



Un bosque tropical montano nuboso: el robleal de altura en Costa Rica

Maarten Kappelle

RESUMEN

Este artículo presenta una visión ecológica general de los bosques montanos nubosos en el Trópico, con énfasis en los neotropicales, y, particularmente, los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Ofrece una caracterización ecológica de estos bosques tropicales de altura, y discute la secuencia de éstos a lo largo de un gradiente altitudinal y su estado de conservación. Finalmente, reporta tanto los logros como las necesidades actuales de investigación científica en los robleales de altura en Costa Rica.

SUMMARY

A tropical cloudy mountain forest: the highland oak forest of Costa Rica. This article presents a general ecological vision of the Montane Cloud Forests in the Tropics, with emphasis on neotropical forests, and particularly, on the oak forests of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. It provides an ecological characterization of these tropical high-elevation forests, and discusses the sequence of these forests along an altitudinal gradient, as well as their state of conservation. Finally, it reports on the results as well as the present necessities of scientific research in Costa Rica's high-elevation oak forests.

Palabras clave: *Quercus*; Bosque tropical; Bosque alto; Bosque nuboso; Ecología forestal; Zonificación ecológica; Talamanca; Costa Rica; Trópicos.

Ultimamente, los Bosques Tropicales Montanos Nubosos han recibido mucha atención, por parte de las organizaciones gubernamentales y no gubernamentales, tanto a nivel nacional como internacional. Sin embargo, el interés que actualmente tienen los políticos en zonas donde todavía persisten estos bosques frágiles no debe ser pasajero. Es ahora, cuando se necesitan estudios ecológicos detallados de larga duración, ya que son los que forman la base para la conservación de la biodiversidad, restauración de tierras degradadas y desarrollo sostenible de sistemas productivos agroecológicos, en áreas donde todavía existen fragmentos de bosques tropicales de altura. En este artículo se presenta una reseña, de qué son los Bosques Tropicales Montanos Nubosos, ilustrado con el ejemplo de los robleales de altura de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.

Los bosques montanos, en el Trópico Húmedo, varían en muchos aspectos de los bosques tropicales lluviosos de bajura. La frecuente presencia de nubes, es probablemente la característica más sobresaliente en estos ecosistemas. Por esta razón, muchas veces son llamados bosques nublados, bosques nubosos - o bosques de niebla, en lugar de bosques lluviosos (Stadtmüller 1987; Churchill *et al.* 1995; Hamilton *et al.* 1995). Actualmente, son llamados Bosques Tropicales Montanos Nubosos (BTMN) o Tropical Montane Cloud Forests (TMCFs), Hamilton *et al.* 1995).

Caracterización ecológica

Aunque el conocimiento del efecto de las nubes sobre la vegetación y el ecosistema por medio de la llamada 'precipitación horizontal' es escaso, se ha reconocido mundialmente que el grado de humedad atmosférica en los bosques tropicales montanos, junto con las fuertes oscilaciones diurnas de temperatura, son los factores que provocan la gran gama de diferencias en estructura boscosa y composición florística, en comparación con los bosques tropicales de bajura. En general, los bosques tropicales montanos tienen una estatura más baja y una menor diversidad de árboles, que los bosques tropicales de bajura. Muchas veces son tupidos con árboles torcidos, cuyas hojas son coriáceas y pequeñas. Estos muestran una estratificación clara y un dosel más aplanado que los bosques tropicales de bajura.

Al mismo tiempo, los bosques tropicales de altura poseen una riqueza extraordinaria de epífitas vasculares y no vasculares

(Wolf 1993). Quizás, las numerosas orquídeas, bromélias, helechos, briófitas y líquenes, que cubren la superficie de árboles huéspedes, dan el aspecto fisionómico más particular a estos bosques (Wolf 1993). Recientemente, se ha prestado mucha atención a su papel crucial en el ciclaje de nutrientes y en la hidrología del bosque (Nadkarni 1984, Cavelier 1993).

