Costa Rica

Liz Brenes Cambronero<sup>1</sup> y José Francisco D'Stefano<sup>2</sup>

- 1 Programa de Investigaciones del Bosque Premontano, Sede de Occidente, Universidad de Costa Rica, Apdo. Postal 111-4250, San Ramón, Costa Rica, Fax 506 445 74 01, corel: imbrenes@cariari.ucr.ac.cr.
- 2 Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica, jdistefa@cariari.ucr.ac.cr.

Recibido 07-VII-2000. Corregido 11-XII-2000. Aceptado 25-II-2001.

**Abstract:** Phenology of the tree *Elaeagia uxpanapensis* was studied from March 1994 to March 1998. This species is a canopy emergent in the A.M. Brenes Biological Reserve, Alajuela, Costa Rica. Fifteen mature trees were marked in order of appearance and observed every month using binoculars. A platform was built on one tree to better distinguish the transition from flowering to fruiting. Leaf abscission and budding were continuous throughout the year with several peaks, while flowering and fruit production occurred every 28 and 25 months, respectively. Leaf-fall was positively correlated with air temperature ( $n = 13$ ,  $r = 0.44$ ,  $p < 0.05$ ), and fruiting with precipitation ( $n = 13$ ,  $r = 0.37$ ,  $p < 0.05$ ) and relative humidity ( $n = 13$ ,  $r = 0.39$ ,  $p < 0.05$ ). Bud formation was inversely associated with precipitation ( $n = 13$ ,  $r = -0.66$ ,  $p < 0.05$ ) and relative humidity ( $n = 13$ ,  $r = -0.61$ ,  $p < 0.05$ ).

**Key words:** *Elaeagia uxpanapensis*, phenology, premontane tropical forest, suprannual.

Los bosques tropicales comprenden no sólo una alta diversidad biológica, sino que encierran una gran variedad en microhábitats, morfología, formas de vida, fisiología, maneras de reproducción, especializaciones, modificaciones, polinización y fenología, entre otras. Wright (1996) señala que los diversos patrones fenológicos que ocurren en los bosques tropicales contribuyen a esa biodiversidad.

Los estudios fenológicos también permiten comprender mejor las respuestas de las comunidades a su ambiente físico (Rathcke y Lacey 1985, Bullock y Solís Magallanes 1990) y biótico (Ortiz y Fournier 1983). Además mediante estos estudios se pueden identificar patrones en las plantas que puedan representar síndromes adaptativos (Newstron *et al.* 1994) y es un aspecto importante de la biología de poblaciones debido a que afecta muchas características de cada especie y la dinámica de relaciones interespecíficas como competencia,

herbivoría, polinización y frugivoría (Newstron *et al.* 1993). Los cambios temporales en la disponibilidad de recursos de plantas afectan a su vez a los animales que las utilizan (Newstron *et al.* 1993).

Por otra parte, tener conocimientos de la fenología de las especies maderables es importante si se desea reforestar con estas. En los últimos años se ha promovido reforestar con especies nativas (Anónimo 1991). *Elaeagia uxpanapensis* (Rubiaceae) es una especie del bosque pluvial premontano, que se ha explotado forestalmente, y de la cual se sabe muy poco, por lo que es necesario desarrollar estudios que permitan no sólo conocer la especie, sino que además proponer pautas para su domesticación y manejo, antes de que desaparezca.

El objetivo del presente estudio fue observar las etapas fenológicas de *E. uxpanapensis* (en cuanto a caída de follaje, aparición de brotes foliares, floración y fructificación) por un

período de cuatro años, así como estudiar el grado de asociación de esos factores fenológicos con humedad relativa, precipitación y temperatura ambiental.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Esta investigación se llevó a cabo de marzo de 1994 a marzo de 1998, en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes (conocida antes como Reserva Forestal de San Ramón), San Ramón, Alajuela, Costa Rica, con una extensión de 7800 ha y ubicada en las coordenadas 84°40' - 84° 35' N; 10° 15' -10° 10' S.

La estación meteorológica más cercana, Buena Vista, altitud de 900 msnm, a 13 km del área de estudio, revela datos de 10 años de precipitación promedio anual de 3 500 mm, humedad relativa de 90 % y temperatura promedio anual de 21 °C (Fig. 1) (Anónimo 1993). El área de estudio se clasifica como bosque pluvial premontano (Bolaños y Watson 1993). Las temperaturas máximas y mínimas absolutas registradas durante 1996 oscilaron entre 35 °C y 14 °C (Römich *et al.* 1996).

