

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**FENOLOGÍA Y ALGUNOS ASPECTOS DE LA BIOLOGIA
REPRODUCTIVA DEL ALMENDRO (*Dipteryx panamensis* (Pitt.)
Record & Mell) EN LA ZONA NORTE DE COSTA RICA**



Tesis sometida a la consideración de la Comisión del
Programa de Estudios de Posgrado en Biología
para optar al grado de Magister Scientiae

ILEANA MARÍA MOREIRA GONZÁLEZ

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica
2001

DEDICATORIA

A MIS PADRES QUE CON SU EJEMPLO
ALUMBRARON MI CAMINO.

A MI ESPOSO MAURICIO, A MIS HIJOS LUIS
CARLOS Y SEBASTIAN POR SU GRAN AMOR,
COMPRENSIÓN Y APOYO.

A LAS MADRES QUE LUCHAMOS POR UN MEJOR
PORVENIR PARA NUESTROS HIJOS.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Tecnológico de Costa Rica, por la oportunidad que me da de trabajar a su servicio.

Al Dr Luis Fournier O., Director de Tesis, ejemplo de honestidad, maestro en todo el sentido de la palabra.

Al M.Sc. Rodolfo Ortiz por sus valiosas sugerencias y contribución como lector y Miembro del Comité de Tesis.

Al M.Sc Jorge Gómez L., por sus valiosas observaciones al documento y contribución como lector y Miembro del Comité de Tesis.

A mi esposo Mauricio por su gran apoyo y paciencia.

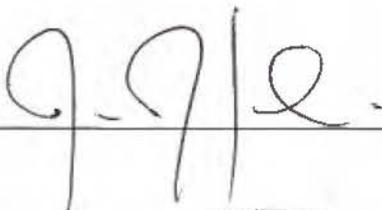
A la Licda Elizabeth Arnáez, por su valiosa ayuda en el campo y en la revisión de este documento.

Al estudiante Allan Meneses por su ayuda especial en la ejecución de esta investigación.

A todas aquellas personas que contribuyeron con la realización de este trabajo.

Esta Tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae.

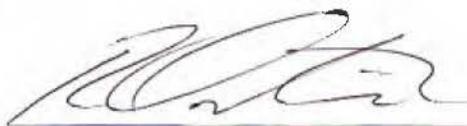
Jorge Lobo Segura, Ph.D
Representante de la
Decana del Sistema
de Estudios de Posgrado



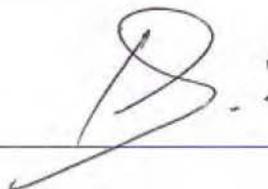
Luis Fournier Origgí, Ph.D
Director de Tesis.



Rodolfo Ortiz Vargas, M.Sc
Asesor.



Jorge Gómez Laurito, M.Sc.
Asesor.



Virginia Solís Alvarado. Ph.D
Director del Programa de
Posgrado de Biología.



Yeana María Moreira González
Sustentante.



INDICE GENERAL

| CONTENIDO | PAGINA |
|--------------------------------------|--------|
| DEDICATORIAS..... | ii |
| AGRADECIMIENTOS..... | iii |
| HOJA DE APROBACIÓN..... | iv |
| INDICE GENERAL..... | v |
| RESUMEN..... | ix |
| LISTA DE CUADROS..... | xi |
| LISTA DE FIGURAS..... | xii |
| | |
| INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| OBJETIVOS GENERAL Y ESPECIFICOS..... | 4 |
| REVISIÓN DE LITERATURA..... | 5 |
| BIOLOGIA REPRODUCTIVA..... | 5 |
| FENOLOGIA..... | 11 |
| Definición..... | 11 |
| CRECIMIENTO RADICULAR..... | 23 |
| MATERIALES Y METODOS..... | 26 |
| Geología y relieve..... | 26 |
| Clima..... | 27 |
| Suelos..... | 27 |

| CONTENIDO | PAGINA |
|--|---------------|
| Vegetación..... | 28 |
| Descripción de metodología..... | 29 |
| Determinación fenológica..... | 30 |
| Determinación del sistema radicular..... | 32 |
| Determinación de visitantes de las flores..... | 33 |
| Porcentaje de germinación..... | 34 |
| Crecimiento en diámetro..... | 36 |
| RESULTADOS Y DISCUSIÓN..... | 37 |
| FENOLOGIA..... | 38 |
| Factores ambientales y su relación con la expresión fenológica..... | 38 |
| SITIOS..... | 39 |
| Parcela Chilamate..... | 39 |
| Temperatura..... | 39 |
| Radiación solar..... | 41 |
| Precipitación..... | 43 |
| Parcela Cánada..... | 45 |
| Temperatura..... | 45 |
| Radiación solar..... | 47 |
| Precipitación..... | 47 |

| CONTENIDO | PAGINA |
|--|---------------|
| Parcela Raleada..... | 50 |
| Temperatura..... | 50 |
| Radiación solar..... | 52 |
| Precipitación..... | 54 |
| Parcela no raleada..... | 54 |
| Temperatura..... | 54 |
| Radiación solar..... | 57 |
| Precipitación..... | 60 |
| Fenofases..... | 62 |
| Brotadura foliar..... | 62 |
| Follaje..... | 62 |
| Floración..... | 63 |
| Fructificación..... | 65 |
| Influencia de los factores climáticos..... | 68 |
| Temperatura..... | 68 |
| Radiación solar..... | 68 |
| Precipitación..... | 69 |
| Relación de comportamiento entre los años 1996-1997..... | 72 |
| Relación entre parcelas..... | 73 |
| Análisis sistema radicular..... | 74 |

| CONTENIDO | PAGINA |
|--|---------------|
| Contenido de humedad suelo y follaje..... | 79 |
| Determinación de visitantes de flores..... | 83 |
| Germinación..... | 85 |
| Vigor de plántulas..... | 90 |
| Variaciones de diámetro..... | 91 |
| Parcelas no raleadas..... | 91 |
| Parcelas raleadas..... | 93 |
| Parcelas Cánada..... | 94 |
| CONCLUSIONES:..... | 98 |
| RECOMENDACIONES..... | 101 |
| BIBLIOGRAFÍA..... | 102 |
| APENDICES | |

RESUMEN

Morera Gonzalez, Ileana Maria

Fenología y algunos aspectos de la biología reproductiva del almendro
Dipteryx panamensis (Pitt.) Record & Mell) en la zona norte de Costa Rica.
Tesis Sistema de Posgrado en Biología. San José, C.R.

M. Morera G. 2001

114 p. il.-85 refs

Se estudiaron poblaciones de *D. panamensis* (almendro) en cuatro parcelas ubicadas en el cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica. Tres de ellas se identificaron como Cánada, Raleadas y no Raleadas y se encuentran en Finca La Selva, la otra llamada Chilamate se refiere a árboles en zonas de protección en la Región de Pueblo Nuevo de Chilamate.

El estudio se realizó durante 1996 y 1997, haciendo observaciones fenológicas mensuales, determinación del DAP y análisis radicular.

El almendro es una especie heliófita, su comportamiento fenológico a lo largo del año muestra un follaje continuo con una caída abrupta de marzo-abril, con renovación en los meses de mayo a julio. La floración se da entre julio y agosto. Los frutos tardan cerca de seis meses en madurar. Para la brotación foliar y el follaje se encontraron diferencias significativas entre individuos, entre meses y entre parcelas.

Con respecto a la floración y la fructificación cuyo patrón es anual, las diferencias significativas solo se registraron entre los meses y en las parcelas.

Los factores climáticos temperatura y luz tienen una incidencia significativa sobre las diferentes fenofases: la precipitación no mostró ninguna influencia significativa sobre las fenofases. No hubo diferencias significativas en las respuestas de los individuos a los diferentes factores climáticos.

La parcela Chilamate es diferente a las otras tres en el comportamiento de sus individuos en cuanto a floración y fructificación. No hay diferencias significativas en lo que a densidad radicular se refiere, respecto de las parcelas, los puntos cardinales, ni la profundidad de muestreo, la humedad del suelo varió en los meses del estudio en todas las parcelas. La humedad foliar mostró diferencias significativas a nivel de parcelas.

En parcelas jóvenes el DAP tiene muy pocas variaciones y se relaciona con la luz y el contenido de humedad del suelo. *Dipteryx panamensis* tiene un porcentaje de germinación de hasta un 98% y su comportamiento fenológico parece ser genéticamente establecido.

Palabras claves. Fenología; árboles tropicales; raíces de árboles tropicales; germinación; DAP
Dr. Luis Fournier O
Escuela de Biología

LISTA DE CUADROS

| | CONTENIDO | PAGINA |
|-----------|---|--------|
| Cuadro 1. | Prueba Tukey para la diferenciación de parcelas.(Sarapiquí, Heredia. C.R)..... | 73 |
| Cuadro 2. | Peso seco (g) de raíces extraídas del suelo muestreado en parcelas ubicadas en Finca la Selva y Chilamate (Puerto Viejo, Sarapiquí. C.R)..... | 76 |
| Cuadro 3. | Porcentajes de humedad de suelo y de raíces comparados con los parámetros ambientales, en Sarapiquí, Heredia..... | 77 |
| Cuadro 4. | Correlaciones de humedad de suelo y del sistema radicular con los factores ambientales (prec, luz, temp.)..... | 79 |
| Cuadro 5. | Porcentajes de viabilidad mediante la prueba de tetrazolium, en semillas de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), en árboles de Chilamate, Puerto Viejo. Sarapiquí, Heredia. Costa Rica..... | 86 |

LISTA DE FIGURAS

| FIGURA | CONTENIDO | PAGINA |
|--------|---|--------|
| 1 | Comportamiento fenológico en relación con la temperatura (°C) en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en Chilamate, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 40 |
| 2 | Comportamiento fenológico en relación con la radiación solar en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en Chilamate, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 42 |
| 3 | Comportamiento fenológico en relación con la precipitación en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en Chilamate, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 44 |
| 4 | Comportamiento fenológico en relación con la temperatura (°C) en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas Cánada, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 46 |
| 5 | Comportamiento fenológico en relación con la radiación solar en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas Cánada, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 48 |
| 6 | Comportamiento fenológico en relación con la precipitación en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas Cánada, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 49 |

| FIGURA | CONTENIDO | PAGINA |
|--------|--|--------|
| 7 | Comportamiento fenológico en relación con la temperatura (°C) en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas Raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 51 |
| 8 | Comportamiento fenológico en relación con la radiación solar en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas Raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 53 |
| 9 | Comportamiento fenológico en relación con la precipitación en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas Raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 55 |
| 10 | Comportamiento fenológico en relación con la temperatura (°C) en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas no Raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 56 |
| 11 | Comportamiento fenológico en relación con la radiación solar en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas no Raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 58 |
| 12 | Comportamiento fenológico en relación con la precipitación en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en parcelas no Raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. 1996-1997. | 61 |

| FIGURA | CONTENIDO | PAGINA |
|--------|---|--------|
| 13 | Expresión fenológica de los árboles de almendro (<i>Dipteryx panamensis</i>) en diferentes condiciones de siembra. | 67 |
| 14 | Contenido de humedad del suelo y follaje en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), en parcelas raleadas de Finca La Selva, Sarapiquí, C.R, 1996-1997. | 80 |
| 15 | Contenido de humedad del suelo y follaje en árboles de <i>Dipteryx anamensis</i> (almendro, en parcelas no raleadas de Finca La Selva, Sarapiquí, C.R. 1996-1997. | 80 |
| 16 | Contenido de humedad del suelo y follaje en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (Almendro), en parcelas Cánada 1, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. | 81 |
| 17 | Contenido de humedad del suelo y follaje en árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (Almendro), en parcelas Cánada 2, en Finca La Selva, Sarapiquí. C.R. | 81 |
| 18 | Hormiga del género <i>Pseudomyrmex</i> sp cargando un grano de polen de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro). | 84 |
| 19 | Germinación de semillas de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), luego de 16 días de sembradas, en tres árboles ubicados en Chilamate, Sarapiquí. C. R. | 88 |

| FIGURA | CONTENIDO | PAGINA |
|--------|--|--------|
| 20. | Germinación de semillas dentro del fruto de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), luego de 63 días de sembradas, en tres árboles ubicados en Chilamate, Sarapiquí.C. R. | 89 |
| 21. | Peso seco (g) de 50 plántulas luego de 7 semanas de germinadas, de nueve árboles de <i>Dipteryx panamensis</i> (almendro), ubicados en Chilamate de Sarapiquí, C.R. | 90 |
| 22. | Variaciones de diámetro a la altura del pecho (DAP) en los árboles de almendro (<i>Dipteryx panamensis</i>) en parcelas no raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica (1996-1997). | 92 |
| 23. | Variaciones de diámetro a la altura del pecho (DAP) en los árboles de almendro (<i>Dipteryx panamensis</i>) en parcelas raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica (1996-1997). | 93 |
| 24. | Variaciones de diámetro a la altura del pecho (DAP) en los árboles de almendro (<i>Dipteryx panamensis</i>) en parcelas Cánada, en Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica (1996-1997). | 94 |
| 25. | Fenómeno de autopoda en almendro (<i>Dipteryx panamensis</i>) a- rama necrosada b-Zona de absición. | 97 |

FENOLOGIA Y ALGUNOS ASPECTOS DE LA BIOLOGIA REPRODUCTIVA DEL ALMENDRO (*Dipteryx panamensis* (Pitt.) Record & Mell) EN LA ZONA NORTE DE COSTA RICA

INTRODUCCION

El establecimiento y desarrollo de plantaciones forestales en el país que garanticen una variedad de productos forestales, así como una mejor selección de las especies de acuerdo al sitio de plantación, requiere que se disponga de una amplia gama de especies en la que se incluyan especies forestales nativas que permitan una pronta recuperación de la cobertura boscosa del país, combinado con estrategias de regeneración natural.

Muchas de las especies nativas pueden ser utilizadas en los programas de reforestación debido a que tienen una buena capacidad de crecer en campo abierto, toleran suelos ácidos, con texturas pesadas y niveles de fertilidad bajos. Además, sus maderas aunque semiduras en muchas de ellas, pueden ser usadas en emplantillados de techo, contrachapado de muebles y en ebanistería en general.

Algunos resultados preliminares muestran que varias especies heliófilas y de rápido crecimiento de los bosques naturales que presentan un conocido

carácter pionero inicial, en posteriores estadios de desarrollo, toman posiciones dominantes en el bosque con una alta tasa de supervivencia y buen rendimiento en su crecimiento. Entre estas especies están *Dipteryx panamensis*, *Hieronyma alchorroides*, *H. oblonga*, *Stryphnodendron excelsum*, *Vochysia ferruginea* y *V. guatemalensis* (Müller, 1997).

A pesar, de los progresos alcanzados en los últimos años en relación con la investigación de especies nativas, todavía faltan conocimientos importantes que permitirían utilizar estas especies en una reforestación comercial a mayor escala. Entre los aspectos poco conocidos, está el de la fenología y del manejo de semillas, cuyo conocimiento es necesario para el abastecimiento adecuado de éstas.

Según Bawa (1976), el comportamiento de la floración y de la producción de semilla en especies forestales puede presentar fuertes variaciones entre individuos, poblaciones y año de cosecha, por lo que se hace necesario un conocimiento intenso de este proceso.

El manejo racional de una especie forestal requiere de un conocimiento bastante profundo de la autoecología y sinecología de ésta, tanto en condiciones naturales como en plantaciones. Esto significa comprender adecuadamente el ciclo de vida de la especie y los factores y elementos del ambiente físico y biótico que la afectan de forma directa o indirecta. Algunas

características autoecológicas que se deben evaluar son: requerimientos de habitat, modos de reproducción, crecimiento en el habitat, fenología y respuesta a disturbios (Wagner y Zasada, 1991).

Esto muestra de manera clara que la determinación de los ciclos reproductivos de las especies forestales es una necesidad en el proceso de utilización de estas: especialmente de aquellas que se encuentran en peligro de extinción y que se desean utilizar en planes de reforestación.

Con base en estos antecedentes se llevó a cabo el presente estudio sobre la fenología y biología reproductiva de *Dipteryx panamensis* (Pitt.) Record & Mell en la Zona Norte de Costa Rica.

OBJETIVOS

A. GENERAL

Determinar el comportamiento fenológico y la biología reproductiva de *Dipteryx panamensis* en estado natural y en condiciones de plantación.

B. ESPECIFICOS

1. Determinar la fenología de la especie en condiciones de plantación y en ambientes naturales y su relación con el medio físico.
2. Correlacionar la caída del follaje, la brotación, la floración y la fructificación con variables climáticas y edáficas.
3. Estudiar preliminarmente los visitantes de las flores para determinar los posibles polinizadores.
4. Estimar el tiempo de maduración de los frutos.
5. Determinar la distribución del sistema radicular superficial de árboles en plantación.
6. Determinar el porcentaje de viabilidad de las semillas de árboles en áreas protegidas y en plantación.

REVISION DE LITERATURA

TAXONOMIA DE LA ESPECIE

Nombres comunes: Almendro, Almendrón, Almendro de
Montaña.

Nombre científico: *Dipteryx panamensis* (Pittier)
Record & Mell

Sinonimia: *Coumarouna panamensis* Pittier
Dipteryx oleifera Bentham
Oleiocarpus panamensis Pittier

Familia: Fabaceae

Subfamilia: Papilionoideae

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

Las plantas presentan una complejidad de sistemas y combinaciones reproductivas que ni remotamente presentan los animales. Según Eguiarte *et al*, (1992), aparentemente la diversidad encontrada en lo que a métodos de reproducción se refiere, se debe a su falta de movilidad.

La propagación asexual puede ser muy común en plantas de ecosistemas extremos, pero predecibles, como lo son estepas, sabanas, marismas salobres, abanillados y praderas alpinas y llegan a representar entre el 45 y 80% del total de las especies (Richards, 1986). Pero no es una forma muy frecuente en plantas anuales ni bianuales, aunque sí lo es en herbáceas perennes, arbustos, enredaderas y bejucos.

Muy pocos casos de árboles la presentan, como es el caso de los géneros *Populus*, *Ulmus*, *Prunus*, *Elaeagia* mientras que en las plantas acuáticas es la forma más extendida, por ejemplo el lirio acuático (*Eichhornia crassipes*, Pontederiaceae).

Este tipo de reproducción tiene una capacidad de dispersión muy limitada, lo que podría ser una desventaja muy importante. Sin embargo, la posibilidad de propagación asexual puede resultar muy ventajosa, porque permite unir los beneficios que ofrece el no reproducirse sexualmente, como es el de mantener "congelados" ciertos genotipos eficientes y ser poco costosa, respecto a los de la reproducción sexual.

Además generalmente resulta muy fácil cambiar de asexual a sexual, según el estado fisiológico y ecológico de la planta. Los fenómenos como la apomixia, autogamia, la autopolinización y la polinización cruzada son una muestra de la

gran versatilidad de los sistemas reproductivos de las plantas con flor (Eguiarte et al. 1992).

Tradicionalmente los botánicos han interpretado la gran diversidad existente en los sistemas reproductivos de las plantas en términos de la Ley de Darwin: la naturaleza no desea la autofertilización.

En otras palabras, según este punto de vista, los sistemas reproductivos en las plantas han evolucionado para resolver un problema común, el de evitar dicha autofertilización. Esto surge de que la observación de muchos organismos que se autofertilizan o se cruzan entre parientes, muestran una mejor adecuación. Esta menor adecuación en la progenie consanguínea se ha llamado depresión por endogamia (Eguiarte, et al, 1992).

Las semillas de los árboles y arbustos son el resultado de un fenómeno complejo conocido como reproducción sexual. En las plantas superiores la reproducción sexual se inicia con la floración, continúa con la polinización, fertilización y embriogénesis, y termina con el desarrollo, crecimiento y maduración del fruto (Niembro, 1988). Después, de la germinación las plantas atraviesan por un periodo de crecimiento vegetativo durante el cual no producen flores.

A este estado de crecimiento vegetativo se le conoce como periodo de inmadurez sexual, y su duración depende tanto del componente genético de la

especie como de las condiciones ambientales del lugar donde la planta se encuentre vegetando (Niembro, 1988).

Bullock (1994) afirma que el estudio de la anatomía floral de un especie, es de suma importancia para su manejo adecuado. Esta muestra, la forma y distribución de las piezas florales, posición de éstas, barreras de autopolinización y puede brindar indicios del tipo de polinización que tiene la especie.

Durante el proceso de floración, el tiempo de maduración de las anteras y el estigma son de vital importancia para permitir que la especie tenga polinización cruzada disminuyendo así la depresión endogámica de la misma (Owens, *et al*, 1991).

La especie *Dipteryx panamensis*, dominante del dosel de los bosques tropicales de América presenta un sistema de polinización cruzada, posiblemente facilitada por insectos, lo que es mostrado en sus modificaciones florales. Esto sugiere que la especie ha sido exigida a adaptarse, a través del tiempo a mejorar su mecanismo de polinización para adecuar la alta demanda fisiológica del proceso de floración (Tutin y Fernández, 1993).

Owens y Blake (1985) indican que el tiempo de la primera floración y la periodicidad de la floración, varían según la especie. Una buena cosecha de frutos está relacionada con una buena floración y una polinización efectiva, así

como los recursos almacenados disponibles para el llenado de las semillas. En árboles tropicales se puede hablar de especies de floración permanente, de floración no estacional, las de floración gregaria y las de floración estacional (Quers *et al.*, 1991).

En un ciclo reproductivo hay que analizar el proceso de polinización de la especie. La antesis debe ser muy conocida, para evaluar efecto de polinizadores visitantes de las flores (Bullock, 1994) y así poder determinar el síndrome de polinización de una especie.

Rosales y Orozco (1995) muestran su preocupación de el por qué las especies tropicales producen semillas con variados ámbitos de tamaño, estructuras accesorias, diferente composición química, contenido de agua, mecanismos de dormancia y patrones de longevidad. Al parecer, una pronta germinación es el comportamiento más común, sin embargo, factores tales como la cubierta seminal, fuerzas endógenas y los mecanismos de latencia, hacen que se den comportamientos muy variables, que deben ser investigados para un mejor manejo de las diferentes especies.

La semilla, por ser el producto de la reproducción sexual en plantas, es el elemento primordial de manejo en conservación de germoplasma y además, permite estudiar el proceso de germinación de las especies que se van a domesticar para su posterior uso en planes de reforestación.

Sin embargo, Arnaéz y Moreira (1996) han confirmado que el conocimiento a nivel de semilla debe ampliarse, pues el endurecimiento de la cubierta seminal puede ser confundido con un endocarpo pétreo, lo que trae problemas cuando esta se debe manipular en los procesos de viverización.

Los resultados que se obtienen al estudiar estos comportamientos contribuyen a formular planes de manejo más adecuados a los ecosistemas tropicales, ya sea desde el punto de vista silvicultural, recreativo, turístico, científico o de la biología reproductiva de la especie.

Debido al desconocimiento que existe del comportamiento general de las especies nativas localizadas en remanentes de bosque o en áreas protegidas, es que se hace necesario conocer estos aspectos de biología reproductiva e incorporarlos en todos los procesos de utilización de éstas, contribuyendo así a la formulación de los planes de manejo de los recursos fitogenéticos del país.

La planta como unidad ecomorfofisiológica, está expuesta a las presiones del medio al cual ella debe responder con su dotación genética, aspectos relacionados con su expresión, a las diferentes condiciones son contemplados dentro de la biología reproductiva de la especie, específicamente me refiero a la fenología.

