

CATIE
ST
IT-310



*Epífitas no vasculares comerciales de
un bosque montano tropical*

Ecología, efectos de la tala y manejo



CATIE

Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales



Serie Técnica
Informe Técnico No. 310

08 DIC 1999

RECIBIDO

Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales Turrialba, Costa Rica
Publicación No. 17



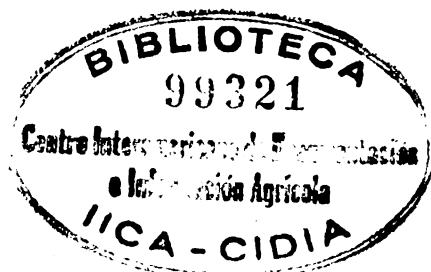
*Epífitas no vasculares comerciales
de un bosque montano tropical*

Ecología, efectos de la tala y manejo

Claudia Romero

**Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE
Unidad de Manejo de Bosques Naturales
Turrialba, Costa Rica, 1999**

El CATIE es una asociación civil, sin fines de lucro, autónoma, de carácter internacional, cuya misión es mejorar el bienestar de la humanidad, aplicando la investigación científica y la enseñanza de posgrado al desarrollo, conservación y uso sostenible de los recursos naturales. El Centro está integrado por miembros regulares y miembros adherentes. Entre los miembros regulares se encuentran: Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, República Dominicana, Venezuela y el Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA).



©Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE, 1999.

ISBN 9977-57-340-9

581.5249

R763 Romero, Claudia

Epífitas no vasculares comerciales de un bosque montano tropical: ecología, efectos de la tala y manejo / Claudia Romero.- Turrialba, Costa Rica, CATIE. Unidad de Manejo de Bosques Naturales, 1999.

37 p. 27 cm. -(Serie técnica. Informe técnico / CATIE; no. 310)

ISBN 9977-57-340-9

1. Epífitas 2. Plántas parásitas 3. Ecología 4. Corta
5. Manejo forestal 6. Bosque montano tropical
I. CATIE II. Título III. Serie



Índice

<i>Presentación</i>	V
<i>Agradecimientos</i>	VI
<i>Resumen</i>	VII
<i>Summary</i>	IX
<i>Introducción</i>	1
<i>Antecedentes</i>	2
Compatibilidad entre los diversos usos del bosque	2
Bosques tropicales montanos y epífitas	3
Crecimiento de las epífitas no vasculares colgantes	4
<i>Metodología</i>	6
Sitio de estudio	6
Especies estudiadas	6
Tala experimental en el área de estudio	8
Métodos empleados	9
<i>Compatibilidad entre dos usos del bosque</i>	9
<i>Crecimiento de las epífitas no vasculares colgantes</i>	10
<i>Resultados y discusión</i>	12
Compatibilidad entre dos usos del bosque	12
Crecimiento de las epífitas no vasculares colgantes	15
<i>Plan de manejo para dos epífitas no vasculares colgantes</i> <i>de valor comercial</i>	19
Usos de epífitas no vasculares colgantes	20
Cosecha de epífitas	21
Consideraciones para un plan de manejo	22
<i>Bibliografía</i>	26
<i>Anexos</i>	33

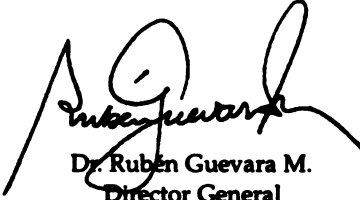


Presentación

La mayor destrucción de los bosques del planeta se concentra en las áreas tropicales. Por ello, en ningún otro lugar es más necesario el desarrollo de pautas de manejo sostenible que en los trópicos. En ese sentido, la investigación puede contribuir a crear una base estratégica para el manejo de los ecosistemas naturales, mediante el entendimiento de los procesos ecológicos que ocurren en los complejos ecosistemas.

*Este trabajo, basado en la investigación de campo que se realizó en un bosque montano de Costa Rica, representa un intento por integrar la información ecológica con las prácticas de uso local, para desarrollar una aproximación de manejo para un grupo de productos no maderables (PNMB) de valor comercial en un bosque de roble (*Quercus spp.*) y bambú (*Chusquea spp.*).*

El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), a través de su proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (PROSIBONA), viene trabajando desde hace algo más de dos décadas en la investigación ecológica y silvícola de los bosques montanos. Con ella, se busca desarrollar técnicas de manejo sostenible e integral de estos bosques; las cuales consideren el aprovechamiento de los recursos maderables y no maderables, así como los servicios que el bosque provee a los pobladores del área.



Dr. Rubén Guevara M.
Director General



Agradecimiento

Este proyecto no hubiese sido posible de no ser por el interés e iniciativa de la comunidad de Villa Mills; a todos y cada uno de sus miembros, incluidos los niños, estoy agradecida. Deseo expresar sentimientos de gratitud a las instituciones que apoyaron en la ejecución de este trabajo: la Universidad de Florida –Departamento de Botánica, la Fundación Compton, la Comisión Fulbright, CIFOR, y por supuesto el CATIE a través del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (PROSIBONA/COSUDE) - por permitir el trabajo en las parcelas del proyecto.

De las innumerables personas que apoyaron el trabajo realizado quiero mencionar especialmente a mis profesores en la Universidad de Florida: D. Griffin III, H. Gholz, K. Kitajima y D. Dilcher. Los miembros de mi familia: Jack, Juliana y Juan Antonio participaron "activamente" en todas y cada una de las etapas de este proyecto: gracias por el entusiasmo, la paciencia e inspiración.



Resumen

Este trabajo presenta un intento por integrar la información ecológica con las prácticas de uso local para desarrollar una aproximación de manejo para un grupo de productos no maderables (PNMB) de valor comercial en un bosque de roble-bambú en Costa Rica. Se evaluó la compatibilidad del manejo forestal para madera y para estos importantes PNMB (4 musgos, 2 hepáticas y 1 líquen). Nueve años después de una operación controlada de extracción de madera no se detectó un impacto en seis de las especies estudiadas, pero la densidad de una especie de musgo (*Phyllogonium viscosum*) fue menor en las parcelas taladas que en las control.

A continuación, se exploraron los regímenes de luz que favorecerían el crecimiento de cuatro de las especies más abundantes (3 musgos y 1 hepática). Un experimento de cinco meses, que involucró la manipulación del dosel para establecer los tratamientos de apertura de dosel (0,28; 1,75 y 15,8 mol/m²/d), demostró que el crecimiento fue extremadamente variable (0-98%), pero que, en general, no se vio afectado por los tratamientos de dosel. Los resultados pueden haber sido afectados por una elevada tasa de herbivoría en las bolsas de malla donde fueron depositadas las muestras en el bosque. Estas bolsas pudieron haber actuado de manera inesperada, como barreras para impedir la acción depredadora de aves sobre los invertebrados que viven en las epífitas colgantes. Las diferencias interespecíficas en tasas de crecimiento pudieron corresponder a morfología y fisiología diversas.

Con base en los cálculos de biomasa obtenidos, así como en la descripción de las prácticas de manejo que actualmente llevan a cabo los habitantes de Villa Mills, se formularon las bases de un plan de manejo adaptativo. Se presentan y discuten tres escenarios. Primero, bajo el mantenimiento de las tasas de cosecha actuales (dejando 10% del material de cosecha potencialmente comercial), las epífitas tomarían de 5-8 años, para recuperar la biomasa inicial, dependiendo de la especie. En segundo lugar, para poder realizar cosechas anuales, los usuarios deberían reducir la intensidad de cosecha de un 90% a un 64-68%. Tercero, se presenta una combinación de estrategias con dos opciones de manejo, las cuales deben ser discutidas por los interesados en el manejo del recurso: ciclos de cosecha entre 4-5 años con cosechas efectivas de 80%, o ciclos de cosecha de 6-7 años con un ajuste a la mitad de la tasa de crecimiento encontrada. Sólo a través de un proceso de búsqueda de acuerdo se logrará identificar la aproximación de manejo adecuada para estos importantes PNMB.



Summary

This study presents an attempt to integrate information with local resources use practices to develop a management approach for valuable non-timber forest products (NTFPs) in a high montane oak-bamboo forest in Costa Rica. I assessed the compatibility of forest management for timber and for the use of seven species of commercial non-vascular pendant epiphytes (4 mosses, 2 liverworts, and 1 lichen). Nine years after controlled logging there was no overall impact on six of the species studied, but the density of one moss species (*Phyllogonium viscosum*) was lower in logged than in unlogged plots.

I further explored the light environments that favor growth of four of the most abundant species (3 mosses and 1 liverwort). A 5 month field experiment that involved manipulation of canopy openings (0,28; 1,75 and 15,8 mol/m²/d) showed that growth was extremely variable (0-98%) but, overall, was not affected by the canopy treatments. The results may have been affected by elevated rates of herbivory in the mesh bags used to (contain hold) the bryophyte samples. The bags (inadvertently served as exclosures of the excluded) birds that prey on invertebrates that live amongst the pendant epiphytes. Interspecific differences in relative growth rates appear to correspond to contrasting morphology and physiology.

Based on the observed biomasses and results of the growth rates experiment, along with a description of current management practices by local people in Villa Mills, a basic and adaptive management plan is proposed. Three scenarios are presented and discussed. First, under the maintenance of current management practices (leaving 10% of potential commercial harvest), the epiphytes would take from 5-8 yr to recover, depending on the species. Second, for annual harvests people would have to reduce their harvest intensity from 90% to 64-68%. Third, a combined strategy presents two management options to be discussed by stakeholders: a 4-5 yr harvesting cycle (depending on the species) with effective harvests of 80%, or a 6-7 yr harvesting cycle with the same harvest intensity but reducing the relative growth rate to half. Only through discussions and a concensus-seeking process will the appropriate approach to management of these commercially important NTFPs be established.