Se estudió una muestra de 15 árboles de *E. uxpanapensis* (Reg. No.58475 USJ), con DAP superior a 25 cm, a una distancia promedio de 1 km de la Estación Biológica, elegidos por orden de aparición. Se numeró cada individuo con placas de aluminio. A cada árbol se le evaluó las etapas fenológicas de: caída de follaje, aparición de brotes foliares, floración, y fructificación, con el uso de binoculares y desde los mejores ángulos posibles.

Las observaciones fenológicas se realizaron una vez por mes y con la escala de 0 a 4; donde 0 es ausencia de la etapa fenológica, 1 corresponde de 1 a 25 %, 2 de 26 a 50 %, 3 de 51 a 75 % y 4 de 76 a 100 % de presencia de la fenotapa (Fournier 1974).

Se calcularon correlaciones lineales con datos climatológicos promedio de 10 años de la estación meteorológica Bella Vista. La humedad relativa, precipitación y temperatura se correlacionaron con caída de follaje, aparición de brotes foliares, floración y fructificación.

Debido a que las flores (longitud de 4 mm) y frutos (longitud de 0.8 a 4 mm) de *E. uxpanapensis* son tan pequeños y crecen de la parte media a la superior de la copa (más alto

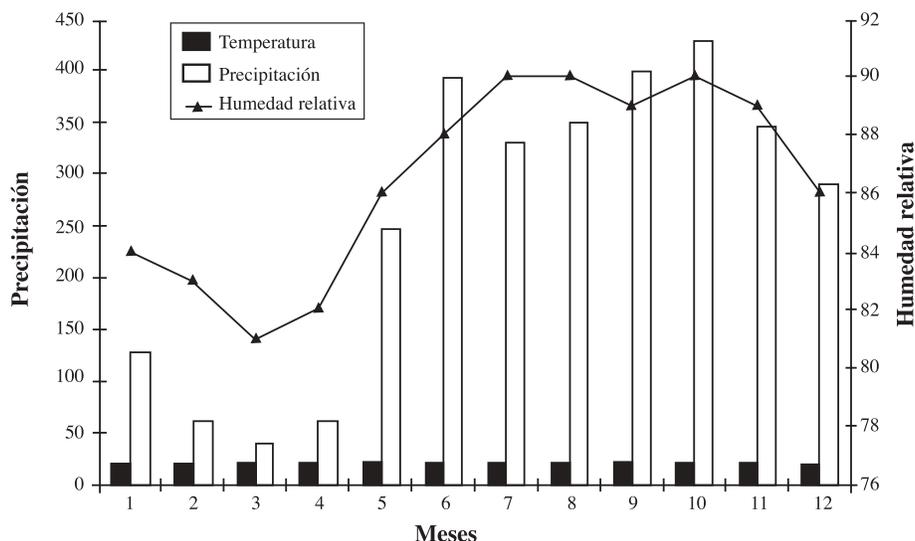


Fig. 1. Temperatura (C), humedad relativa (%) y precipitación (mm) promedio de 10 años de la Estación Meteorológica Bella Vista, La Balsa, San Ramón, Costa Rica. Total en precipitación 3 500 mm.

Fig. 1. Mean temperature (C), relative humidity (%) and precipitation (mm) (n: 10 years), Bella Vista Meteorological Station, La Balsa, San Ramón, Costa Rica. Total precipitation 3 500 mm.

de 20 m), fue necesario utilizar equipo para escalar árboles marcas Petzl (Modelo B07r, francés) y Rei (estadounidense) para construir una plataforma a 25 m de altura y hacer una observación más cuidadosa y distinguir entre floración y fructificación.

## RESULTADOS

Los 15 ejes observados en el estudio fenológico estaban de los 825 hasta los 975 msnm. De esos 15 árboles se eliminaron dos, debido a que fueron derribados probablemente por efectos del huracán César.

La caída de follaje se observó prácticamente durante todo el estudio, con valores fenológicos promedios que oscilaron entre 0.5 hasta 3. Los picos más altos en caída de follaje, ocurren al final y principios del año y se traslapan, al menos parcialmente, con el final

de cada período de fructificación (Fig. 2). Además, existieron picos de brotes foliares que lo anteceden en dos meses y luego se traslapan con las temporadas de floración.

La caída de follaje se asoció significativamente con la temperatura ( $n = 13$ ,  $r = 0.44$ ,  $p < 0.05$ ), no así con la humedad relativa y precipitación (Fig. 4). Además en la caída de follaje se observa diferencias individuales (Fig. 3), en el que sobresale el árbol 15, que se mantuvo relativamente constante, si se compara con los restantes ejes (1, 2, 3, 4, 7, 12).

