

LA FENOLOGÍA DE *Virola koschnyi* Y *Virola sebifera* EN DOS BOSQUES NATURALES DE COSTA RICA¹

Jorge A.S.Lima²
Bryan Finegan³

RESUMEN

El presente trabajo reporta la fenología de dos especies del género *Virola* (Myristicaceae), en dos tipos distintos de bosques naturales de Costa Rica: un primario clasificado como muy húmedo premontano transición a basal y el otro, un secundario muy húmedo premontano. Las observaciones cubrieron el periodo de doce meses entre diciembre de 1992 y noviembre de 1993. Hubo diferencia de picos de floración intersexual durante el año entre estas especies, que fueron más próximos en el bosque primario pero, en el secundario no presentaron picos de floración claramente determinados. La fructificación de las dos especies indicó el empuzo de la estación lluviosa como la época preferencial de diseminación de semillas. Las especies presentaron máximas frecuencias de fructificación no coincidentes en el calendario sin embargo hubo traslape por la fructificación más extendida de los árboles de *Virola sebifera* que también confiere a esta especie un periodo de diseminación más larga. Las diferencias en comportamiento fenológico sugieren impactos distintos sobre la regeneración de las *Virola*.

Términos para la indexación: fenología, bosques naturales, *Virola*, estrategias reproductivas

¹ Parte de dissertação para obtenção do grau de MSc. do primeiro autor. no Centro Agronômico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica.

² Eng. Agr. M.Sc., EMBRAPA/Centro de Pesquisa Agroflorestal do Amapá. (Embrapa-Amapá), Caixa Postal 10, CEP 68902-280. Macapá-AP. E-mail: jorge@cpafap.embrapa.br

³ Ecólogo, PhD, Professor do Centro Agronômico Tropical de Investigación y Enseñanza / COSUDE/ ODA. Turrialba, Costa Rica. E-mail: bfinegan@catie.ac.cr

A FENOLOGIA DE *Viroila koschnyi* Y *Virola sebifera* EM DUAS FLORESTAS NATURAIS DA COSTA RICA

RESUMO

Este trabalho apresenta a fenologia de duas espécies do gênero virola (Myristicaceae), em dois tipos diferentes de florestas naturais da Costa Rica: uma primária muito úmida premontana transição a basal e a outra, uma floresta secundária muito úmida premontana. As observações cobriram o período de doze meses entre dezembro de 1992 e novembro de 1993. Houve diferenças de pico de floração intersexual durante o ano entre estas espécies, que foram mais próximos na floresta primária mas, na mata secundária, apresentaram picos de floração claramente determinados. A frutificação das duas espécies indicou a tendência de ser o começo da estação chuvosa a época preferencial de disseminação de sementes. As espécies apresentaram máximas frequências de frutificação não coincidentes no calendário entretanto houve sobreposição entre as virolas nessa fase devido a mais longa frutificação de *Virola sebifera* que lhe confere ainda um período de disseminação de sementes mais longa. As diferenças de comportamento fenológico sugerem impactos distintos sobre a regeneração das virolas.

Termos para indexação: floração, florestas naturais, virola, estratégias de reprodução

1. INTRODUCCION

La dinámica de los ecosistemas forestales involucra factores y procesos del ciclo de regeneración, que de acuerdo con Whitmore (1984) está compuesto básicamente de tres fases: claro, regeneración y la fase madura. La composición de los claros dependerá de las especies que ahí se encuentran, pero también del banco de semillas presentes en el suelo y de las semillas que ahí

llegan constantemente (Ridley, 1930; Budowski, 1965 e Guevara & Gómez-Pompa, 1976).

La germinación de las semillas en los bosques dependerá fundamentalmente de las condiciones prevalecientes luego de diseminadas. La época de diseminación es fundamental para la regeneración pues, de acuerdo con Garwood (1990) determina la época de germinación y lo demostró Foster (1990), quien observó en Panamá una sola temporada de máxima germinación de semillas a comienzos de la estación lluviosa.

Parte importante de la dinámica de los bosques esta compuesta por los ciclos vitales de las especies que los conforman. La fructificación y las demás fases fenológicas de las especies arbóreas estan intimamente relacionados con la regeneración de las especies y su conocimiento permite prever las épocas de reproducción de las especies, sus ciclos de crecimiento vegetativo y otras informaciones de interés para el manejo.

El género *Virola*, constituido por arbustos o árboles dioicos, pertenece a la familia Myristicaceae, que a su vez presenta una distribución pantropical. En Asia, de acuerdo con Whitmore (1990), los árboles de esta familia son de tamaño pequeño pero en el Neotrópico hay varias especies arbóreas de dosel. El centro de dispersión de la familia es Amazonia (Duke, 1962). Ante la importancia económica de las especies del género, se oportuniizó el estudio de su regeneración, parte del cual, se reporta en el presente sobre fenología de *Virola koschnyi* y *Virola sebifera* en un bosque primario y otro secundario de la faja tropical húmeda de Costa Rica.

2. MATERIAL E MÉTODOS

El estudio fué conducido en dos bosques naturales de la vertiente atlántica de Costa Rica. El bosque primario tiene 80 ha, esta clasificado como muy húmedo premontano transición a basal Holdridge (1987). La longitud es 84° 07'W y la latitud, 10° 25'N com 150-200 msnm. El bosque secundario se encuentra en terrenos del Centro Agrônômico Tropical de Investigacion y Enseñanza -

CATIE. Tiene 9,67 ha. Se encuentra en una etapa de sucesión avanzada, habiéndose desarrollado de un cafetal abandonado. Es un bosque muy húmedo premontano Holdridge (1987). Se encuentra en las coordenadas 83° 38' W y 9° 53' N a una altitud de aproximadamente 630 msnm.