FENOLOGIA

DEFINICIÓN

Fenología se deriva de la palabra griega *phaino* que significa aparición y se define como el estudio de los cambios estacionales de los eventos de los ciclos de vida (Rathcke y Lacey, 1985).

La fenología estudia los eventos biológicos periódicos y su relación con los cambios climáticos estacionales, estos estudios son esenciales para la comprensión ecológica y evolutiva del bosque tropical (San Román, 1987; Finegan, 1996). La fenología sirve para identificar patrones en las plantas que puedan representar síndromes adaptativos y brindan una unidad de análisis como contexto para la organización de la información (Newstrom, *et al*, 1994).

Meja (1990) afirma que la fenología es tan solo una descripción de las respuestas exteriores de las plantas a los estímulos ambientales en particular climáticos. en el casos de fanerófitos, generalmente son de interés las fases (fenofases) de cambios de corteza, defoliación, yemación vegetativa y su brotación crecimiento de ramas, crecimiento de hojas, yemación floral y floración fecundación, crecimiento de frutos y maduración de estos.

Si el objetivo utilitario apunta hacia el aprovechamiento de semillas y frutos, entonces yemación y floración constituye fenofases fundamentales; también la localización de la fecundación puesto que de este momento en adelante el fruto crece y madura en períodos bastantes precisos.

El factor del ambiente a que más frecuentemente se intenta relacionar estos eventos fenológicos es la variación estacional del clima y normalmente se presta atención a la posibilidad de que los eventos fenológicos se presenten en el tiempo de una manera que representa el ajuste de la especie a su ambiente, ganándose alguna ventaja, por ejemplo, la floración en una época en que existe mayor disponibilidad de agentes polinizadores (Van Schaik *et al*,1993) o la dispersión de semillas en una época en que hay mejores condiciones para la germinación de estas (Finegan, 1996)

La fenología constituye el conocimiento básico alrededor de una especies. En general el ciclo vegetativo compite con el ciclo productivo; durante la sucesión de las diversas fenofases. Si el interesado las conoce puede intervenirlas en su beneficio mediante prácticas culturales (poda, riego, limpia, abonamiento) y acondicionarse para la fenofase utilitaria generalmente la maduración de frutos y la cosecha de semillas.

Cruz y Fournier (1983) coinciden en que la fenología brinda un gran conocimiento en el papel que juegan las especies dentro del ecosistema. La comparación de las características fenológicas de los bosques tropicales húmedos es de gran importancia para el aprovechamiento racional de estas comunidades forestales, tan diversas en estructura y composición florística.

Los diferentes organismos deben ser estudiados como entes expuestos a una serie de factores externos e internos, que determinarán su comportamiento dentro de una ecosistema. Por ejemplo, Denfer (1983) indica que los factores físicos que más afectan a las plantas leñosas son el agua, la temperatura, la luz y las sustancias minerales esenciales.

Por su parte, Fournier (1993) considera que un organismo vegetal es una unidad ecomorfofisiológica, que con base en la plasticidad de su genotipo es capaz de reaccionar en diferentes grados a los estímulos del ambiente y esto se manifiesta de manera externa en cambios fisiológicos y morfológicos.

Las interacciones entre factores externos e internos deben ser analizados como causas de la fenología reproductiva (Borchert, 1983). Las plantas tropicales demuestran su respuesta a cambios estacionales con la presencia de nuevas hojas, flores y frutos, lo cual sugiere que son adaptaciones a factores bióticos o abióticos que se presentan con estos (Van Schaik, *et al*, 1993)

Es conocido que los cambios climáticos que se presentan en los diferentes ecosistemas refuerzan o modifican diferencias pequeñas en la longitud del día, causando reacciones diferentes en las plantas con respecto a este tipo de cambios.

Por ejemplo el fotoperíodo que controla el comportamiento de las plantas (Wagner 1973, Rathcke y Lacey, 1985)). Los sitios fisiológicamente activos de una planta (cambium, brotaduras de hojas, ramas y flores así como la maduración de frutos) suelen competir por agua, nutrientes y metabolitos (Lieberman 1982) y responder así a los cambios externos.

Los factores climáticos como humedad, precipitación y radiación, son determinantes de comportamiento, más importantes que los edáficos, aunque no por ello estos últimos deban dejarse de lado al evaluar la respuesta de la planta (Fregan, 1996).

De todos ellos juegan un papel importante en los cambios fenológicos de las plantas tropicales (Lieberman, 1982, Van Schaik *et al*, 1993). Para Wright y Van Schaik (1994) la irradiación permite la producción de órganos nuevos que superen los que suplan la demanda nutritiva de las otras fenofases, las relaciones entre las diferentes expresiones y la irradiación sugieren que la luz es un factor limitante en muchos árboles en los bosques tropicales.

En el trópico, las especies vegetales presentan oscilaciones periódicas de crecimiento, floración, fructificación, caída del follaje y brotación a pesar de que las diferencias estacionales no son muy notorias, las especies tienen ciertas respuestas al variar la precipitación, períodos secos, longitud del día entre otros (Opler *et al.* 1980).

Sin embargo, los "disparadores" de estos eventos no se saben si son endógenos (ritmos internos) o si más bien obedecen a factores externos tales como clima y suelo (Owens *et al.*, 1991). Van Schaik *et al.*, (1993) sugieren que cada fenofase debe estudiarse por separado en los diferentes individuos de una especie y en diferentes condiciones de bosque.

Went (1973); Tutin y Fernández, (1993) Gómez y Fournier (1995) afirman que los reguladores de crecimiento (fitohormonas) deben ser estudiados cuidadosamente pues se han relacionado intensamente con las fases reproductivas fenológicas como la floración (influencia de días cortos sobre la producción de florígeno)

Las comparaciones entre expresiones fenológicas de árboles en bosques tropicales secos y tropicales húmedos mostradas por Opler, Frankie y Baker (1980) enriquecen la información sobre la diferencia en las respuestas que vinculan los árboles y los arbustos en los diferentes tipos de bosque de nuestro país. Especialmente la luz y la humedad inciden sobre las comunidades

proporcionando respuestas donde se evidencia que las correlaciones son positivas en los bosques secos no así en los de estación poco variables.

Por otro lado, Reich (1995) afirma también, que en los bosques lluviosos los cambios en el balance de agua son mínimos y no parece que influyan en la tasa de CO_2 y temperatura, la precipitación al ser poco variable tampoco.

Los estudios en comunidades forestales a nivel fenológico son escasos, así también los análisis de los mismos en plantaciones establecidas en regímenes de restauración, por lo que es deseable, analizar a fondo el comportamiento de las especies, para lograr con ello un manejo adecuado de las mismas, ya sea desde el punto de vista silvicultural, recreativo, turístico, científico y educativo (San Román, 1987).

La mayoría de los estudios fenológicos en los trópicos de América se han realizado a nivel de comunidades dando una visión global del fenómeno, pero en contraste a esto, es poca la cantidad de investigaciones a nivel de especie. Linares (1988), por su parte sugiere estos estudios, que son importantes, pues permiten visualizar las diferencias de comportamiento entre las especies de una misma comunidad y aún entre diferentes comunidades; diferencias que pueden deberse a factores bióticos o abióticos.

Al mismo tiempo, el estudio de las comunidades naturales, generan conocimientos ecológicos que nos ayudan a profundizar nuestro entendimiento de la regeneración natural de la vegetación y de las interacciones de las plantas con la fauna que utiliza los recursos que las plantas producen periódicamente como frutos, néctar, etc (Finegan, 1996).

Según Newstrom *et al* (1994), a un nivel más básico, si dos poblaciones de una especie difieren en la fenología de su floración, esta diferencia puede representar un mecanismo de aislamiento de las dos poblaciones y contribuir a la formación de especies nuevas.

Por otro lado, en algunos estudios como los realizados por Van Schaik, *et al*, (1993) se mostró que las comunidades no muestran una tasa de sincronía particular. Se sabe que las características fenológicas de los bosques tropicales húmedos son de gran importancia para comprender los recursos de otras poblaciones o comunidades y para el aprovechamiento racional de las comunidades forestales, tan diversas en estructura, composición florística y comportamiento fenológico (Ortiz y Fournier, 1983; Bullock y Solis, 1990; Newstrom *et al*, 1994).

En los trópicos donde el clima muestra una estacionalidad marcada, los bosques presentan periodicidad en sus características fenológicas que se refleja en la fisonomía (Ortiz y Fournier, 1983). Alvim (1964), señala que en las

En las zonas tropicales los factores climáticos que más afectan el crecimiento y la floración son la longitud del día, las variaciones diarias de la temperatura y la alternancia de períodos secos y húmedos.

En el mismo Hylty (1980) dice que varios autores han mostrado que en los bosques tropicales hay periodicidad estacional en la floración y fructificación, eventos que pueden ser correlacionados con la estación lluviosa y con la interacción entre las plantas y sus polinizadores y los dispersores de sus semillas.

Además Eoinski y Fowler (1989), relacionaron el comportamiento fenológico con la dinámica de diferentes especies de artrópodos, a los cuales solo les interesan las fases vegetativas de las plantas, pues se alimentan de hojas y frutos. Esto a su vez relacionado con la producción de hojas en las plantas, dependiente de la cantidad de luz para realizar el proceso fotosintético y así obtener la energía necesaria para producir esta fenofase (Uemura, 1993).

Sin embargo Lieberman (1982) afirma que los microclimas dentro de diferentes bosques muchas veces producen cambios mayores en el comportamiento que cuando influyen los cambios de estación. En algunos comportamientos locales patrones de floración y fructificación son claramente correlacionados con variaciones anuales de temperatura y con las lluvias (Janzen, 1967; Frankie et al. 1974).

La competencia por el recurso alimento, hace que un gran número de animales dependan de la expresión de las diferentes fenofases de una planta (Heidemann, 1979). Para los animales que dependen de flores y frutos; el tiempo de períodos de alta demanda metabólica puede ser fuertemente influenciado por la variación temporal en flores y frutos de una comunidad de plantas.

Los estudios fenológicos no solo deben enfocarse a comunidades, sino a las especies en ambitos de variación altitudinal o variaciones bioclimáticas y deben contemplar además características de edad, tamaño, posición de yemas en la planta, sexo, características genéticas, ambiente, largo de raíces y tipo de suelo (Newstrom *et al*, 1994).

En los árboles tropicales los patrones de floración, fructificación, hojas, presentan cambios en su expresión que representan adaptaciones a los diferentes factores bióticos y abióticos. Las plantas pueden disminuir su reproducción sincronizando la actividad fenológica (Van Schaik, *et al*, 1993). Todos estos aspectos deben ser contemplados en estudios futuros de fenología que nos permitan externar un mejor criterio sobre la biología reproductiva de las diferentes especies.

Finlayson (1990) menciona que la fenología de una determinada especie puede variar entre sitios y que al detallar en el comportamiento de las poblaciones de

diferentes especies de plantas, se puede revelar diferentes patrones fenológicos dentro del mismo ecosistema y diferentes factores que pueden determinar estos patrones.

A nivel de especies individuales, se detecta una gran diversidad de comportamiento fenológico, por ejemplo en especies dioicas, en las cuales una determinada planta produce flores de solo uno de los dos sexos, cada sexo puede presentar un comportamiento fenológico particular. La predicción de un determinado comportamiento fenológico es complicada porque este no responde únicamente al ambiente, sino que puede deberse en parte a las interacciones con animales, principalmente, los agentes de polinización y dispersión de semillas.

Schert (1992), afirma que muchas manifestaciones de la vida de una planta o de un animal en bosques tropicales son periódicas pues los cambios de temperatura, disponibilidad de agua y los fotoperíodos son pequeños y marcan un comportamiento determinado en los individuos.

Así pues, árboles de una misma especie sometidos a diferentes regímenes estacionales, dan cambios de fenofases muy distintos. Se podría afirmar que el clima en áreas tropicales es relativamente constante pero aumentos en las lluvias, en la temperatura permiten observar aumento en floración (Tutin y Fernandez 1993)

Salisbury y Ross (1992) así como Fournier (1993) muestran en sus diagramas la relación de las plantas como entes individuales con el medio biótico y abiótico que la rodea, siendo estos dos factores los que desatan las diferentes fenofases en las plantas, asociados a las respuestas metabólicas internas de las mismas (Poore, ce I y II).

En zonas de poca variabilidad climática las especies no responden significativamente a los cambios de temperatura, precipitación ni brillo solar, más bien pareciera que los factores genéticos prevalecen sobre cualquier alteración externa (Tutin y Fernández, 1993)

Por surgido diferentes tipos de sistemas de clasificación que pretenden ordenar la información recolectada de los estudios fenológicos tropicales, para hacerla más confiable y útil para el manejo de los diferentes ecosistemas:

Chen (1975), citado por Newstrom, *et al* (1994), ofrece un sistema de clasificación basada en fechas o estaciones, esta aún es muy utilizada en países como Colombia y Bolivia y esos mismos autores indican que Gentry (1974) muestra un sistema de clasificación de la fenología de floración específicamente para el trópico.

Por su parte Newstrom, *et al* (1994), presentan un sistema de clasificación basada en la duración de las diferentes fenofases y proponen los análisis de las comunidades tropicales por lo menos de cinco años de duración.

Utilizan esos autores, la floración para realizar dicha clasificación a saber: continua (floración con períodos cortos esporádicos durante el año), subanual (floración con más de un ciclo por año), anual (solamente un ciclo mayor por año) y supra-anual (un ciclo por más de un año); caracterizando además los patrones de floración del trópico húmedo con los siguientes patrones:

- 1- La floración ocurre en cualquier momento del año.
- 2- Tanto los patrones de floración como los intervalos de no floración varían grandemente en duración
- 3- Hay variaciones en el número de ciclos por año en las especies tropicales.

Hay diferencias notorias en los patrones de floración de los bosques tropicales húmedos y los secos (Opler *et al*, 1980) pues mientras en algunas especies la floración se produce al inicio de la época seca y coincide con la mayor caída del nivel de agua (bosque seco) en otras se produce luego de la brotación foliar (bosques húmedos).

CRECIMIENTO RADICULAR

Un aspecto que se debe contemplar en todo estudio sobre autoecología de la especie es el desarrollo del sistema radicular, pues este debe ser del conocimiento del investigador en todo proceso con miras a la domesticación de especies ya que este está determinado por las potencialidades hereditarias de las especies así como por el medio ambiente. Tanto el crecimiento de las raíces como el de los vástagos dependen, en varios aspectos unos de otros y si el crecimiento de uno se encuentra muy modificado, lo probable es que al otro le suceda lo mismo.

Así pues, el crecimiento de la raíz depende del abastecimiento de carbohidratos suministrados por los vástagos y elementos tales como la sombra y la reducción de la superficie foliar, disminuyen tanto el crecimiento del vástago como el de la raíz, el desarrollo del fruto y la semilla disminuye el crecimiento de la raíz, pues reduce la disponibilidad de carbohidratos al sistema radical; de ahí la importancia de conocer la distribución de éste, para efectos de las relaciones fisiológicas (Gómez, 1984).

La competencia por agua y nutrimentos depende de la distribución relativa de las raíces finas de los árboles, pero debe tomarse en cuenta que esta

competencia se da con la vegetación que hay en su base y tiene que ver con el diámetro y profundidad de dichas raíces (Spek y Purnomosidhi, 1995)

En la zona tropical se han realizado pocos trabajos sobre las características de las raíces subterráneas de las plantas y no es sino en la última década que se han podido estudiar en zonas templadas como un esfuerzo para entender el ecosistema boscoso como un todo.

La ausencia de este tipo de estudios se debe a la dificultad en las observaciones pues los estudios de este tipo requieren de una remoción del suelo lo cual modifica en muchos casos la topografía del mismo. Cada una de las especies del bosque presenta un sistema radicular propio y las características genéticas juegan un papel determinante en su desarrollo, el cual muestra variaciones como resultado de la adaptación a las condiciones del medio (Waisel y Amran; 1991; Van Noordwijk *et al*, 1995).

Pues hay raíces que no tienen flexibilidad para superar los obstáculos de suelos con mucha piedra y pocos nutrientes. Los requerimientos nutricionales de la planta limitan el buen desarrollo de la misma y si el suelo no los brinda, ella simplemente tendrá un crecimiento escualido.

Para *Eucalyptus sp* el crecimiento radicular está más concentrado en la parte superficial del suelo y solo la raíz pivotante puede llegar a profundizar en el

suelo si las condiciones lo permiten. Las raíces laterales pueden crecer cerca de la superficie hasta un radio de 12 m. Esto varía según las condiciones del suelo, acceso a nutrientes y humedad (Morales, 1997).

Los estudios pioneros realizados por Saldarriaga (1979), indican que especies como *Gmelina arborea* (Melina), presenta un sistema de raíces laterales principales que se extienden lateralmente y profundizan con una inclinación brusca, encontrándose el mayor peso del sistema radicular en los primeros 30 cm de profundidad; en *Tectona grandis* (Teca) el sistema es de raíces laterales superficiales con ausencia de una raíz principal y en *Bombacopsis quinata* (pochote) la raíz principal está bien definida que alcanza profundidades entre 110 y 220 cm, lo mismo sucede en *Cordia alliodora* (purdillo) en la que la máxima profundidad encontrada es de 65 a 110 cm.

Morales (1997) en su investigación con plantas como el café encontró que las raíces superficiales crecen entre 1.35 y 1.65 m de radio. Las raíces finas decrecen con la profundidad, en 10 cm hay mayor número de raíces a 30 cm se acumulan el 73% de las raíces finas.

La variabilidad en los sistemas radiculares de las plantas analizadas hasta el momento permiten afirmar que son de suma importancia los estudios en este campo, máxime cuando se procura utilizar especies forestales en cultivos de plantación.

MATERIALES Y METODOS

El estudio se llevó a cabo en la Zona Huetar Norte de Costa Rica, Sector Atlántico de febrero de 1996 a julio de 1997. El comportamiento de almendro (*Dicoryx panamensis*) se evaluó en condiciones de plantación y en crecimiento natural, en zonas de protección a orillas de bosque o en áreas de cultivo. Ambas zonas se encuentran en suelo ultisol con clima muy húmedo (Rodríguez y Arias, 1996).

La Región Huetar Norte se ubica al norte del país. Tiene una extensión de 7583 km² que equivalen aproximadamente a un 15% de la superficie total del país. Limita al Norte con el río San Juan, cuyas márgenes corresponden a la frontera natural entre Costa Rica y Nicaragua. La finca La Selva y Pueblo Nuevo de Chilamate, se encuentran ubicadas en la Provincia de Heredia, en el límite de la Región Huetar Norte y la Región Atlántica (10° 28' N, 84° 02' W).

GEOLOGÍA Y RELIEVE

Esta región se compone en su mayoría de planicies y terrazas formadas a partir de sedimentos aluviales y marinos, junto con deposiciones aluviales de origen

volcánico. las elevaciones son de 0 a 200 msnm, y constituyen las zonas inundables del Atlántico (Müller, 1997)

CLIMA

Se puede caracterizar como cálido-húmedo, con precipitaciones de promedio anual aproximadamente 3200 mm, la humedad relativa oscila entre 80% y 90%. La estación climatológica de Finca La Selva, registra una temperatura promedio en la última década de 24,92 °C. Las oscilaciones de temperatura a lo largo del año son pequeñas (2,5°C) (Müller, 1997).

SUELOS

Los suelos donde se realizó este estudio son en su mayoría clasificados como ULTISOLES, estos pertenecen al grupo de órdenes cuya característica es ser los más viejos y meteorizados del país, por lo que presentan problemas bastante acentuados cuando son sometidos a un manejo intensivo.

Los Ultisoles se encuentran en la zona norte (Sarapiquí, San Carlos, Cutris), en el sur (Pérez Zeledón, Buenos Aires y en las regiones fronterizas con Panamá)

en las estribaciones de la Cordillera de Talamanca, tanto hacia el Pacífico como hacia el Atlántico. Estos suelos "rojos", ocupan por lo general, las partes altas de las cuencas y las posiciones más altas de las pendientes, o sea, aquellas zonas que no han estado sujetas a proceso alguno de rejuvenecimiento, u por el contrario han estado sometidas a constante lixiviación (Bertsch, 1995).

Estos suelos se originan por el efecto prolongado de los factores climáticos (principalmente altas cantidades de precipitación durante un tiempo muy prolongado) sobre prácticamente casi cualquier tipo de material parental. Su principal característica es su bajo nivel de bases y la formación de un horizonte de acumulación de arcilla iluviada (que migra del horizonte superficial al profundo) (Bertsch, 1995).

VEGETACIÓN

Según el Sistema de clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1987), la vegetación que cubre esta Región está clasificada como Bosque tropicales de tierras bajas específicamente Bosque Tropical muy húmedo, incluyendo una mayor riqueza florística y faunística.

Son especialmente ricas las comunidades que necesitan mayor constancia en el régimen de lluvia como las plantas del piso del bosque epífitas y las trepadoras. Los árboles del estrato superior pueden alcanzar alturas hasta de 50 m con representaciones de la familia de las leguminosas, Moraceas y muchas más que incluyen palmeras gigantes de la familia Arecaceae.

DESCRIPCIÓN DE METODOLOGÍA

El comportamiento en plantación fue evaluado en la Estación Biológica La Sava, ubicada en Puerto Viejo de Sarapiquí, situada a una altura de 35 a 140 msnm con un promedio de precipitación anual de 3930 mm, en parcelas de 1024 m² del Proyecto Especies Nativas y Cánada.

En este sitio se escogieron 10 árboles por cada parcela en el siguiente orden:

- Proyecto Especies Nativas tienen una edad de 4 años y no tienen tratamientos de fertilidad del suelo. Fueron sembradas con un distanciamiento 2X2, cada una de ellas con 100 árboles. Dentro de estas parcelas se marcaron en esta zona un total 20 árboles de *Dipteryx panamensis* (Almendra).

- A- En el muestreo se eligieron 10 árboles al azar en una parcela que conserva su distanciamiento (**Parcela no raleada**).
- B- 10 en otra que fue raleada y actualmente tiene un distanciamiento de 2X4 (**Parcela raleada**).

En las Parcelas Cánada con una edad de nueve años, se eligieron también 10 árboles al azar.

Para complementar la información se evaluaron árboles en condiciones naturales situadas en zonas de protección de la Zona de Chilamate, en una muestra de 10 árboles adultos, ubicados en la zona de Pueblo Nuevo de Chilamate Sarapiquí. Estos individuos se encuentran en las parcelas del Instituto de Desarrollo Agrario (IDA) en borde de bosque (**Chilamate**).

DETERMINACIÓN DE LA FENOLOGÍA

Los 30 árboles de las tres parcelas de Finca La Selva y los 10 árboles adultos de la zona de Chilamate de Sarapiquí, fueron visitados una vez por mes, para mediciones regulares de DAP (diámetro a la altura del pecho, 1,30m) y para observaciones de brotación, floración, fructificación, follaje.

Las observaciones de brotación, follaje, floración y fructificación se hicieron siguiendo la metodología propuesta por Fournier (1974), dándoles una caracterización de 0 cuando la característica es ausente, 1 cuando está presente de un 1 a un 25%, 2 si se expresa de un 26 a un 50%, 3 si es de 51 a un 75% y un 4 si es de un 76 a un 100%.