*Elaeagia uxpanapensis* produjo brotes foliares en ocho ocasiones (Fig. 2 y Fig. 5) durante los cuatro años. Unos períodos de brotes foliares fueron más cortos, con una duración de dos meses y, otros más prolongados, de tres hasta ocho meses.

El máximo valor observado en brotes fue de 2.5, en promedio general, no obstante, a escala individual los individuos tres y 12 alcan-

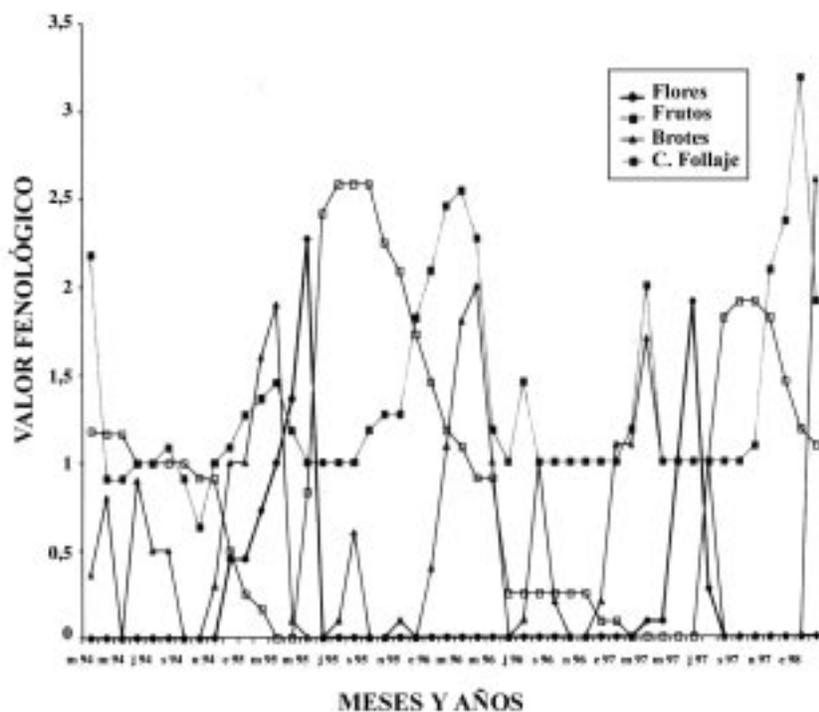


Fig. 2. Dendrofenograma de *E. uxpanapensis* ( $n = 13$ ) de marzo 1994 a marzo 1998. Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica.

Fig. 2. *Elaeagia uxpanapensis* phenological diagram ( $n = 13$ ) from March 1994 to March 1998. Alberto M. Brenes Reserve, Costa Rica.