En el bosque primario de la especie *V. sebifera* se presenta 12 estaminados y 10 pistilados encuancto que *V. koschnyi*, presenta, siete pistilados, once estaminados y dos sin florecer. En el bosque secundario se hizo la selección aleatoria de los árboles de *V. sebifera*, muy abundante en el área, considerandose, para el estudio, diez de cada sexo. De *V. koschnyi* se encontraron diecisiete, siendo diez estaminados, seis pistilados y uno sin florecer.

Los fenómenos fenológicos fueron observados con ajustes en la metodología de Alencar et al. (1979). Las observaciones fueron mensuales hasta que aparecieron las primeras flores, quincenales durante la floración y semanales durante la fructificación. Los picos de las fenofases se determinaron con base a la mayor proporción de árboles presentando el evento. Tratóse de determinar las siguientes fases de los árboles:

- | | |
|---------------------------------|---|
| 1 - Inicio de floración | 6 - Presencia de frutos abiertos vacíos |
| 2 - Gran cantidad de flores | 7 - Caída de frutos empezando |
| 3 - Floración terminada | 8 - Caída de frutos terminado |
| 4 - Primeros frutos verdes | 9 - Mayoría de las hojas son nuevas |
| 5 - Presencia de frutos maduros | 10 - Mayoría de las hojas son viejas |

La caída de frutos se detalló por medio del conteo de cápsulas caídas en una cuña en la proyección de la copa de 10° de apertura y 40 m de largo desde el foco hasta el perímetro de cada árbol pistilado. Se hizo el conteo dos veces por semana para estimar la cantidad y el pico de dispersión de semillas.

3. RESULTADOS

Virola koschny en el bosque muy húmedo premontano primario

En diciembre de 1992, la mayor parte de los árboles presentaban mayoría de hojas nuevas (Fig.1). Esta situación permaneció hasta que en junio de 93 empezaron a presentarse con la tonalidad amarillenta debido la presencia de las hojas viejas. En esta época, que coincide con los incrementos de las precipitaciones mensuales, las copas con este aspecto comenzaron a aumentar su frecuencia hasta que, a partir de setiembre de 93 pasaron a ser mayoría. Los árboles estaminados presentaron este mismo patrón fenológico (Fig.3).

La floración se extendió de diciembre de 1992 hasta agosto de 1993 concentrándose en la estación menos lluviosa. El pico se dió en abril. Señalase que hubo los que apenas en mayo presentaron las primeras flores cuando algunos ya empezaban a dispersar semillas. Los árboles estaminados florecieron por lo menos dos veces durante las observaciones. Por eso se observaron flores en todo el año aunque con pico de la floración de mediados de febrero al comienzo de marzo (Fig. 1).

La frutificación empezó en abril siguiendo un rápido crecimiento hasta que, en medio a las intensas lluvias de julio se registró la máxima frecuencia con un 50%. La dispersión de semillas, se extendió de mayo hasta octubre con pico en agosto, bajo los meses más lluviosos. El conteo de cápsulas bajo las copas (Fig.2) indicó que el pico de caída de cápsulas se dió en setiembre (44% del total) pero en el último tercio de agosto y en el primero de octubre se registraron conteos expresivos que aportaron un 33% del total.

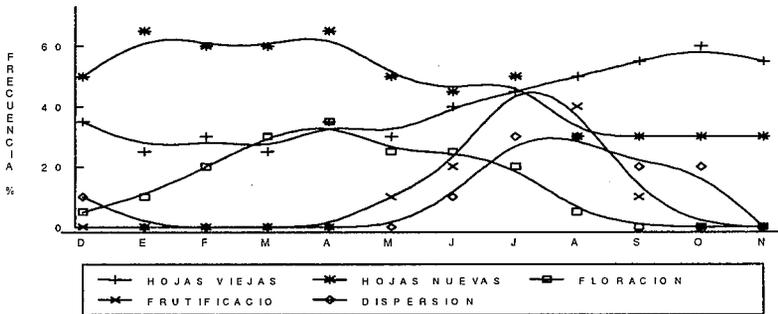


Figura 1. Fenología de los árboles pistilados de *V. Koschnyi* en el bosque primario (N=7).

Virola sebifera en el bosque muy húmedo premontano primario

Las hojas nuevas dominaban la muestra pistilada al comienzo de las observaciones (Fig.4). La situación permaneció hasta la entrada de la estación más húmeda, cuando las hojas maduras dominaron la muestra. Los árboles florados predominaron durante los meses menos lluviosos con un pico de 80% en abril. La fructificación empezó en marzo aumentando bajo las lluvias con finalizando en setiembre. La muestra estaminada siguió el mismo patrón fenológico pero en octubre inició un nuevo periodo de floración (Fig.5).

La dispersión de semillas empezó con las primeras lluvias. Desde entonces aumentó hasta alcanzar lo máximo en septiembre. La caída de cápsulas vacías bajo las copas (Fig.2) se dio desde mayo, aumentando progresivamente hasta alcanzar su pico en agosto cuando se encontró 37% del total de cápsulas del año. Hubo árboles que no presentaron cápsulas caídas en la misma época y que, en el comienzo del estudio, en diciembre de 1992, presentaban residuos de la zafra anterior que no pudieron ser evaluados por el estado de descomposición de los residuos. A estos corresponden los árboles pistilados que (Fig.4), en el mes de agosto se presentaban con floración retrasada en relación a los demás.