Para el cálculo del promedio de la expresión fenológica por mes, se sumaron los resultados por árbol por parcela, se dividieron entre 10 y se calculó el porcentaje partiendo de que 40 corresponde al 100 %. Estos resultados se relacionaron con la temperatura promedio y la variación de precipitación y brillo solar de los últimos 10 años.

Estos datos fueron suministrados por la estación meteorológica, ubicada en las oficinas administrativas de la OET (Organización para los Estudios Tropicales), en Puerto Viejo de Sarapiquí, Finca La Selva. Además se utilizaron pruebas de análisis multivariado MANOVA (estadística no paramétrica) (SAS, 1999); realizando comparaciones entre los valores promedio (GLM, option lsmeans), entre sitios entre meses, entre sitios para cada mes (Enero 1996-Setiembre 1997) entre meses para cada sitio (Chilamate, Cánada, Raleada y no Raleada) entre individuos, entre individuos para cada sitio). Para la incidencia de los factores climáticos sobre las fenofases y el comportamiento de estos en las parcelas, se realizaron comparaciones apareadas de promedio mediante la prueba Tukey (HSD).

Además, se hizo un muestreo del contenido de humedad en el suelo y en el follaje cada mes. Para esto se tomó una muestra de suelo (cuarteada al estrato de suelo hasta una profundidad de 30 cm) de la base de por lo menos 5 de los árboles en las parcelas de estudio y se analizó en los laboratorios de CAFESA. Al mismo tiempo, se tomó una muestra de follaje de cada una de los 5 árboles seleccionados para el análisis de contenido de humedad. Estos datos fueron analizados estadísticamente mediante comparaciones entre los valores promedio (GLM, option lsmeans) (SAS, 1999); entre meses, entre árboles para cada profundidad, en el caso del suelo. Y entre meses por árbol para la humedad foliar.

DETERMINACION DEL SISTEMA RADICULAR

El sistema radicular se muestreo en cada parcela seleccionada para un total de cuatro muestreos durante la investigación. Este se realizó, tomando cuatro líneas horizontales, orientadas según los puntos cardinales, a partir de la base de un árbol seleccionado dentro de la parcela, y que mostrará una posición distinta para el análisis (aislamiento) (Apéndice III).

El muestreo se hizo con un barreno en cuatro puntos sobre cada línea, hasta una distancia que corresponda al borde de copa, a una profundidad de 10, 20 y 30 cm. La tierra extraída se puso en una superficie plana y se revisó para

Se tomaron de ahí las raíces finas del árbol (diámetros de 3-8 mm), las cuales fueron llevadas a laboratorio para determinar el porcentaje de humedad (peso seco - el peso fresco). Todos los datos fueron analizados estadísticamente mediante la comparación entre los valores promedio (GLM, option lsmeans) (SAS 1999); entre puntos cardinales por parcelas, por puntos de muestreo, por densidad.

DETERMINACION DE VISITANTES DE LAS FLORES

Durante la época de floración se determinaron posibles polinizadores de la especie. Se hicieron observaciones diarias con binoculares, desde el inicio de la floración hasta su pico medio, mediante visitas continuas a la plantación. Asimismo se instalaron trampas de insectos para determinar si alguno de ellos cargaba polen de la especie en estudio, estas trampas consistieron en frascos de "paper" conteniendo flores frescas y selladas con un embudo pequeño que permitiera el ingreso de insectos al frasco.

Se colocaron en tres árboles floreados (5 por árbol). Las trampas se instalaron en la copa de los árboles adheridas con cinta adhesiva y permanecieron ahí durante cinco días. Los insectos recogidos en los frascos fueron extraídos con

se colocaron en un estereoscopio (Nikon) y fijados en alcohol para su eventual identificación.

Para evitar su descomposición se procesaron con técnicas de microscopía electrónica. Se secaron a punto crítico y posteriormente se identificaron montándolos en las bases especiales, para ser observados al microscopio electrónico.

Se revisaron en las antenas, alas, patas y el cuerpo en general, para determinar si acarreaban algún tipo de polen y si este coincidía con el de *Dipteryx zaramensis*, previamente identificado.

Para el análisis del polen se recurrió al tratamiento de las muestras para microscopía electrónica. Se recogieron muestras frescas de flores que fueron fijadas en Karnovsky (1965), posteriormente se llevaron a laboratorio en donde se procesaron para ser observadas por el microscopio de barrido (SEM-170) y en el microscopio electrónico de transmisión.

PORCENTAJE DE GERMINACION

Se colectó una muestra de frutos de nueve árboles, éstos fueron colectados del suelo en la época óptima de maduración (febrero), se llevó al Laboratorio de

Semillas Forestales del Instituto Tecnológico de Costa Rica en Santa Clara de San Carlos. Se disectaron 100 semillas de una muestra tomada al azar por árbol, para descripción y determinación de madurez del embrión. A 100 frutos, se les extrajo el embrión para realizar pruebas de viabilidad de la semilla con tetrazolium.

De tres árboles se tomaron 100 frutos para un total de 300. En cada grupo a 50 se les quitó el pericarpo, los otros 50 se dejó el fruto entero. Se sembraron en vivero con un sustrato de arena (50 con fruto - 50 solo semilla por cada uno de los tres árboles).

Además de cada uno de los nueve árboles se tomó una muestra de 100 frutos, se sembraron en el vivero.

Se realizaron visitas diarias para determinar el número de plántulas que germinan por día. Estos datos permitieron obtener por medio del sistema establecido por ISTA (The International Seed Testing Association), el vigor de la muestra de semillas y los porcentajes de germinación por cada árbol, usando la metodología propuesta por Czabator (1962).

CRECIMIENTO EN DIAMETRO

Se midió en seis árboles tomados al azar de las parcelas de especies nativas, tres en las que tienen un distanciamiento 2X2 y los otros tres en las que tienen un distanciamiento 2X4. Así como a tres más en las parcelas Cánada.

A cada árbol se le marcó la zona del DAP inicial. Las mediciones se hicieron cada mes, en los árboles seleccionados. Se realizó un ANDEVA de correlaciones del DAP, por parcelas y por factor climático y además comparaciones apareadas de promedios mediante la prueba Tukey (HSD), para determinar la incidencia de los factores climáticos sobre el crecimiento en diámetro.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los estudios fenológicos de especies forestales nativas, son en la actualidad de suma importancia para el manejo de las mismas. Los mecanismos que regulan los patrones fenológicos, deben ser investigados profundamente, debido a que, la manipulación de semillas, para la obtención de plántulas en vivero que permitan la repoblación de zonas deforestadas, requiere de información del comportamiento general de la especie.

Diplotrypa panamensis (almendro), al ser una especie prioritaria para los planes de reforestación (Müller, 1997), merece especial atención. En este estudio se hace una comparación del comportamiento de árboles plantados en diferentes condiciones, con árboles en condiciones naturales.

Se creyó conveniente mostrar los resultados generales del comportamiento fenológico y posteriormente detallar en cada condición, para darle al lector una mejor comprensión del estudio realizado.

FENOLOGÍA

Las parcelas estudiadas brindaron información muy valiosa sobre el comportamiento fenológico de los árboles de almendro como entes individuales y como grupos poblacionales en diferentes condiciones de siembra.

Los árboles de las parcelas Cánada, No Raleada y Raleada que se encuentran en plantaciones con diferentes edades y distanciamientos, fueron comparadas con los árboles en condiciones naturales situadas en zonas de protección en el área de Chilamate, considerándose estas últimas como la población ideal, pues son árboles en madurez reproductiva y con un DAP promedio de 1.25 m, con una edad aproximada de 60 a 100 años (Flechter, *et al*, 1993).

FACTORES AMBIENTALES Y SU RELACIÓN CON LA EXPRESIÓN FENOLOGICA

A continuación se describirán las figuras que muestran el efecto de los factores ambientales sobre la fenología del almendro en los cuatro sitios estudiados a saber: Chilamate, Parcelas Cánada, No raleada y raleada.

SITIOS

PARCELA CHILAMATE

Temperatura

Los árboles que crecen en condiciones naturales en Chilamate de Sarapiquí, mostraron que al presentarse un leve aumento en la temperatura máxima, hay una tendencia a disminuir la cantidad de follaje en casi un 50% en el mes de abril principalmente (Figura 1a), pero se nota una mayor brotación de hojas, esta fue mayor en el año 1996.

En los estudios realizados por Tutin y Fernández (1993) sobre la influencia de los mínimos de temperatura en la fructificación, se menciona que en determinadas especies en algunos años, sino se registraban ciertos mínimos de temperatura, las especies no florecían ni fructificaban, lo que coincide con lo afirmado por Borchert (1983), sobre la expresión irregular a lo largo de los años de algunas especies; ambos estudios se realizaron con especies forestales pero en latitudes diferentes a las nuestras.

El almendro, presenta un comportamiento fenológico que no parece depender de los cambios de temperatura a lo largo del año.

a)

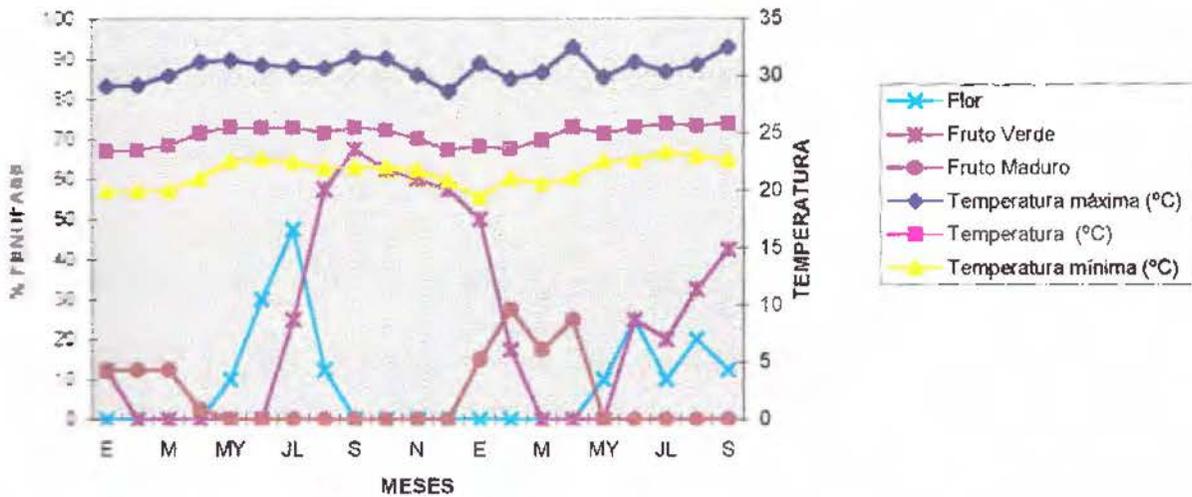
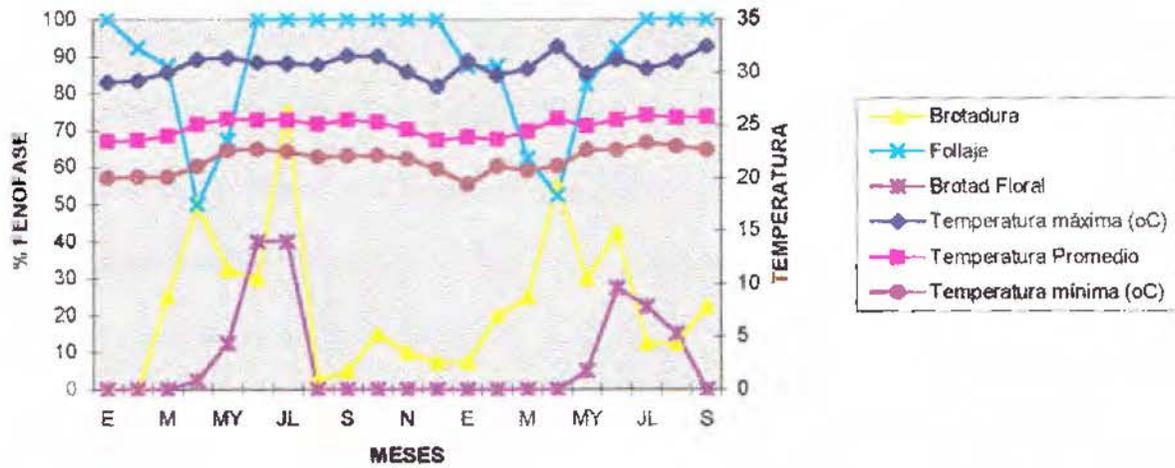


Figura 1: Comportamiento fenológico en relación con la temperatura (°C) en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), ubicados en Chilamate, Sarapiquí, C.R. 1996-1997.

Radiación Solar

Un aumento de la irradiación solar parece relacionarse con la producción de nuevos brotes de hojas (Figura 2a y b). Este hecho coincide con las observaciones de Wright y Van Schaik (1994), que sugieren que la irradiación solar es un factor digno de estudiarse a profundidad como "detonante" de algunas expresiones fisiológicas de las plantas, especialmente en la producción de nuevos órganos, como es este caso.

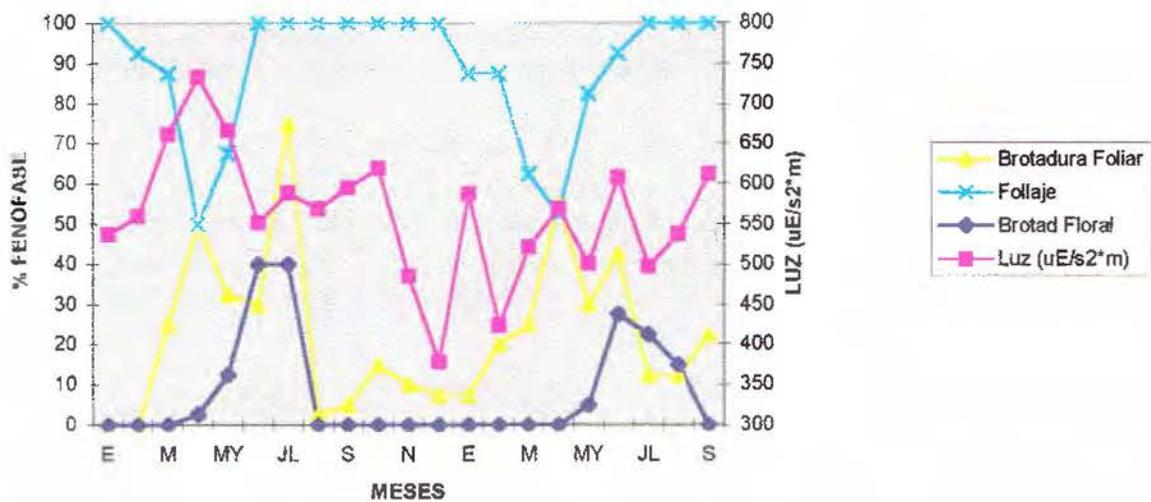
Esto se debe en buena parte, a que la producción de flores es costosa para la planta por lo que se debe acompañar de un follaje vigoroso que permita producir, mediante un aumento de la tasa fotosintética, las sustancias ricas en energía que se consumirán en la floración y posteriormente en el crecimiento y desarrollo de los frutos.

Es posible observar en las siguientes figuras que la floración se produce tres meses después de que se da el máximo pico de radiación y el follaje está en su máxima expresión (100%).

La radiación solar presenta sus picos más bajos y fluctuantes en el año 1997. Parece que los máximos picos de radiación coinciden con la caída del follaje y la activación de la brotación foliar. Al darse una disminución de la radiación solar se produce una mayor floración. En el año 1996 se observó un mayor

porcentaje de flores que en 1997 (Figura 2a y b). La caída del follaje más bien parece responder a condiciones fisiológicas de la planta, pues se da cuando los frutos están en su máximo desarrollo.

a)



b)

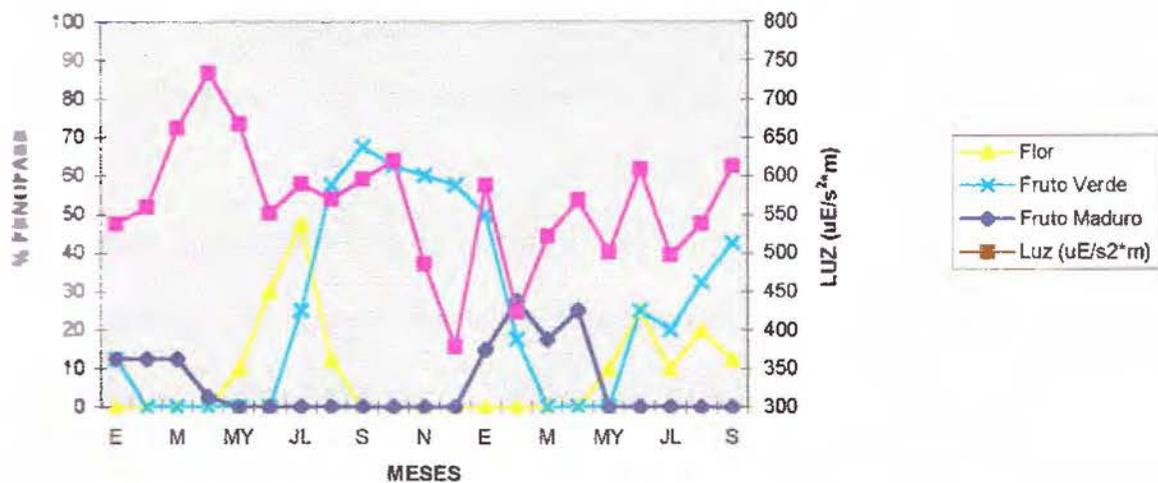


Figura 2: Comportamiento fenológico en relación con la radiación solar en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), ubicados en Chilamate, Sarapiquí, C.R 1996-97.

Precipitación

La brotación de flores se manifiesta un mes después de los picos máximos de precipitación y de la caída del follaje (Figura 3 a y b). Una reducción en la cantidad de lluvia sumada a condiciones secas, produce la disminución en el follaje, comportamiento encontrado por Frankie *et al* (1976) en Finca La Selva, así como en los estudios realizados por Fournier y Herrera (1986) en especies como *Gliricidia sepium* quienes encontraron una correlación negativa entre humedad del suelo y caída del follaje.

Las fases fenológicas de la planta se hacen evidentes después de períodos de alta precipitación pero se ha encontrado una relación inversa entre floración y precipitación (Murali y Suckuman, 1994; Vilchez, 1999). En zonas con climas estacionales la correlación es positiva entre precipitación y crecimiento vegetativo (Fournier 1976; Morales y Harold, 1970).

C. panamensis muestra, que en el mes de mayo de 1996 se da el mayor pico de precipitación, en junio aparece la brotación de flores y en julio el mayor pico de floración. La producción de frutos se presenta cuando empieza a bajar la precipitación (Figura 3 a y b).

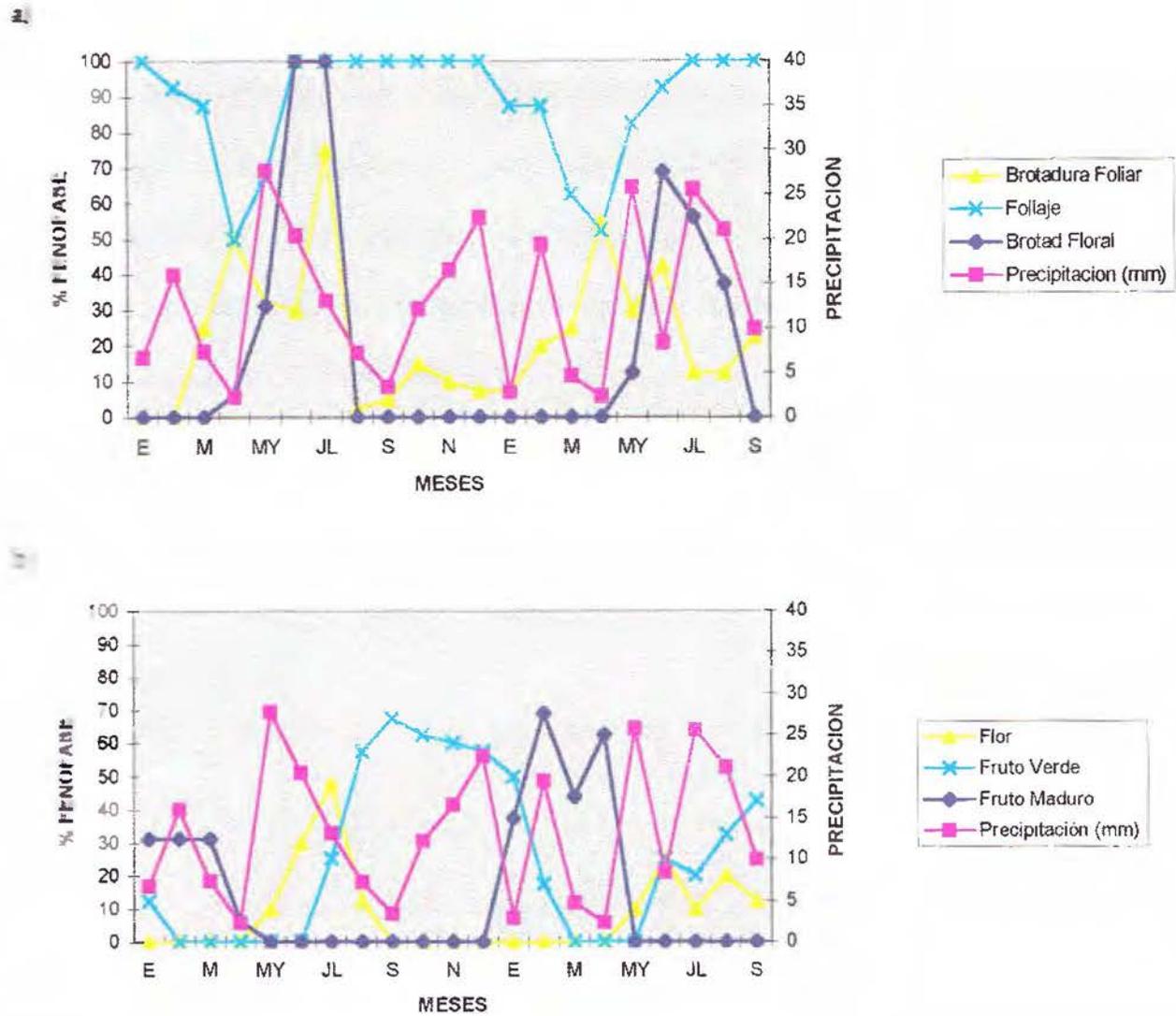


Figura 3: Comportamiento fenológico en relación con la precipitación, en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), ubicados en Chilamate, Sarapiquí, C.R. 1996-97

Un mes antes de que se registren los picos más altos de precipitación, se produce un aumento en la brotación pero hay pérdida de follaje. Reich y Bonner (1984), afirman, que al bajar el potencial hídrico se produce la caída de las hojas y al aumentar éste, se produce la floración, lo cual puede estar influenciado también por la acción de algunos factores endógenos como los reguladores de crecimiento que marcan el proceso de abscisión foliar, lo que pudiera suceder en *D. panamensis*.

PARCELA CÁNADA

En la parcela Cánada de 9 años de plantadas, se pudo determinar el siguiente patrón fenológico.

Temperatura

En la figura 4a y b, se observa que al presentarse un aumento en las temperaturas máximas y mínimas, se registra una disminución brusca del follaje. Un aumento en la temperatura mínima parece coincidir con la aparición de brotes de hojas y brotes florales, coincidiendo con lo mencionado por Reich y Bonner (1982), que afirman que los cambios en la temperatura producen la apertura de los botones florales.