Introducción

La destrucción de los bosques del planeta, estimada por FAO (1995) en $11,3 \times 10^6$ ha anuales, se concentra en los trópicos. Las causas de la deforestación y degradación de bosques incluyen la cosecha para combustible, sobrepastoreo, tumba para la agricultura, minería y construcción de carreteras, y uso de prácticas de cosecha forestal insostenible (FAO 1995). La mayor parte de la degradación de los bosques y de la deforestación podría probablemente evitarse, y los beneficios de los bosques podrían mantenerse con un manejo cuidadoso en vez de una explotación destructiva. En ningún otro lugar es más necesario el desarrollo de guías de manejo sostenible –así como la identificación de usos compatibles de los bosques– que en los trópicos. En ese sentido, la investigación puede contribuir a crear una base estratégica para el mejor manejo de los ecosistemas naturales mediante la clarificación de procesos ecológicos.

Este trabajo, basado en la investigación de campo que se realizó en un bosque montano de Costa Rica, representa un intento por alcanzar dos objetivos: 1) evaluar la compatibilidad de diferentes usos del bosque, y 2) sentar las bases para el manejo de productos no maderables (PNMB) utilizados por la población local. Los productos evaluados corresponden a briófitas (musgos y hepáticas) y líquenes epífitos de crecimiento colgante, utilizados localmente para elaborar decoraciones navideñas y como materia prima para la siembra de plantas ornamentales. Uno de los factores que posibilitó este trabajo fue el gran apoyo con que se contó por parte de la comunidad involucrada en la comercialización de estos productos.

Las recomendaciones que este documento presenta para el manejo de especies comerciales de epífitas no vasculares colgantes se basan en la información generada en tres etapas. Durante la primera se evaluó la compatibilidad de cosechar epífitas no vasculares de valor comercial con el manejo para extracción de madera; para ello, en la sección experimental se determinaron las tasas de crecimiento de epífitas no vasculares colgantes bajo condiciones de dosel modificadas para efectos del experimento. En la segunda se aplicaron entrevistas no estructuradas a las personas involucradas en la cosecha y comercialización de estas plantas, y finalmente, se determinaron las oportunidades y limitaciones para el manejo sostenible del recurso.



Antecedentes

Compatibilidad entre los diversos usos del bosque

Con el fin de mantener los diversos usos del bosque, el manejo de bosques naturales debe buscar la optimización de la compatibilidad entre especies y procesos ecológicos en un ámbito extenso de usos (p.ej., Panayou y Ashton 1992). Entre la diversidad de productos forestales, la extracción de productos no maderables (PNMB) ha sido resaltada por numerosos investigadores por su compatibilidad potencial con la conservación (Anderson 1990, Hall y Bawa 1993, Peters 1996a). Algunos investigadores enfocados en las ciencias sociales han señalado que los PNMB constituyen un componente importante de los sistemas tradicionales de producción, así como parte de la herencia cultural de las comunidades rurales en el mundo (Padoch 1987, Bawa 1992, Godoy 1992).

Uno de los retos de los responsables del manejo forestal es la integración del manejo de los PNMB y la extracción maderera. Salick *et al.* (1995), para un bosque bajo en Nicaragua, señalan que los PNMB (resinas y plantas medicinales) fueron afectados negativamente por operaciones de extracción maderera convencional debido al incremento, luego del aprovechamiento, de bejucos, pastos y otras especies secundarias. Los mismos autores manifiestan que la aplicación de ligeros tratamientos silviculturales (p.ej., selección individual con liberación de árboles de futura cosecha mediante envenenamiento) tuvieron impactos mínimos en los PNMB. Sin embargo, antes de asumir que el manejo de baja intensidad de los rodales madereros es compatible con el manejo de PNMB se deben de realizar investigaciones en otros tipos de bosques y con otros tipos de PNMB.

Con el fin de mantener los beneficios socioeconómicos y ecológicos de los PNMB es crucial la investigación que fomente su manejo (Godoy 1995, Arnold y Ruiz 1996). De la diversidad de productos cosechados en los bosques tropicales, las briófitas epífitas tienen un especial valor con fines hortícolas y ornamentales. En varios países latinoamericanos, algunas formas de briófitas epífitas, incluyendo especies colgantes, se cosechan para ser utilizadas como medios de siembra en viveros y como base para la elaboración de pesebres en la época navideña.

Entre las actividades antropogénicas que afectan la disponibilidad de epífitas no vasculares se mencionan la destrucción, la degradación del bosque, la extracción maderera y la sobrexplotación (Williams-Linera *et al.* 1995). En el caso de la fragmentación, el mayor efecto se presenta por cambios en la humedad relativa al interior de fragmentos de bosque muy pequeños, lo que afecta las características microclimáticas locales (Williams-Linera 1990).



Bosques tropicales montanos y epífitas

Los bosques tropicales de alta montaña se caracterizan por tener baja productividad neta y bajas tasas de descomposición. La mayoría tienen suelos pobres en nutrientes y parecen carecer de resiliencia a las perturbaciones producidas por la acción humana, incluida la extracción maderera (Ewel 1980, Young 1994). Estos bosques son importantes por varias razones; entre ellas, el papel que juegan en el balance hidrológico a escala regional, la diversidad biológica que albergan y la abundancia y diversidad de epífitas, más alta que en ningún otro tipo de bosque (Richards 1984).

Las bajas tasas de descomposición, la alta frecuencia de niebla, y en general, el alto contenido de humedad del aire en las montañas favorecen la acumulación de epífitas (Grubb *et al.* 1963, Nadkarni 1984, Frahm y Gradstein 1991). El desarrollo extraordinario de biomasa de epífitas en un sitio de altura en Colombia, por ejemplo, se interpretó como el resultado de la interacción de estos factores, aunados a la baja velocidad de los vientos y la presencia de árboles de larga vida (Hofstede y Wolff 1993).

Las epífitas no vasculares juegan papeles importantes en la dinámica del bosque: retienen agua, atrapan semillas, interceptan y retienen NO_3 de la niebla (Clark *et al.* 1998) y proveen anclaje para otras epífitas determinando, por lo tanto, su distribución en el dosel (Johansson 1974). Asimismo, albergan una fauna abundante y diversa, entre la que resaltan insectos, arañas, anfibios, aves y sus predadores (Nadkarni y Matelson 1989, Ingram y Nadkarni 1993).

De acuerdo con varios autores, el aumento en la tasa total de fijación atmosférica de agua es influido por las epífitas no vasculares; esa tasa es hasta 2,5 veces más alta que para el caso de bosques de bajura (Gradstein 1992, Stadtmüller 1994). Algunas investigaciones han demostrado que ciertas especies de epífitas no vasculares colgantes retienen más agua que el huésped, por lo que su importancia en el balance hídrico es obvia (Pöcs 1980).

Además de los aspectos climatológicos mencionados, la abundancia y distribución de epífitas no vasculares es afectada por el tipo de sustrato disponible, su diámetro y la permanencia del sustrato en el bosque (Esseen y Renhorn 1996); particularmente en el caso de las especies con forma de crecimiento colgante. Además, la composición y estructura de la comunidad de epífitas son influenciadas por factores ecológicos como perturbaciones y suministro de propágulos (Wolff 1994, Hazell *et al.* 1998).

Algunas especies colonizadoras, como *Chusquea* spp., por tener tallos con una orientación mayormente vertical y una ausencia relativa de ramas laterales de larga vida, no representan un sustrato muy adecuado para el establecimiento de epífitas no vasculares. Adicionalmente, las ramas de la mayoría de especies pioneras (especies demandantes de luz) no permanecen por largo tiempo en el bosque. Un efecto complementario a la presencia de especies pioneras es la reducción de la longitud total de sustratos más apropiados para las epífitas.



Una característica biológica importante de las epífitas no vasculares es su pequeño tamaño, lo que las hace susceptibles a cambios en su entorno. Adicionalmente, carecen de estomas y cutícula, dos estructuras con las que las plantas superiores cuentan para regular el contenido de agua. Ante esta limitación, las variaciones microambientales pueden afectar marcadamente a la comunidad de epífitas no vasculares (Proctor 1984).

Crecimiento de las epífitas no vasculares colgantes

Las investigaciones que hayan establecido experimentalmente bases para el manejo de las especies de epífitas comerciales son, en general, escasas. Uno de los pocos estudios relacionados fue llevado a cabo en Suráfrica con musgos epífitos de las montañas del Transvaal (Jacobsen 1978). Este investigador estudió el impacto de la cosecha en las tasas de crecimiento, con el fin de establecer los volúmenes de una cosecha sustentable. Sus resultados muestran que las parcelas que fueron recosechadas luego de tres años de la primera cosecha produjeron sólo el 28% de la cosecha inicial, lo que sugiere la necesidad de tiempos de recuperación mayores.

Las tasas de crecimiento de las briófitas son en general bajas. Las especies parecen presentar un comportamiento oportunístico; es decir, crecen solamente cuando las condiciones ambientales son favorables. Este comportamiento fue establecido en los resultados de las investigaciones realizadas con especies de regiones templadas, cuyo crecimiento fue favorecido por bajas temperaturas y alta humedad propias de la estación de invierno (Rincón y Grime 1989, Bates y Farmer 1992, Sveinbjörnsson y Oechel 1992). Según Mägdefrau (1982) y Proctor (1982), dos características influyen en el crecimiento de las briófitas: por un lado, la estrategia hídrica puesto que las especies pueden ser endohídricas (conducir agua internamente) o ectohídricas (absorber y perder agua externamente), y por otro lado, la forma de crecimiento (erectas o rastreras). Un estudio reciente realizado en las montañas de Tilarán (Costa Rica), demostró que la tasa de crecimiento de una mezcla de especies y formas de crecimiento provenientes del dosel y mantenidas allí durante el tiempo experimental fue del orden de 30-50% de peso seco/año (Clark et al. 1998).