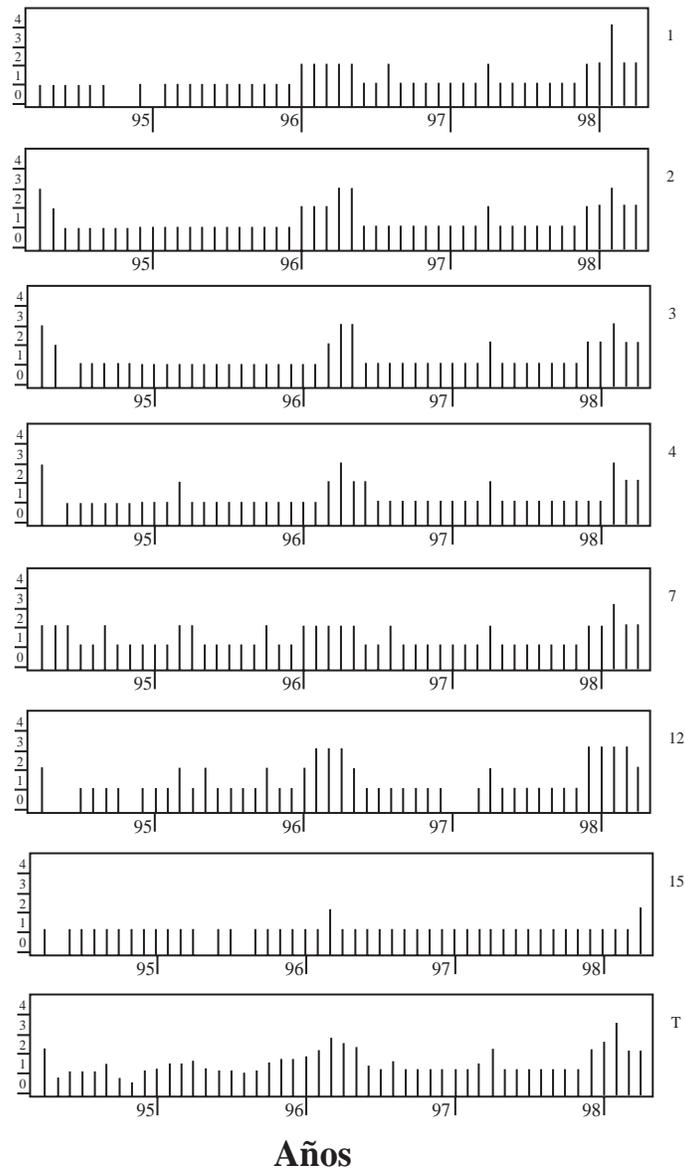


Fig. 3. Promedio total (T) ( $n = 13$ ) de caída de follaje y siete árboles tomados al azar (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15) de *E. uxpanapensis*. Marzo 1994 a marzo 1998. Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica.

Fig. 3. Total mean (T) ( $n = 13$ ) of leaf abscission of seven trees (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15, chosen at random) of *E. uxpanapensis*. March 1994 to March 1998. Alberto M. Brenes Reserve, Costa Rica.

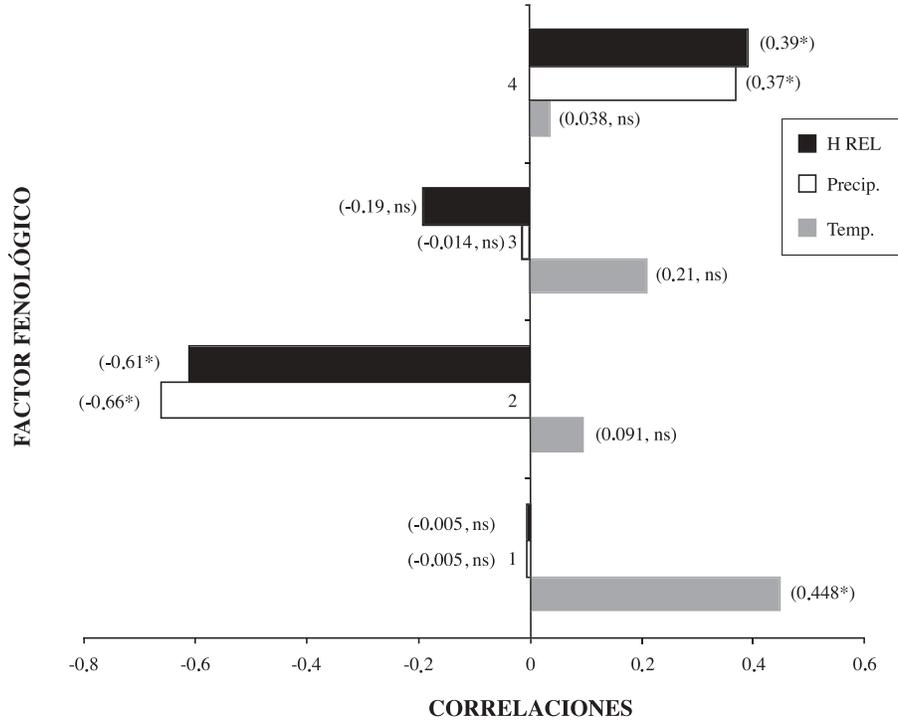


Fig. 4. Correlaciones lineales ( $n = 13$ , 5 %) entre 1: caída de follaje, 2: brotes, 3: floración, 4: fructificación con humedad relativa, precipitación y temperatura (Fig. 3), en *E. uxpanapensis*, Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica, 1998.

Fig. 4. Linear correlation ( $n = 13$ , 5 %) between 1: leaf abscission, 2: leaf buds, 3: flowering and 4: fruiting with relative humidity, precipitation and temperature (Fig. 3), in *E. uxpanapensis*, Alberto Brenes Reserve, Costa Rica, 1998.

zaron hasta tres en febrero de 1998 (Fig. 5). De manera semejante que en caída de follaje, el eje 15 también se comportó bastante diferente del resto de la muestra (Fig. 5).

La aparición de brotes foliares estuvo inversamente correlacionada con humedad relativa ( $n = 13$ ,  $r = -0.66$ ,  $p < 0.05$  %) y precipitación ( $n = 13$ ,  $r = -0.61$ ,  $p < 0.05$  %).

*Elaeagia uxpanapensis* floreció a partir de diciembre de 1994 y alcanzó el pico en abril ( $n = 13$ , media máxima del valor fenológico 2.2) y posteriormente a partir de marzo de 1997 ( $n = 13$ , media máxima del valor fenológico de 1.9) (Figs. 2 y 6). En ambas ocasiones la floración duró seis meses. El intervalo entre ambas floraciones fue de 28 meses. En la Fig. 6 se puede apreciar que la floración en los ejes varió de dos hasta seis meses. El eje 15 no floreció.