Así también, una disminución en la temperatura coincide justo con el período de maduración del fruto.

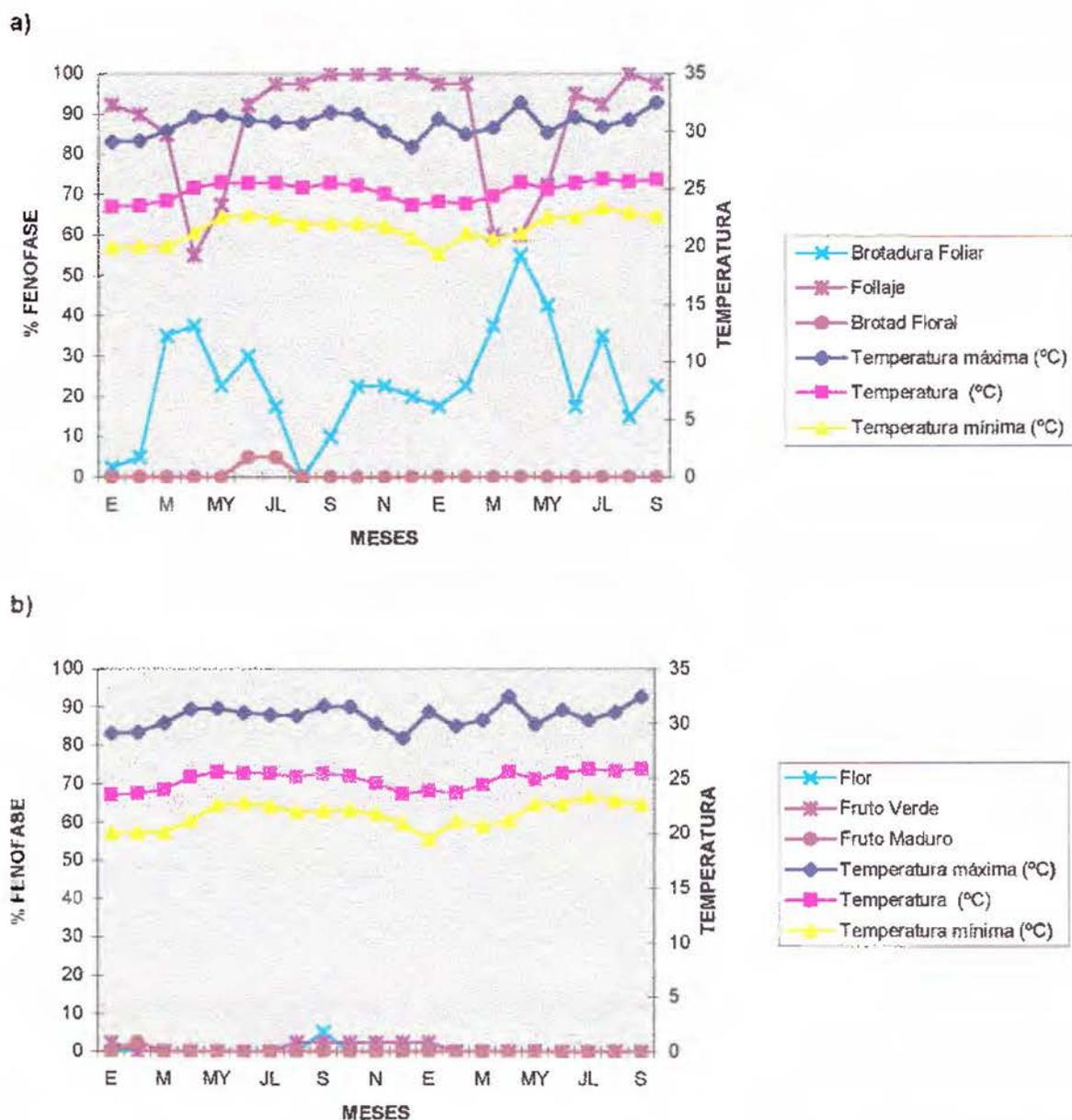


Figura 4: Comportamiento fenológico en relación con la temperatura (°C) en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en parcelas Cánada, en Finca La Selva, Sarapiquí, C.R.1996-97.

- Radiación Solar

Se observan diferencias de la radiación solar entre 1996 y 1997. Las más altas radiaciones solares se registran en 1996, en el mes de abril, coincidiendo con una elevación de la producción de brotadura y caída del follaje. En mayo de 1996 se nota que al bajar la radiación aparecieron brotes florales (Figura 5 a y b).

- Precipitación

Respecto de las curvas presentadas en la figura 6 (a y b), se puede decir que el comportamiento fenológico en lo que respecta a floración y fructificación del primer año, no se repite tan claramente en el segundo año, ni tampoco, cuando se producen otros aumentos en la precipitación a lo largo del año, los árboles respondieron de una misma manera.

Esto puede obedecer posiblemente a que no se vuelve a alcanzar la cantidad de precipitación que se registró en mayo del 96 o bien que el comportamiento fenológico responda a factores endógenos genéticamente establecidos. Sin embargo, faltarían datos y otros tipos de análisis para afirmar esto.

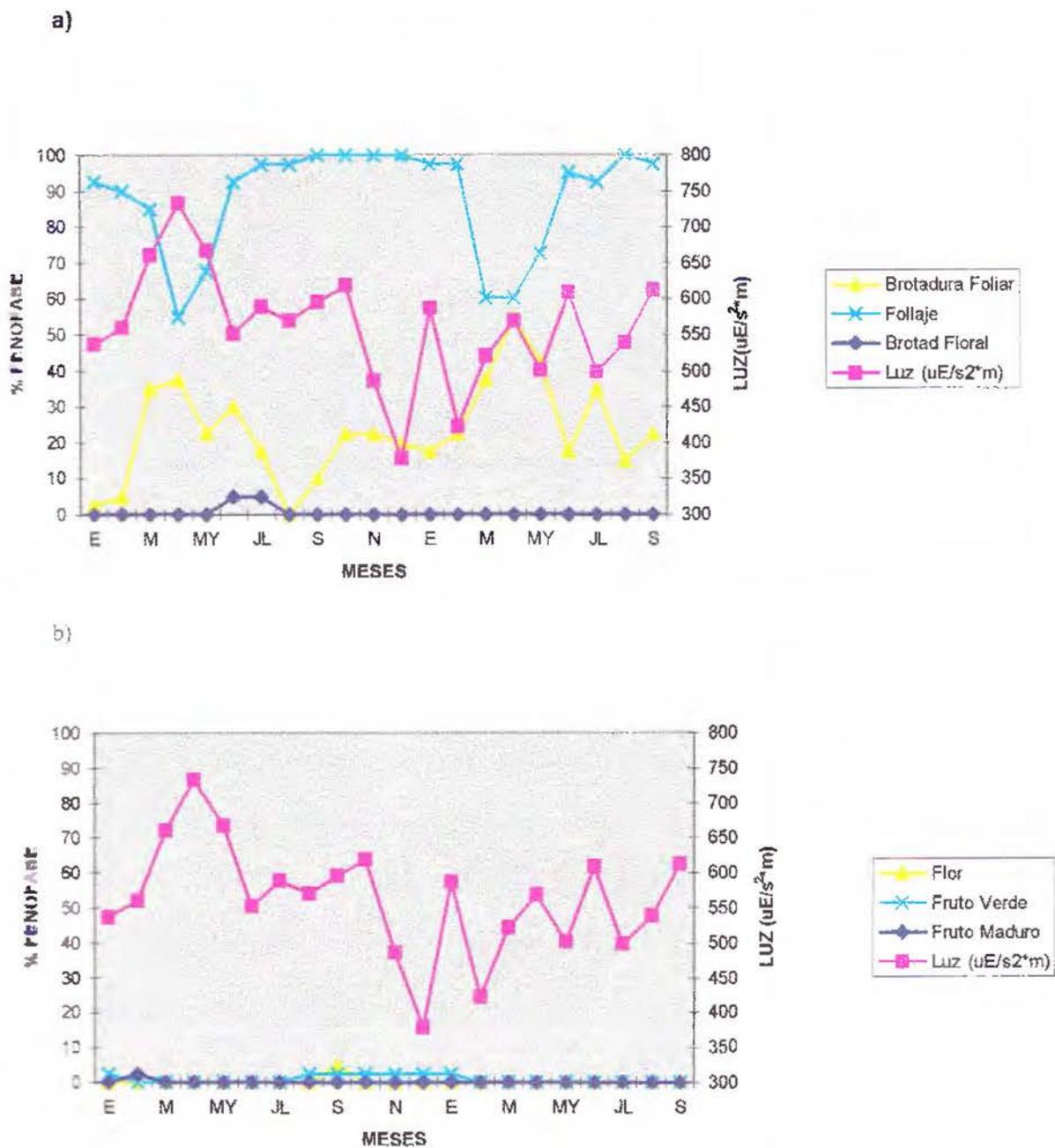
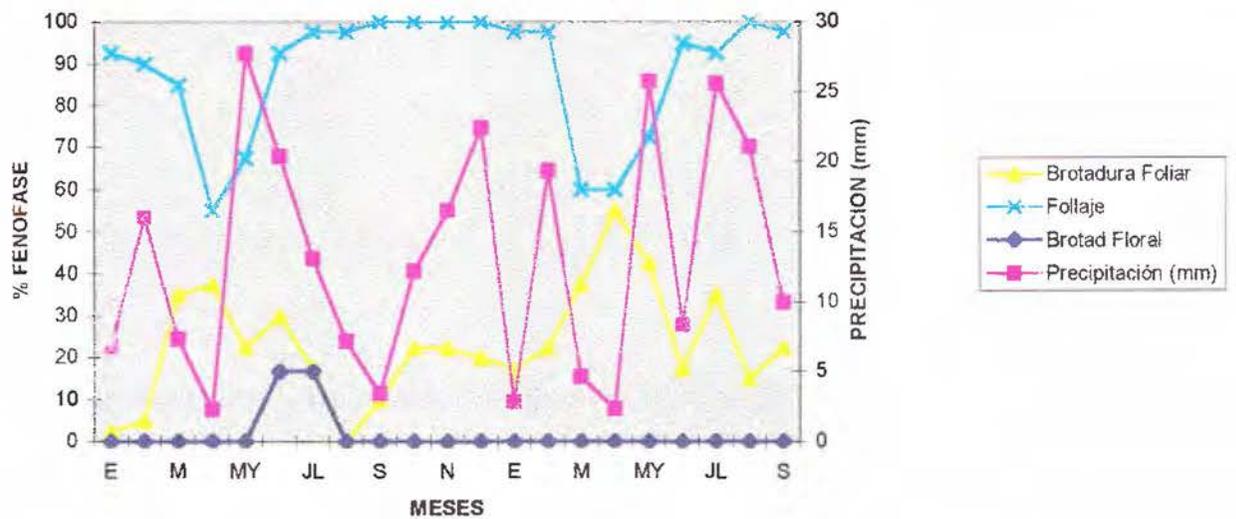


Figura 5: Comportamiento fenológico, en relación con la radiación solar en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), en las parcelas Cánada, Finca La Selva. Sarapiquí, C.R.

a)



b)

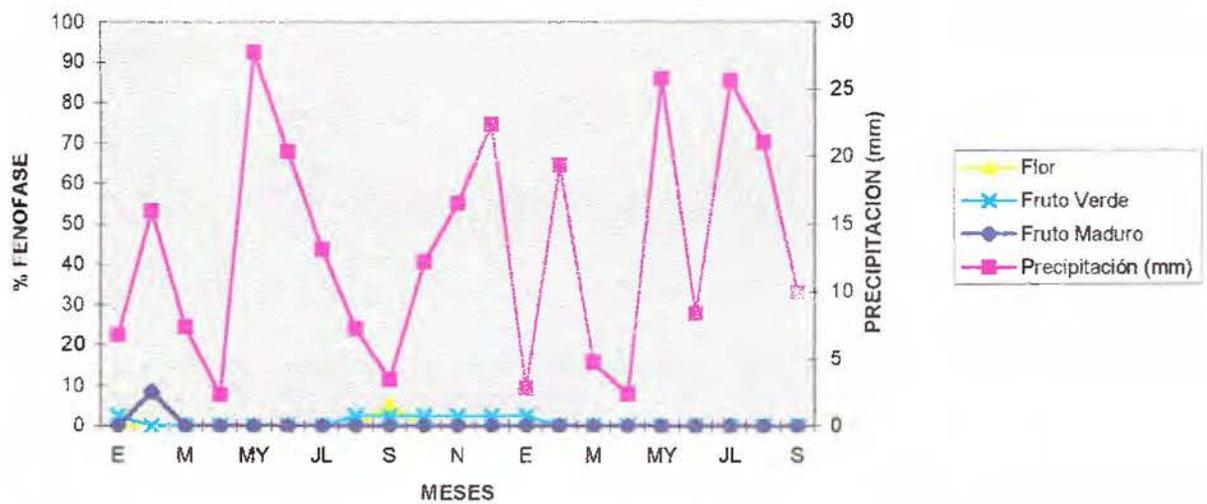


Figura 6: Comportamiento fenológico en relación con la precipitación en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en las parcelas Cánada, Finca La Selva, Sarapiquí, C.R. 1996-1997.

Cuando hay una mayor precipitación se produce un aumento en la brotación. Al contrario de lo que sucedió en las parcelas anteriores, la floración se produce en el mes de setiembre y parece tener relación con la precipitación.

PARCELAS RALEADAS

Estas parcelas están constituidas por una población de árboles con 4 años de plantados. Inicialmente, la siembra se efectuó a una distancia de 2X2 y fue raleada a los 3 años de edad, para dejar distanciamiento de 4X4.

- Temperatura

Se puede notar que en los meses de diciembre, enero y febrero que es cuando se registran las temperaturas más bajas, se produce la maduración de frutos (Figura 7 a y b). Además se nota en estas figuras, que la máxima brotación floral aparece dos meses después de que se registran las más bajas temperaturas y la floración se produce entre los meses de junio y setiembre, siendo esta época, cuando las temperaturas (promedio, máxima y mínima) son más estables.

a)

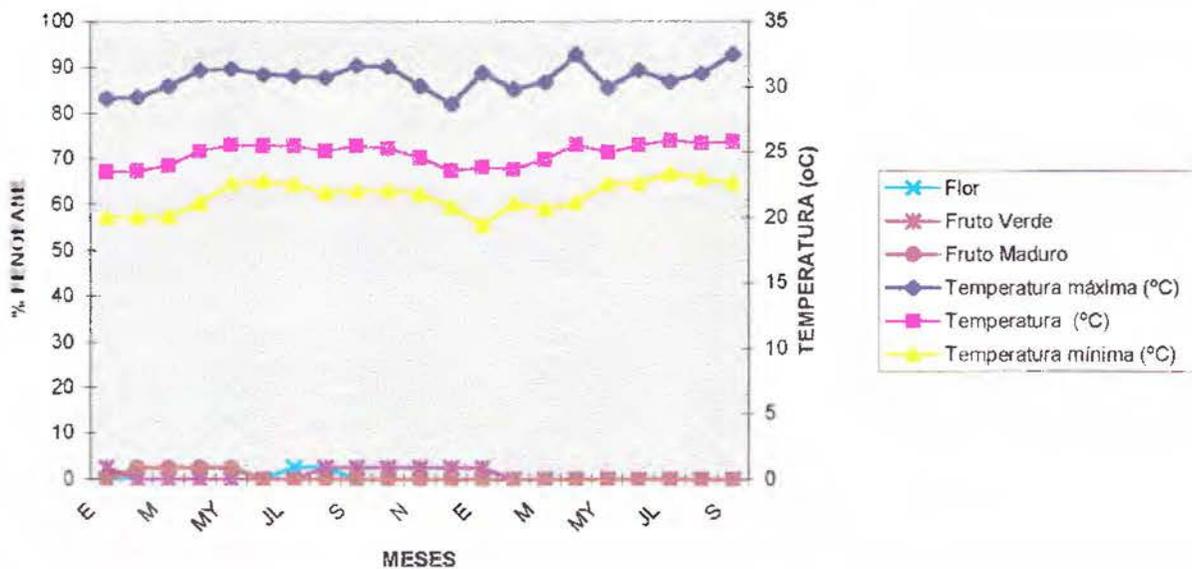
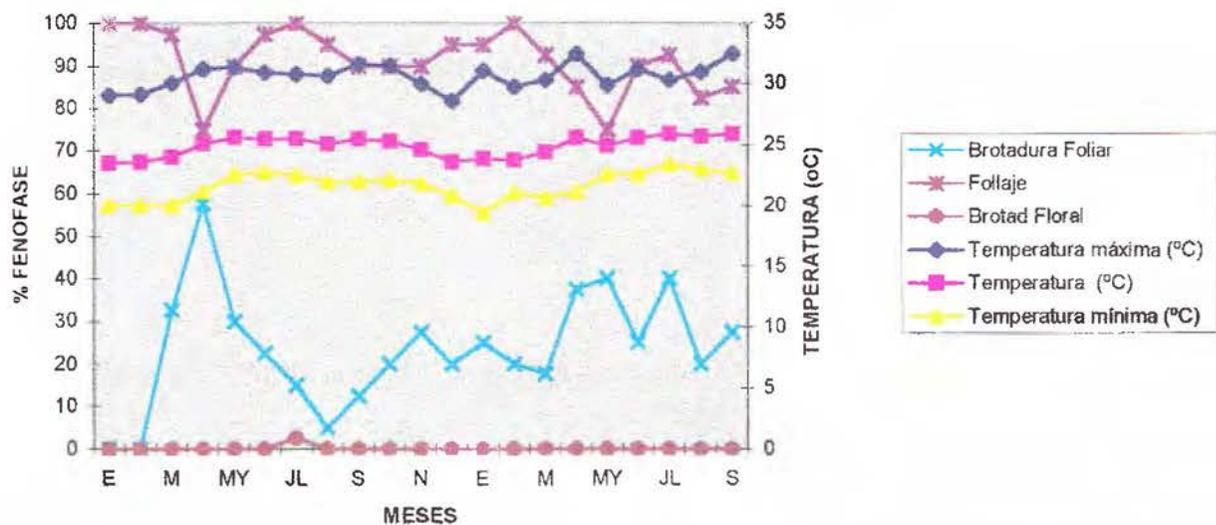


Figura 7: Comportamiento fenológico en relación con la temperatura (°C) en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en parcelas raleadas en Finca La Selva, Sarapiquí, C.R. 1996-97.

En el segundo año, el comportamiento de estas parcelas varía, pues no se registra floración alguna y por consiguiente tampoco fructificación. La expresión del follaje si cumple con los patrones observados anteriormente en las otras parcelas.

- Radiación Solar

En el primer año de estudio (1996) se observa que al aumentar la radiación solar aumenta la brotadura foliar y se produce una disminución del follaje (Figura 8a), igual al comportamiento observado en las parcelas anteriores, lo que se relaciona con lo afirmado por Reich y Borchert (1982), en donde mencionan que los cambios de fotoperiodo producen respuestas como estas en las plantas.

En el segundo año, el follaje tiende a mantener el mismo patrón, sin embargo la expresión reproductiva solo se produce en el primer año de observaciones (Figura 8 a y b), luego de una disminución de la radiación.

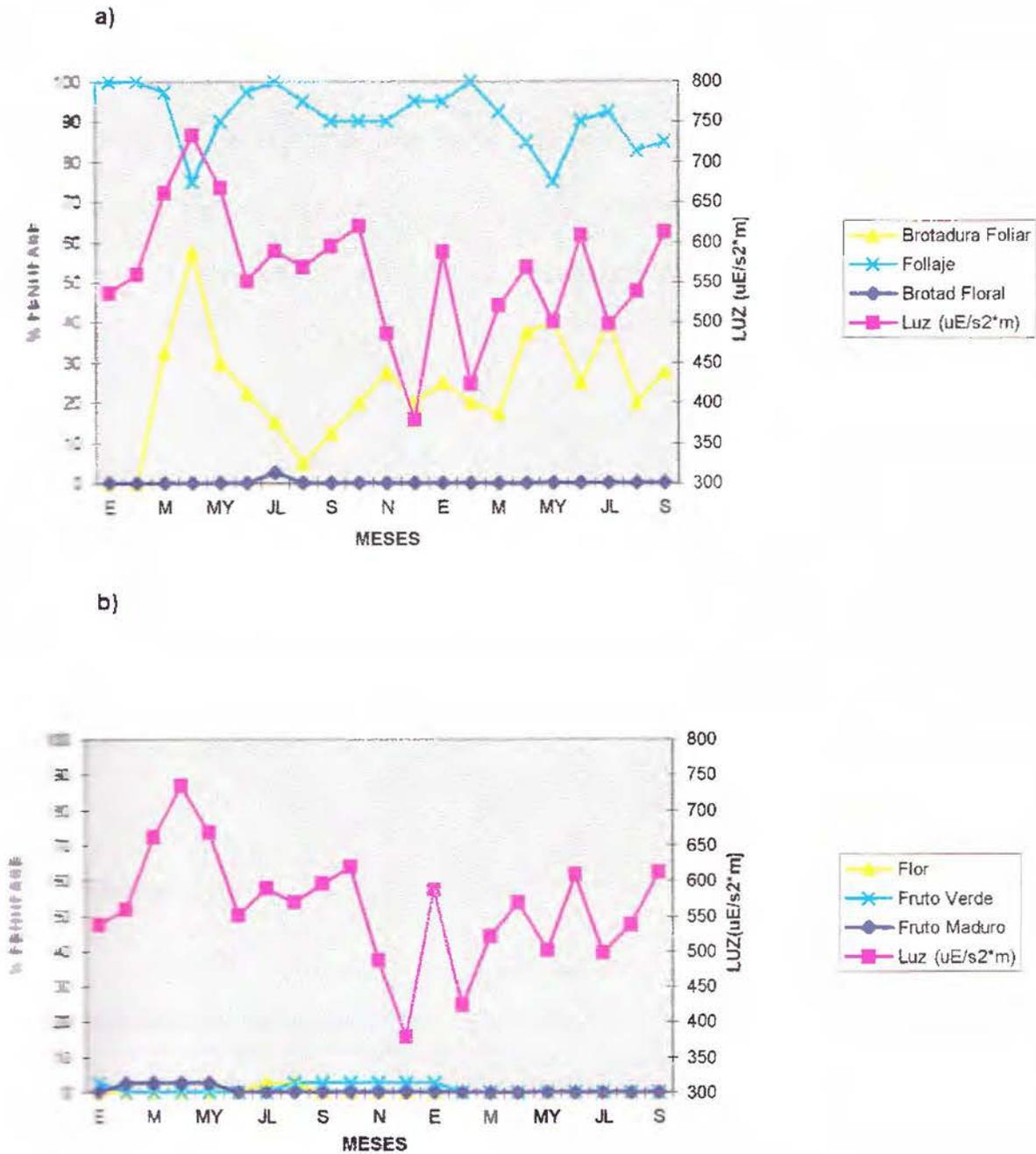


Figura 3: Comportamiento fenológico en relación con la radiación solar en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en parcelas raleadas de Finca La Selva, Sarapiquí, C.R. 1996-97.