Se cuenta con gran cantidad de documentación, la cual permite conocer, que los bosques tropicales montanos crecen en general a mayores elevaciones en montañas altas que en montañas bajas (p.ej. Grubb 1977). Este fenómeno fue descrito por primera vez para los Alpes, en Europa, y ha sido llamado el efecto de la elevación de masa, o en alemán, *Massenerhebung* (Grubb 1974).

Debido a este efecto los bosques tropicales afectados por las nubes se encuentran entre los 500 y los 4 000 msnm (Stadtmüller 1987). Sin embargo, la mayoría de estos bosques están ubicados entre los 1 200 y 2 500 (3 000) msnm (Stadtmüller 1987), y son considerados como los típicos bosques tropicales montanos. Grubb (1977) los ha dividido en bosques lluviosos montano-bajos (*Lower Montane Rain Forests, LMRF*), y bosques lluviosos montano-altos (*Upper Montane Rain Forests, UMRF*). En los Andes ecuatorianos, por ejemplo, los LMRF ocurren entre los 1 200 a 1 500 y los 1 800 a 2 400 msnm, mientras que los UMRF se ubican entre los 1 800 a 2 400 y los 3 200 a 3 600 msnm. Uno de los factores que más determina el límite entre ambos tipos de bosque montano (LMRF y UMRF), a elevaciones de 1 800 a 2 400 msnm, es el cambio de una cobertura nubosa frecuente en LMRF hacia una cobertura nubosa de larga duración o persistente en UMRF.

Aparentemente, la frecuencia con que se presenta la niebla, es otro factor importante para la distribución de los bosques tropicales de altura, tanto como lo es la temperatura, la cual disminuye con el aumento de la elevación. Sin embargo, no son solo los parámetros climáticos los que controlan la extensión de los diferentes tipos de bosque tropical montano. Más recientemente, el papel

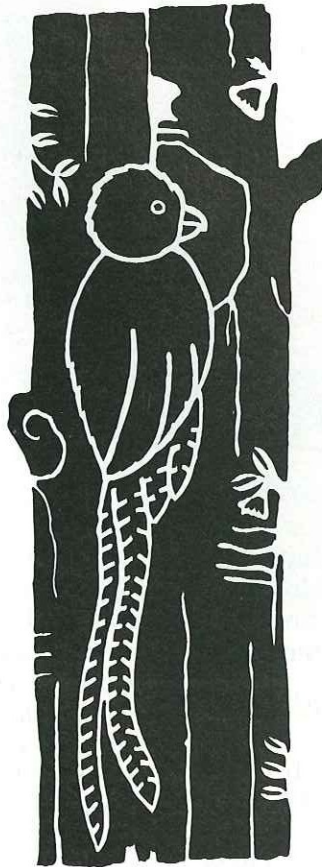
crucial de variables edáficas, como la disponibilidad de nutrientes y la tasa de descomposición, han sido considerados como factores limitantes para la distribución de estos bosques.

Actualmente, se ha empezado a estudiar el efecto de factores y procesos geomorfológicos (movimientos de masas) sobre, p.ej., el crecimiento y la forma de árboles tropicales montanos, y sobre la tasa de mortalidad. Por último, luego de analizar la distribución altitudinal de 856 especies costarricenses de euforbiáceas, lauráceas, poáceas y rubiáceas, Burger (1995), presentó la hipótesis, de que hay fitopatógenos que pueden ser muy importantes en la aparición de los abruptos límites altitudinales que presentan algunas especies en laderas húmedas y siempreverdes. Burger (1995), sugiere también la posibilidad de que exista especiación (evolución y formación de especies) hacia territorios patogénicamente hostiles en tales gradientes altitudinales.

Zonificación altitudinal y clasificación

Alrededor del año 1800, un "uomo universale", el gran naturalista Alexander von Humboldt, subió las montañas de los Andes de Colombia y Ecuador, y vio por primera vez, la zonificación altitudinal de las formaciones boscosas, en el Trópico. Desde el viaje fabuloso de Von Humboldt y su compañero Aimé Bonpland, muchos naturalistas y científicos empezaron a preguntarse acerca de los cambios en clima, suelo y de vegetación a lo largo de los gradientes tropicales.