Las especies evaluadas en este estudio son ectohídricas; es decir, necesitan mantener niveles adecuados de agua para facilitar la difusión de gases involucrados en el proceso de fotosíntesis. Estas plantas almacenan agua externamente en las hojas cóncavas y superpuestas, en espacios entre los tallos e intersticios entre las papilas de la superficie de las hojas (Proctor 1982). La relación entre fotosíntesis y crecimiento es, en este caso, especialmente interesante si se considera que las especies involucradas no tienen manera de almacenar los carbohidratos producidos en la fotosíntesis, pues carecen de rizomas y bulbos (Oechel y Collins 1976, Chiariello *et al.* 1991). Por lo tanto, todo lo que las plantas obtengan del proceso fotosintético debe ser invertido en crecimiento. Lo anterior indica que la manipulación de los factores que influyen en el proceso fotosintético puede ayudar a determinar las condiciones más favorables para el crecimiento de las plantas.



Estos factores son la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés), la concentración de CO₂, el balance hídrico y la temperatura. Algunas especies han mostrado una relación directa entre balance hídrico y fotosíntesis (Schombeck y Bewley 1981, Rydin y MacDonald 1985, Frahm 1990, Proctor 1990, Seel *et al.* 1992, Williams y Flanagan 1996). Asimismo, se ha encontrado que en algunas especies el balance hídrico afecta la ultraestructura del cloroplasto, la concentración de clorofila y la relación entre clorofilas a/b (McCall y Martin 1991, Gerdol *et al.* 1996). Además, según Krupa (1984), ciertos aspectos morfológicos influyen en la actividad fotosintética (p.ej., área de la hoja, área específica de la hoja y contenido de clorofila).



Metodología

Sitio de estudio

El sitio del proyecto se ubica en la Cordillera de Talamanca (9° 34' N, 83° 41' W), una cadena montañosa formada en el Cenozoico (Berner 1992). Está ubicado en el área de influencia de dos reservas forestales productoras creadas en los años 1940: Río Macho (92 000 ha) y Los Santos (62 000 ha). La elevación varía entre 2600 y 3000 msnm. La topografía incluye pocas áreas relativamente planas (pendientes <10°) y áreas extensas más inclinadas (10° - 40°). El bosque es dominado por *Quercus copeyensis* y *Q. costaricensis*; especies que representan el 90% del área basal de árboles >10 cm dap (Pedroni y Stadtmüller 1990). Otros géneros comunes de árboles son *Weinmannia*, *Ocotea*, *Podocarpus* y *Nectandra*. El sotobosque está dominado por la regeneración de los árboles del dosel, bambú (*Chusquea* spp.) y arbustos. *Chusquea* spp. abunda en los bordes de bosque y en claros del dosel. Además, existen entre 35 y 40 especies de árboles, 700-100 tallos, 45-55 m² de área basal >10 cm dap por ha, y alturas de dosel entre 35 y 55 m (Pedroni y Stadtmüller 1990, Berner 1992, Kapelle 1996).

La precipitación medial anual (1947-1990) es de 2500 mm, 90% como lluvia de convección entre los meses de mayo y setiembre (Blaser y Camacho 1991). Las temperaturas fluctúan entre 0-20°C, con promedios diarios entre 8° y 16°C. Los suelos son de origen volcánico, clasificados como Placandeps y Dystrandeps.

Los miembros de la comunidad de Villa Mills, donde se desarrolló este estudio, se dedican a la producción de carbón vegetal, extracción de madera y cultivo de moras (*Rubus* spp.) en las zonas de claros del bosque (Sáenz 1996). Los residentes involucrados en la cosecha, procesamiento y mercadeo de PNMB se encuentran organizados en una asociación (ASOPROFOR-Asociación de Productores Forestales).

Especies estudiadas

Este trabajo, realizado entre 1996 y 1997, evalúa el efecto de la tala selectiva en un bosque montano tropical en Costa Rica, en ocho especies de epífitas no vasculares colgantes cosechadas comercialmente para uso en pesebres y como material de siembra en horticultura (Cuadro 1). Estos resultados se utilizan para establecer la compatibilidad del manejo del bosque para la extracción de madera y para estos PNMB importantes localmente.



Cuadro 1. Especies de epífitas no vasculares colgantes cosechadas en un bosque de roble en Talamanca, Costa Rica

	Especies de epífitas comerciales
Musgos	<i>Pilotrichella flexilis</i> * <i>Phyllogonium viscosum</i> * <i>Dendropogonella rufescens</i> *
Hepáticas	<i>Zelometeorium</i> sp., <i>Squamidium leucotrichum</i> ⊗ <i>Frullania convoluta</i> *
Líquenes	<i>Frullania</i> spp. <i>Usnea</i> spp.

*Especies usadas en el experimento sobre crecimiento.

⊗Especies no diferenciadas en el campo.

Con el fin de contribuir al conocimiento para el manejo de estos PNMB, se establecieron experimentalmente las tasas de crecimiento de cuatro de estas especies de epífitas no vasculares colgantes (3 musgos y 1 hepática) (Cuadro 2) bajo diferentes condiciones de dosel, manipuladas para el objetivo del experimento. Las características de las especies estudiadas se presentan a continuación:

Dendropogonella rufescens (Schimp.) Britt. (Cryphaeaceae). Crece en grupos colgantes de apariencia delicada; son de color verde amarilloso en las puntas y más rojizo en las partes viejas. Se encuentran a varias alturas y se desarrollan de manera exuberante en sitios más protegidos (valles) que en zonas expuestas.

Pilotrichella flexilis (Hedw.) Angstr. (Meteoriaceae). Crece en masas colgantes; son de color verde-amarillosas o rojizas y prosperan en sustratos variados a diversas alturas. Esta especie fue la más abundante en el área de estudio.

Phyllogonium viscosum (P.-Beauv.) Mitt. (Phyllogoniaceae). Crece en masas colgantes largas, de color verde y dorado. Se encuentran en muchas ocasiones en árboles grandes de la familia Podocarpaceae.

Frullania convoluta (Lindenb. & Hampe) (Frullaniaceae). Una hepática de color oscuro que se encuentra en sitios abiertos y cerrados del bosque, a varias alturas sobre el piso y sin una aparente preferencia de huésped; se la encuentra incluso sobre alambres de cercas y cables de transmisión.

Dado que estas especies son sensitivas a la desecación, se esperaban tasas de crecimiento más altas para las especies presentes en condiciones de dosel más cerrado. Para el sitio más expuesto, se esperaban tasas de crecimiento bajas, debido a la combi-



nación de efectos negativos (deseccación y fotoinhibición) a altas intensidades de luz. Considerando las diferentes características morfológicas de las especies, y por lo tanto, una supuesta habilidad diferencial para inteceptar, almacenar y perder agua, se esperaba que las tasas de crecimiento de las cuatro especies fuesen distintas bajo condiciones de dosel contrastantes. Algunas características morfológicas que presumiblemente afectan el balance de agua en las briófitas ectohídricas son: forma de las hojas, disposición en los tallos y presencia de pelos terminales (Cuadro 2).

Cuadro 2. Características morfológicas que pueden influir en el balance hídrico de cuatro especies de epífitas no vasculares colgantes de un bosque de montaña en Talamanca, Costa Rica

Especies	Forma de hoja	Posición en tallo	Punta de hoja
<i>Pilotrichella flexilis</i>	Cóncava	En espiral	Con apículo
<i>Phyllogonium viscosum</i>	Muy cóncava	Aglomeradas y superpuestas	Abruptamente recurvada con apículo
<i>Dendropogonella rufescens</i>	Lanceolada	Imbricadas	Puntiaguda
<i>Frullania convoluta</i>	Muy cóncava		Redondeada

Con base en la información generada en las etapas de investigación previas, se presentan las líneas generales de un plan de manejo adaptativo, tendiente a mantener una cosecha sostenible de dos especies de musgos, sobre las cuales se logró mayor consistencia en los resultados.

Tala experimental en el área de estudio

El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) aplicó dos tratamientos silviculturales en 1989, que incluyeron la remoción del 20 y 30% del área basal por medio de una operación comercial de tala selectiva estrictamente supervisada (aus der Beek y Sáenz 1997). La intensidad de cosecha se mantuvo baja inicialmente con el fin de minimizar impactos hidrológicos (erosión y escorrentía) en la cuenca, considerada de importancia nacional (Stadtmüller y aus der Beek 1992, Stadtmüller 1994). Los tratamientos de extracción fueron aplicados siguiendo un diseño de parcelas divididas ('split-plot') con cuatro pares de parcelas de 1 ha y una parcela de control. Los términos de referencia para la cosecha incluyeron la liberación de individuos con valor comercial potencial y la cosecha de individuos deformes pertenecientes a las especies comerciales (i.e., los dos robles) con el fin de mejorar silviculturalmente el rodal. Algunos árboles >10 cm dap fueron cosechados para favorecer pequeños parches de especies comerciales, y con el fin de mantener la composición general de especies. Las especies consideradas de importancia para la vida silvestre (p.ej., *Podocarpus*, *Prumnopytis* y *Ocotea*), así como troncos muertos y árboles caídos fueron dejados. Se



establecieron zonas de amortiguamiento de 20-30 m de ancho a lo largo de quebradas y de los bordes de las parcelas. Se emplearon técnicas de caída direccional por parte de técnicos capacitados. Igualmente, se realizó un diseño cuidadoso de pistas de arrastre y de facilidades para el drenaje. No se realizó tala en época lluviosa (aus der Beek y Sáenz 1997). El presente trabajo se realizó solamente en parcelas aprovechadas con una intensidad del 30%, y como control se establecieron parcelas adicionales aledañas a las taladas.

Los efectos de esta operación de extracción maderera fueron mínimos si se comparan con los resultados de otros aprovechamientos forestales en bosques tropicales (p.ej., Uhl *et al.* 1997). Debido al cuidado con el cual el aprovechamiento fue planificado y ejecutado, 73% del rodal remanente quedó intacto y sólo el 5% de los árboles residuales fueron dañados (Stadtmüller 1994). Otro estudio en el área menciona que el aprovechamiento no afectó el balance hidrológico del bosque (aus der Beek y Sáenz 1997). La precipitación que llegó al suelo, la escorrentía por tronco y las tasas de infiltración en el suelo no fueron aparentemente afectadas por el aprovechamiento. La estructura del bosque, evaluada como la abundancia de individuos por especie por hectárea, la distribución del área basal por clase diamétrica y la composición por especies fueron igualmente mantenidas (aus der Beek y Sáenz 1997).