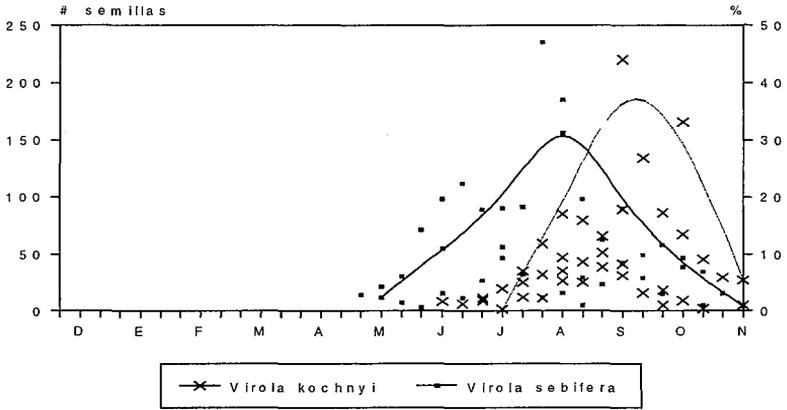


Figura 2. Totales y porcentajes medianos semanales de cápsulas de las virolas en el suelo en las cuñas de conteo del bosque primario.

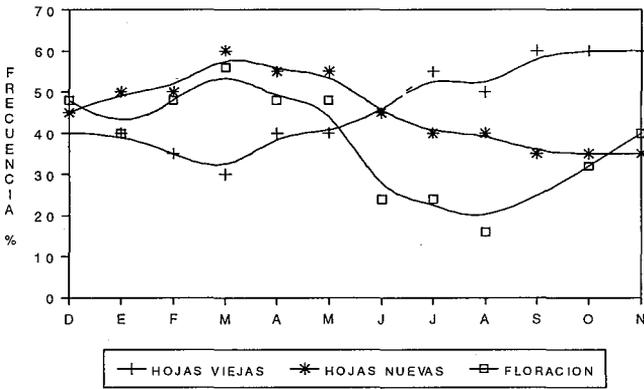


Figura 3. Fases fenológicas de los árboles estaminados de *V. koschnyi* en el bosque primario.

Virola koschnyi en el bosque muy húmedo premontano secundario

En la muestra pistilada las hojas maduras predominaron durante el periodo menos lluvioso pero su proporción permaneció rápidamente, así que en marzo las hojas nuevas ya predominaban (Fig.6). Durante la estación húmeda las copas con mayoría de hojas

maduras pasaron a predominar. Los árboles estaminados siguieron el mismo patrón con el pico de hojas nuevas en febrero mientras las hojas viejas, en octubre.

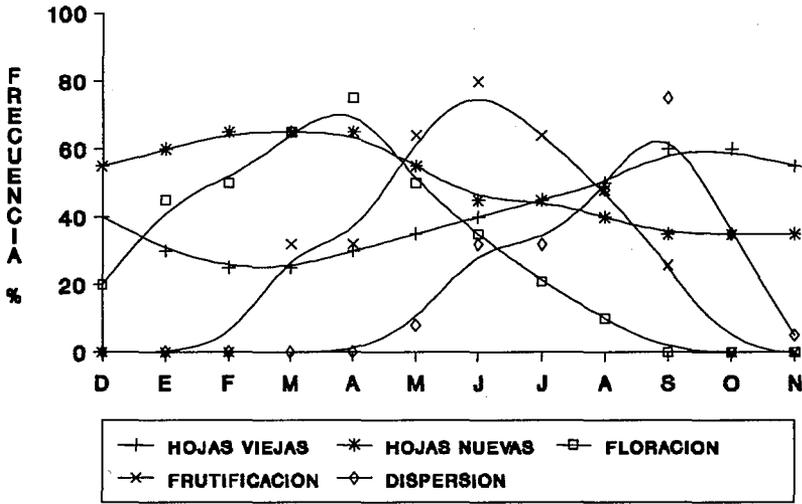


Fig. 4. Fenología de los árboles pistilados de *V. sebifera* en el bosque primario (N=10)

El pico de floración se dió al comienzo del periodo lluvioso, entre mayo y junio. En noviembre, coincidiendo con la disminución de las lluvias, los árboles que florecieron en diciembre de 1992, florecieron otra vez (Fig.6). La floración estaminada pudo ser observada en todo el año, sin embargo dos picos fueron observados, en febrero-marzo y en setiembre con cerca de 50 y 40% de la muestra respectivamente (Fig.8).

La fructificación empezó en abril-mayo, pero el pico fué en agosto terminando en diciembre (Fig.6). Hubo dispersión de semillas en mayo y durante las lluvias de octubre, pico de dispersión. En diciembre todavía dispersaba semillas un 50% de la muestra. La caída de cápsulas bajo las copas comenzó en abril, durante la primera fructificación (Fig.7). En abril y mayo dos árboles fructificaron por sólo cerca de 30 días.