Troll (1968) desarrolló un perfil de montaña esquemático, en el cual distinguió varias fajas altitudinales de vegetación a nivel mundial. Su iniciativa fue seguida por Lauer (1968), quien proveyó una descripción de la zonificación altitudinal de ecosistemas en los Andes del Norte y América Central. A partir de estos estudios clásicos, se ha ido estudiando intensamente la zonificación altitudinal de ecosistemas de montañas tropicales, y en particular, los cambios en el clima, los suelos y la estructura y composición florística de los bosques, según gradientes altitudinales.





Ejemplos mayores de trabajos que se enfocan en la zonificación altitudinal de los bosques neotropicales, han sido conducidos en México, Guatemala, Costa Rica, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y Bolivia (Kappelle 1996). Además, se ha estudiado en detalle la zonificación altitudinal de montañas en la región del Caribe.

Al lado de los sistemas de clasificación de los bosques tropicales definidos por Grubb (1974, 1977), y basados en la fisionomía de los bosques, está el sistema de clasificación de la vegetación mundial, desarrollado por Holdridge. Este sistema se basa en parámetros climáticos, como la temperatura, la precipitación y sus respectivas variaciones y distribuciones estacionales. De esta manera, las diferentes unidades llamadas zonas de vida son definidas bioclimáticamente.

El sistema de Holdridge ha sido aplicado en muchas partes del Trópico Americano, y ha servido como un esquema mayor para la descripción de la vegetación de Costa Rica (Holdridge *et al.* 1971). En este sistema los bosques montanos del Trópico Húmedo son distribuidos sobre la zona de vida de bosques montanos y la zona de vida de bosques montanos bajos. Una biotemperatura media anual, de unos 12 °C, separa ambas zonas de vida. En su orden, estos han sido subdivididos en bosques húmedos, muy húmedos y pluviales, según la precipitación media anual, y razón de evapotranspiración potencial.

En general, la zona de vida del bosque montano, definida por Holdridge, corresponde al bosque lluvioso montano-alto (UMRF), de Grubb (1974, 1977), mientras que la zona de vida del bosque montano-bajo de Holdridge, se aproxima al bosque lluvioso montano-bajo (Lkw) de Grubb (1974, 1977).

Como ejemplo de una zonificación altitudinal, el Cuadro 1 muestra las zonas de vegetación que se encuentran a lo largo de un gradiente elevacional, en la Cordillera de Talamanca, región montañosa costarricense.

Bosques montanos de robles y encinos

En las regiones montañosas del Trópico, Subtrópico y Templado existe un tipo de bosque, en el cual el dosel superior está dominado por árboles de las Fagáceas (robles, encinos), y el sotobosque se caracteriza por una gran abundancia de bambúes leñosos. Bosques de este tipo se dan tanto en América como en Asia.

Cuadro 1. Zonas altitudinales de vegetación en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica.

Zona	Alcance Altitudinal (m)	Tipo de Vegetación	Especies dominantes	
			Nombre común	Nombre científico
I	0 - 500	Bosque Tropical Lluvioso de Bajura	Mezcla de especies codominantes	
II	500 - 1 500	Bosque Tropical Lluvioso/ Nuboso Premontano	Mezcla de especies codominantes	
III	1 500 - 2 400	Bosque Tropical Lluvioso/ Nuboso Montano - Bajo	Roble Encino Ira aguatiño Súrtuba	<i>Q. copeyensis</i> Mueller <i>Q. costarricensis</i> Lieb. Lauraceae <i>Geonoma hoffmanniana</i> Wendl. ex Spruce
IV	2 400 - 3 100	Bosque Tropical Lluvioso/ Nuboso Montano - Alto	Roble, encino Tucuico Cañuela	<i>Ardisia</i> spp. <i>Chusquea</i> spp.
V	3 100 - 3 300	Bosque Tropical Lluvioso/ Nuboso Subalpino	Arrayán Colmillo Cacho de venado	<i>Weinmannia pinnata</i> L. Ericaceae <i>Schefflera rodriguesiana</i>
VI	3 300 - 3 819	Páramo Tropical Lluvioso/ Nuboso Apino*	Batamba Senecio Gramíneas	<i>Chusquea subtessellata</i> Hitchc. <i>Senecio</i> spp. Poaceae

El páramo es una pradera tropical alpina húmeda, que se encuentra por encima del límite superior del crecimiento de árboles (timber line); tiene su mayor distribución en los Andes del norte de Suramérica (Cleef 1981).