Métodos empleados

Compatibilidad entre dos usos del bosque

La compatibilidad entre diversos usos del bosque fue establecida mediante comparaciones entre las parcelas aprovechadas en un 30% y las de control. Las características comparadas fueron: cobertura de dosel, biomasa total y por especie de epífitas no vasculares colgantes, longitud total de sustrato disponible en dos categorías de tamaño y tres de sustrato, y volumen de epífitas por unidad de longitud de sustrato total y por especie.

Para estimar la biomasa de las siete especies comerciales más importantes de epífitas no vasculares se utilizaron ocho subparcelas circulares (radio 1 m) ubicadas al azar en cada una de las cuatro parcelas de 1 ha taladas y en cuatro parcelas de control. Todas las epífitas de las especies estudiadas fueron colectadas de ramas entre 1-3 m sobre el piso, que es el rango de altura en el cual las plantas son cosechadas comercialmente. Las muestras fueron clasificadas utilizando la clave de Griffin y Morales (1983) y luego secadas a 80°C por 72 horas.

Con el fin de establecer la longitud de sustrato disponible, se establecieron dos clases de diámetros de ramas: <1 cm y 1-10 cm. El tipo de sustrato fue, a la vez, dividido en "pioneras" (*Rubus* y *Melastomataceae*), *Chusquea* spp. y especies tolerantes a la sombra, o "tolerantes". A esta última categoría pertenecen *Quercus* spp., *Lauraceae* y *Podocarpaceae*. El porcentaje de apertura del dosel fue estimado con un densiómetro



de dosel (Lemmon 1957) sostenido a 1 m sobre el piso en el centro de cada subparcela.

En la fase de análisis de datos, y con el fin de compensar el bajo número de réplicas, dadas las consecuencias ambientales de llegar a la falsa conclusión de que no hubo impacto de la extracción maderera, el valor de α (Error Tipo I) utilizado fue de 0,1. Se realizaron análisis de regresión para probar las relaciones entre apertura de dosel y biomasa de epífitas y entre apertura de dosel y longitud de sustrato.

Crecimiento de las epífitas no vasculares colgantes

Los experimentos de crecimiento se llevaron a cabo en un área de bosque secundario (10-12 m de altura), topográficamente protegido y dominado por rebrotes de los robles, con algún bambú en el sotobosque (*Chusquea talamancensis* y *C. tomentosa*). Las condiciones de apertura de dosel se caracterizaron inicialmente con un densiómetro de dosel (Lemmon 1957) a lo largo de tres transectos de 10 m. Posteriormente se crearon en forma manual tres niveles de apertura de dosel (se cortaron y acomodaron ramas) con el fin de reducir la variabilidad en cada transecto, de acuerdo con las siguientes condiciones: expuesto, parcialmente cubierto y cerrado.

A continuación, y con el fin de corroborar la homogeneidad de los tratamientos, se midió con un septómetro (Decagon Services Inc) la radiación fotosintéticamente activa (PAR, en $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) desde el amanecer hasta el atardecer de un día típico de la estación seca, a intervalos de 30 min a lo largo de cada transecto (Cuadro 3).

Cuadro 3. Radiación fotosintéticamente activa total y relativa (% PAR de un sitio abierto)* durante un día típico de la estación seca (4 enero 1997) bajo tres tratamientos de apertura de dosel en un bosque secundario de roble y bambú en Talamanca, Costa Rica

	Cerrado		Medio		Expuesto	
	PAR	%	PAR	%	PAR	%
	4,90	0,7	50,10	7,1	300,30	42,5
	3,00	0,4	50,10	7,1	303,20	43,2
	6,48	0,9	30,90	4,4	298,70	42,6
	5,32	0,8	13,45	1,8	289,40	41,7
	6,87	1,2	21,71	2,5	260,50	37,1
Promedio	5,31	0,8	33,25	4,6	290,40	40,4
E.S.	0,68	0,12	7,4	1,1	7,8	1,1

*Las mediciones (N = 5 por tratamiento) se realizaron sobre los alambres de los cuales se suspendieron las muestras de briófitas epífitas.



Mediciones simultáneas de PAR se tomaron en un campo abierto aledaño a la zona del experimento, con un sensor LI-189 (LICOR). La cantidad de PAR diaria total difirió significativamente entre los tratamientos: promedio \pm 1 s.e; cerrado: $x = 0,28 \text{ mol/m}^2/\text{d} \pm 0,09$; medio: $x = 1,75 \text{ mol/m}^2/\text{d} \pm 0,95$; expuesto: $x = 15,86 \text{ mol/m}^2/\text{s} \pm 0,94$ (Fig.1).

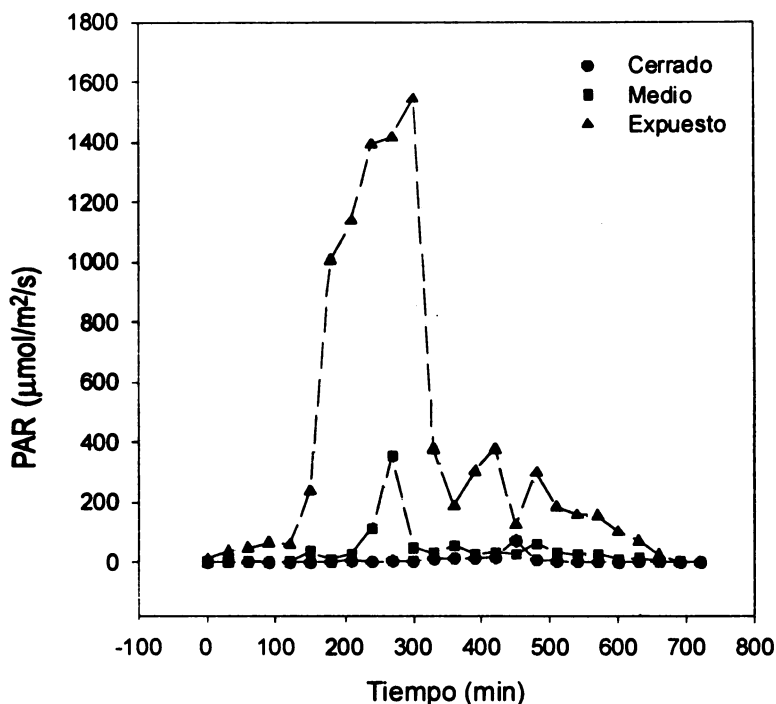


Fig. 1. Curvas de radiación fotosintéticamente activa (PAR) en un día típico de la estación seca (enero 4, 1997) para tres tratamientos de apertura de dosel en un bosque de robles de montaña en Talamanca, Costa Rica. Las mediciones se tomaron a intervalos de 30 min, desde las 05:45 h hasta las 18:00 h.

El material de las cuatro especies fue colectado en la zona de bosque no intervenido y separado en pares de peso fresco idéntico (3-6 g dependiendo de la especie); uno de los miembros del par seleccionado al azar se secó y pesó para obtener el peso seco (80°C por 72 h); el segundo par fue colocado dentro de un cilindro de malla sin tapa (radio 12 cm; altura 25 cm; ojo de malla de plástico delgado 0,2 cm en la base y 1 cm en los lados). Cinco réplicas de cada especie fueron suspendidas en cada tratamiento a lo largo de un alambre horizontal; a los cinco meses se descolgaron, pesaron y secaron luego de retirar el material extraño.

Las tasas de crecimiento relativas (TCR) fueron calculadas de acuerdo con la siguiente fórmula: $TCR = (\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1)$, donde W_2 y W_1 son pesos final e inicial, y t_2 y t_1 los tiempos final e inicial, respectivamente (Chiariello *et al.* 1991).



Resultados y discusión

Compatibilidad entre dos usos del bosque

El aprovechamiento maderero redujo significativamente la cobertura del dosel (aprovechado: $89,6 \pm 0,0035\%$; control: $95,5 \pm 0,0045\%$; $n = 4$; $t = 5,57$; $p < 0,001$), pero la diferencia nueve años después de aplicado el tratamiento no fue sustancial. Las regresiones entre cobertura del dosel y longitud del sustrato disponible para cada tratamiento no fueron significativas (longitud de sustrato control = $0,91 + 0,002\%$ cobertura de dosel, $R^2 = 0,24$; longitud de sustrato talado = $28,1 - 1,57\%$ cobertura de dosel, $R^2 = 0,002$).

La longitud total del sustrato no difirió entre parcelas taladas y de control (Cuadro 4). La longitud de sustrato tanto por clase diamétrica como por tipo no varió entre los tratamientos. Más del 71% del total del sustrato disponible se encontró en ramas $< 1\text{cm}$ de diámetro para los dos tipos de parcelas (talado = $72,5\%$; control = $71,5\%$).

El tipo de sustrato más abundante en las parcelas taladas y en las de control fue "sotobosque $< 1\text{ cm}$ ", y el menos abundante, bambú. La longitud de sustrato por tipo siguió un patrón similar en las parcelas de los dos tratamientos (en orden decreciente): sotobosque $< 1\text{ cm}$, pioneras $< 1\text{ cm}$, *Chusquea* spp.

Cuadro 4. Longitudes promedio de los tipos de sustrato en parcelas circulares* en un bosque de roble en Talamanca, Costa Rica

Variable	Talado (m/m ²)**	Control (m/m ²)**
Tolerantes $< 1\text{ cm}$ diámetro	1,818 (0,42)	1,348 (0,12)
Tolerantes 1-10 cm diámetro	0,595 (0,12)	0,658 (0,09)
Pioneras $< 1\text{ cm}$ diámetro	1,228 (0,20)	1,187 (0,28)
Pioneras 1-10 cm diámetro	0,148 (0,03)	0,160 (0,07)
<i>Chusquea</i> spp.	0,598 (0,53)	0,038 (0,01)
Total	4,387	3,391

*Radio = 1 m; 1-3 m altura

**Cada promedio fue calculado utilizando el promedio de las ocho subparcelas en cada réplica; $N = 4$; entre paréntesis se presentan los errores estándar ($p > 0,01$).