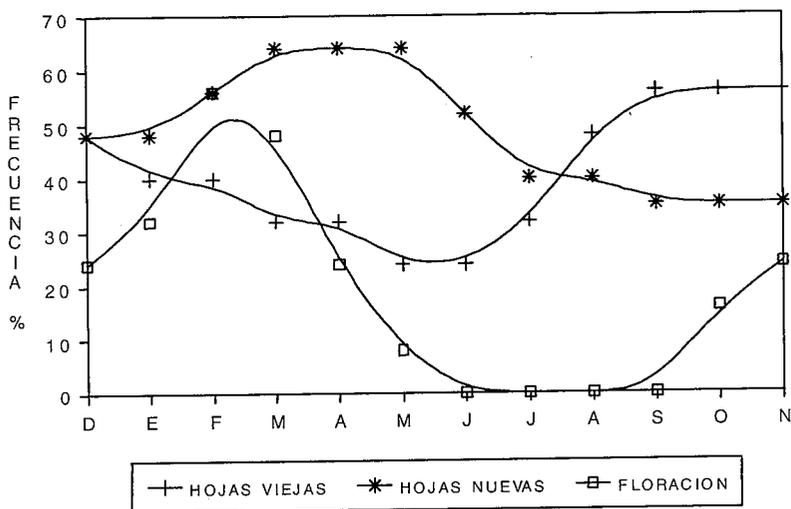


Fig. 5. Fenología de los árboles estaminados de *V. sebifera* en el bosque primario (N=11)

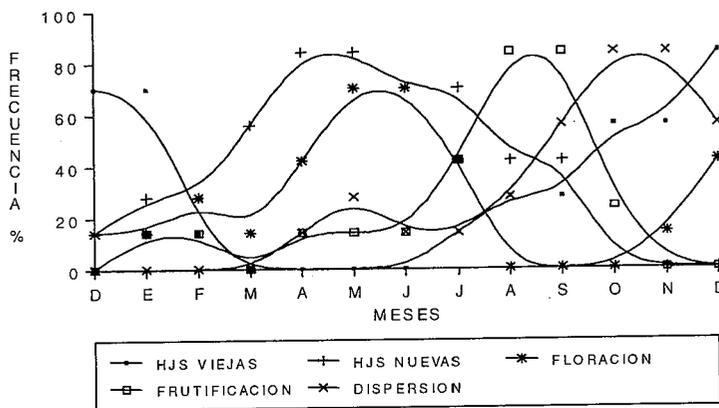


Fig. 6. Fenología de los árboles pistilados de *V. Koschnyi* en el bosque secundario (N=6)

En junio era grande la visita de tucanes, los principales dispersores. En julio empezaron aparecer pequeñas cantidades de cápsulas vacías bajo las copas (Fig.7). En setiembre aumentaron sensiblemente las cantidades encontradas hasta el pico en octubre en el que se encontró un 38 % del total del año. Al cierre de las observaciones 57% de los árboles todavía presentaban cápsulas nuevas caídas aunque aportando solamente 6,5% del total (Fig.7).

Virola sebifera en el bosque muy húmedo premontano secundario

Los árboles pistilados presentaron en diciembre de 92 la mayor frecuencia con hojas viejas, pero esta proporción disminuyó hasta febrero cuando empezó el predominio de hojas nuevas con su pico en abril (Fig.9). Las copas con mayoría de hojas viejas fueron observadas otra vez en julio cuando pasó a aumentar su proporción durante las lluvias de octubre y noviembre que registraron las mayores frecuencias. Los árboles estaminados siguieron el mismo patrón fenológico (Fig.10).

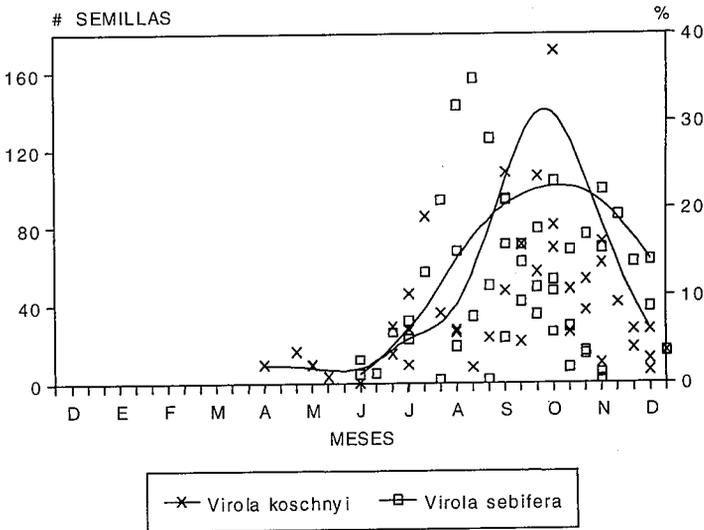
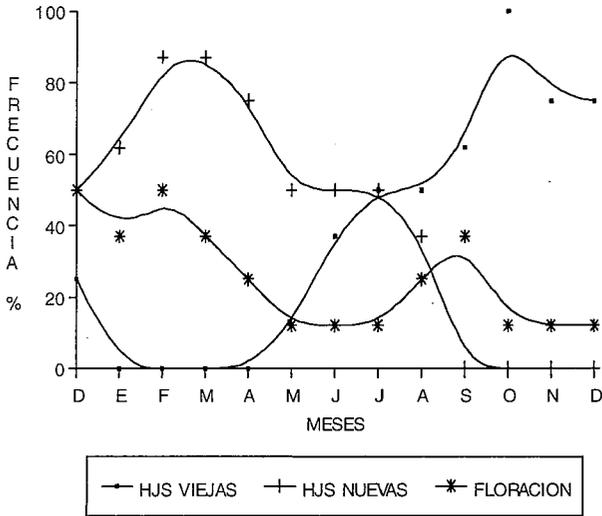


Figura 7-Totales y porcentajes de cápsulas de virolas encontradas en las cuñas de conteo del bosque secundario.