Algunos de los géneros de Fágaceas encontrados son: 1) *Fagus* L., el género más abundante asociado con el bambú de sotobosque *Sasa* Makino & Shibata, en bosques de haya con bambú en el Japón subtropical-templado y en rodales puros en las montañas de China, y la combinación de *Fagus mexicana* con *Quercus ocoteaefolia*, en México; 2) *Nothofagus* Blume, el cual es particularmente dominante en bosques con un sotobosque denso del bambú *Chusquea* Kunth, en la parte sur-central de Suramérica, y en asociación con el bambú escandente *Nastus* Lunell, en Papua Nueva Guinea; 3) *Trigonobalanus* Forman, que es un relicto Terciario, de los Andes colombianos; 4) *Castanopsis* (D. Don) Spach, y 5) *Lithocarpus* Blume, los cuales están presentes en Borneo y Sumatra; y, por último, 6) *Quercus* L., un género comúnmente encontrado en los bosques de roble y bambú, en América Central en los Andes del Norte de Suramérica, en los Himalayas en asociación con *Artindinaria* Michx., y en Java y Borneo (Indonesia).





En el Neotrópico, el género de bambúes leñosos *Chusquea* Kunth y, de menor magnitud, los géneros *Aulonetnia* Goudot y *Rhipidocladuin* McClure, se encuentran entre los mayores constituyentes del sotobosque de los bosques de altura en los que domina el *Quercus*. Por su parte, el género de bambúes leñosos *Neurolepsis* Meissn., que se observa en los Andes colombianos, parece ser limitado al sotobosque de aquellos bosques en los que no aparecen las fagáceas, es decir, en las vertientes más húmedas de las cordilleras de los Andes.

Robledales de altura en Costa Rica

Un ejemplo de los bosques tropicales montaños de Fagáceas, consiste en los bosques de *Quercus* L. conocidos como robledales de altura, que se ubican generalmente por encima de los 2 000 msnm, en la Cordillera de Talamanca, en Costa Rica (Kappelle 1996). Estos bosques se encuentran exclusivamente dominados por árboles de este género de Fagáceas, y tienen una estatura de 25 a 40 m de altura, y a veces alcanzan los 50 m (Blaser y Camacho 1991; Jiménez *et al.* 1988). Las tres especies de *Quercus* (roble, encino) que se han observado, con mayor presencia, en el estrato del dosel de los robledales y encinares, presentes a elevaciones mayores de los 2 000 msnm, son: *Quercus copeyensis* Corn. Mueller (roble blanco, varisino), *Q. costaricensis* Lieb. (encino blanco, roble encino) y *Q. seemannii* Lieb. (encino, roble), cada uno con su alcance altitudinal específico.

A menor altitud, entre los 1 500 y 2 000 msnm, se halla frecuentemente la presencia de otras especies de robles, como *Q. guigueli-ni-treleasei* Corn. Mueller, *Q. oocarpa* Lieb. y *Q. rapurahuensis* Pittier ex Trelease. A altitudes mayores de los 2 000 msnm, el estrato del sotobosque de los robledales y encinares, es dominado por diferentes especies del género de bambúes *Chusquea* Kunth, como *C. talamancensis* Widmer & L.G. Clark y *C. tomentosa* Widmer & L.G. Clark. Frecuentemente, estos

bambúes son acompañados por ciclantáceas, palmas, y helechos arborescentes de las familias Cianteáceas y Dicsoniáceas (Kappelle *et al.* 1989).