Nueve años después de la tala selectiva no se detectaron impactos en el conjunto de especies de epífitas no vasculares colgantes con valor comercial. No se observaron cambios en la biomasa total de los musgos, hepáticas y líquenes epífitos. Asimismo, no se detectaron diferencias ni en el tipo ni en la longitud de sustrato disponible, ni en el volumen de biomasa de epífitas por especie para cada tipo de sustrato. Una explica-



ción obvia de estos resultados es que el estudio se llevó a cabo en un área que fue sometida a una operación de aprovechamiento maderero de baja intensidad (30%), realizado por técnicos capacitados. Considerando que este tipo de operaciones representan una excepción en los trópicos (Pinard y Putz 1996, Uhl *et al.* 1997), los resultados de este estudio se deben interpretar con suma cautela; su generalización a otros tipos de bosques montanos o a otras operaciones silviculturales debe hacerse con cuidado.

Las regresiones entre cobertura del dosel y biomasa de epífitas no vasculares colgantes (1-3 m) no fueron significativas (biomasa control = 10,8 +12,3% cobertura de dosel; $R^2 = 0,43$; biomasa talada = 7,23 - 6,9% cobertura de dosel; $R^2 = 0,47$).

A nivel de especies, la biomasa de epífitas no vasculares colgantes no difirió entre los dos tratamientos (Cuadro 5). Los valores de biomasa por especie fueron generalmente similares entre los tratamientos, con la excepción de una especie de musgo (*Phyllogonium viscosum*) y los líquenes (*Usnea* spp.) los cuales fueron más abundantes en las parcelas de control y taladas, respectivamente. La especie más abundante en ambos tratamientos fue el musgo *Pilotrichella flexilis*, seguida de las hepáticas (*Frullania* spp., excluyendo *F. convoluta*). Las especies menos abundantes fueron los líquenes (*Usnea* spp.). Los valores de biomasa difirieron por especie para los dos tratamientos ($p < 0,001$), siguiendo el siguiente patrón: *P. flexilis* > *Frullania* spp. (excluida *F. convoluta*) > *Dendropogonella rufescens* > *F. convoluta*. La regresión del porcentaje de cobertura de dosel en la biomasa de las dos especies que mostraron efectos del tratamiento de la tala (*P. viscosum* y *Usnea* spp.) no fueron significativas.

Cuadro 5. Biomasa promedio (en g/m²) de epífitas no vasculares colgantes en parcelas* establecidas en un bosque de roble en Talamanca, Costa Rica

Especie	Talado (SE)	Control (SE)	P
<i>Pilotrichella flexilis</i>	0,717 (0,13)	0,65 (0,08)	N.S.
<i>Phyllogonium viscosum</i>	0,037 (0,02)	0,109 (0,10)	0,03
<i>Dendropogonella rufescens</i>	0,363 (0,12)	0,183 (0,06)	N.S.
<i>Zelometeorium</i> sp.			
<i>Squamidium leucodrilum</i>	0,129 (0,03)	0,104 (0,03)	N.S.
<i>Frullania convoluta</i>	0,02 (0,01)	0,07 (0,02)	N.S.
<i>Frullania</i> spp.	0,374 (0,08)	0,324 (0,06)	N.S.
<i>Usnea</i> spp.	0,012 (0,007)	0,004 (0,001)	0,001
Total	1,652	1,444	

*Radio = 1 m; 1-3 m altura

**Entre paréntesis se presentan los errores estándar.



La biomasa de epífitas no vasculares colgantes no varió significativamente entre los tratamientos para los sustratos de diferente tipo (Cuadro 6). La única excepción la constituye la categoría "sotobosque 1-10 cm" ($t = 2,38$; $p < 0,001$), que presentó más biomasa por unidad de longitud en las parcelas de control que en las parcelas taladas. Dado que este fue el único resultado significativo que se obtuvo luego de realizar 107 comparaciones, su significancia es menor, lo que aumenta las probabilidades de un Error Tipo II (β).

El sustrato que tuvo más biomasa por unidad de longitud fue "sotobosque < 1 cm", para los dos tratamientos. Los sustratos de diámetros pequeños (< 1 cm) presentaron más de la mitad de la biomasa de epífitas en los dos tratamientos (talado: 72%; control: 67,5%). Sólo *P. flexilis* mostró un efecto de la tala al evaluar la biomasa por unidad de sustrato disponible, siendo 39% más grande en la categoría "sotobosque 1-10 cm" ($t = 2,42$; $p < 0,05$).

Cuadro 6. Promedio de la relación biomasa/tipo de sustrato ($g/m/m^2$) de epífitas no vasculares colgantes en 4 parcelas taladas y 4 parcelas control en un bosque de roble en Talamanca, Costa Rica.

Variable	Talado (SE)	Control (SE)	P
Ramas de sotobosque < 1 cm diámetro	0,643 (0,26)	0,775 (0,34)	N.S.
Ramas de sotobosque 1-10 cm diámetro	0,23 (0,06)	0,410 (0,04)	0,001
Ramas de pioneras < 1 cm diámetro	0,427 (0,09)	0,412 (0,07)	N.S.
Ramas de pioneras 1-10 cm diámetro	0,163 (0,12)	0,16 (0,01)	N.S.
<i>Chusquea</i> spp.	0,015 (0,01)	0,001 (0,001)	N.S.

**Entre paréntesis se presentan los errores estándar.

La biomasa de epífitas no vasculares colgantes con valor comercial estimada en este estudio es de 16,5 kg/ha. Esta biomasa representa $< 1\%$ del total de la biomasa total de epífitas vasculares y no vasculares señalada en la literatura por otros investigadores en las altas montañas de Jamaica (2800 kg/ha; Tanner 1980); Costa Rica (4600 kg/ha; Nadkarni 1984) y Colombia (44 000 kg/ha; Hofstede y Wolff 1993). Aunque el valor encontrado es bajo, sólo representa el material de epífitas no vasculares colgantes disponibles para la cosecha (1-3 m), en un bosque donde la altura media del dosel es de 40 m, y en el cual las epífitas son marcadamente abundantes.

La información generada con este estudio sustenta la idea de que las epífitas colgantes prefieren sustratos de diámetros bajos (ramas < 1 cm diámetro), y que las especies de árboles tolerantes a la sombra son mejores huéspedes que las especies de pio-



neras. *Chusquea* spp. no parece ser un sustrato adecuado para las epífitas no vasculares colgantes. Esta situación puede deberse a una mayor permanencia de las ramas horizontales de las especies de árboles y arbustos tolerantes a la sombra.

En el estudio sobre crecimiento se encontró que estas mismas especies presentaron tasas relativas de crecimiento positivas en sitios con aperturas de dosel 40-93%, pero no crecieron ni perdieron masa luego de un período de cinco meses en sitios con coberturas de dosel de 94-100%. El hecho de que 37 de las 64 parcelas muestreadas tuviesen coberturas de dosel en este último rango, sugiere que algunas de las epífitas en el rango de altura de explotación comercial crecieron a una altura mayor, donde hay mayor disponibilidad de luz, y cayeron a ramas bajas en el bosque. La abundancia de epífitas no vasculares en el suelo del bosque sugiere que esta pueda ser una explicación plausible, pero dado que no se conocen detalles sobre la ecofisiología de las especies, otras posibilidades no pueden ser descartadas.

El hecho de que la biomasa total de especies de epífitas no vasculares colgantes no se viese afectada por la tala, corrobora el no haber detectado diferencias en aspectos hidrológicos entre parcelas de los dos tratamientos (aus der Beek y Sáenz 1997). Otros investigadores han señalado que sólo intervenciones silviculturales severas tienen influencias pronunciadas y persistentes en aspectos hidrológicos, y que luego de tratamientos más moderados, estos efectos, si se detectan, son evidentes solamente durante el primer año después del aprovechamiento (Hamilton y King 1983, citado en Stadtmüller 1994).

Sólo *P. viscosum* sufrió aparentes impactos negativos de la tala. Esta especie es muy valorada por los cosechadores de epífitas, y aunque su escasez se puede deber al efecto de cosechas previas, esto es poco probable dada la prohibición, por parte del CATIE, de cosechar productos del bosque en el área¹.

La tala selectiva, por lo menos cuando es acompañada de prácticas de impacto reducido como las utilizadas por el CATIE en la zona de los bosques de roble en Cerro de la Muerte, no afecta aparentemente la abundancia de especies de epífitas no vasculares colgantes con valor comercial. Se concluye que las operaciones de aprovechamiento maderero debidamente planeadas y cuidadosamente ejecutadas son compatibles con el objetivo de mantener la productividad de estos importantes PNMB.

Crecimiento de las epífitas no vasculares colgantes

Las tasas promedio de crecimiento variaron entre 0,099 g/g/mes a 0,047 g/g/mes. A los cinco meses, *Pilotrichella flexilis* proyecta la tasa de crecimiento más alta (0,56 g/g/año), seguida por *Phyllogonium viscosum* (0,44 g/g/año) bajo las condiciones de dosel más abierto (Cuadro 7).

¹Carlos Solano, vecino albergue Cuericí. Com. pers.