Fases 8. Fenológicas de los árboles estaminados de *V. koschnyi* en el bosque secundario.

La floración pistilada empezó en febrero aumentando hasta el pico de mayo, al cierre de la estación menos húmeda (Fig.9). Entre la muestra estaminada hubo árboles florados praticamente durante todo el año ya que mientras algunos árboles terminaban la floración otros apenas empezaban (Fig.10).

La fructificación empezó en abril extendiéndose hasta diciembre cuando se veía una escasa presencia de frutos cerrados en 10% de la muestra. El pico de esta fase se dió en medios a las intensas lluvias de julio. La dispersión comenzó en julio, alcanzando el pico en octubre y noviembre con un 80% de la muestra (Fig.9). Así como la fructificación, no se determinó el final de esta fase porque en el mes final de las observaciones un 60% de los árboles presentaban frutos y recibiendo los tucanes.

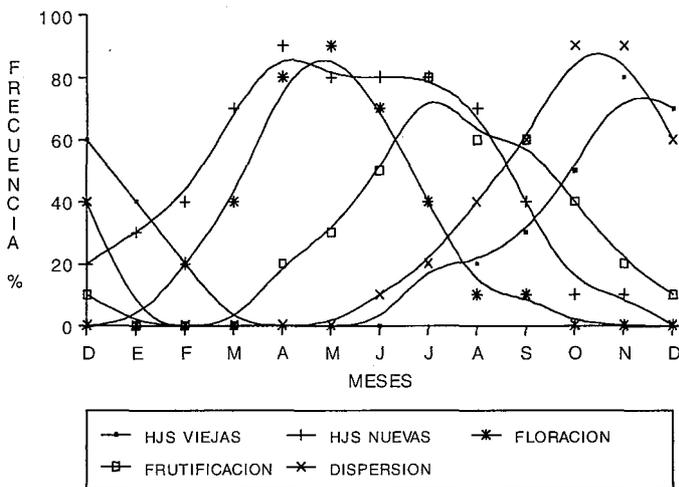


Figura 9. Fases fenológicas de los árboles pistilados de *V. sebifera* en el bosque primario.

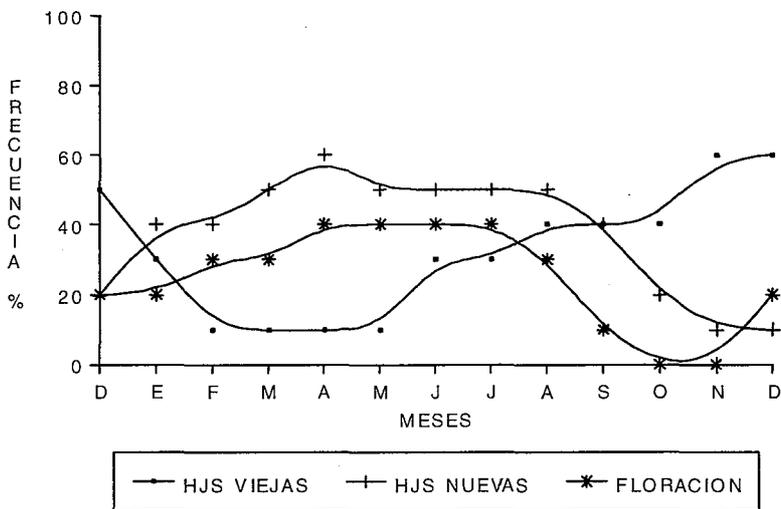


Figura 10. Fases fenológicas de los árboles estaminados de *V. sebifera* en el bosque secundario.

Se encontraron las primeras cápsulas bajo las copas (Fig.7) en junio, al comienzo de la estación más húmeda. Refierense a un sólo árbol (10% de la muestra) aportando menos de 1% del total encontrado. Los meses de septiembre, octubre y noviembre aportaron las mayores cantidades totalizando un 66% del total

4. DISCUSION

Hubo limitaciones evidentes de tiempo ya que doce meses representa muy poco de la historia de un árbol. Lieberman et al. (1985) estimaron que un árbol del dosel de *Virola koschnyi* demandaría hasta 208 años de edad y *Virola sebifera* 130 años para crecer de 10 cm de dap hasta alcanzar la máxima dimensión encontrada para estas especies.

El clima presentó singularidades. En el bosque secundario las lluvias de marzo, inesperados aguaceros, confirieron a este mes un total pluviométrico de invierno (Fig.11-B) mientras el bosque primario, cinco meses después, fué azotado por la Tormenta Tropical Bret que no parece haber afectado el total pluviométrico que normalmente se espera de agosto (Fig.12-B) pero que sí, puede haber afectado la fructificación de árboles que florecían o ya fructificaban. Es difícil concluir sobre como estos fenómenos climáticos pueden haber influído en los resultados.

Tomando en cuenta tales limitaciones, se estudiaron las fases fenológicas en el marco de su importancia en el proceso de regeneración de estas especies. La aparición de las semillas en los bosques se dá, obviamente como parte del proceso reproductivo pero que, se estudió como una de las fases fenológicas que se detalló en el conjunto de las fenofases de las especies del estudio, cabendo señalar que la época de ocurrencia de los eventos fenológicos son de suma importancia para la regeneración pues la época de diseminación de semillas determina la época de germinación (Garwood , 1990).