En general, los robles dominantes carecen de raíces tabulares, aunque se ha observado bases extendidas en los troncos de algunos robles (Holdridge *et al.* 1971). Los valores de área basal de los robledales costarricenses, se encuentran entre los más altos para los bosques tropicales (Blaser y Camacho 1991; Jiménez *et al.* 1988). Las ramas de robles y encinos casi siempre están cubiertas por epí-



Bosque de roble blanco (*Quercus copeyensis*) a 2 600 msnm en la Reserva Forestal Los Santos, Talamanca, Costa Rica. Es notable el límite entre el bosque primario y el secundario de unos 10 a 15 años de edad. (Foto: M. Kappelle).

fitas de las familias de Aráceas, Bromeliáceas, Ericáceas, Orquidáceas, alternadas con abundantes pteridófitas, musgos, hepáticas, líquenes y hongos (Holdridge *et al.* 1971; Kappelle *et al.* 1989).

A altitudes de aproximadamente 3 000 a 3 200 msnm, individuos de *Quercus costaricensis*, la especie dominante a estas elevaciones, bajan en estatura (menos de 25 m de altura), y llegan a ser torcidos, con ramas cortas, follaje muy denso y compacto y de hojas pequeñas (Holdridge *et al.* 1971). Estos son los robledales que forman el borde, con los bos-



ques subalpinos sin Fagáceas, que crecen en el límite superior del bosque, justo abajo de los páramos, vegetación tropical alpina sin árboles.

Conservación

Desde que se creó la Reserva Forestal Río Macho en los años sesenta, diferentes zonas en la región talamanqueña de los robledales de altura han sido declaradas áreas protegidas. Con excepción de la Reserva Forestal Los Santos (RFLS), las áreas protegidas de la Cordillera de Talamanca, forman parte de la Reserva de la Biosfera La Amistad (RBA), un área de megadiversidad con una superficie de 612 570 hectáreas; es decir, un 12% del territorio costarricense. Esta Reserva de la Biosfera fue creada en 1983 por medio del Programa MAB de la UNESCO. La RFLS puede ser considerada como una zona de amortiguamiento, que colinda con la RBA (Kappelle y Juárez 1995).

En 1983, gran parte de la RBA fue declarada Sitio de Patrimonio Mundial luego de haber sido reconocido como de valor universal. También es considerado un Centro de Diversidad de Plantas (Whitmore 1990), ya que alberga tal vez más de 10 000 especies de plantas vasculares.

Ultimamente, diferentes áreas de la RBA y la RFLS han sido incluidos en el Área de Conservación La Amistad (Figura 1). Esta unidad protegida fue creada recientemente por el MIRENEM (1992), ahora Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE). Con un 7,8% del territorio nacional, esta unidad forma parte del Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC), el cual fue implementado en 1989 con el fin de poder facilitar el manejo administrativo de las áreas silvestres y de la protección de la biodiversidad del país de una manera integrada.

Investigación científica en los robledales

Los bosques montanos nubosos, dominados por especies de robles y encinos, en la Cordillera de Talamanca, han recibido atención continua de los científicos, desde que fueron visitados por botánicos destacados como Henri Pittier (1957) y Paul C. Standley (1937-1938), durante la primera mitad de este siglo.

Hace más de medio siglo, en 1943, llegó a Costa Rica, el grupo del Proyecto Latinoamericano de Investigación Forestal (LAFRP, por sus siglas en inglés) del Servicio Forestal de los Estados Unidos de América, con el fin de hacer un estudio del po-

tencial de los bosques naturales de este país centroamericano para lo cual realizaron una expedición a la zona al sur de El Empalme, en el noroccidente de la Cordillera de Talamanca.