- Precipitación

La menor cantidad de follaje se presenta cuando disminuye la precipitación (Figura 9 a y b). En el primer año de estudio se da la brotación floral luego del inicio de una disminución en la precipitación, además, se registró una mayor cantidad de fruto verde. Sin embargo en el segundo año ningún fruto alcanzó la madurez.

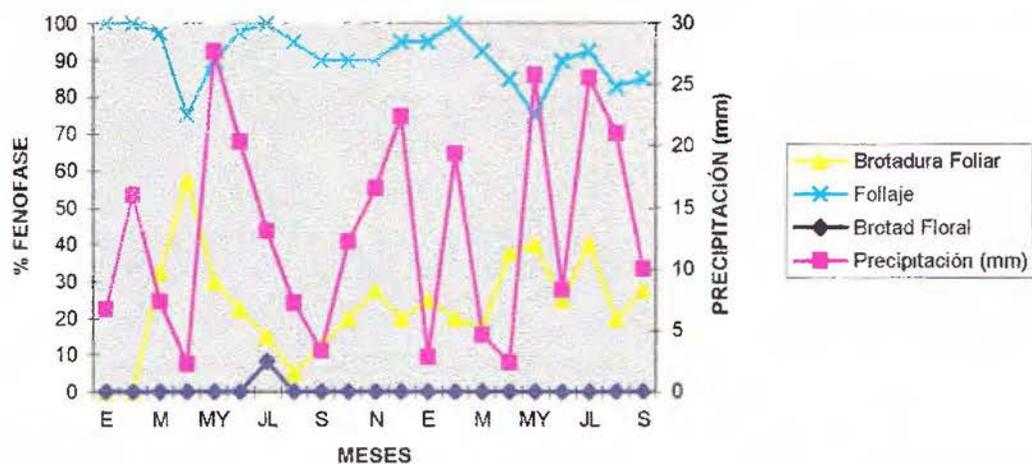
PARCELAS NO RALEADAS

Estas parcelas están constituidas por una población de árboles con 4 años de sembradas con distancia de 2X2.

- Temperatura

El comportamiento fenológico de los árboles *Dipteryx panamensis* (almendro) en las parcelas sin raleo con respecto a la variación de temperaturas mínima, máxima y promedio de enero de 1996 a setiembre, de 1997, se presenta en la Figura 10 a y b.

a)



b)

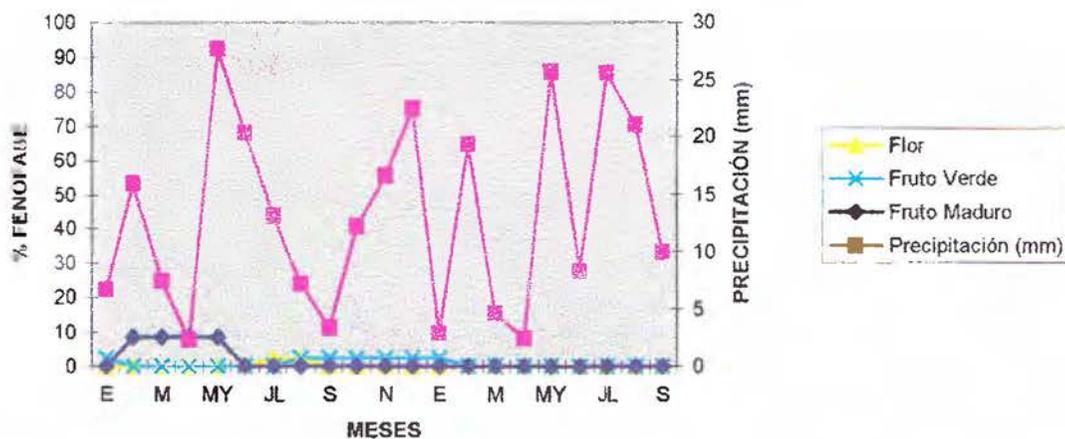


Figura 9: Comportamiento fenológico en relación con la precipitación, en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en parcelas raleadas en Finca La Selva, Sarapiquí, C. R. 1996-97

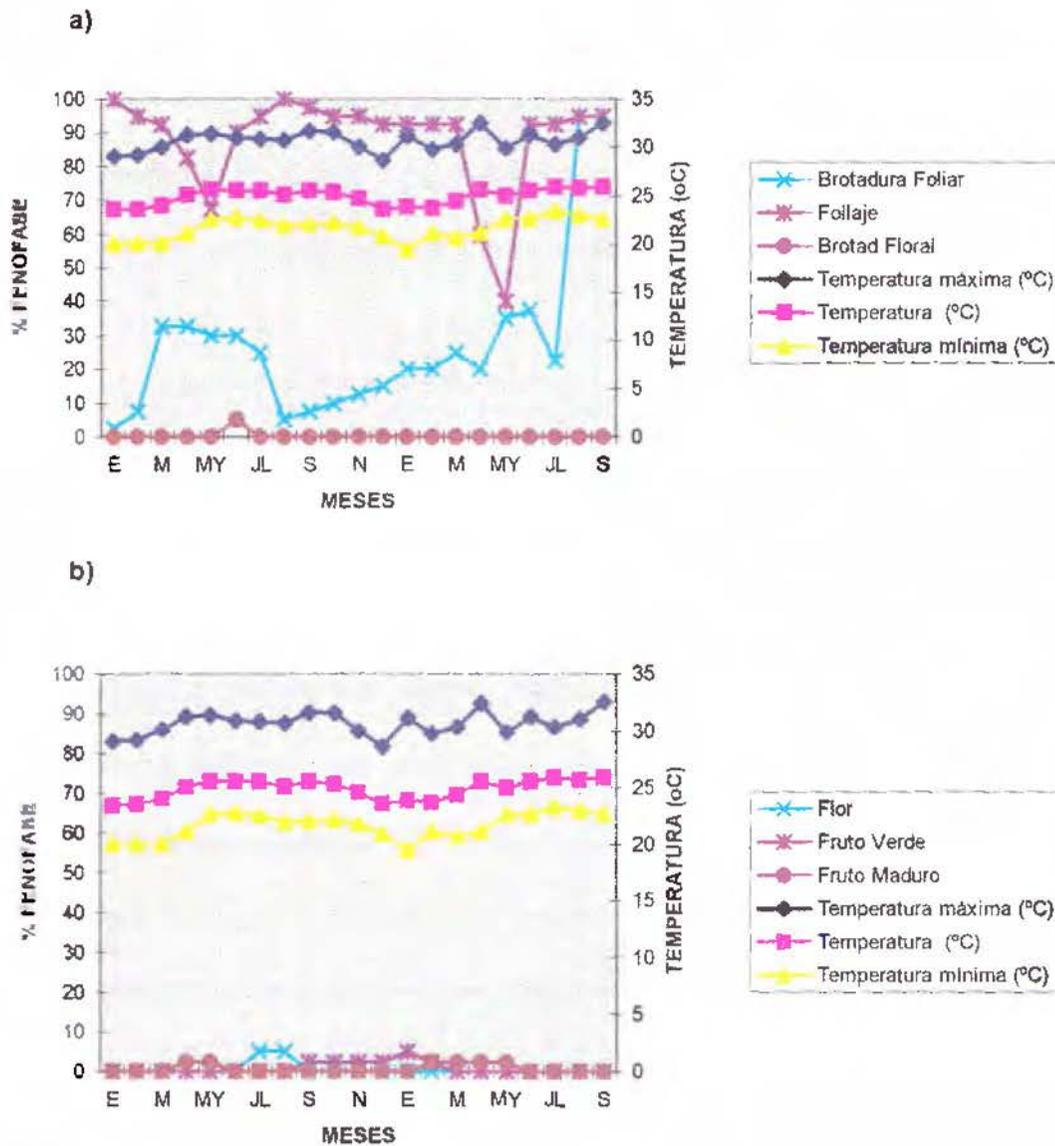


Figura 10: Comportamiento fenológico en relación con la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en parcelas no raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica. 1996-97.

En ellas se repite el mismo comportamiento que en las parcelas anteriores donde la respuesta fenológica esta poco relacionada con este factor climático. Excepto cuando se produce el pico más alto de temperatura ($^{\circ}\text{C max}$) donde se nota un descenso en follaje y aparecen los primeros brotes de floración, lo que nuevamente coincide con lo relacionado con lo afirmado por Reich y Borchert (1984).

- Radiación Solar

La brotadura foliar, parece estar relacionada con la intensidad lumínica principalmente en el primer año de estudio (1996). A la vez, se produce una disminución en la cobertura de follaje del árbol (Figura 11a), lo que coincide nuevamente con lo afirmado por Wright y Van Schaik (1994) sobre la producción de nuevos órganos y su relación con los aumentos de irradiación.

Cuando la floración se da, no se presenta brotadura de follaje (Figura 11a y b), pues posiblemente todo el balance energético está puesto en el proceso reproductivo (Salisbury y Ross, 1992).

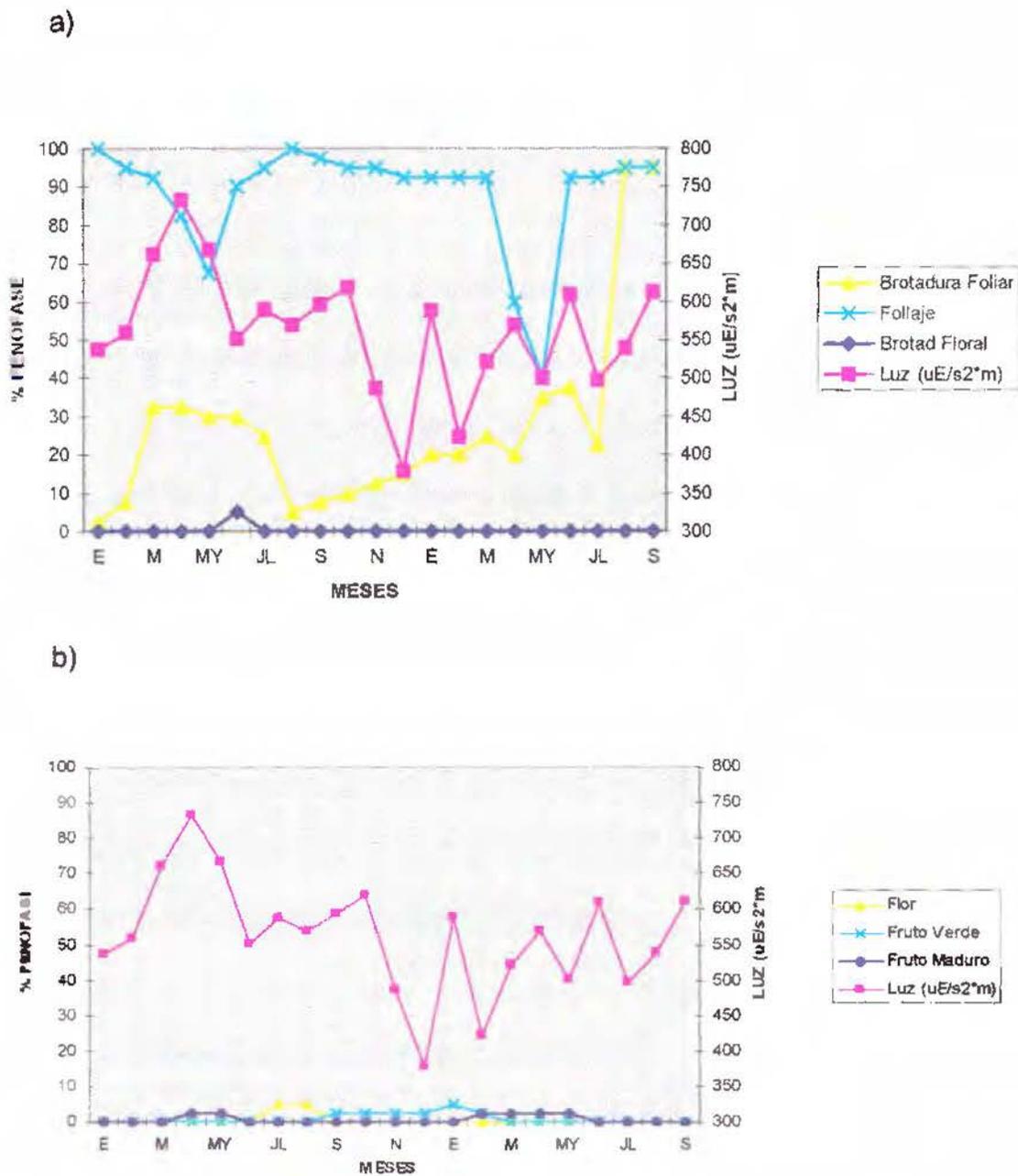


Figura 11: Comportamiento fenológico en relación con la radiación solar en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en parcelas no raleadas de Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica. (1996-97).

Este comportamiento coincide con el presentado en algunas especies de climas estacionales como *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) donde la secuencia de las fenofases es la siguiente: caída de follaje producción de nuevo follaje y floración (Rojas *et al*, 2000).

Esta especie se ha adaptado a condiciones de fuerte sequía y es capaz de acumular suficiente reservas de sustancias ricas en energía durante los meses lluviosos. Esto es favorecido por la estructura del vástago vegetativo y del sistema radicular que son muy voluminosos.

Es interesante anotar que aún en plántulas de *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) de 8 meses de edad se ha observado un engrosamiento de sus raíces principales parecidos a una "zanahoria" (Di Stéfano y Fournier, 1999), lo que sugiere un desarrollo de un sistema radicular capaz de acumular grandes reservas de agua y sustancias ricas en energía.

En las condiciones de Sarapiquí, el almendro no presenta este tipo de estrategia radicular ya que los meses de sequía no son frecuentes, pues siempre se mantiene una precipitación constante, sin embargo, la secuencia fenológica es caída de follaje, maduración de frutos, brotación foliar y floración.

- Precipitación

Como se puede notar en la Figura 12(a y b), la pérdida de follaje, está relacionada con un aumento en la precipitación. El follaje aumenta después de los picos máximos de lluvia. El proceso de brotación foliar se mantuvo más o menos constante, para todo el tiempo del estudio.

En el mes de mayo del primer año se producen las precipitaciones más bajas, lo que coincide con la presencia frutos maduros(Figura 12b). En el segundo año, se registran en el mes de mayo, nuevamente precipitaciones bajas, pero los frutos maduros están presentes desde el mes de marzo.

La floración se presenta en los meses de julio a setiembre de 1996, cuando las lluvias tienden a disminuir. En 1997, este fenómeno no se repite. Esto es contrario a lo que encontraron en bosque secos Reich y Borchert (1982) donde la floración más bien se presenta en los meses más lluviosos, pues las lluvias estimulan la apertura de los botones florales, lo mismo que sucede en plantas como café (*Coffea sp*) (Wycherley, 1973).

La precipitación también determina las apertura de los primordios foliares aunque con menor intensidad.

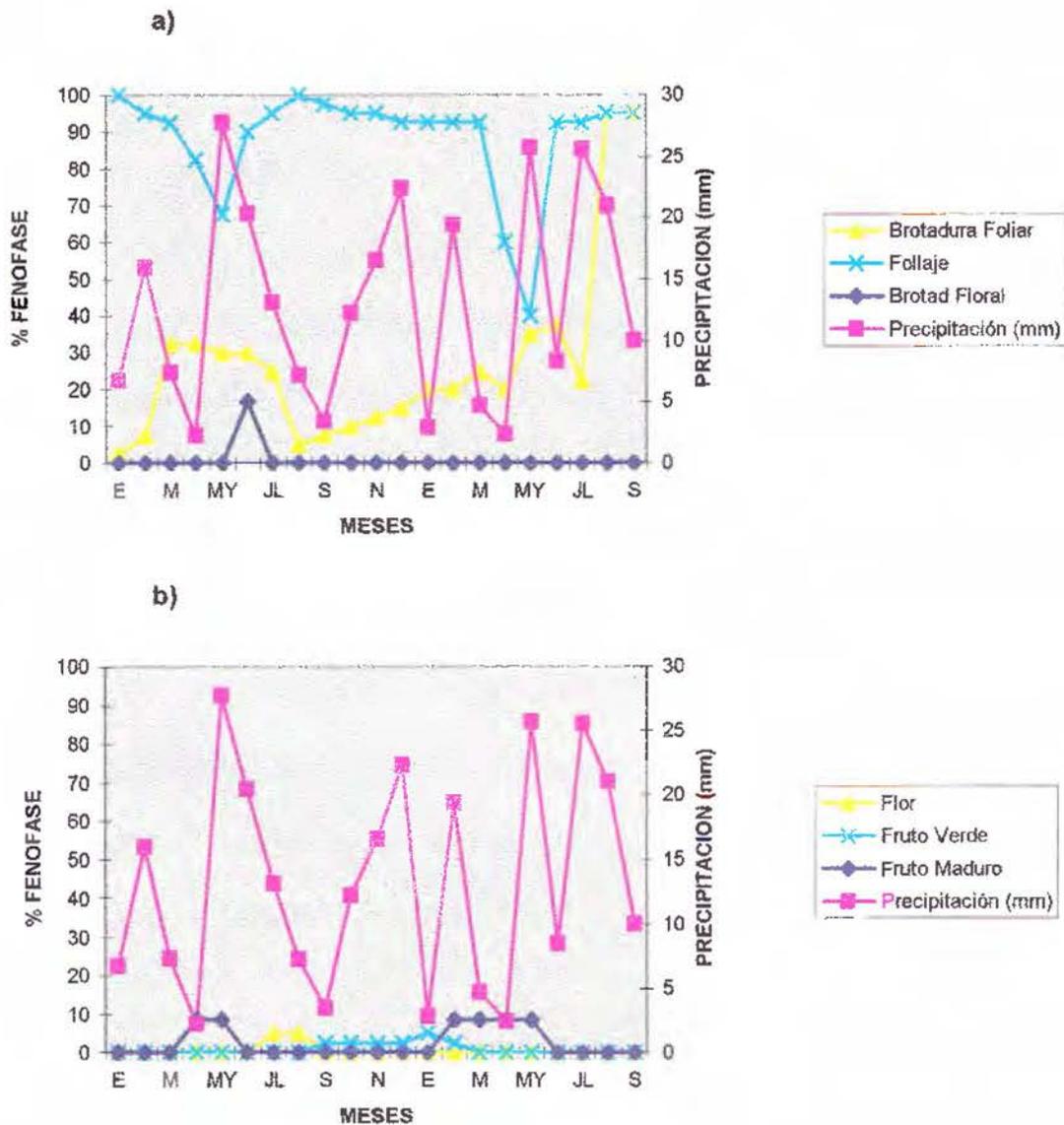


Figura 12: Comportamiento fenológico en relación con la precipitación, en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), en parcelas no raleadas de Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica 1996-97.

FENOFASES

BROTADURA FOLIAR

Para todas las parcelas, durante los años de observación los árboles mostraron un crecimiento activo de brotadura foliar casi todo el tiempo, solo en febrero y agosto de 1996 la característica no se mostró (Figura 13). Esta especie según Newstrom, *et al* (1993), para esta característica podría ser considerada como continua.

Esta fenofase presenta diferencias significativas entre los meses de estudio ($p_{\text{valor}} = 0.0001$, $F = 7.11$), entre parcelas ($p_{\text{valor}} = 0.00187$, $F = 1.88$) y entre los individuos ($p_{\text{valor}} = 0.0001$, $F = 3.45$).

FOLLAJE

La expresión de follaje se mantiene generalmente en todas las parcelas en porcentajes de 40 a 100, durante el tiempo de estudio (Figura 13). En el año 1996 hay una reducción en el mes de marzo para Chilamate, Cánada y raleadas. En las parcelas no raleadas esta reducción se presenta entre los meses de abril y marzo.

Para el año 1997, la expresión de follaje tiene una disminución considerable en el mes de abril para Chilamate Cánada y no raleadas. En las parcelas raleadas esta disminución se presenta en mayo. Se podría decir que esta especie es continua en lo que se refiere a presencia de follaje según la clasificación de Newstrom *et al* (1993).

La estabilidad del follaje no parece depender de ninguno de los factores climáticos. Sin embargo se determinó una diferencia significativa de la expresión de esta característica entre los meses de estudio ($p_{\text{valor}} = 0.0001$, $F = 8.43$), entre parcelas ($p_{\text{valor}} = 0.0029$, $F = 2.28$) y entre individuos ($p_{\text{valor}} = 0.0081$, $F = 1.75$).

FLORACIÓN

Dipteryx panamensis, en el año 1996, inicia el período de floración a partir del mes de abril, obteniendo su máxima expresión en el mes de julio en la parcela Chilamate, raleada y no raleada. En la Cánada, la floración se expresa en octubre. Para el año 1997, desde el mes de junio y hasta setiembre, se presenta esta expresión en la parcela Chilamate. En las otras parcelas el fenómeno no se registró en ese año (Figura 13).

Este fenómeno permite clasificar esta especie como de floración anual (Newstrom, *et al*, 1993).

El patrón de floración para las especies de tipo heliófita (como lo es el almendro), se caracteriza por que se presenta en la primera mitad de cada año (marzo, abril) (Opler *et al*, 1980), pero almendro no cumple con este patrón, pues en realidad, presenta períodos de floración en los meses de junio-julio y requieren de 6 a 7 meses para la maduración de sus frutos, lo que hace que se caracterice como de actividad intensiva en lo que a floración concierne y de maduración de frutos lenta según la clasificación de estos autores.

Es importante anotar que en esta especie se produce una recuperación del follaje y posteriormente se da la floración, no como sucede con otras especies como *Erythrina poeppigiana* (poró) y *Tabebuia rosea* (roble de sabana) (Gómez y Fournier, 1995), en que las cuales éstas fenofases están distanciadas a lo largo del año. Además, esto tampoco coincide con las características asignadas por Opler *et al* (1976) a las especies de bosques húmedos.

El MANOVA para esta característica mostró que hay diferencias significativas de expresión entre parcelas ($p_{\text{valor}} = 0.001$, $F = 15.44$) y entre los meses de estudio ($p_{\text{valor}} = 0.0001$, $F = 4.06$).

FRUCTIFICACIÓN

Durante el año 1996, la fructificación se registró en los meses de enero y febrero en la parcela Cánada, en un porcentaje casi nulo (2%), en las parcelas raleadas este mismo porcentaje se conserva desde enero hasta el mes de mayo. En las no raleadas solo se registra fructificación (2%), en marzo, abril y mayo). Para los árboles de Chilamate, la fructificación se produce en enero, febrero y marzo (12%) (Figura 13).

En el año 1997, la expresión de fructificación para la parcela Chilamate se registra de enero a mayo, para las otras parcelas aunque hay presencia de frutos en estadios inmaduros, es en la no raleada donde se percibe en el mes de enero un porcentaje mínimo de frutos maduros (Figura 13).

Con respecto a esta característica la especie puede clasificarse como anual según Newstrom, *et al.* (1993).

El patrón encontrado en almendro (*Dipteyx panamensis*) para floración y fructificación, coincide con el mostrado por Lieberman (1982), en sus estudios en los bosques tropicales secos de Ghana, donde 45 especies presentan un patrón fenológico similar a lo largo del año, a pesar de que las curvas de precipitación no son uniformes, suben y bajan, mostrando cambios bruscos de

mes a mes en esta zona de Sarapiquí. Borchert (1996) afirma que la duración e intensidad de las estaciones determinan las expresiones fenológicas, porque en los bosques tropicales las variaciones de temperatura y foto período son pequeñas.