Las hojas nuevas tendieron a predominar durante el periodo menos lluvioso. En esta época las floraciones fueron más abundantes pero se extendieron a parte de la estación siguiente,

especialmente *V. koschnyi* pues presentó dos épocas de florecimiento. Flores (1992) asevera haber dos picos de fructificación siendo un en febrero-marzo y otro menor en junio para la especie en Costa Rica. Frankie et al. (1974) indicaron enero-febrero y mayo-junio como los meses de fructificación mientras (Chaves et al. 1991) en La Virgen de Sarapiquí, cerca 7 km del bosque primario del presente estudio, observaron la fructificación entre marzo y mayo. Estos resultados respaldan en parte lo obtenido en el presente estudio sin embargo, fueron observados árboles que no fructificaron más que una vez en los doce meses. Cabe aclarar que la segunda floración de algunos árboles fueron muy débiles com solamiente unas pocas flores.

Artavia e Finegan (en prep.) observaron 16 árboles de *V. sebifera* en Turrialba, (C.R.) (en el bosque secundario del presente estudio) entre 1986-1988 y señalaron la fructificación en parte del periodo seco y parte del periodo húmedo (mayo-octubre). Frankie et al. (1974) relataron para esta especie la fructificación entre junio y octubre. Estes resultados están acordes entre si y con lo obtenido en el bosque secundario sin embargo en el bosque primario la época de fructificación presentó la misma extensión pero empezó dos meses antes. Diferencias pueden ser fruto de los distintos tamaños de las muestras sin embargo, a pesar de ello, es notable la semejanza de resultados de los mencionados autores.

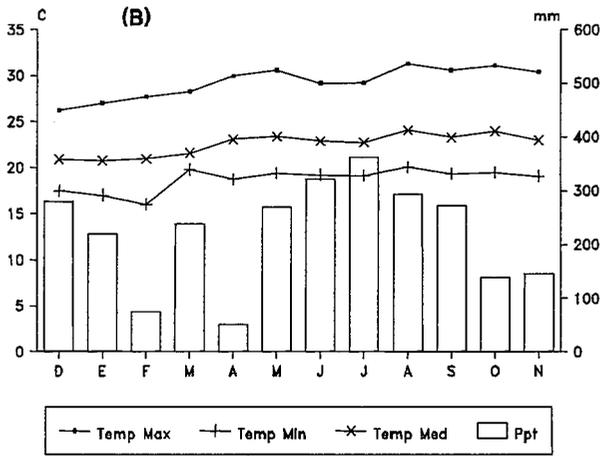
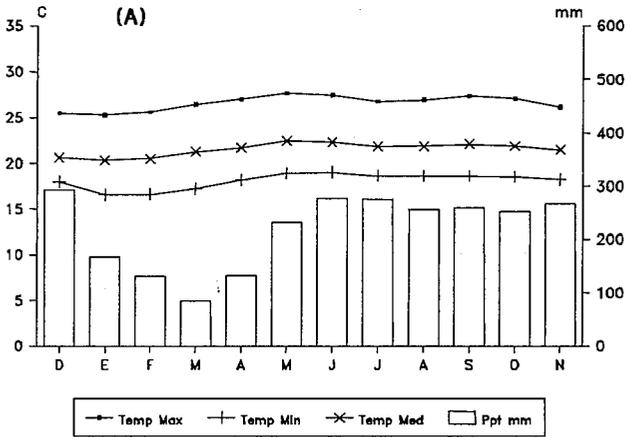


Figura 11. Promedios mensuales de temperatura máxima, media, mínima y totales mensuales de precipitación en la Estación Meteorológica CATIE. (A) 1949-1992;(B)1993

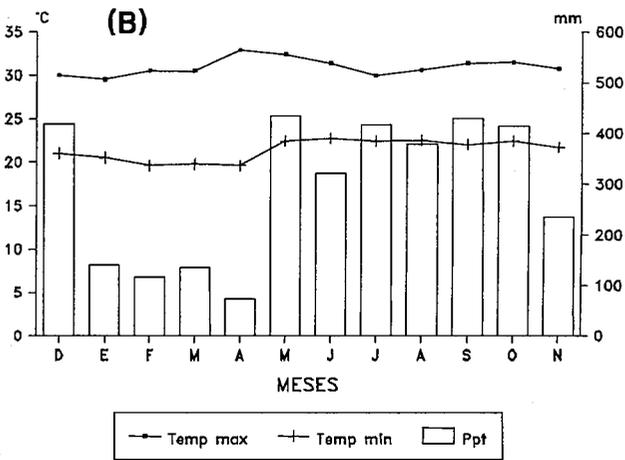
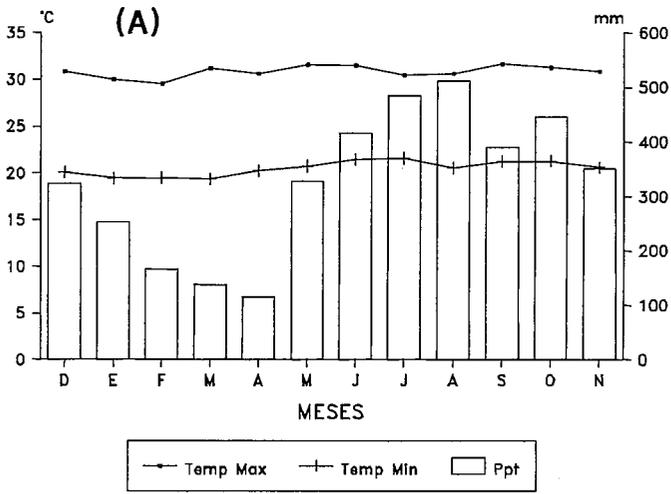


Fig. 12. Promedios mensuales de temperatura máxima, mínima y totales mensuales de precipitación en La Estación Biológica La Selva. (A)1984-1993; (B) Diciembre de 1992-Noviembre de 1993.