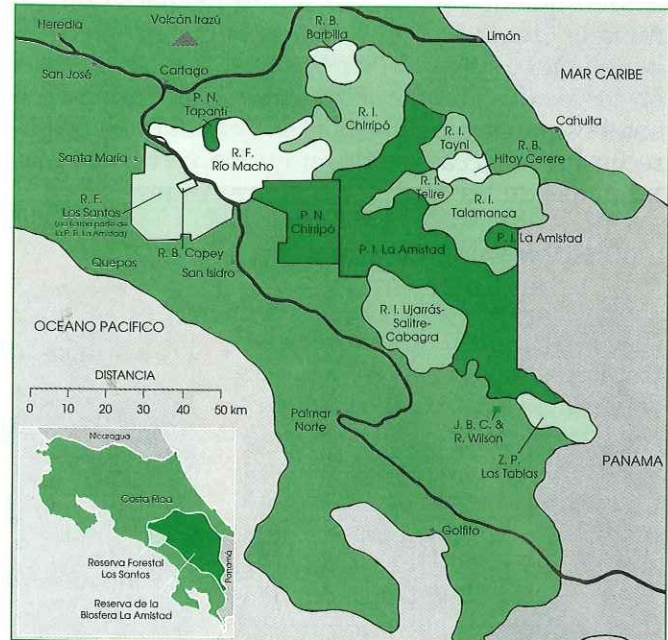


Figura 1. Reserva de la Biosfera La Amistad (RBA) y sus componentes en el sur de Costa Rica. La RBA conforma, junto con al Reserva Forestal Los Santos (RFLS) el Área de Conservación La Amistad (ACLA).

Uno de los objetivos específicos de la expedición científica era investigar la calidad de la madera del roble para la producción de durmientes para un posible ferrocarril, que los EE.UU. deseaba construir en China Continental. Las muestras botánicas colectadas, fueron identificadas con la ayuda de Paul Standley. Se describieron los robledales entre El Empalme y Cerro de la Muerte y los clasificaron como *Cloud Forests* (bosques nubosos) o *Upland Rain Forests* (bosques lluviosos de altura), por la falta de una marcada estación seca y por la ausencia de árboles deciduos.

Posteriormente, Hans Weber (1959) describió ampliamente la composición florística de los robledales de los Cerros de la Muerte y Chirripó, este último la montaña más alta de Costa Rica con 3 819 msnm. Weber fue uno de los primeros investigadores que han escrito sobre el cambio florístico, a lo largo del gradiente altitudinal en la Cordillera. Otros avances relativos al estudio de los robledales de altura, se deben a los trabajos del forestal Leslie R. Holdridge *et al.* (1971) y a los del taxónomo William Burger (1971-1995).

Durante la última década, el estudio científico de los robledales de altura ha recibido un fuerte impulso por parte de los investigadores científicos. Así el Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (CATIE-COSUDE), el Programa de Ecología y Manejo de las Montañas Altas de Costa Rica (ECOMA) de la Universidad Nacional y la Universidad de Amsterdam, Holanda con el apoyo financiero de la Organización Holandesa para la Investigación Científica (NWO) han realizado investigaciones ecológicas sobre estructura y composición florística, ecología de bambués, herbivoría por insectos, micorrizas, sucesión secundaria, recuperación después de la tala, investigaciones silviculturales sobre producción de carbón y leña e investigaciones socioeconómicas.

El estudio profundo de la zonificación altitudinal de los robledales montanos nubosos, ha generado la recolección de miles de ejemplares de plantas vasculares, briófitas y líquenes, los cuales han sido depositados en el Herbario Nacional de Costa Rica, en Holanda en la Universidad de Utrecht, en el Jardín Botánico de Berlín, Alemania (solamente líquenes), en la Universidad de Göttingen, Alemania (solo Briófitas) y en Estados Unidos de América (en especial Fagáceas, Lauráceas y Rubiáceas, en el Museo Field de Chicago) y ericáceas en el Jardín Botánico de Nueva York.



En el presente se debe prestar mayor atención al desarrollo e implementación de usos de la tierra en la Cordillera de Talamanca más sostenibles que los usos actuales. En términos prácticos significa, que se debe promover, por ejemplo: a) el manejo sostenible de bosques naturales (primarios, pero sobre todo secundarios), b) la reforestación con especies nativas, c) los sistemas agroforestales, d) la regeneración natural y restauración ecológica, en áreas deforestadas y bosques degradados, e) el ecoturismo sostenible, f) el desarrollo de productos forestales no maderables y g) la prospección de la biodiversidad.