Cuadro 7. Análisis de varianza de dos vías de los promedios de las tasas de crecimiento relativas (TCR; g/g/mes) de cuatro especies de epífitas no vasculares colgantes bajo tres tratamientos diferentes de apertura de dosel en un bosque montano de roble en Talamanca, Costa Rica

Fuente	g.l.	Mínimos cuadrados	F	P
Apertura de dosel	2	0,026	2,40	0,101
Especies	3	0,008	0,09	0,556
Interacción	6	0,020	1,88	0,104
Error	48	0,011		

Modelo: TCR= (Especies) + (Apertura de dosel) + (Especies x Apertura de dosel)

N = 5 réplicas por especies por tratamiento

Se exploraron las tasas de crecimiento de cada especie separadamente para los efectos del tratamiento de apertura de dosel y de la interacción entre apertura de dosel y especies. *P. viscosum* presentó un efecto significativo de apertura de dosel ($p = 0,03$; $F = 4,36$); la prueba de Tukey demostró una tasa relativa de crecimiento más alta bajo las condiciones de dosel más abiertas ($p = 0,03$).

La mayoría de las especies presentaron tasas de crecimiento relativas negativas al final del período experimental (Fig. 2). En contraste, la hepática *F. convoluta* creció relativamente rápido, tanto en las condiciones de dosel más cerrado como más abierto.

Las tasas de crecimiento más altas se encontraron bajo el dosel más abierto para todas las especies, excepto *D. rufescens* que no presentó crecimiento bajo ningún tratamiento. El crecimiento rápido de *F. convoluta* en el tratamiento de dosel más cerrado es difícil de explicar puesto que esta especie crece frecuentemente en sitios extremadamente expuestos. Las tasas de crecimiento obtenidas en este experimento son similares a las obtenidas por Clark *et al.* (1998) para una mezcla de briófitas en las montañas de Costa Rica (30-50% / año). En contraste, los musgos epífitos de un bosque de niebla en Suráfrica crecieron mucho más lentamente (0,08 g/g/año; Jacobsen 1978).

El crecimiento de las plantas es determinado por la interacción entre la distribución de biomasa (relación entre material fotosintetizante y respirante, o relación de área de la hoja: LAR) y la tasa fotosintética (tasa de asimilación neta: NAR; Hunt 1978). El crecimiento es, por lo tanto, el balance entre la ganancia y la pérdida de carbono; la primera debida a la fotosíntesis y la segunda debida a la respiración, herbivoría, senescencia y daño mecánico. Las tasas de crecimiento negativas observadas en este estudio pueden deberse a grandes pérdidas de tejido por la herbivoría.

Las bolsas de malla en las cuales las plantas fueron suspendidas pudieron actuar, de manera inesperada, como barreras contra las aves que se alimentan de pequeños invertebrados (Holmes *et al.* 1979), algunos de las cuales son sin duda herbívoros. Una de las especies de aves asociadas con las epífitas colgantes en los bosques del Cerro de la Muerte es *Margarornis rubiginosus* (Furnariidae). El nombre común de esta especie es "chupalana" y se alimenta de pequeños insectos y arañas entre las masas de epífitas colgantes (Styles y Skutch 1989, Sillett 1994). Se ha demostrado que el tamaño mínimo

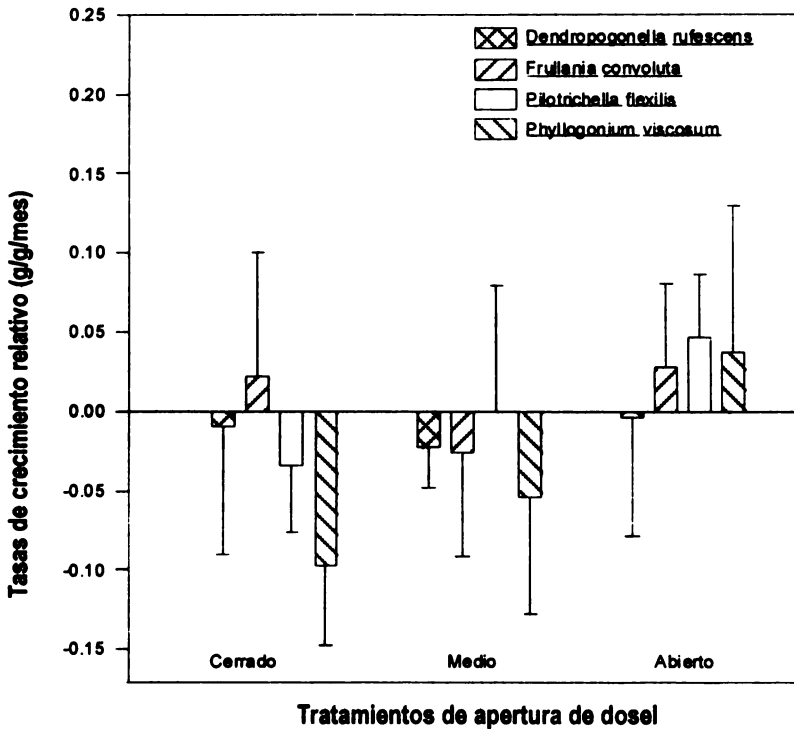


Fig. 2. Tasas de crecimiento relativas (g/g/mes) para cuatro especies de epífitas no vasculares colgantes bajo tres tratamientos de apertura de dosel (N = 5) en un bosque de robles en Talamanca, Costa Rica

de presa para algunas de las aves paseriformes es $>2,5$ mm (Jansson y von Bromssen, citado en Pettersson *et al.* 1995). La protección que ejerció la malla contra las aves insectívoras puede explicar el alto número de invertebrados encontrado, y sugiere que la herbivoría fue responsable por las tasas de crecimiento bajas y negativas. Este efecto fue especialmente acentuado en las bolsas de briófitas suspendidas en los tratamientos de dosel, a las cuales los invertebrados llegaron adheridos al material vegetal que caía, o simplemente cayendo solos.

La literatura que menciona las relaciones entre los invertebrados y las briófitas se refiere principalmente al papel que las plantas juegan como hábitat (protección y sitios de oviposición y pupación), y a los beneficios que las plantas derivan de las interacciones con los animales (dispersión de esporas; Gerson 1982). Un indicador de la existencia de herbivoría en las briófitas es la presencia de compuestos secundarios, que tienen función conocida en la protección contra herbívoros (Gerson 1982, Longton 1982).



Durante la colección y preparación de las muestras al final del experimento se encontraron gran cantidad de hojas caídas y ramas en las bolsas correspondientes a los tratamientos de aperturas de dosel medio y cerrado. Esa hojarasca pudo haber afectado las tasas de crecimiento. Este material pudo aumentar la sombra localmente, y por lo tanto haber reducido la fotosíntesis; o bien, pudo también dañar físicamente las muestras. En las plantas que cuelgan libremente, la mayor parte de la hojarasca cae sin obstáculos, por lo que no afecta el crecimiento.

También se hallaron numerosos invertebrados en las bolsas, incluyendo hemípteros, cucarrones y arañas. En la única bolsa en que se cuantificaron (*P. flexilis*, 6g peso fresco) se encontraron 88 invertebrados >3 mm de largo. Estos organismos no fueron detectados durante la preparación de las muestras dejadas en el bosque al inicio del experimento.

Las mayores tasas relativas de crecimiento se presentaron en el tratamiento con limitación de agua (dosel expuesto), y fueron para especies con morfologías similares (*P. viscosum* y *P. flexilis*). Aparentemente, las plantas con hojas cóncavas que se superponen una sobre otra tienen una mayor capacidad de almacenar y transportar agua. Igualmente, estas especies tienen puntas en forma de pelos que pueden contribuir a su capacidad de interceptar agua de la niebla. En síntesis, se presume que estas características pueden ayudar a prolongar los períodos durante los cuales la fotosíntesis es posible.

En conclusión, las tasas relativas de crecimiento de las briófitas investigadas fueron generalmente mayores en condiciones de claro en el dosel, donde las condiciones de luz fueron suficientes y la humedad no fue limitada como para inhibir el crecimiento. Aún bajo las condiciones de los bosques de alta montaña, para investigaciones futuras se debe considerar la posibilidad de variaciones estacionales en las tasas relativas de crecimiento (Kershaw y Webber 1986, Rincón y Grime 1989). Durante la estación lluviosa (junio) se observó que las plantas tenían puntas verdes, presumiblemente porciones en crecimiento activo. Por lo tanto, el crecimiento oportunista y la estacionalidad en los balances positivos de carbono pueden ser las características de estas especies. Aún ante estas limitaciones, las tasas relativas de crecimiento obtenidas pueden ser utilizadas, de manera preliminar y cautelosa, en la estimación de volúmenes de cosecha en los planes de manejo, por lo menos hasta que se generen datos a largo plazo.



Plan de manejo para dos epífitas no vasculares colgantes de valor comercial

Antecedentes

Numerosos productos tropicales que venían siendo tradicionalmente usados por comunidades locales han realizado la transición a los mercados regionales, nacionales e internacionales (Homma 1996). La presión de los mercados ha inducido, en algunos casos, ciclos económicos de bonanza y escasez para numerosos PNMB (Coomes 1995), los cuales han sido especialmente deletéreos para la comunidad rural de escasos recursos (Dove 1993). La formulación de estrategias de manejo para los PNMB puede contribuir a mejorar las condiciones de sobreexplotación y subvaloración en que se encuentran (Panayotou y Ashton 1992).

Dada la diversidad de características de los factores biológicos y socioeconómicos por considerar en la definición de los planes de manejo de PNMB, las estrategias se deben desarrollar caso por caso, y ajustar en la medida en que aparezcan datos que así lo sugieran (Pinedo Vásquez *et al.* 1993, Peters 1996a).

El protocolo de manejo debe considerar, siguiendo el esquema propuesto por Peters (1996b), una selección inicial cuidadosa de las especies objeto de manejo, seguida de inventarios actualizados, estudios sobre cosechas y regeneración y ajustes seriados de las cosechas en la medida en que la información se genera. Esta aproximación de manejo adaptativa ha demostrado ser una herramienta fundamental en el proceso hacia el uso sostenible de otros recursos naturales (p.ej., Walters y Holling 1990).

Aún en la presencia de una base de información biofísica abundante de un PNMB, es poco probable que el esfuerzo de manejo sea exitoso si no involucra el grupo más implicado en la cosecha del producto, que generalmente es, en el caso de los trópicos, las comunidades rurales que viven en los alrededores.