Las diferencias climáticas entre sitios y entre años pueden hacer variar en el calendario las épocas de los eventos en un mes o más como lo señaló Foster (1990). Lo confirma Howe (1981) que encontró en Panamá que *V. sebifera* fructifica entre setiembre y febrero. Tal vez diferencias climáticas expliquen en parte la diferencia en el comportamiento más sincrónico de *V. koschnyi* en el bosque secundario. Señalase que en este sitio algunos árboles de esta última especie por su dimensión parecen resquicios del bosque primario.

La diseminación de semillas en la época húmeda parece acorde con la viabilidad corta de las semillas de las dos especies (Lima, 1994), además señalase que la época de pico de fructificación y diseminación de semillas no fué coincidente en el calendario. Tal diferencia puede ser variable en diferentes años pero puede indicar algún mecanismo para evitar o disminuir la competencia por los dispersores.

En el presente las dos especies diseminaron semillas preferencialmente desde el comienzo hasta el medio de la estación lluviosa. Con eso la germinación podrá darse a tiempo de que las plántulas crezcan lo suficiente como para resistir a la estación menos lluviosa siguiendo el patrón revelado para diversas especies por Fournier & Salas (1966).

Las curvas de caída de las cápsulas de las dos especies en el bosque secundario indican que la de *V. sebifera* fué más extendida que *V. koschnyi* (Figs. 2 y 7). En el bosque primario las dos evidenciaron picos pero *V. sebifera* fué dos meses más extendida. Estas diferencias sugieren que *V. sebifera* tiende a la fructificación 'poco a poco' mientras *V. koschnyi* tiende a la forma, 'de una vez'. El ritmo de la fructificación tiene trascendencia para la regeneración pues, señalaron Howe y Smallwood (1982), una gran cantidad de frutos maduros y abiertos a la vez favorece la caída de semillas bajo las copas pues los dispersores no tendrían la motivación de buscar otras copas dándoles oportunidad de deshacerse de las semillas ahí mismo traz sacarles el arilo antes de coger otro fruto.

Hubo diferencias intersexuales de las dos especies en el florecimiento. Mientras los pistilados de *V. sebifera* florecieron una sola vez los estaminados florecieron dos y los picos no fueron estrictamente sincrónicos especialmente con *V. koschnyi*. Diferencias en el comportamiento fenológico entre los sexos es una tendencia observada para otras especies dioicas por Augsburguer (1982) con especies arbustivas en Panamá, Bullock (1981) con *Guarea rhopalocarpa* y por Bullock et al. (1983) con *Jacaratia dolicaula*, los dos últimos en La Selva (C.R.) a 7 km del bosque primario del presente no estando claras las presiones evolutivas para ello.

Las diferencias de picos de floración intersexual tiene importancia para la regeneración pues siendo especies dióicas dependen del pólen de los árboles estaminados para la fecundación. La coincidencia puede favorecer el tamaño de la zafra de semillas, en este sentido Baker (1983) afirmó que la floración masiva observada por Gentry (1978), favorece la polinización de los árboles del dosel y de las lianas.

Bawa et al. (1985) concluyeron que las flores de *V. koschnyi* son polinizadas por '*varios insectos pequeños*' pero sin mayores detalles sobre el comportamiento de estos insectos. Si no son capaces de vuelos largos en búsqueda de néctar parece probable que faciliten el cruzamiento de árboles vecinas de floración sincrónica favoreciendo el aumento de consanguinidad sugerido por Bawa & Krugman (1991) que, en este caso podría estar sucediendo en los parches de virolas. Ante esta posibilidad el marcado asincronismo intersexual de *V. koschnyi* podría ser una característica adaptativa pues facilitaría que árboles de diferentes parches se cruzaran.

El tema es complejo y lo reconocen Bawa & Krugman (1991) quienes indicaron que se conoce muy poco sobre el efecto de la cantidad sobre la calidad genética de las semillas por cuanto hace falta mayor conocimiento de los sistemas de polinización de las especies del bosque húmedo tropical.

El estado actual de conocimientos de la materia y los resultados aquí obtenidos no permiten inferir sobre la eficiencia de

las respectivas estrategias reproductivas observadas. En el conjunto de características adaptativas el sincronismo intersexual y épocas de fructificación aquí señaladas juegan un importante papel sobre las estrategias reproductivas de las virolas a ser aclarado en futuras investigaciones

5. CONCLUSIONES

Las dos especies fructificaron preferencialmente entre el medio de la estación más seca hasta el medio de la estación lluviosa con el pico en el comienzo de la estación lluviosa siendo esta la época preferencial de diseminación de semillas de las virolas.

En el bosque primario las dos especies presentaron picos de floración intersexual más próximos durante el año pero en el bosque secundario los picos no fueron coincidentes porque los árboles estaminados de las dos especies no presentaron picos de floración claramente determinados.