Durante la floración de marzo de 1995, se observó que muchas avispas (posibles polinizadores) y otros insectos volaban cerca de las flores de este madroño, atraídas por su aroma agradable y fuerte. La floración tendió ligeramente a asociarse con las variaciones de temperatura ( $n = 13$ ,  $r = -0.19$ ,  $p < 0.05$ ).

*Elaeagia uxpanapensis* fructificó en tres ocasiones, durante los cuatro años del presente estudio. De la primera fructificación fue posible apreciar los últimos frutos, ya en proceso de dehiscencia, al inicio del estudio, por tanto, fue una observación sólo parcial (Fig. 2 y Fig. 7). La segunda ocasión fue a partir de mayo de 1995 ( $n = 13$ , media de valor fenológico 2.6) y la tercera a partir de julio de 1997 ( $n = 12$ , media máxima del valor fenológico 1.9) (Fig. 2 y 8), marcando un lapso de 25 meses entre cada

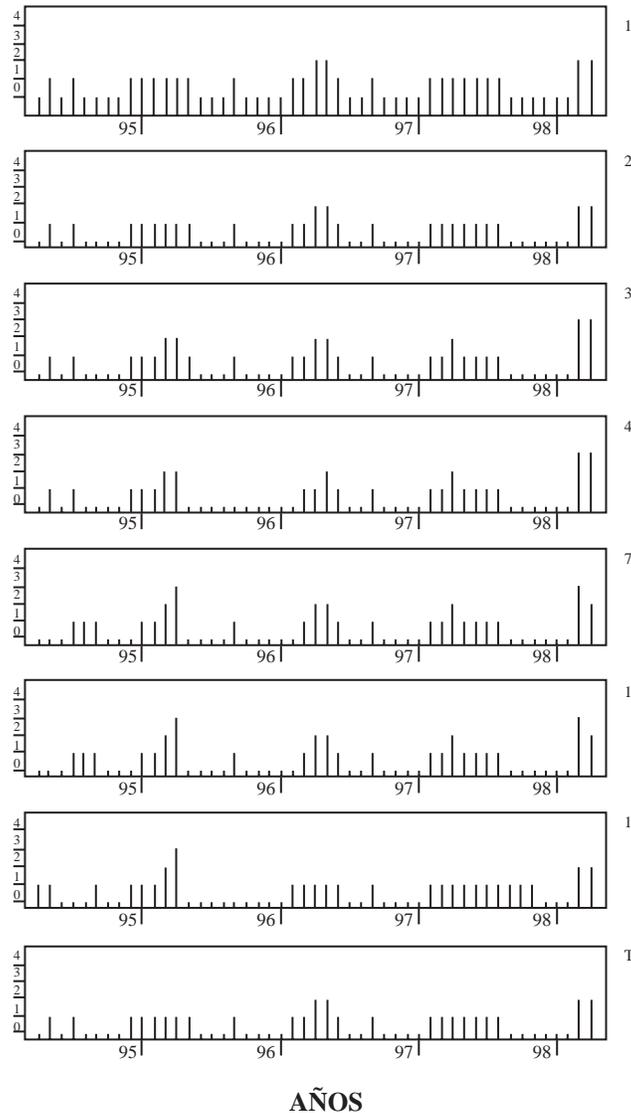


Fig. 5. Promedio total (T) ( $n = 13$ ) de brotes foliares y siete árboles tomados al azar (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15) de *E. uxpanapensis*. Marzo 1994 a marzo 1998. Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica.

Fig. 5. Total mean (T) ( $n = 13$ ) of leaf budding of seven trees (chosen at random) (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15) of *E. uxpanapensis*. March 1994 to March 1998. Alberto M. Brenes Reserve, Costa Rica.

fructificación. Sin embargo, los frutos permanecieron 14 meses en los árboles, en la segunda fructificación, la cual se registró desde su inicio hasta su final. No se incluye en la Fig. 7 el eje 15 (DAP: 25 cm, el individuo más pequeño de la muestra observada), ya que no fructificó.

La fructificación se correlacionó significativamente con precipitación ( $n = 13$ ,  $r = 0.37$ ,  $p < 0.05$ ) y humedad relativa ( $n = 13$ ,  $r = 0.39$ ,  $p < 0.05$ ), como se aprecia en la Fig. 4. La fructificación no se asoció con la temperatura.