La falta de manejo conlleva generalmente a un empobrecimiento biológico y por lo tanto económico (Nepstad *et al.* 1992, Plotkin y Famolare 1992), aunque pocos estudios han establecido las consecuencias del mal manejo de un PNMB. Los impactos del uso inadecuado son particularmente severos cuando el PNMB se encuentra asociado con procesos ecológicos críticos (regulación del almacenamiento y flujo de agua, energía, carbono y nutrientes minerales), según Nepstad *et al.* (1992). Por lo tanto, es imperativo promover un manejo activo y responsable.

Los estudios ecológicos que evalúan la productividad, abundancia y crecimiento de las briófitas y líquenes del trópico son escasos. Jacobsen (1978) estableció volúmenes de musgos cinco años después de la cosecha; al año, la producción fue considerablemente más baja que antes de la cosecha (5%), y tres años después apenas llegaba al



75%. Dadas las tasas de crecimiento de estos musgos, Jacobsen estableció que la biomasa equivalente a la condición previa a la cosecha no se lograría sino entre 7 y 10 años.

En el área del presente trabajo, un estudio preliminar estableció la existencia de un conjunto de 60 PNMB cosechados por la comunidad local con diversos usos, tales como medicinas y materia prima para artesanías y construcción (Lafranchi 1996). Entre ellos, las epífitas no vasculares colgantes representaron un producto sobre el cual la comunidad de Villa Mills manifestó expresos deseos de avanzar hacia un manejo sostenible.

Usos de las epífitas no vasculares colgantes

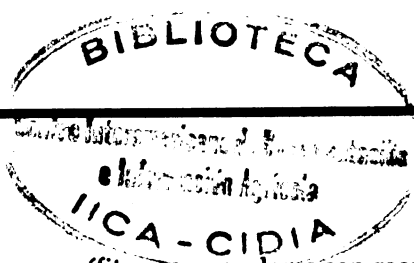
Pesebres

La elaboración de pesebres es una actividad navideña importante en los países latinoamericanos. Los pesebres se construyen normalmente en las salas de las casas, sobre cajas de cartón cubiertas con musgos, hepáticas y líquenes. Las escenas representan pequeñas montañas y valles, con lagos y riachuelos elaborados con espejos y cintas de papel de colores. Se colocan pequeños modelos de casas, figuritas de personas y animales; el centro de atención es el lugar donde se encuentran la Virgen María, San José, Jesús y los Reyes Magos. Este sitio es resaltado con una estrella brillante, luces o velitas y con una de las especies de briófitas más vistosas.

Los residentes de las altas montañas, y en general la gente de fuera de la zona, parecen preferir las formas de briófitas colgantes para hacer el pesebre. Una de las especies favoritas es *Phyllogonium viscosum* (oropel), la cual no es abundante en el bosque, seguida de *Pilotrichella flexilis* (lluvia de oro) y *Frullania convoluta* (barba de viejo).

Las briófitas que se comercializan para la elaboración de pesebres son vendidas en bolsas plásticas (92 -102 g peso seco al aire libre) por un valor de 150 colones (diciembre 1996 - junio 1997: 1 US\$ = 216 colones). La cosecha de epífitas para pesebres se inicia en el mes de octubre; las plantas se dejan secar al aire libre y se empacan en sacos (0,5 m³) que se venden a los propietarios de tiendas a lo largo de la carretera por 1000 o 1200 colones; ocasionalmente los cosechadores organizan el transporte de las bolsas a San José, donde son vendidas directamente en el Mercado Central.

Luego de identificar y clasificar el contenido de dos bolsas compradas en el Mercado Central, San José, se encontró que había 12 géneros: las especies de plantas colgantes representaron entre 48-77% del volumen total de las dos bolsas (Anexo 1).



Canastas hortícolas

Las canastas colgantes elaboradas con epífitas no vasculares son reconocidas como un medio adecuado para sembrar plantas decorativas. La mezcla de briófitas y líquenes mantiene la humedad y se consideran bellas por el mosaico de texturas y colores que tienen. Las canastas se fabrican en dos tamaños: grandes y pequeñas (795 g peso seco al ambiente, 31 cm diámetro; 420 g peso seco al ambiente, 12 cm diámetro, respectivamente). Un componente estructural de las canastas es el marco metálico (pequeño: 40 colones; grande: 96 colones), que representa cerca del 25% del peso total de la canasta. Estos marcos se compran en San José, donde son ensamblados en un proceso que requiere habilidad y experiencia². El marco se rellena con la mezcla de briófitas y líquenes compactados.

Pilotrichella flexilis es la especie preferida para usar en las canastas colgantes, junto con otra especie de musgo denominada 'mecha' (*Prionodon densus*). La gente evita utilizar oropel (*Phyllogonium viscosum*) pues la especie seca muy rápido³.

Los precios de las canastas varían de acuerdo con la estación (baja en junio-julio; alta en diciembre-enero). Durante 1997, los precios fluctuaron entre 200 y 350 colones para las canastas grandes, y entre 100 y 200 colones para las pequeñas. La gente local manifiesta que la opción de vender las canastas directamente en San José no es viable por los altos costos del transporte. Por lo anterior, las canastas son vendidas mayormente a lo largo de la carretera. En el área localizada a lo largo de 10 km de Villa Mills se encuentran tres de estas tiendas. De acuerdo con la información suministrada por el propietario de una de ellas, el número de canastas vendidas varía de 40/mes (junio-julio) hasta 100/mes (diciembre), con un pequeño pico en agosto durante las festividades del Día de la Madre.

El Gobierno expide un permiso de explotación de la 'lana', como se denomina a las briófitas y líquenes, válido por seis meses y con un costo de 13000 colones en 1997. Cada permiso autoriza a extraer 50 sacos de briófitas. Los propietarios de las tiendas a lo largo de la carretera compran muchos de estos sacos a los cosechadores, y aparentemente no diferencian entre cosechadores con y sin permiso; en cualquier caso, pagan 1200 colones por saco, el cual rinde cuatro canastas grandes y 6-8 pequeñas.

Se encontraron 18 géneros de briófitas en una canasta grande. De este material, 61% correspondió a formas de vida colgantes (Anexo 2).

Cosecha de epífitas

La mayoría de cosechadores son mujeres acompañadas frecuentemente por niños; la cosecha de epífitas es considerada como una diversión que da un beneficio, y es una

² A. Rojas, vecino de Villa Mills. Com. pers.

³ Idem



actividad social. Generalmente trabajan de 07:00 a 14:00, y en un 'buen día' una persona puede cosechar 2-3 sacos⁴. Algunas veces, sin embargo, la cosecha se hace sólo por un par de horas, cuando se tiene el tiempo.

Las prácticas locales de cosecha varían de acuerdo con el objetivo, puesto que distintas especies son preferidas para los diferentes usos. La cosecha no se realiza normalmente más arriba de 3 m y sólo se aprovechan plantas que han caído al suelo cuando tienen buen aspecto. En el caso de encontrar grupos especialmente atractivos en una rama por encima de los 3 m, los cosechadores usan palos para bajarlos.

Una porción de cada planta se deja en las ramas con la idea de que crezca de nuevo. "Si no dejamos nada, nada va a crecer"⁵. Generalmente no se cosecha en los mismo lugares cada año, y los cosechadores tratan de dejar los sitios "en recuperación por un par de años"⁶. El producto cosechado se estima en un 10% del total.

Consideraciones para un plan de manejo

Las aproximaciones para el manejo de las epífitas no vasculares colgantes que se presentan a continuación están exclusivamente basadas en consideraciones de tipo ecológico, lo que limita el alcance del plan de manejo (PM). Se requiere de información socioeconómica que enriquezca y amplíe el ámbito de aplicación de este PM.

La información generada mediante la investigación corresponde con lo que se considera información de base para el desarrollo del plan de manejo (Peters 1996b). La información necesaria incluye selección de las especies, inventario forestal y estudios de cosecha. Dadas las limitaciones de los resultados obtenidos en el experimento de crecimiento, se utilizarán los valores positivos más bajos obtenidos de tasas relativas de crecimiento con el fin de estimar los volúmenes sostenibles de cosecha. Los volúmenes iniciales utilizados fueron los más bajos estimados, con el fin de mantener una visión conservadora dentro del espíritu adaptativo de este plan (Walters y Holling 1990). El PM incluye las dos especies de mayor importancia comercial y sobre las cuales se tiene información más completa (*Pilotrichella flexilis* y *Phyllogonium viscosum*); nuevas especies podrán ser incluidas en la medida en que se genere más información.

Existen por lo menos tres maneras de aproximarse al uso sostenible de epífitas no vasculares. Primero, el manejo podría basarse en que los cosechadores dejaran una porción suficiente de cada manojito colectado, de tal forma que se permitiese la recuperación de la biomasa inicial luego de un año. Una segunda aproximación sería subdividir el área a ser manejada en un número de áreas de cosecha anual de acuerdo con el tiempo que tomen las especies para recuperar la biomasa previa a la cosecha, si-

⁴ G. Mena, vecina de Villa Mills. Com. pers.

⁶ N. Mena, vecino de Villa Mills. Com. pers.

⁵ N. Mena y G. Mena Com. pers.



guiendo las prácticas tradicionales de cosecha (en este caso, dejando 10%). Finalmente, se puede hacer una combinación de estas dos ideas, que incluya tanto el ajuste del nivel de cosecha como la adopción de un sistema de ciclos de cosecha a lo largo del tiempo.

Si se siguiese el actual sistema de explotación, dejando cerca de un 10% de la planta en las ramas, después de tres años para el caso de *P. flexilis* y dos para *P. viscosum* no habrá prácticamente material cosechable (Cuadro 8).