Las virolas presentaron picos de fructificación no coincidentes en el calendario sin embargo hubo traslape por la fructificación más extendida de los árboles de *V. sebifera* que por supuesto confiere a esta especie un periodo de diseminación más larga.

Los resultados demostraron las estrategias reproductivas distintas de las dos especies pues se encontraron árboles pistilados de *V. koschnyi* que florecieron dos veces mientras *V. sebifera* una.

El conjunto de diferencias en el comportamiento fenológico de las dos especies de virolas favorecen impactos potencialmente distintos sobre sus respectivas estrategias de regeneración.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALENCAR, J.C.; ALMEIDA, R.A.; FERNANDES N.P. 1979. Fenologia de especies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. **Acta Amazônica**, Manaus, v.9, n.1, p. 163-198, 1979.

- ARTAVIA, M.; FINEGAN, B. **Fenología de dieciocho especies arbóreas en bosques húmedos tropicales en dos sitios en Costa Rica**: CATIE. Costa Rica. No prelo.
- AUGSBURGER, K.C. 1982. A cue for synchronous flowering. In.: LEIGH JÚNIOR, E.G.; RAND, A.S.; WINDSOR, D.S., ed. **The ecology of a tropical forest: seasons, rhythms and longer-term changes**. EEUU, Smithsonian Institute, 1982. p. 201-218.
- BAKER, H.G.; BAWA, K.S.; FRANKIE, P.A.; OPLER, P.A. Reproductive biology of plants in tropical forests. In: GOLLEY, F.B. ed. **Ecosystems of the world**. Amsterdam: Elsevier Scientific, 1983. p. 183-215.
- BAWA, K.S.; KRUGMAN, S.L. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. In: GOMEZ-POMPA, A.; WHITEMORE, T.C.; HARDLEY, M. Rain forest regeneration and management. Paris: UNESCO/ Parthenon Publishing, 1991. p. 119-136. (Man and the biosphere series, v.6).
- BAWA K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, D.R.; COVILLE, R.E.; GRAYUM, M.H. Reproductive Biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, Bronx, v.72, n.3, p. 346-356, 1985
- BUDOWSKI, G.. Distribution of tropical American trees in the light of sucesional processes. **Turrialba** , San José, v.15, n.1, p. 40-42, 1965.
- BULLOCK, S.H. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American Journal of Botany**, v.72, n.3, p.331-345,1981.

- BULLOCK, S.H., BEACH, J.H.; BAWA, K.S. Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rican rain forest. **Ecology**, Durham, v.64, n.4, p. 851-861,1983.
- CHAVES S., E.; GONZÁLES J., E., RODRÍGUEZ Ch., J. Fruta dorada (*Virola koschnyi* WARB.) una especie promisoría para la reforestación en el bosque húmedo y muy húmedo tropical. **Brenesia**, San Jose, n.34, p. 41-51, 1991.
- DUKE, J.A. Myristicaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, St Louis, v.49, n.3-4, p. 214-225,1962.
- FLORES, E.M. *Virola koschnyi*. Fruta dorada. arboles y semillas del neotrópico, **San Jose**, v.1, n.1, p.45-64,1992.
- FOSTER, R.B. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. In: LEIGH, E.G.; REND A.S.; WINDSOR, D.M. **Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo**. Bogotá, Smithsonian Tropical Research Institute. p. 219-241,1990.
- FOURNIER, L. A.; SALAS, S. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. **Revista de Biología Tropical**, San Jose, v.14, p.75-85, 1966.
- FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G.; OPLER, P.A. comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, Oxford, v.62, p.881-919,1974.
- GARWOOD, N.C. Ciclo estacional de germinación de semillas en un bosque semicaducifolio tropical. In: **LEIGH, E. G.; REND, A.S.; WINDSOR, D. M.** Ecología... Bogotá: Smithsonian Reserach Institute. 1990, 547 p.
- GENTRY, A.H. Anti-pollinators for mass flowering plants. **Biotropica**, Washigton, v.10, n. , p.68-69,1978.

- GUEVARA, S.; GOMEZ-POMPA, A. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Vera-Cruz In: Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; Del Amo, S.; Butanda, A., ed. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera-Cruz, México. Compañía Editorial Continental, México D.F., México, p. 203-32, 1976.
- HOLDRIDGE, L.R. **Ecología basada en zonas de vida.** H. San José: Costa Rica. IICA, 216 p., 1987.
- HOWE, H.F. Birds and the dispersal of a neotropical nutmeg, *Virola sebifera*, **Aux: a quarterly y journal of ornithology**, Boston, n.98, p.88-98, 1981.
- HOWE, H.F.; SMALWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, n.13, p.201-228. 1982.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D. Simulation of growth curves from periodic increment data. **Ecology**, Durham, v.66, n.2, p.632-635, 1985.
- LIMA, J.A.S. Factores que afectan la regeneración de dos especies del género *Virola* (Myristicaceae) en dos bosques naturales de la vertiente atlántica de Costa Rica. Turrialba, C.R. Tesis Mag. Sci. Turrialba: CATIE, 1994. 121 p.
- RIDLEY, P.W. **Dispersal of plants throughout the world.** Reeve, Ashford, 1930.
- WHITMORE, T.C. **Tropical rain forests of the Far East.** Oxford, Clarendon, 1984, 352 p.
- WHITMORE, T.C. **An introduction to tropical rain forests.** Oxford: Clarendon 1990, 226 p.