Felizmente, una cantidad de entidades académicas e instituciones comprometidos con la investigación científica, tanto nacionales como internacionales, están impulsando estudios dirigidos hacia estos temas. Solo de esta manera podemos aproximarnos a un desarrollo sostenible que conserve la biodiversidad y mantenga la integridad ecológica de los Bosques Tropicales Montanos Nubosos en general, y de los robledales del Area de Conservación Amistad, en particular.

Maarten Kappelle
Laboratorio Hugo de Vries
Universidad de Amsterdam
Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam, Holanda
Telfax: (31) 20-525 7840
E-mail: kappelle@bio.uva.nl

Literatura citada

- BLASER, J.; CAMACHO, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus* spp.) del piso montano en Costa Rica. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico No. 185. 68 p.
- BURGER, W. 1995. Montane species-limits in Costa Rica and evidence for local speciation on altitudinal gradients. In Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. Ed. by S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn. New York, The New York Botanical Garden. 702 p.
- CAVELIER, J. 1991. El ciclo del agua en bosques montanos. Pp. 68-83. In Bosques de niebla de Colombia. Ed. C. Uribe. Santa Fé de Bogotá, Banco de Occidente. p. 68-83.
- CHAVERRI, A.; JIMENEZ, W.; MIRANDA, R.; ROJAS, I. 1986. Ecología y manejo de la vegetación de montañas altas en Costa Rica. Heredia, Programa ECOMA - Universidad Nacional. 30 p.
- CHURCHILL, SP.; BALSLEV, H.; FORERO, E.; LUTEYN, J.L. 1995. Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. New York, The New York Botanical Garden. 702 p.
- GRUBB, P.J. 1974. Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains: new facts and a new perspectiva. In Altitudinal zonation in Malesia: transactions of the third aberdeen -Hzill Symposium on Malesian Ecology. Hull 1973. University of Hull, UK. 13-45 p.
- _____. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. Ann. Rev. Ecol. Syst. 83-107.
- HAMILTON, L.S.; JUVIK, J.O.; SCATENA, F.N. 1995. Tropical montane cloud forests. New York, Springer. 407p.
- HOLDRIDGE, L.S.; GRENKE, W.C.; HATHEWAY, W.H.; LIANG, T.; TOSI, J.A. 1971. Forest Environments in Tropical Life Zones: a pilot study. Oxford, UK, Pergamon Press. 747 p.
- JIMENEZ, W.; CHAVERRI, A.; MIRANDA, R.; ROJAS, I. 1988. Aproximaciones silviculturales al manejo de un robledal (*Quercus* spp.) en San Gerardo de Dota, Costa Rica. Turrialba 38 (3): 208-214.
- KAPPELLE, M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo. Universidad de Amsterdam - INBio - CATIE. Amsterdam - Santo Domingo de Heredia - Turrialba. 336 p.
- _____. JUAREZ. 1995. Agroecological zonation along an altitudinal gradient in the montane belt of the Los Santos Forest Reserve in Costa Rica. Mount. Research & Devel. 15(1): 19-37.
- _____. CLEEF, A.M.; CHAVERRI, A. 1989. Phytosociology of montane *Chusquea-Quercus* forests, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Brenesia 32: 73-105.
- LAUER, W. 1968. Problemas de la división fitogeográfica en América Central. En C. Troll, ed., The Geo-Ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas: Proc. UNESCO Symp., Mexico, Augtist 1-3, 1966. Colloq. Geogr. 9. Bonn. 139-156 p.
- NADKARNI, N.M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. Biotropica 16 (4): 249-256.
- STADTMÜLLER, T. 1987. Los bosques nublados en el Trópico Húmedo. Turrialba, Costa Rica, CATIE - University of the United Nations. 85 p.
- TROLL, C. 1968. Geo-ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas. Colloq. Geogr. 9. Ferd. Dürnmmlers. Bonn. Germany.
- WOLF, J.H.D. 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the Northern Andes. Ann. Missouri Bot. Gard. 80 (4): 928-960.