En las parcelas de Chilamate, los árboles mostraron los mayores porcentajes en las expresiones fenológicas, debido a que los árboles tienen mayor edad y como se ha demostrado en estudios realizados con otras especies (café) por Fournier (1976) y Umaña (1988) en Melastomataceas, los individuos adultos expresan en mayor proporción las fenofases reproductivas.

El MANOVA para esta característica mostró que hay diferencias significativas entre las parcelas ($p_{\text{valor}} = 0.001$, $F = 6.11$) y entre meses ($p_{\text{valor}} = 0.001$, $F = 4.95$).

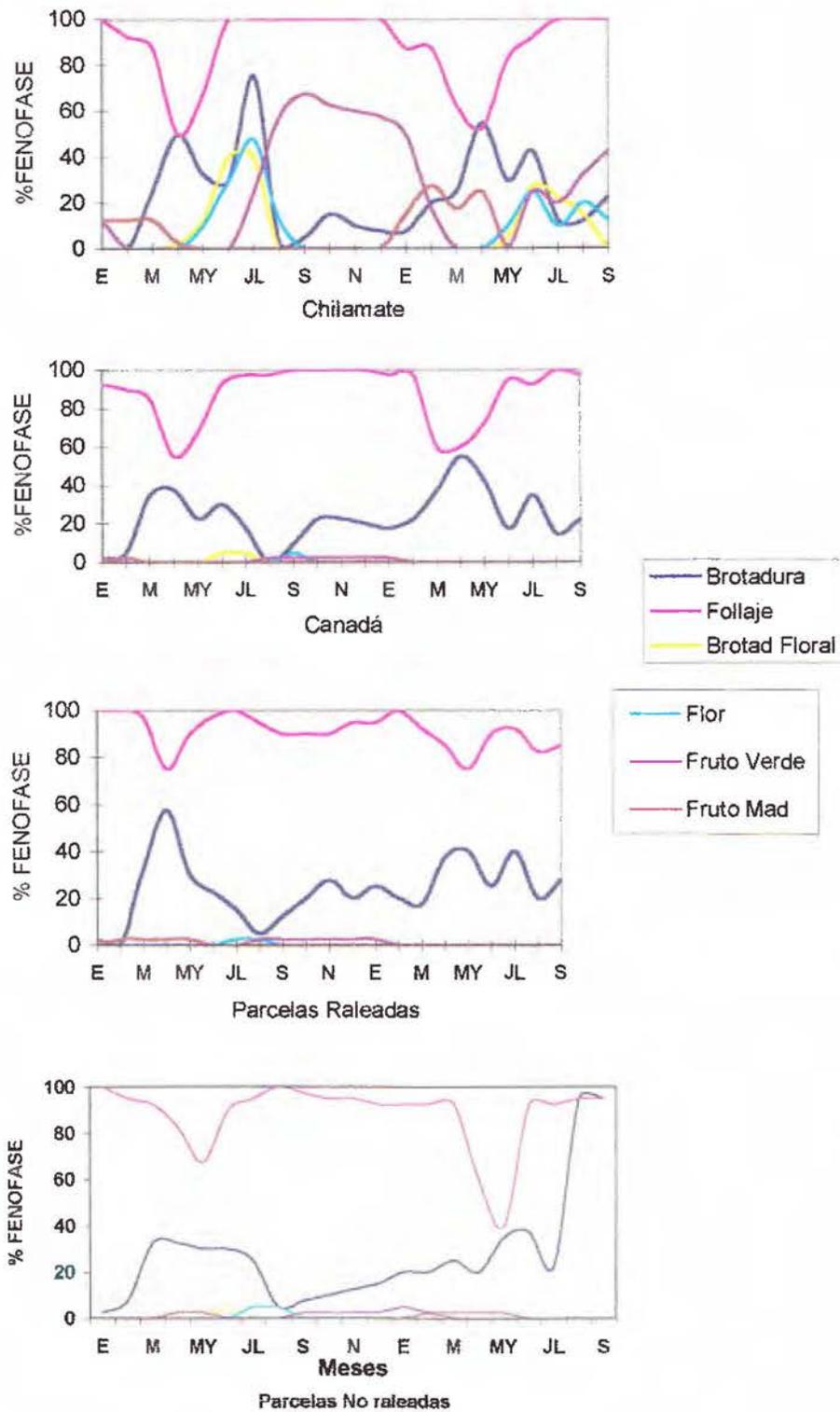


Figura 13: Expresión fenológica de los árboles de almendro (*Dipteryx panamensis*) en diferentes condiciones de siembra.

INFLUENCIA DE LOS FACTORES CLIMÁTICOS

TEMPERATURA

Las temperaturas más altas marcan un descenso en el follaje y un inicio de brotación floral. Lo que coincide con lo afirmado por Tutin y Fernández (1993) quienes afirman que las altas temperaturas favorecen la formación de flores mientras que las más bajas atrasan este proceso.

Si hay temperaturas sumamente bajas, las yemas florales pueden morir al igual que las flores en desarrollo (Trujillo, 1992). En lo que a la maduración del fruto se refiere, ésta se da cuando se presentan las temperaturas más bajas (Figuras 1, 4, 7, 10).

RADIACIÓN SOLAR

La radiación solar se asocia con una disminución de follaje y una renovación del mismo lo cual se produce de marzo a mayo, posteriormente se producen los brotes florales y se reinicia el ciclo reproductivo.

Este comportamiento coincide con el mostrado por Wright y Van Shaik (1994) para esta misma especie, especialmente en los que se refiere a aparición de follaje y floración, ellos proponen que dicho comportamiento obedece a los máximos picos de luz o bien que están relacionados con los picos bajos de poblaciones de insectos que pueden funcionar como depredadores potenciales de la especie.

PRECIPITACIÓN

Hay disminución del follaje al bajar la precipitación lo que puede asociarse a que el follaje cae después de pasada la fructificación por la escasez tal vez de nutrimentos, como lo observado en roble de sabana (*Tabebuia rosea*), donde la ausencia de follaje se asocia con una alta concentración de Ácido absícico o podría deberse a un ritmo interno de la especie fijado genéticamente (Gómez, 1984).

Inmediatamente después, se inicia la nueva brotación de follaje. Esto sucede en meses de baja precipitación donde se supone que la planta debe estar pasiva, pues no tiene mucha disponibilidad de nutrimentos ya que es la lluvia la que permite el movimiento de estos en el suelo (Borchert, 1992). Sin embargo,

en estas circunstancias la especie debe recurrir a otras sustancias ricas en energía que de alguna manera almacena en su organismo.

Cabe añadir que la base fisiológica de la floración en árboles tropicales, así como el efecto de los factores ecológicos sobre el fenómeno no están aún bien comprendidas, las lluvias fuera de época, actúan como una señal de floración en algunas plantas pero no en todas (Boshier y Lamb, 1997).

Un ejemplo de esto es el café, cuyas yemas florales se activan con las lluvias tempranas, produciéndose cosechas de fruto extemporáneas, pues requiere de rehidratación en sus yemas (Wycherley, 1973 Borchert, 1996).

La rehidratación de los brotes es un requisito para la subsecuente apertura de los brotes florales (Borchert, 1996) de ahí que en *Dipteryx panamensis* (Almendro) la apertura de los brotes florales se produce después de la más alta precipitación anual.

Observando todos los dendrofenogramas, la temperatura y la luz parecen influir sobre las expresiones fenológicas.

Esto se comprueba con los resultados de los análisis estadísticos (Tukey) se confirma que existen diferencias significativas de la influencia de la

temperatura sobre las diferentes fenofases ($p_{\text{valor}} = 0.0001$, $F = 11.86$) en todas las parcelas. La luz también influye de manera significativa ($p_{\text{valor}} = 0.0025$, $F = 6.25$). Esto no se puede decir para la precipitación cuyas relaciones resultaron no significativas.

No cabe duda, de que se hace necesario analizar, si estos patrones son genéticamente preestablecidos para cada especie. Lo cual se ha especulado para otras especies (*Gmelina* sp) sin que se llegue a una conclusión definitiva¹.

Sin embargo, es importante anotar que el ambiente natural del almendro tiene un clima poco estacional y podría ser que las especies de climas con diferencias más marcadas entre las estaciones pueden haber evolucionado patrones climáticamente dependientes.

¹ Murillo, O. 2000. Comunicación Personal. Instituto Tecnológico de Costa Rica.

RELACIÓN DE COMPORTAMIENTO ENTRE LOS AÑOS 1996-1997

El comportamiento fenológico de la especie durante 1996 fue similar en las diferentes parcelas. En el año 1997, la floración fue escasa y la producción de frutos aún más, sin embargo, se mantiene un patrón de comportamiento que se puede apreciar en la Figura 1, lo cual coincide con otros estudios en diferentes especies forestales, que muestran que las respuestas fenológicas tienen poca variación dentro de la misma especie, (Camacho y Orozco, 1998).

Se debe anotar acá, que la diferencia en las observaciones durante los dos años de estudio pueden deberse a los cambios climáticos que ha sufrido el planeta con el fenómeno del Niño y la Niña, pues el comportamiento fue muy variable año con año, en lo que ha abundancia de floración y frutos se refiere, lo cual coincide con lo demostrado por Wright *et al* (1999).

También otros autores como Boshier y Lamb (1997) se refieren a estas variaciones en todos los niveles (inflorescencia, árbol, población) como un medio importante mediante el cual una especie se adapta ecológica y fisiológicamente a su ambiente.

RELACIÓN ENTRE PARCELAS

En árboles adultos como los de las parcelas de Chilamate, la expresión fenológica entre los individuos analizados fue muy similar, lo que se refleja en los gráficos de la Figura 13. Lo que es de esperar en árboles de bosques maduros (Opler *et al*, 1980).

El análisis Tukey mostró que la parcela Chilamate es diferente en su comportamiento fenológico a las otras parcelas en lo que a floración y fructificación se refiere, no ocurre lo mismo para las fenofases vegetativas (Cuadro 1).

Cuadro 1: DIFERENCIAS ENTRE PARCELAS RESPECTO A SU COMPORTAMIENTO FENOLOGICO (TUKEY)

| Parcelas | Brotadura foliar | | Follaje | | Brotadura Floral | | Floración | | Fruto verde | | Fruto maduro | |
|------------|------------------|---|---------|---|------------------|---|-----------|---|-------------|---|--------------|---|
| Chilamate | 0.79 | a | 3.48 | a | 0.33 | a | 0.36 | a | 0.86 | a | 0.18 | a |
| Cánada | 0.91 | a | 3.53 | a | 0.01 | b | 0.00 | b | 0.01 | b | 0.00 | b |
| Raleada | 0.89 | a | 3.65 | a | 0.00 | b | 0.00 | b | 0.03 | b | 0.02 | b |
| No raleada | 0.82 | a | 3.44 | a | 0.01 | b | 0.02 | b | 0.07 | b | 0.03 | b |

ANÁLISIS DEL SISTEMA RADICULAR:

El crecimiento radicular en especies de importancia comercial ha sido relacionado con la temperatura y textura del suelo (Conlin y Lieffers, 1992).

Dipteryx panamensis (almendro) presenta un crecimiento radicular muy notorio cuando se inicia la época lluviosa (observación personal), acompañado de una pérdida de follaje al registrarse las precipitaciones más altas; parecido a lo encontrado por Wright y Van Schaik (1994), quienes al analizar los aspectos sobre la profundidad del crecimiento radicular y la relación con la producción de hojas en las partes aéreas de las plantas, determinaron que los árboles con raíces muy profundas tienden a producir hojas durante la estación seca.

La mayor densidad de raíces por peso seco se presentó en las parcelas Cánada (árboles de nueve años de edad), donde el árbol muestreado está a una distancia de cuatro metros del más próximo.

En las parcelas donde no se ha raleado, se obtiene el menor promedio de raíces, lo que sugiere que el sistema radicular no muestra un desarrollo adecuado en los árboles de almendro que crecen en parcelas con distanciamientos de 2X2 m y que no se ralean en un tiempo prudencial. A una profundidad de 50 cm se obtiene al parecer mayor densidad de raíces, para

todos los puntos muestreados, excepto para el borde de copa del sector oeste (Cuadro 2).

Con respecto a los puntos cardinales fue en el oeste donde se encontró una mayor concentración radicular y específicamente en el borde de copa lo que coincide con lo observado por Gómez (1984) en *Tabebuia rosea*.

Sin embargo, el análisis estadístico mostró que no hubo diferencias significativas en la densidad entre puntos cardinales, parcelas y las diferentes profundidades.

Cuadro 2. PESO SECO (G) DE RAÍCES EXTRAÍDAS DEL SUELO MUESTREADO EN PARCELAS UBICADAS EN FINCA LA SELVA Y CHILAMATE (PUERTO VIEJO, SARAPIQUÍ, C.R.).

| PARCELA | PESO SECO DE RAICES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | TOTAL |
|--------------|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|------------|-------|-------|----------|-------|-------|-------|-------|-------|------------|-------|-------|-------|-------|
| | OESTE | | | | | | | | | ESTE | | | | | | | | | | |
| | 1/2 COPA | | | COPA | | | COPA y 1/2 | | | 1/2 COPA | | | COPA | | | COPA y 1/2 | | | | |
| | 10 cm | 30 cm | 50 cm | 10 cm | 30 cm | 50 cm | 10 cm | 30 cm | 50 cm | 10 cm | 30 cm | 50 cm | 10 cm | 30 cm | 50 cm | 10 cm | 30 cm | 50 cm | | |
| CÁNADA | 1.04 | 1.52 | 7.53 | 6.17 | 11.33 | 4.76 | 0.96 | 0.6 | 0.93 | 0.31 | 0.41 | 0.77 | 0.25 | 0.64 | 0.61 | 0.75 | 0.69 | 3.02 | 2.349 | |
| NO RALEADA | 0.51 | 0.77 | 0.27 | 0.11 | 0.63 | 2.36 | 0.15 | 0.29 | 1.35 | 2.8 | 2.02 | 0.31 | 0.44 | 1.11 | 0.66 | 0.16 | 0.12 | 0.46 | 0.807 | |
| RALEADA | 0.4 | 0.52 | 1.68 | 0.12 | 0.39 | 0.88 | 0.03 | 0.82 | 1.51 | 0.4 | 1.14 | 1.05 | 1.11 | 1.56 | 0.52 | 2.41 | 3.66 | 2.88 | 1.171 | |
| CHILAMATE | 0.74 | 1.94 | 1.59 | 0.15 | 1.33 | 2.79 | 0.16 | 1.85 | 6.33 | 0.66 | 0.4 | 3.56 | 0.2 | 1.09 | 6.09 | 0.14 | 0.28 | 1.19 | 1.694 | |
| TOTAL | 0.673 | 1.188 | 2.768 | 1.638 | 3.42 | 2.698 | 0.323 | 0.89 | 2.53 | 1.043 | 0.993 | 1.423 | 0.5 | 1.1 | 1.97 | 0.865 | 1.188 | 1.888 | | |

Los resultados indican que cuando el porcentaje de humedad del suelo es bajo, el porcentaje de humedad en la raíz es alto. Según la literatura es de esperar que con mayor humedad en el suelo también se presente más contenido de agua en raíces.

Sin embargo un exceso de humedad en el suelo puede afectar los procesos de absorción de agua y nutrientes, en parte debido a la deficiencia de oxígeno y acumulo de bióxido de carbono (Veenendaal, *et al*, 1995).

Cuadro 3. PORCENTAJES DE HUMEDAD DE SUELO Y DE RAÍCES COMPARADOS CON LOS PARÁMETROS AMBIENTALES, EN SARAPIQUÍ, HEREDIA, EN PARCELAS DE *Dipteyx panamensis* (Almendro).

| MES | % x Hum-raíz | %Hum-suelo | Precipitación | Luz | Temperatura |
|-----------|--------------|------------|---------------|-------|-------------|
| 1 Mayo | 57.15 | 58.2 | 776.1 | 667.3 | 25.6 |
| 2 Junio | 54.54 | 60.2 | 378.6 | 551.5 | 25.5 |
| 3 Julio | 63.81 | 38.1 | 380 | 589.4 | 25.5 |
| 4 Octubre | 53.8 | 40.19 | 378.1 | 619.1 | 25.3 |

La temperatura se mantuvo muy uniforme durante los periodos de muestreo de raíces. En el mes de julio se presenta el mayor contenido de humedad en las raíces (Cuadro 3).

Van Noordwijk, *et al* (1995), afirma que la temperatura influye significativamente sobre este factor, lo cual puede deberse a que el potencial hídrico del suelo varía con este factor reflejándose en la humedad de las raíces.

Pavel y Fereres (1998) en estudios realizados sobre este tema encontraron que en los suelos tropicales un aumento en la temperatura provoca una pérdida de agua por evaporación en el suelo y en Europa en los olivos (*Olea europaea*) al bajar la temperatura del suelo se produce un déficit hídrico que afecta notablemente el comportamiento fisiológico de la especie.

Con los resultados obtenidos se puede decir que la influencia de la temperatura sobre el contenido de humedad de las raíces, muestra un porcentaje bastante alto.

Pavel y Fereres (1998), afirman que la lluvia que cae, varía el movimiento de nutrimentos y es imprescindible para mantener la capacidad de campo; Salisbury y Ross(1992), indican que el contenido de humedad de las raíces no solo está influenciado por la temperatura sino también por la precipitación lo que no coincide con los resultados obtenidos, pues la correlación de este último factor con la humedad es muy reducida.

Las correlaciones lineales indican lo siguiente:

Cuadro 4. CORRELACIONES DE HUMEDAD DE SUELO Y DEL SISTEMA RADICULAR CON LOS FACTORES AMBIENTALES (PRECIPITACION, LUZ, TEMPERATURA)

| | PRECIPITACIÓN | LUZ | TEMPERATURA |
|-------|---------------|-------|-------------|
| Raíz | -0.02 | -0.02 | 0.82 |
| Suelo | 0.52 | 0.01 | 0.61 |

CONTENIDO DE HUMEDAD SUELO Y EL FOLLAJE

En todas las parcelas la humedad del suelo en las dos profundidades (10 y 20 cm) presentan un comportamiento muy parecido.

En lo que respecta a contenido de agua en las hojas el tiempo más crítico el mes de agosto, con excepción de la parcela no raleada, en la que aparece una mayor estabilidad en las curvas, lo cual puede deberse a que siempre hay una alta cobertura por la densidad de árboles.

Se podría decir que esa disminución del contenido de humedad en las hojas en el mes de agosto, se debe a que es en este mes y en setiembre donde se produjo una menor precipitación en esta zona, además, recién pasa la época de floración y comienza el desarrollo y diferenciación de los frutos, por lo que las hojas tienen menor contenido de agua son viejas y próximas a la abscisión.

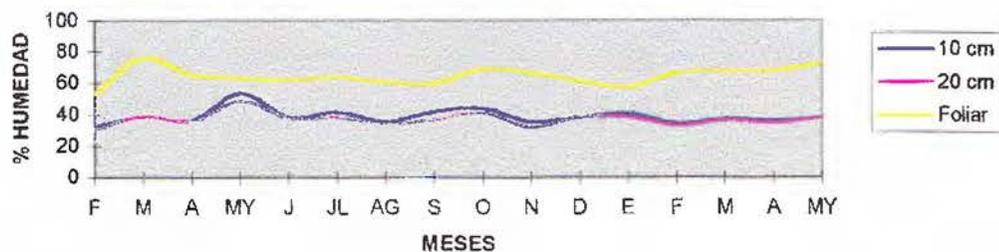


Figura 14: Contenido de humedad del suelo y follaje en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), en parcelas raleadas de Finca La Selva, Sarapiquí, C.R. (1996-97)

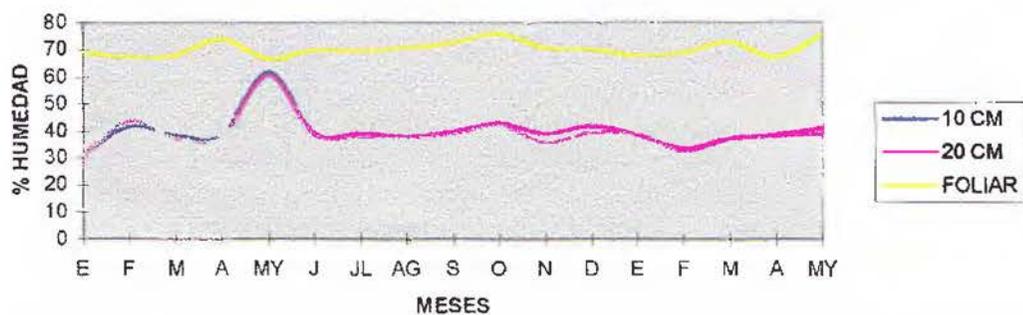


Figura 15: Contenido de humedad del suelo y follaje en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), en parcelas no raleadas de Finca La Selva, Sarapiquí, C.R. (1996-97)

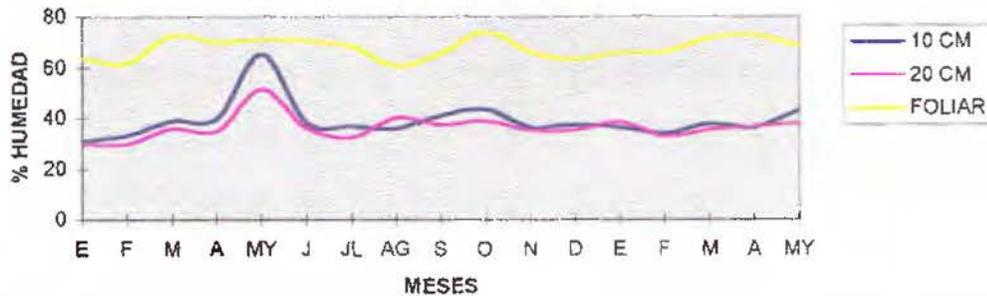


Figura 16: Contenido de humedad del suelo y follaje en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), en parcelas Cánada 1, en Finca La Selva, Sarapiquí, C.R.

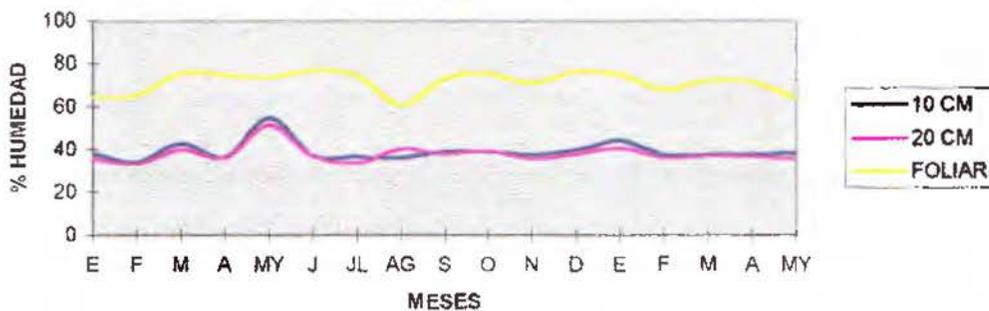


Figura 17: Contenido de humedad en suelo y follaje en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), en parcelas Cánada 2, en Finca La Selva, Sarapiquí, C.R.

Por otra parte, es de anotar que las curvas de contenido de humedad suelo y de hojas (Figuras 14, 15, 16 y 17), son muy similares en todas las parcelas y es en el mes de mayo que se da una mayor cantidad de agua en el suelo; mes en el que se produce el fenómeno de la floración.