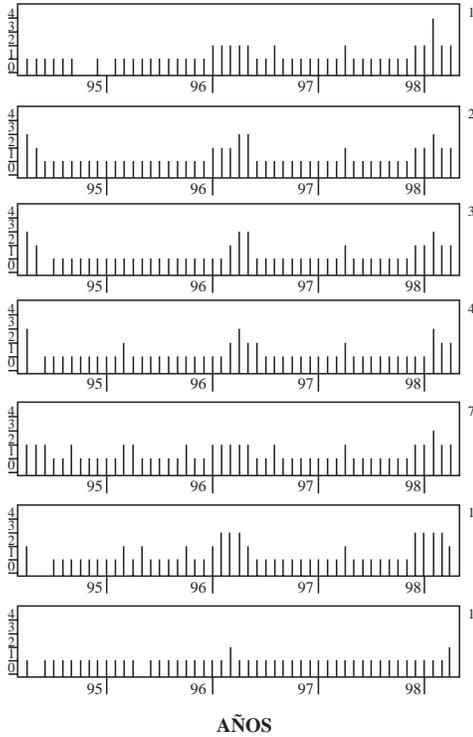


Fig. 6. Promedio total (T) (n = 13) de floración y árboles tomados al azar (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15) de *E. uxpanapensis*. Marzo 1994 a marzo 1998. Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica.

Fig. 6. Total mean (T) (n = 13) of flowering of seven trees (chosen at random) (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15) of *E. uxpanapensis*. March 1994 to March 1998. Alberto M. Brenes Reserve, Costa Rica.

## DISCUSIÓN

Los ejes observados de *E. uxpanapensis* siempre presentaron caída de follaje en menor o mayor grado, a través del estudio. Pareciera que esta especie no es anual según la clasificación de Newstrom *et al.* (1993), sino que es continua, en cuanto a la caída de follaje.

La caída de follaje presentó seis picos (Fig. 2 y Fig. 3) y cuatro de ellos se presentaron de enero a mayo (Fig. 1), época que coincide con la disminución de la precipitación. En estos meses algunas especies del lugar pierden su follaje como *Pterocarpus hayesii*, *Inga*

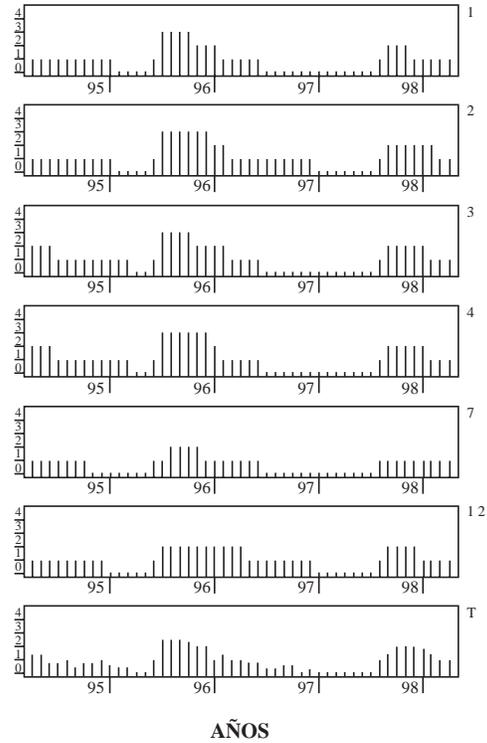


Fig. 7. Promedio total (T) (n = 13) de fructificación y árboles tomados al azar (1, 2, 3, 4, 7 y 12) de *E. uxpanapensis*, árbol 15 no fructificó. Marzo 1994 a marzo 1998. Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica.

Fig. 7. Total mean (T) (n = 13) of fruit production of seven trees (chosen at random) (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15) of *E. uxpanapensis*, tree number 15 did not produce fruits. March 1994 to March 1998. Alberto M. Brenes Reserve, Costa Rica.

*leonis* (Römich *et al.* 1996) y *Plinia salticola* posiblemente por menor cantidad de agua en el suelo (Sprenger *et al.* 1996).

Frankie *et al.* (1974) también encontraron en La Selva, Costa Rica, un máximo de caída de follaje de ese bosque perenifolio a principios de la estación menos lluviosa. Richards (1996) señala que la caída de follaje, en las especies de árboles de los bosques tropicales lluviosos, puede darse en cualquier época del año, pero que muchas especies son estacionales.

Los tres picos más altos de caída de follaje, se trasladaron con los finales de los períodos de fructificación, en la mayoría de los

árboles en estudio (Fig. 2 y Fig. 3). Estos traslapes los habían observado Ortiz y Fournier (1983) en 61 especies arbóreas, en el bosque de Cataratitas, lugar adyacente a la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, y probablemente favorecen una mejor dispersión de los frutos y semillas, durante la época de lluvia de semillas (con la apertura de sus frutos dehiscentes y la acción del viento).