El proceso de llenado de frutos se da en los meses cuando el contenido de humedad de las hojas es menor. En el mes de marzo el contenido de humedad foliar sube y es aquí cuando se da un mayor desarrollo de nuevo follaje.

Estas observaciones coinciden con lo que informa Van Schaik, *et al* (1993), en sus estudios sobre la adaptación de las especies a ciertos ambientes y a los procesos evolutivos que tienen relación con poblaciones de insectos que viven a expensas de los nuevos follajes y que proliferan cuando hay altos contenidos de humedad en el ambiente producto de un incremento de las lluvias.

Los análisis estadísticos mostraron que hay diferencias significativas entre el contenido de humedad del suelo registrado por mes ($p_{\text{valor}} = 0.001$, $F = 7.13$) y no entre parcelas. Diferencias significativas en la humedad del suelo por profundidad de 10 cm, ($p_{\text{valor}} = 0.001$, $F = 7.13$), por profundidad de 20 cm ($p_{\text{valor}} = 0.001$, $F = 5.35$).

La humedad foliar mostró diferencias significativas entre las parcelas ($p_{\text{valor}} = 0.001$, $F = 6.08$), lo que indica que los árboles dentro de las parcelas presentan diferencias fisiológicas que les permiten mostrar comportamientos totalmente individuales como respuesta a las variaciones externas (Salisbury y Ross, 1992)

Las correlaciones entre humedad y los factores climáticos no mostraron diferencias significativas.

DETERMINACIÓN DE VISITANTES DE LAS FLORES

Los árboles de almendro exhiben alturas hasta de 10 m de altura en las plantaciones por lo que, las observaciones con binoculares no fueron efectivas para determinar los visitantes de las flores, sin embargo mediante el uso de trampas fue posible identificar varios especímenes de la familia Derbidae (*Cedusa* sp), dos especies de la familia Chrysomelidae que no se lograron identificar (debido a que solo se contaba con un espécimen que con el secado a punto crítico sufrió deterioro de sus antenas y patas), además individuos de dos especies de la familia Formicidae (hormigas) *Pseudomyrmex* sp y *Camponotus* (2 spp) e individuos de la familia Richardiidae que tampoco se lograron identificar.

Al ser observadas al microscopio electrónico de barrido se localizó en los ejemplares de la familia Formicidae, polen de almendro adherido a sus patas (Figura 18). Lo que permite afirmar que el polen de almendro por medio de sus secreciones a nivel de la exina, se adhiere al cuerpo de los visitantes de sus flores, contribuyendo a la dispersión de la especie.

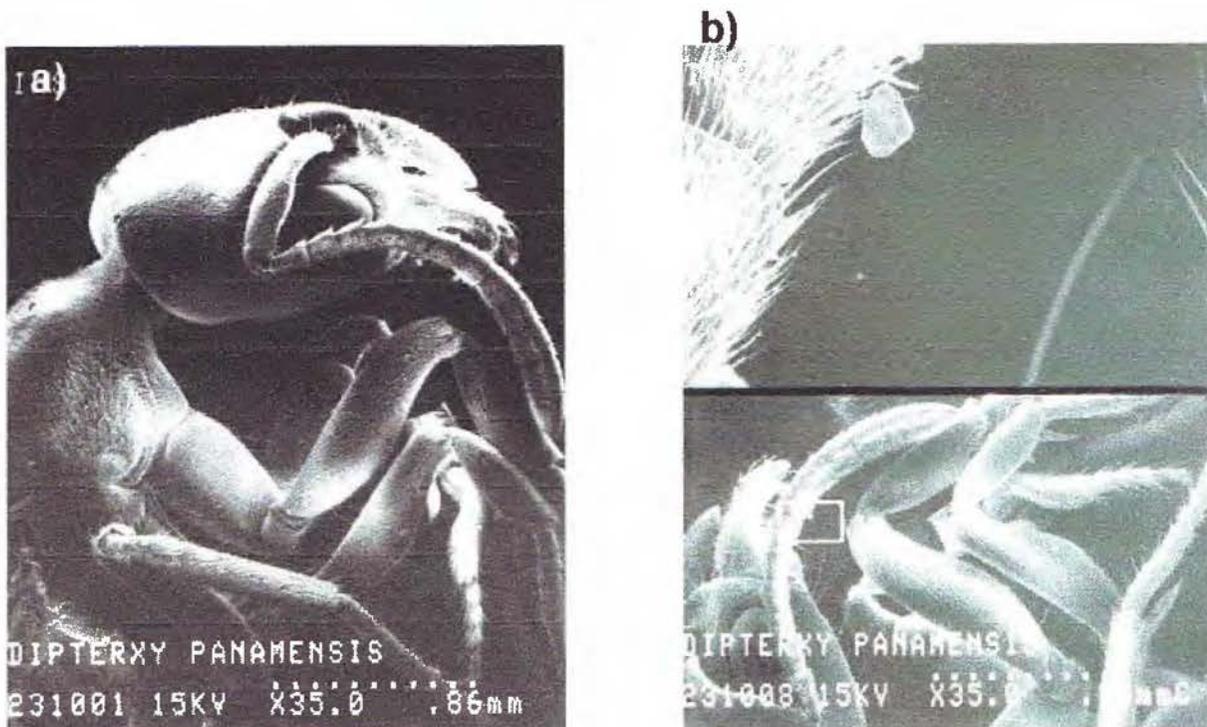


Figura 18: a) Especimen del género *Pseudomyrmex* sp localizada en flores de *Dipteryx panamensis* (almendro)
 b) Grano de polen de *Dipteryx panamensis* (almendro) portado en el torso de una hormiga del género *Pseudomyrmex* sp.

GERMINACIÓN

- Prueba rápida de viabilidad con Tetrazolium

La aplicación de la prueba de tetrazolium permite confeccionar un patrón de viabilidad de las semillas mediante la tinción del embrión (Moore, 1985). Para este estudio se obtuvo un 98 % de semillas con embrión vivo, lo cual hace suponer que las semillas cuando han caído del árbol están en su mayoría listas para germinar (Cuadro 5).

Los resultados de esta prueba fueron interpretados con base en el criterio de Rodríguez *et al*; (1996). Así se considera como semilla viable, todas aquellas que adquirieron una coloración rojiza homogénea o con manchas rojizas pero el embrión de color homogéneo; como dudosas todas aquellas parcialmente teñidas donde el embrión presenta una coloración clara y no viables las que se tiñeron en menos del 50% con su embrión sin colorear y las que del todo no obtuvieron tinción.

Cuadro 5: PORCENTAJES DE VIABILIDAD MEDIANTE LA PRUEBA DE TETRAZOLIUM, EN SEMILLAS DE *DIPTERYX PANAMENSIS* (ALMENDRO), EN ÁRBOLES DE CHILAMATE, PUERTO VIEJO. SARAPIQUÍ, HEREDIA, COSTA RICA.

| CLASE | VIABILIDAD | DESCRIPCIÓN | PRESENTACIÓN | % |
|-------|------------|--|---|------|
| 1 | Viabes | Semillas con teñido rojo uniforme claro o son manchas más oscuras |  | 94 % |
| 2 | Viabes | Teñidas parcialmente, embrión adquiere coloración uniforme |  | 4% |
| 3 | Dudosa | Parcialmente teñidas con el embrión con el cuerpo del embrión con coloración oscura. |  | 1% |

Rodríguez *et al* (1996) recomiendan que para el almacenamiento de las semillas de esta especie, se debe mantener un contenido de humedad alto con una temperatura de 15 °C en sustrato de aserrín y que en tres meses el porcentaje de germinación aún se conserva de 30-50 %.

La producción de semillas en los árboles ubicados en las zonas de protección es muy alta. El muestreo permitió determinar que para esta especie el 94% de las semillas provenientes de esos árboles son viables (Cuadro 5) e inician el proceso de germinación una vez que se encuentran en el suelo.

Los minerales y sustancias almacenadas en los cotiledones permiten este proceso con bastante éxito, fenómeno que es típico de las semillas recalcitrantes de los trópicos (Van Schaik, *et al* 1993). El pericarpio es muy duro lo que representa en este tipo de frutos una barrera mecánica para una rápida germinación, pero también es una barrera protectora contra la depredación.

En las Figuras 19 y 20 se observa el proceso de germinación es más rápido si se retira dicha estructura antes de plantarla, como también lo han demostrado Rodríguez *et al* (1996).

La germinación de almendro se inicia 17 días (Figura 20) después de plantadas, si se siembra el fruto y si se extrae la semilla, esta inicia entre los cinco y siete días (Figura 19). La capacidad de germinación varía en los diferentes árboles lo cual está estrechamente ligado a su vigor germinativo.

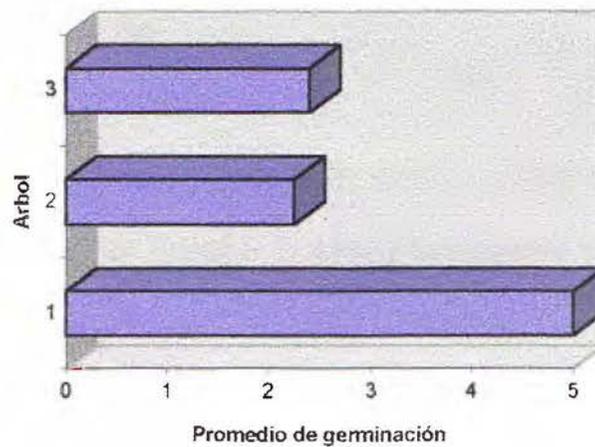


Figura 19: Promedio de germinación de 50 semillas de *Dipteryx panamensis* (almendro) en tres árboles ubicados en Chilamate, Sarapiquí, C.R. después de 16 días de sembradas.

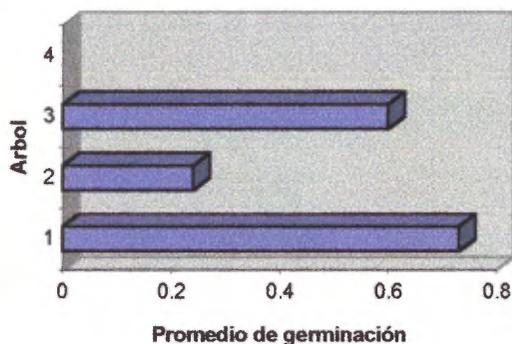


Figura 20: Promedio de germinación de 50 semillas dentro de los frutos de *Dipteryx panamensis* (almendro) en tres árboles ubicados en Chilamate, Sarapiquí. C.R. después de 63 días de sembradas.

El árbol 1, obtuvo el mayor porcentaje de germinación cuando se siembra el fruto completo y cuando se extrae la semilla (Figuras 19 y 20), lo que demuestra que depende del árbol de donde procede la muestra así será la efectividad de la germinación y el vigor germinativo de las semillas, como lo menciona (Müller, 1997).

Lo mismo sucede con los pesos secos de las plántulas obtenidas de ellos, quedando claro que las cosechas de cada árbol varían y dependen de la disponibilidad de nutrimentos que tenga el árbol padre cuando da su progenie (Van Schaik *et al*, 1993).

Sin embargo, cabe mencionar que la separación de la semilla del resto del fruto, no es una condición natural pues al estar expuestos los cotiledones, estos son alimento para los depredadores.

VIGOR DE LAS PLÁNTULAS

Se determinó el peso seco de 50 plántulas por árbol, para un total de nueve árboles, después de 7 semanas de germinados los frutos (Figura 21). Hay una gran variabilidad en cuanto a la cantidad de biomasa producida por las plántulas de los diferentes árboles de almendro, lo que demuestra que hay árboles que producen plantas más vigorosas que otros.

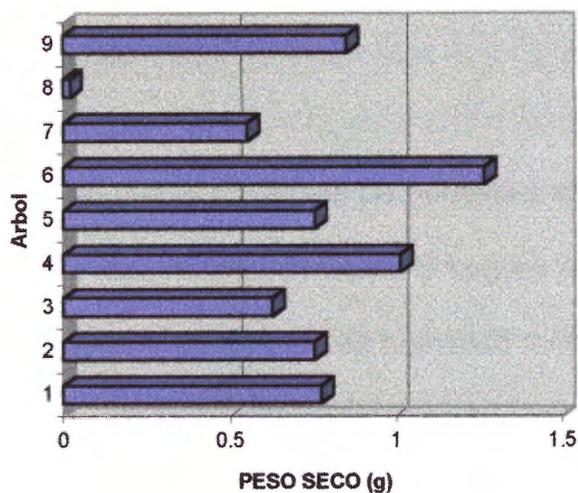


Figura 21: Peso seco de 50 plántulas (7 semanas de germinadas) de nueve árboles de *Dipteryx panamensis*, ubicados en Chilamate de Sarapiquí, C.R.

VARIACIONES DE DIÁMETRO A LA ALTURA DEL PECHO (DAP) EN LOS ÁRBOLES DE ALMENDRO (*Dipteryx panamensis*) ESTUDIADOS.

PARCELA NO RALEADA

Los árboles de la parcela no raleada, mostraron un crecimiento en diámetro a la altura del pecho más notorio en los meses de marzo, abril y mayo en el año 1996 y junio y julio en el año 1997.

Durante los años de observaciones este mayor crecimiento tiene lugar cuando desciende la precipitación (marzo y abril) y se registra un aumento en mayo. Este tipo de comportamiento se muestra también en las otras parcelas analizadas (Figuras 23, 24 y 25).

Lieberman (1982), afirma que el contenido de humedad afecta positivamente el alargamiento del tallo y su crecimiento radial y son en esos meses donde el muestreo determinó mayores contenidos de humedad foliar (Figuras 14, 15, 16 y 17).

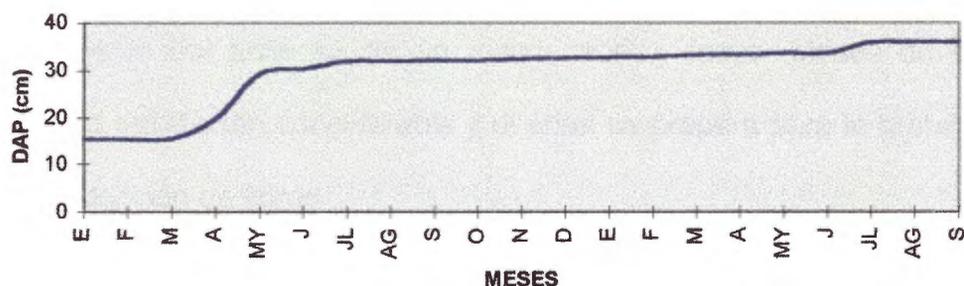


Figura 22: Variaciones del diámetro a la altura del pecho (DAP) en los árboles de almendro (*Dipteryx panamensis*), en parcelas no raleadas, en Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica (1996-97).

En los meses de mayor crecimiento en diámetro es de anotar que también se produce una defoliación lo que puede permitir una entrada mayor de luz al interior de la plantación lo que pudiera estimular el ensanchamiento del fuste del árbol.

Este fenómeno se produce entre los meses de marzo, abril y mayo, para las parcelas no raleadas.

PARCELAS RALEADAS

Al igual que lo que sucede en las parcelas no raleadas el mayor ensanchamiento del fuste se da en marzo, abril y mayo. Meses en que se presenta una defoliación considerable y el árbol se prepara para la brotación de follaje y producción de flores.

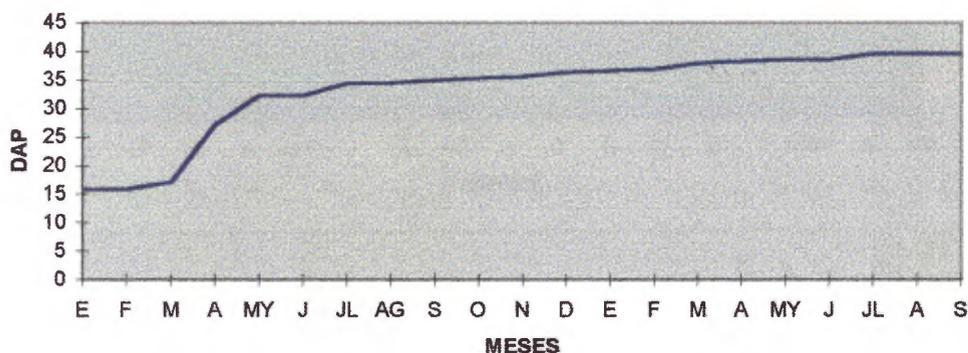


Figura 23: Variación del diámetro a la altura del pecho (DAP) en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en parcelas raleadas en Finca La Selva, Sarapiquí, C.R.

PARCELA CÁNADA

El gráfico de la figura 24 , muestra un crecimiento continuo del diámetro de los árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro), que se estabiliza en los meses enero a abril 1997.

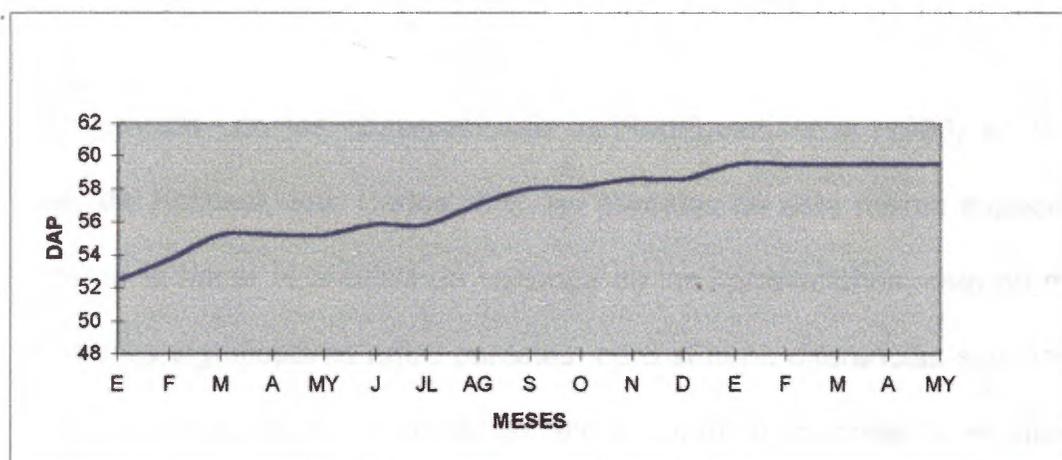


Figura 24: Variación del diámetro a la altura del pecho (DAP) en árboles de *Dipteryx panamensis* (almendro) en las parcelas Cánada de Finca La Selva, Sarapiquí, C.R. 1996-97

Durante el año 1996-97, las mediciones del DAP mostraron que los árboles de la parcela raleada (Figura 23) tuvieron un mayor crecimiento en grosor con respecto a los de la parcela sin ralea (Figura 22), lo cual indica que en una

plantación con un distanciamiento de 2X2 m, debe ralearse para favorecer el crecimiento en grosor.

Por otro lado en las parcelas Cánada los árboles que tienen un distanciamiento de 6X6 muestran crecimiento en diámetro bastante favorable para la edad que tiene la parcela, como se aprecia en la Figura 24.

Esto coincide con las observaciones de Rodríguez, *et al* (1996) en Buenos Aires, de Pocosal, San Carlos. C.R. en parcelas de esta misma especie. Sin embargo al hacer el análisis de varianza de las correlaciones, este no mostró diferencias significativas entre parcelas, pero si hubo diferencias significativas en la influencia de los factores climáticos sobre el crecimiento en diámetro ($p_{valor} = 0.001$, $F = 58.16$).

La ventaja de los árboles de esta especie es que el desarrollo de la copa no es hacia los lados, sino que crece de manera longitudinal, a lo que contribuye el fenómeno de autopoda que tiene la especie (Coseforma, 1999).

Esto abarata los costos de mantenimiento de la plantación y evita riesgos de invasión de patógenos, ya que las ramas inferiores se caen por la abscisión (Figura 25), produciéndose internamente una capa de protección que evita las enfermedades (Salisbury y Ross, 1992).

Esto no sucede cuando hay que podar manualmente, pues ahí existe el riesgo de contagio con los instrumentos utilizados y una mala corta de las ramas, creando heridas profundas en el árbol que son aprovechadas por los patógenos para invadir los tejidos internos.



Figura 25: a) Fenómeno de necrosis para autopoda de *Dipteryx panamensis* (almendro).
b) Zona de abscisión en el proceso de autopoda en *Dipteryx panamensis* (almendro).

CONCLUSIONES

CON BASE EN LOS RESULTADOS OBTENIDOS EN ESTA INVESTIGACIÓN SE PUEDE CONCLUIR QUE:

1. El comportamiento fenológico de la especie muestra que a lo largo del año la especie pierde el follaje y lo renueva en los meses de mayo y julio. Julio y agosto se presenta la floración y una posterior maduración del fruto por un período de seis meses. Por lo que se clasifica como una especie de comportamiento anual.
2. Al producirse la caída del follaje aparecen los primeros brotes de nuevo follaje y seguidamente se da la floración.
3. *Dipteryx panamensis* (almendro) presenta una brotadura foliar y un follaje continuo durante los años de estudio y con diferencias significativas entre individuos, parcelas y entre los meses de estudio.
4. *Dipteryx panamensis* (almendro) tiene un comportamiento de floración y fructificación con un patrón anual, con diferencias significativas entre los meses de estudio y entre parcelas.

5. La temperatura y la luz influyen de manera significativamente diferente sobre las fenofases; no así la precipitación.
6. Estadísticamente no hubo diferencias significativas en las respuestas a los diferentes factores climáticos por parcela, ni por individuo.
7. La parcela Chilamate estadísticamente es diferente a las Cánada, Raleadas y no Raleadas en cuanto a floración, fructificación, no así en lo que respecta a las características vegetativas.
8. Los individuos que conforman la parcela Chilamate mostraron una mejor expresión de las características fenológicas posiblemente debido a que son fisiológicamente más maduros.
9. La mayor concentración de biomasa de raíces se da a los 50 cm de profundidad y en el borde de copa.
10. No se comprobaron estadísticamente diferencias significativas en densidad radicular, entre parcelas, orientación, ni puntos de muestreo.

11. La humedad del suelo tuvo diferencias significativas durante los meses de muestreo, no así entre las parcelas muestreadas y el contenido de humedad en todos los lugares muestreados, tuvo una tendencia a ser mayor en el primer estrato del suelo.
12. La humedad foliar mostró diferencias significativas entre las parcelas.
13. *Dipteryx panamensis* (almendro) tiene porcentajes de germinación hasta de un 98%.
14. Dentro de las poblaciones hay gran variabilidad en la vigorosidad de la progenie de los diferentes individuos.
15. En parcelas jóvenes el crecimiento en DAP es lento y se relaciona con la luz y el contenido de humedad del suelo. Mientras que en la parcela de nueve años este crecimiento en diámetro es casi exponencial.
16. El comportamiento fenológico de *Dipteryx panamensis*, parece tener un patrón genéticamente establecido, posiblemente influenciado por diversos factores externos.

RECOMENDACIONES

Al ser el almendro una especie con características apropiadas para manejo forestal se debe continuar con estudios en los siguientes aspectos:

- Realizar otros estudios para determinar su crecimiento radicular en plantación.
- Hacer observaciones fenológicas por lo menos cada semana.
- Darle seguimiento al crecimiento en parcelas de siembra a diferentes distanciamientos.
- Determinar estrategias de polinización y polinizadores.

LITERATURA CONSULTADA

- Alvim, P. 1964. Periodicidade do crescimento das arvores em climas tropicais
Anais do XV Congresso da Sociedade Botanica de Brasil. pp 405-422.
- Arnaéz, E y I. Moreira. 1996. Fenología de Especies Forestales. En: curso para
Técnicos y viveristas. MINAE, DANIDA/PROSEFOR-CATIE. Sede Santa
Clara, San Carlos. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Costa Rica. Sp
- Bawa, K. 1976. Breeding of Tropical hardwoods: an evaluation of underling
basis, Current status and future prospects. In: Tropical Trees. Academic
Press. London, p 43-59
- Bertsch, F. 1995. La fertilidad de los suelos y su manejo. Asociación
costarricense de la Ciencia de los suelos. San José, Costa Rica. 157 p.
- Boinski, S y N. Fowler. 1989. Seasonal Patterns in a Tropical Lowland Forest.
Biotropica. 21(3): 223-233
- Borchert, R. 1983. Phenology and Control of flowering in tropical trees.
Biotropica. 15(2):81-84.

- Borchert, R. 1992. Computer simulation of tree growth periodicity and climatic hydroperiodicity in Tropical Forest. *Biotropica*. 24(3): 385-395.
- Borchert, R. 1996. Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology* 12:65-80
- Boshier, D y A. Lamb. 1997. *Cordia alliodora*: Genética y Mejoramiento de Arboles. *Tropical Forestry papers*. 36:13-41
- Bullock, S. 1994. Wind Pollination of Neotropical Dioecious Trees. *Biotropica* 26(2): 172-179.
- Bullock, S. y A. Sólis. 1990. Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in México. *Biotropica*. 22(1): 22-35
- Camacho, M y L.Orozco. 1998. Patrones fenológicos en doce especies arbóreas del bosque montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Revista Biología Tropical*. Vol 46(3):533-542

- Clark, D y D, Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of The Janzen-Connell model. *The American Naturalist*. Vol 124 (6):769-788
- Clark, D y D, Clark. 1987. On Ecology and Microhabitat Distribution of *Dipteryx panamensis* a Neotropical Rain Forest Emergent Tree. *Biotropica* 19(3): 236-244
- Conlin, T y L. Lieffers, 1992. Seasonal growth of black spruce and tamarack roots in Alberta peatland. *Canadian Journal Botany*. 71: 359-360
- Coseforma. 1999. Almendro: Documento de la Cooperación de los sectores forestales maderero. Convenio Costarricense Alemán. San José. C.R. 6 p.
- Czabator, F. 1962. Germination value: an index combining speed and completeness of pine seed germination. *Forest Science*. Vol 8 (4):7 386-396.
- Denfer von, D. 1983. Morphologie, In: Strasburger, E *et al*, 32 ed. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. pp. 1-214.

- Di Stefano J. y Luis A. Fournier. 1999. Sistema radicular en plántulas de *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste). *Agronomía Costarricense*.
- Eguiarte, L; J. Farfán, C. Domínguez y C.Cordero. 1992. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Ciencias*. N° 6: 69-86
- Fetcher, N; S. Oberbauer; G. Rojas y B. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista Biología Tropical*. 35 (Supl 1):97-110
- Fetcher, N; S. Oberbauer y R. Chazdon. 1993. *Physiological Ecology of Plants*. La Selva. Pp 128-141.
- Finegan, B. 1996. Fenología, polinización y germinación de diásporas. En memoria de Curso para profesores, Mejoramiento Genético, selección y manejo de fuentes semilleras y de semillas forestales. Unidad III. 27 de mayo al 7 de junio. CATIE, Turrialba. Pp 15 a 49.
- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de característica fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4):422-423

Fournier, L. 1976. Observaciones Fenológicas en el Bosque Húmedo Premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. Turrialba 26(1):54-59

Fournier, L. 1993. Recursos naturales. 2a ed. San José, Costa Rica. Editorial de la Universidad Estatal a Distancia. 388 p.

Fournier, L y M. Herrera. 1986. Fenología y ecofisiología de *Gliricidia sepium* (Jacq) Esteud, "madero negro" en Ciudad Colón, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 14:283-288.

Frankie, G;H. Baker; P. Opler. 1974. Comparative phonological studies of trees in Tropical lowland and dry forest sites of Costa Rica. San José, Costa Rica. Organization for Tropical Studies. 102 p.

Gentry, A y L. Emmens. 1987. Geographical Variation in fertility, phenology and Composition of the understory of Neotropical forest. Biotropica. 19(3): 216-227.

Gómez, P. 1984. Fenología y Ecofisiología de dos poblaciones de *Tabebuia rosea* (Bertol) D.C.(Roble de Sabana) en el Valle Central de Costa Rica.

Tesis para optar por el grado de Magister Scientiae. Programa de Estudios de Postgrado en Biología. Universidad de Costa Rica. 55 p.

Gómez, P y L. Fournier. 1995. Fenología, ecofisiología de dos poblaciones de *Tabebuia rosea* (Roble de Sabana) en Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 44: 61-70

Gómez, J. 1993. Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology*. 21: 605-613

Heideman, P. 1979. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology*. 77: 1059-1079.

Hernández, G. 1980. Estudio fenológico de dos poblaciones de aliso (*Alnus acuminata*) Del Valle del Río Chama, Mérida-Venezuela. *Pittieria*. 27-40.

Holdridge, L. 1987. *Ecología basada en zonas de Vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, Costa Rica. 216 p.

Hylty, S. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a Premontane Rain Forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12(4):292-306

Janzen, D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central American. *Evolution*. 21(3): 620-637.

Karnovsky, M. J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology*. 27:137.

Kinnalrd, M. 1992. Phenology of flowering and fruiting of an East African Riverine Forest ecosystem. *Biotropica* 24(2a): 187-194.

Lieberman, D. 1982. Seasonality and fenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology*. 70:791-806

Mayer, A y Poljakoff-Mayber. 1989. The Germination of seeds. Pergamon Press. ¡USA. pp 174-195

Mejía, M. 1990. Fenología: Fundamentos y métodos. In: *Memorias sobre taller de Investigaciones en Semillas Forestales*. Bogota-Colombia. Pp 65-79

- Moore, R. 1985. Handbook on tetrazolium testing. The International Seed Testing Association. Zurich. 99 p.
- Morales, E. 1997. Arquitectura y distribución espacial de raíces de *Eucalyptus deglupta* dentro de un sistema agroforestal simultáneo con *Coffea arabica*. Tesis para optar por el grado de Magister Scientific. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 123 p.
- Morales, V y V. Harold. 1970. Periodicidad do crescimento do tronco em árvores da florest amazónica. Revista Pesquisa Agropecuária Brasileira. 5:315-320.
- Müller, E. 1993. Estado actual del conocimiento sobre especies forestales nativas para la reforestación en Costa Rica. Documento #30, Proyecto COSEFORMA. 29 p.
- Müller, E. 1997. Investigaciones en frutos y semillas de árboles individuales de Cinco Especies forestales de la Región Huetar Norte de Costa Rica, con especial consideración en el almacenamiento. Documento 51. Proyecto COSEFORMA. 237 P.

- Murali, K y R. Suekuman. 1994. Reproductive phenology of a Tropical dry forest in Mudumali, Southern India. *Journal of Ecology*. 82:759-767.
- Newstrom, L; G. Frankie y H. Baker. 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2):141-159.
- Newstrom, L; G. Frankie y H. Baker; K. Colwell. 1996. Diversity of Long-termflowering patterns. *La Selva*. Pp 142-160.
- Niembro, A. 1988. *Semillas de árboles y arbustos*. Editorial Limusa. 285 p.
- Oberbauer, S y M. Donnelly. 1986. Growth analysis and succession of Tropical trees. *New Phytologist*. 104: 517-521
- Opler, P; G. Frankie y H. Baker. 1980. Comparative Phenological Studies of Treelet and Shrub Species in Tropical Wet and Dry Forest in The Lowland of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-188
- Ortiz, R. 1985. Análisis ecológico de un bosque premontano muy húmedo en la Reserva Forestal de San Ramón, Alajuela, Costa Rica. *Ciencia y Tecnología*. 9(1-2):59-71

- Ortiz, R y L. Fournier. 1983. Comportamiento fenológico en bosque pluvial de premontano en Cataritas de San Ramón, Costa Rica. *Revista Biología Tropical*. 31(1): 69-74
- Owens, J y M. Blake. 1985. Forest Tree Seed Production. A review of the literature and recommendations for future research. Canadian Forest Service Information Report PI-X-53. sp.
- Owens, J; P. Sornsathapornkul y S. Tangmitthareon. 1991. Studying Flowering and Seed Ontogeny in Tropical Forest Trees. ASEAN-Canada Forest Tree Seed Centre Project. Thailandia. 134 p.
- Pavel, E y E. Fereres. 1998. Low soil temperatures induce water deficits in olive (*Olea europaea*) trees. *Physiologia Plantarum*. 104:525-532.
- Rathcke, B. y P. Lacey, 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review, Ecology and Systematic*. 16:179-214.
- Reich, P. 1995. Phenology of Tropical Forest: patterns, causes and consequences. *Canada Journal Botany*. 73:164-174

- Reich, P y R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a Tropical. Dry Forest in the lowland of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 72:61-74.
- Richards, J. 1986. *Plants Breeding Systems*. George Allen and Unwin. London. 154 p.
- Rodríguez, L y D. Arias. 1996. Documento de Presentación-Mapa de Zonas Bioclimáticas de la Región Huetar Norte de Costa Rica. Proyecto Coseforma. 26 p.
- Rodríguez, L; I. Moreira I.; E. Arnáez y E. Müller. 1996. Rescate y conservación se semillas de seis especies forestales nativas de la Región Huetar Norte de Costa Rica. Informe Final Proyecto de Investigación. Instituto Tecnológico de Costa Rica. 98 p.
- Rojas, K.; M. Gutiérrez; M. Holbrook y J. Withbech. 2000. Fenología de la copa y del sistema radical relaciones hídricas del Guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*) en el bosque seco de Costa Rica. I Congreso de Investigación. Consejo Nacional de Rectores. San José. Costa Rica
- SAS/STAT. 1999. INSTITUTE INC. IV ed. Versión 6. Vol I y II. Cary, NC; USA

- Salisbury, F y C. Ross. 1992. *Plant Physiology*. 4a ed. Wadsworth Inc. 682 p.
- Saldarriaga, J. 1979. Estudio del Sistema Radicular de cuatro especies plantadas en la Selva Decidua de Banco de la Reserva Forestal de Caporo, Venezuela. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Tesis presentado como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae (M.Sc). Universidad de los Andes. Merida. Venezuela. 119 p.
- San Román, L. 1987. Observaciones fenológicas en un bosque secundario premontano muy húmedo en Turrialba, Costa Rica. Tesis para optar al grado de Magister Scientifcae. CATIE-UCR. Turrialba, Costa Rica. 170 p.
- Smith, H. 1995. Physiological and Ecological function within the phytochrome family. *Annual Review Plant physiology and plant molecular biology*. Vol 46:289-315
- Spek, M y P. Purnomosidhi. 1995. Quantifying shallow root, tree geometry makes root research easy. *Agroforestry Today*. Vol 7 (2):9-11

- Trujillo, E. 1992. Manejo de semillas, viveros y plantación inicial. Editorial Centro de Estudios del trabajo. Colombia. 151 p.
- Tutin, C y M. Fernández. 1993. Relationships between minimum temperature and fruit production in some tropical forest trees in Gabon. *Journal of Tropical Ecology*. 9: 241-248
- Uemura, S. 1994. Patterns of leaf phenology in forest understory. *Canadian Journal Botanical*. 72:409-414
- Umaña, G. 1988. Fenología de *Conostegia oerstediana* y *C. xalapensis* (Melastomataceae) en Bosque del Niño, Reserva Forestal de Grecia, Costa Rica. *Brenesia*. 30:27-37.
- Valerio, C e I, Moreira. 1986. Fenología de compuestas herbáceas (Compositae) en el Parque del Este, Costa Rica. *Biología Tropical*. 34(1):161-163
- Van Schaik, C; J. Terborg y J. Wright. 1993. The Phenology of Tropical Forest: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.

- Van Noordwijk, M; L. Spek; P. Purnomosidhi. 1995. Cuantificación de raíces poco profundas. *Agroforestería en las Américas*. Vol 2(6): 23-26.
- Vásquez, C y A. Orozco. 1993. Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. *Annual Review Ecology Systematic*. 24:69-87.
- Veenendaal, E; M. Swaine; V. Agyeman; D. Blay; I. Abebrese; C. Mullins. 1995. Differences in plant and Soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology*. 83: 83-90.
- Vílchez, B. 1999. 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. Material mimeografiado. 11 p.
- Waisel, Y y E. Amran I. 1991. Plant roots. The hidden half. Uzi Kafkaaffi, Hebrew University of Jerusalem Rehovot, Israel. 948 p.
- Wagner, R y J. Zasada. 1991. Integrating plant autoecology and silvicultural activities to prevent forest vegetation management problems. *The Forestry Chronicle*. 67 (5): 506-513.

Wright, J y C. Van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*. 143 (1): 192-197.

Wright, J; C. Carrasco; O. Calderón y S. Paton. 1999. The Niño Southern Oscillation variable, fruit production and famine in a Tropical Forest. *Ecology*. 80 (5): 1632-1647

Wycherley, P. 1973. The Phenology of Plants in the Humid Tropics. *Micronesia* 9(1):75-96.

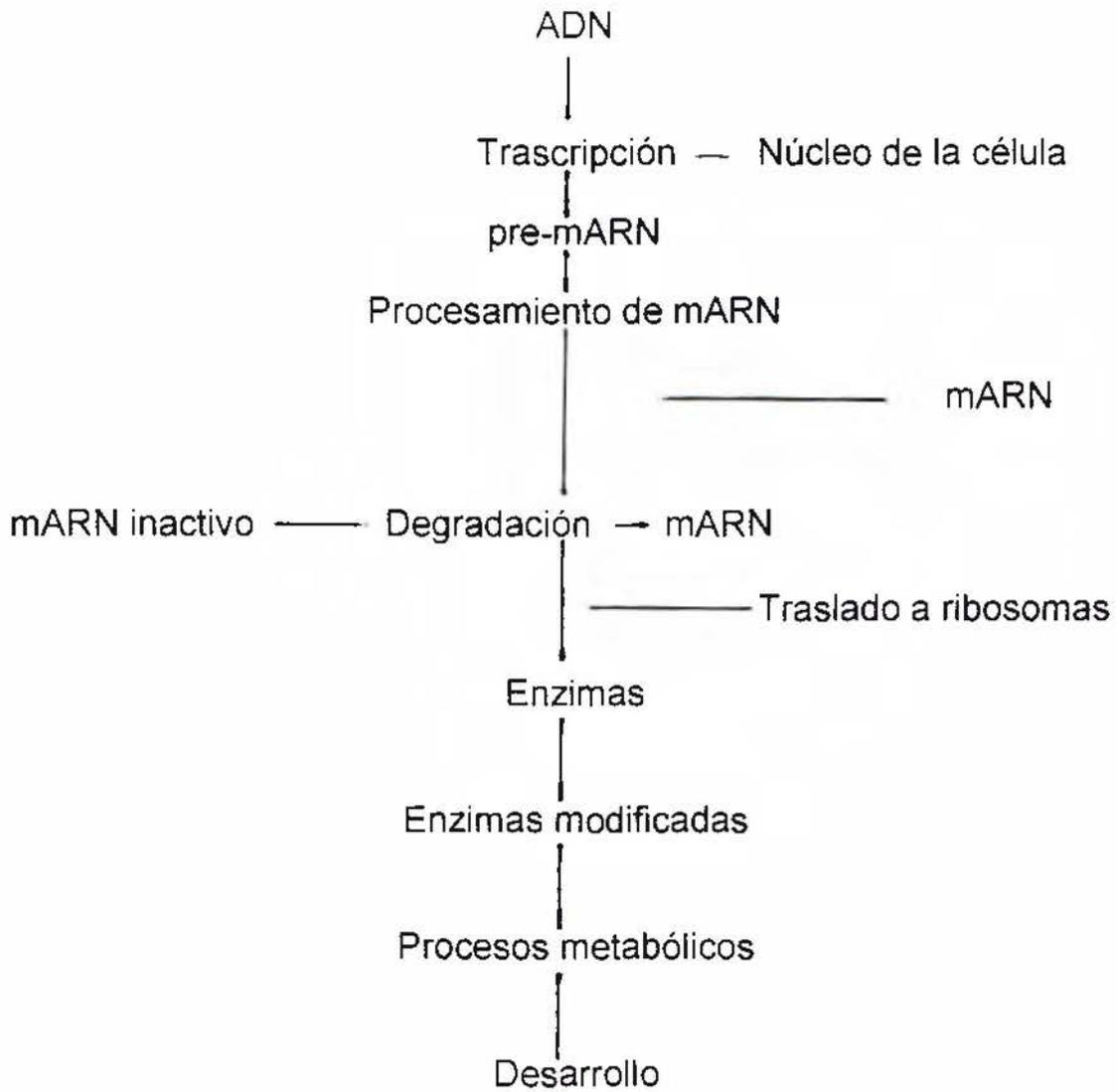
Apéndices

Apéndice 1

POSIBLE MECANISMO EN QUE EL AMBIENTE FÍSICO ESTIMULA CAMBIOS AL NIVEL CELULAR, QUE SE MANIFIESTAN EN LA FENOLOGÍA DE LA PLANTA

(Tomado de Salisbury y Ross, 1992)

INFLUENCIA DEL AMBIENTE FÍSICO (agua, luz, temperatura, etc)

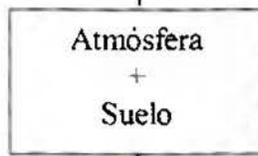


Apéndice 2

MANIFESTACIONES FENOLÓGICAS POR ACCIÓN DEL AMBIENTE AL NIVEL CELULAR DE LA PLANTA

(Tomado de Fournier, 1993)

AMBIENTE FÍSICO



GENOTIPO

REACCIONES CELULARES

PROCESOS FISIOLÓGICOS

MANIFESTACIONES MORFOLÓGICAS Y FENOLÓGICAS

| VÁSTAGO VEGETATIVO | VÁSTAGO REPRODUCTIVO |
|-------------------------------------|---|
| Caída de follaje | Diferenciación de yemas florales |
| Origen y desarrollo de nuevas hojas | Letargo de yemas florales |
| Alargamiento de tallos | Reinicio de crecimiento de yemas florales |
| Ramificación | Antesis |
| Incremento diametral | Polinización y fecundación |
| Formación de corcho | Crecimiento y desarrollo del fruto |
| Exfoliación de corteza | Maduración del fruto y semilla |
| Apertura de estomas | |

SISTEMA RADICULAR

| |
|---|
| Crecimiento de la raíz pivotante |
| Origen y desarrollo de raíces secundarias y de otros órdenes |
| Diferenciación de pelos radiculares |
| Incremento en longitud y diámetro de las raíces de diferentes órdenes |
| Suberización de raíces |

Apéndice 3

**DIAGRAMA DEMOSTRATIVO DEL
MUESTREO RADICULAR EFECTUADO EN
Dipteryx panamensis (ALMENDRO)**

Apéndice 4

**CORRELACIONES LINEALES DE LOS
FACTORES CLIMÁTICOS CON LAS
DIFERENTES FENOFASES EN 4 PARCELAS
UBICADAS EN SARAPIQUÍ, HEREDIA.
COSTA RICA**

Cuadro 1. CORRELACIONES LINEALES ENTRE LA EXPRESIÓN FENOLÓGICA Y LOS FACTORES AMBIENTALES EN ÁRBOLES DE *DIPTERYX PANAMENSIS* (ALMENDRO), UBICADOS EN CHILAMATE, SARAPIQUÍ. C.R.

| | BROTAD | FOLLAJE | BROT FLOR | FLOR | FRUTO VER | FRUTO MAD |
|--------|---------------|----------------|------------------|-------------|------------------|------------------|
| °C min | 0.272 | 0.255 | 0.590 | 0.609 | 0.113 | -0.670 |
| °C | 0.444 | -0.033 | 0.503 | 0.531 | 0.060 | -0.534 |
| °C max | 0.428 | -0.2 | 0.138 | 0.214 | 0.107 | -0.124 |
| MM | -0.108 | 0.289 | 0.344 | 0.249 | -0.126 | -0.351 |
| LUZ | 0.375 | -0.370 | 0.071 | 0.104 | -0.209 | -0.182 |

Cuadro 2. CORRELACIONES LINEALES ENTRE LAS FENOFASES Y LOS FACTORES AMBIENTALES, EN ÁRBOLES DE LA PARCELA CÁNADA, EN FINCA LA SELVA, SARAPIQUÍ. C.R.

| | BROTAD | FOLLAJE | BROT FLOR | FLOR | FRUTO VER | FRUTO MAD |
|--------|---------------|----------------|------------------|-------------|------------------|------------------|
| °C min | 0.107 | 0.146 | 0.287 | 0.082 | -0.298 | -0.317 |
| °C | 0.257 | -0.091 | 0.247 | 0.170 | -0.325 | -0.348 |
| °C max | 0.281 | -0.189 | 0.072 | 0.217 | -0.191 | -0.329 |
| MM | 0.033 | 0.173 | 0.142 | -0.262 | -0.250 | 0.078 |
| LUZ | 0.064 | -0.365 | 0.034 | 0.094 | -0.208 | -0.007 |

Cuadro 3. CORRELACIONES LINEALES ENTRE LAS FENOFASES Y LOS FACTORES AMBIENTALES EN ÁRBOLES DE *DIPTERYX PANAMENSIS* (ALMENDRO) EN PARCELAS RALEADAS DE FINCA LA SELVA, SARAPIQUÍ, COSTA RICA.

| | BROTAD | FOLLAJE | BROT FLOR | FLOR | FRUTO VER | FRUTO MAD |
|--------|---------------|----------------|------------------|-------------|------------------|------------------|
| °C min | 0.242 | -0.372 | 0.172 | 0.169 | -0.298 | -0.2964 |
| °C | 0.376 | -0.492 | 0.170 | 0.168 | -0.325 | -0.178 |
| °C max | 0.354 | -0.443 | 0.032 | 0.030 | -0.192 | -0.095 |
| MM | 0.077 | -0.002 | -0.000 | -0.116 | -0.249 | 0.013 |
| LUZ | 0.297 | -0.290 | 0.077 | 0.071 | -0.208 | 0.574 |

Cuadro 4. CORRELACIONES LINEALES ENTRE LAS FENOFASES Y LA PRECIPITACIÓN, TEMPERATURA Y LUZ EN ÁRBOLES DE *DIPTERYX PANAMENSIS* (ALMENDRO) EN PARCELAS NO RALEADAS, EN FINCA LA SELVA, SARAPIQUÍ, COSTA RICA

| | BROTAD | FOLLAJE | BROT FLOR | FLOR | FRUTO VER | FRUTO MAD |
|--------|---------------|----------------|------------------|-------------|------------------|------------------|
| °C max | 0.413 | -0.156 | 0.067 | 0.030 | -0.069 | 0.118 |
| °C | 0.457 | -0.205 | 0.170 | 0.168 | -0.375 | 0.009 |
| °C min | 0.431 | -0.176 | 0.224 | 0.169 | -0.358 | -0.054 |
| MM | 0.164 | -0.282 | 0.197 | -0.116 | -0.124 | 0.045 |
| LUZ | 0.171 | -0.051 | -0.030 | 0.071 | -0.277 | 0.056 |