Brenes (1999) sugiere que *E. uxpanapensis* es anemófila, debido a que sus cápsulas son dehiscentes y las semillas apenas alcanzan 1 mm de longitud. Foster (1982) sugiere que las plantas diseminadas por el viento, en Barro Colorado, fructifican presumiblemente aprovechando la temporada de ausencia de hojas. Las especies de frutos explosivos del dosel como *Hura crepitans* y *Bauhinia reflexa* maduran sus frutos cuando hay mayor cantidad de árboles sin hojas (Foster 1982).

Esta especie invirtió mucha energía en crecimiento vegetativo durante los cuatro años de observación, ya que tuvo ocho períodos prolongados de brotes foliares. La producción de hojas jóvenes sucede continuamente, en la mayor parte del año en muchos árboles de bosques tropicales lluviosos (Richards 1996).

Este madroño mostró ser muy dinámico por su continuo crecimiento vegetativo. Los períodos de brotes foliares se traslaparon en su gran mayoría con los de caída de follaje, comportamiento ya citado por Richards (1996) y Longman y Jeník (1987) quienes comentan que una gran proporción de árboles de bosques tropicales lluviosos nunca están desnudos de hojas y que la caída de hojas viejas es rápidamente seguida por la aparición de hojas jóvenes.

En esta especie, el crecimiento vegetativo se presentó con mayor intensidad durante la época menos lluviosa, similar a lo que encontraron Ortiz y Fournier (1983) en el bosque de Cataratitas, San Ramón, Costa Rica y McClure (1966) y Medway (1972), citados por Richards (1996), quienes observaron durante seis años, 61 especies de árboles desde una plataforma a 43 m de altura en Ulu Gombak, Malaya. Cuando el agua no es un factor limitante, la selección favorecerá la producción de hojas y flores en

estaciones cuando la radiación es alta y la herbivoría es baja (Wright y Van Schaik 1994).

La floración de esta especie no fue anual, ya que tuvo períodos sin flores de 28 meses. Las especies tropicales "siempre en flor" son pocas, la gran mayoría florecen de manera intermitente, una o más veces al año, o florecen en intervalos más largos (Richards 1996), como en este caso. Por otra parte, Opler *et al.* (1980) señalaron que no todas las especies de arbustos de rubiáceas, en La Selva, florecen todos los años.

Se observó que la floración de *E. uxpanapensis* presentó dos períodos de duración variable: la primera floración fue de noviembre de 1994 a julio de 1995 y la segunda floración fue de marzo a setiembre de 1997. Schäers *et al.* (1996) señalan que *E. auriculata* floreció por dos semanas en enero y febrero, en dos hectáreas en estudio en la Reserva Alberto Brenes y Botina (1993) indica que *E. pastoensis*, en Colombia, floreció de abril a enero. Por su parte, Foster y Brokaw (1982) indican que hay especies que los intervalos de floración son muy irregulares.

Entre otros, Newstrom *et al.* (1993) encontraron que *Sapranthus campechianus* (Annonaceae) tiene episodios de floración en ciclos multianuales, en La Selva, en un estudio de cinco años de duración. Estos últimos autores señalan que esos patrones observados contienen pocos datos para determinar la regularidad, duración o estacionalidad de la floración y que las especies tropicales al contrario de las especies de bosques templados, comúnmente tienen patrones heterogéneos a un nivel dado (Newstrom *et al.* 1993, Richards 1996).

La floración aumentó ligeramente con el aumento de la temperatura. Por otra parte, la aparición de flores de la muestra observada varió inversamente con respecto a la precipitación y humedad relativa. Bullock y Solís-Magallanes (1990), Newstrom *et al.* (1993) y Van Schaik *et al.* (1993), sugieren que la hidropericidad (ciclos húmedos y secos) o la escasez de luz pueden tener un papel en la inducción a la aparición de botones en especies de árboles tropicales con floraciones supranuales.

Probablemente el aumento de la temperatura está acompañado de factores endógenos y de un incremento en la actividad de polinizadores como insectos, lo que aseguraría a la especie variabilidad genética.

Los picos de fructificación de *E. uxpanapensis* de la población observada no fueron anuales, pero las fructificaciones se iniciaron en junio y julio, cuando las lluvias son abundantes (Fig. 1). Foster (1982) señala que muchas especies diseminadas por el viento, como posiblemente lo sea ésta, no parecen depender de regímenes de vientos, sino más bien hay considerable dispersión después del comienzo de las lluvias, cuando hay frutos.

Durante parte de este estudio se presentó el fenómeno de El Niño, que probablemente altera los patrones de precipitación, temperatura y humedad relativa y a su vez alteran las diferentes fenofases, aunque esto no pudo ser valorado en esta investigación. Wright y Van Schaik (1994) señalan que las condiciones atmosféricas como presencia de nubes pueden ser críticas, para el comportamiento fenológico de las especies de árboles del bosque tropical lluvioso. Esta especie podría clasificarse como supranual en floración y fructificación.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Vicerrectoría de Investigación por su apoyo a este trabajo a través del Programa de Investigaciones del Bosque Premontano, a Idea Wild Fund por su financiamiento en equipo y especialmente a Ronald Sánchez Porras por su ayuda en el trabajo de campo.

#### RESUMEN

Se estudió la fenología *E. uxpanapensis* (n = 13), árbol maderable y emergente del dosel de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Alajuela, Costa Rica, de marzo 1994 a marzo 1998. Se construyó una plataforma a 25 m de altura para la observación de la transición de floración a fructificación. La caída de follaje y brotes foliares fueron continuas, y la floración (cada 28 meses) y la fructificación (cada 25 meses) fueron supranuales y prolongadas. La caída de follaje se asoció significativamente con

temperatura ambiental (n = 13, r = 0.44, p < 0.05), así como la fructificación con precipitación (n = 13, r = 0.37, p < 0.05) y humedad relativa (n = 13, r = 0.39, p < 0.05). La aparición de brotes foliares se asoció inversamente con la precipitación (n = 13, r = -0.66, p < 0.05) y humedad relativa (n = 13, r = -0.61, p < 0.05).

#### REFERENCIAS

- Anónimo. 1991. Análisis de los incentivos y desincentivos para la reforestación y el manejo del bosque natural en Costa Rica. Centro de Estudios Ambientales y Políticos, San José, Costa Rica. 131 p.
- Anónimo. 1993. Boletín informativo. Instituto Meteorológico Nacional, San José, Costa Rica. 17 p.
- Bolaños, R.A. & C.V. Watson. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica, según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Botina, J.R. 1993. Avances sobre el conocimiento del barniz *Elaeagia pastoensis* Mora (Rubiaceae), en el Departamento Putumayo; período 1990-1992. Corporación Autónoma Regional del Putumayo, Colombia. 40 p.
- Brenes C., L. 1999. Autoecología de *Elaeagia uxpanapensis* D. Lorence (Rubiaceae), en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, San Ramón, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Bullock, S.H. & J.A. Solís M. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22: 22-35.
- Foster, R.B. 1982. The Seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island, p. 201-212. In E.G. Leigh, Jr., A. Standley, D.M. Windsor (eds.). The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Foster, R.B. & N.V. Brokaw. 1982. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island, p. 67-82. In E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.). The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de las características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.

- Longman, K.A. & J. Jenik. 1987. Tropical forest and its environment. Longman, Singapur.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie & H.G. Baker. 1994. Una nueva clasificación para la fenología de plantas basada en patrones de floración en los árboles de tierras bajas del bosque lluvioso, de la Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie, H.G. Baker & R.K. Colwell. 1993. Diversity of long-term flowering patterns, p. 142-160. In I.A. Mc. Dade, K.S. Bawa, G.S. Hartshorn & H.A. Hespenheide (eds.). *La Selva: Ecology and natural history of a lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica*. Universidad de Chicago, Chicago, Illinois.
- Opler, P., G. Frankie & H.G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-168.
- Ortiz, R. & L.A. Fournier. 1983. Comportamiento fenológico de un bosque pluvial de premontano en Cataratas de San Ramón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 31: 69-74.
- Rathcke B.J. & E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest*. Cambridge, Londres. 575 p.
- Römich, B., W. Breckle, & R. Ortiz Vargas. 1996. Morfología, fenología y exposición a la luz de *Inga leonis* y *Pterocarpus hayesii*. *Rev. Pensamiento Actual* 2: 21- 31.
- Schäers, S., R. Ortiz & S. Breckle. 1996. Apuntes sobre *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae). *Rev. Pensamiento Actual* 2: 41-43.
- Sprenger, A., S. Breckle & R. Ortiz Vargas. 1996. Investigaciones ecológicas y demográficas sobre *Plinia sal-ticola* (Myrtaceae) en un bosque húmedo premontano en Costa Rica. *Rev. Pensamiento Actual* 2: 45-52.
- Van Schaik, C.P., J.W. Terborgh & S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- Wright, S.J. & Van Schaik, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *Amer. Natur.* 143: 192-199.