Cuadro 8. Proyección del material de epfitas colgantes disponible luego de cosechas anuales sucesivas* en Talamanca, Costa Rica

Especie	Inicial (kg/ha)	Resto (kg/ha)	Año 1 (kg/ha)	Resto (kg/ha)	Año 2 (kg/ha)	Resto (kg/ha)	Año 3 (kg/ha)
<i>P. flexilis</i>	6,5	0,6	0,93	0,09	0,14	0,01	0,015
<i>P. viscosum</i>	0,4	0,04	0,06	0,006			

*Tasas de crecimiento: *P. flexilis* 0,56 g/g/año, *P. viscosum* 0,44 g/g/año.

Si se quisiera hacer una cosecha anual sostenible, los volúmenes de colección deberían ajustarse a 36% y 32% de la biomasa existente para *P. flexilis* y *P. viscosum*, respectivamente con el fin de garantizar la renovación anual del recurso de acuerdo con las tasas de crecimiento obtenidas de manera experimental.

Considerando que los cosechadores actualmente dejan un estimado de 10%, la sugerencia de modificar esta práctica y dejar un 70% parece muy poco factible de ser adoptada. Una de las razones que explica la baja factibilidad de esta propuesta es que aumentaría el área en la cual los cosechadores necesitarían colectar con el fin de mantener la cantidad cosechada; por otro lado un área mayor requerirá de más tiempo invertido en la actividad, lo que puede reducir lo atractivo de esta opción.

La situación anterior sugiere que se deba plantear un sistema de ciclos de cosecha a lo largo del tiempo, manteniendo el mismo nivel de cosecha. Bajo esta perspectiva, luego de seis años para *P. flexilis* y siete para *P. viscosum* se lograrán los volúmenes iniciales de cosecha. Como se ve, la longitud de los ciclos sería excesivamente larga. Los planes de manejo de un recurso deben idealmente diseñarse con el propósito de lograr los objetivos de manejo del grupo de usuarios. Dadas las características socioeconómicas de los habitantes del área (campesinos y peones agrícolas que obtienen el salario mínimo), el plan de manejo es más susceptible de ser exitoso si se enmarca dentro de un horizonte de corto plazo, con el fin de obtener altas tasas personales de descuento para los cosechadores. Un incentivo que se puede utilizar en el caso concreto de las briófitas es que los beneficios potenciales del manejo se reviertan directamente en quienes implementan el plan. Considerando, además, que la duración de los ciclos de cosecha varían según la especie, basar el plan de manejo en estos valores parece poco práctico en términos de verificación del cumplimiento y puede, por el contrario, promover la cosecha ilegal de las especies que requieren de mayores tiempos de recuperación.



Una variación que podría contrarrestar el efecto de reducción en la proporción de material dejado en las ramas sería modificar la altura a la cual se lleva a cabo actualmente la cosecha. Dado que no se cuenta con información cuantitativa sobre la disponibilidad de epífitas no vasculares a otras alturas del dosel, se descarta esta opción.

El plan adaptativo actualmente en aplicación se basa en el balance entre el ajuste de la intensidad de la cosecha y un esquema de ciclos de cosecha que permita extracciones anuales. Este se presenta para la discusión por los interesados (usuarios y entidad de gobierno responsable del manejo de recursos naturales) con dos combinaciones posibles. La primera opción deja ver que si se reduce la cosecha de un 90%, que es lo que se practica actualmente, a un 80% –lo que no representa una diferencia sustantiva desde la perspectiva del cosechador– y se adopta un sistema de ciclo de cosecha de cuatro y cinco años para *P. flexilis* y *P. viscosum* respectivamente, se podría lograr un manejo sostenible del recurso (Cuadro 9).

Lo anterior implica que el área deba ser dividida en seis zonas que serían rotadas anualmente, de las cuales una de ellas no sería intervenida en absoluto y sería dejada exclusivamente para objetivos de monitoreo e investigación ecológica.

Cuadro 9. Panorama de recuperación de las epífitas colgantes luego de una cosecha de 80%.

Especie	Inicial (kg/ha)	Resto (kg/ha)	Año 1 (kg/ha)	Año 2 (kg/ha)	Año 3 (kg/ha)	Año 4 (kg/ha)	Año 5 (kg/ha)
<i>P. flexilis</i>	6,5	1,3	2,03	3,17	4,94	7,7	0,015
<i>P. viscosum</i>	0,4	0,08	0,11	0,16	0,23	0,33	0,47

La segunda opción busca ajustar la tasa de crecimiento a la mitad (Cuadro 10). Dadas las limitaciones del estudio de crecimiento, es necesario presentar una base de manejo aún más conservadora. En este caso, las duraciones de los ciclos de cosecha serían de seis y siete años para *P. flexilis* y *P. viscosum*, respectivamente.

Cuadro 10. Escenario de recuperación de las epífitas colgantes luego de una cosecha de 80% de intensidad con una tasa de crecimiento reducida a la mitad*

Especie	Inicial (kg/ha)	Resto (kg/ha)	Año 1 (kg/ha)	Año 2 (kg/ha)	Año 3 (kg/ha)	Año 4 (kg/ha)	Año 5 (kg/ha)	Año 6 (Kg/ha)	Año 7 (Kg/ha)
<i>P. flexilis</i>	6,5	1,3	1,7	1,2	2,9	3,8	4,9	6,4	
<i>P. viscosum</i>	0,4	0,08	0,09	0,1	0,2	0,24	0,3	0,37	0,45

* *P. flexilis*: 0,3 g/g/año; *P. viscosum*: 0,22 g/g/año. La duración de los ciclos de cosecha se ajustan según los cálculos de crecimiento.



El monitoreo es un componente crítico de los planes de manejo adaptativos (Peters 1996b). Idealmente, la población local debe estar involucrada bajo la supervisión de la agencia de gobierno. Los métodos para llevar a cabo el monitoreo pueden ser los mismos empleados para caracterizar la biomasa de epífitas no vasculares colgantes utilizados en este estudio: en cada subzona del sistema de ciclo de cosecha se pueden utilizar parcelas de muestreo circulares (1 m de radio; N = 10 /ha de cosecha). Las epífitas no vasculares colgantes de las especies de interés deben coleccionarse, clasificarse y secarse. Los pesos secos obtenidos se pueden comparar con las proyecciones presentadas en los Cuadros 9 y 10, dependiendo de la opción adoptada. De acuerdo con los resultados obtenidos, se deben reajustar si es del caso, los niveles de cosecha y la duración de los ciclos de cosecha. Se le debe dar especial atención a *Pilotrichella flexilis*, puesto que es una especie cosechada con dos objetivos: pesebres y canastas colgantes. Aunque aparentemente es la especie más abundante en el bosque, puede volverse escasa por la sobreexplotación.

Las evaluaciones periódicas sobre la cosecha tienen como objetivo controlar la manera como esta se lleva a cabo. Dichas evaluaciones se deben hacer anualmente, no sólo como una manera de involucrar a la población local en el manejo, sino como forma de capacitación.

Durante el desarrollo de estas ideas para la elaboración del plan, se reconoce que son muchas más las incógnitas que la información real sobre la ecología de estas especies de valor comercial. Con el fin de poder entender las condiciones bajo las cuales un recurso sigue siendo renovable, es necesario iniciar una acción responsable y adaptativa: no se puede pensar en el futuro si no se empieza a actuar en el presente.



Bibliografía

- Anderson, A. B. 1990. (Editor). Alternatives to Deforestation: Steps Toward Sustainable use of the Amazon Rain Forest. Columbia University Press, New York.
- Arnold, J. E. M.; M. Ruiz-Pérez. 1996. Current Issues in Non-Timber Forest Products Research. CIFOR, Bogor, Indonesia.
- Bates, J. W.; A. M. Farmer. 1992. (Eds). Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. Clarendon Press, Oxford.
- Bawa, K.S. 1992. The riches of tropical forests: non-timber products. Trends in Ecology and Evolution 7, 361- 363.
- Beek, aus der R., Sáenz, G. 1997. Impacto de las intervenciones silviculturales en los robledales de altura. Estudio de caso en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Revista Forestal Centroamericana 17, 30-37.
- Berner, P. O. B. 1992. Effects of slope on the dynamics of a tropical montane oak-bamboo forest in Costa Rica. Disertacion PhD. Universidad de Florida, Gainesville, Florida, 121 pp.
- Blaser, J.; Camacho, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de robles (*Quercus* spp.) del piso montano en Costa Rica. Colección de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales, #1. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- Chiariello, N. R., H. A. Mooney; K. Williams. 1991. Growth, allocation and cost of plant tissues. En: R. W. Pearcy, J. Ehleringer, H. A. Mooney y P. W. Rundel (Eds). Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation. Chapman and Hall, New York.
- Clark, K., N. Nadkarni; H. Gholz. 1998. Growth, net production, litter decomposition, and net nitrogen accumulation by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest. Biotropica 30: 12-23.
- Coomes, O.T. 1995. A century of rainforest use in Western Amazonia: lessons for the extraction-based conservation of tropical forest resources. Forest and Conservation History 39: 108-120.
- Dove, M.R. 1993. A revisionist view of tropical deforestation and development. Environmental Conservation 20: 17-24.
- Esseen, P. A.; Renhorn, K. E. 1996. Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effect of branch quality. Ecological Applications. 6, 228-238.
- Ewel, J. J. 1980. Tropical Succession: Manifold routes to maturity. Biotropica 12, 2-7.
- FAO. 1995. Non-wood forest products for rural income and sustainable forestry. Vol. 7. Roma.
- Frahm, J. P. 1990. The effect of light and temperature in the growth of the bryophytes of tropical rain forests. Nova Hedwigia 51: 151-164.
- Frahm, J. P.; Gradstein, R. S. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. Journal of Biogeography. 8, 669-678.



- Gerdol, R., A. Bonora, R Gualandri; S. Pancaldi. 1996. CO₂ exchange, photosynthetic pigment composition, and cell ultrastructure of *Sphagnum* mosses during dehydration and subsequent rehydration. *Canadian Journal of Botany* 74: 726-734.
- Gerson, U. 1982. Bryophytes and invertebrates. *En: A. J. E. Smith (Ed). Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall. London.
- Godoy, R. 1992. Organizing principles in the valuation of tropical forest. *Forest Ecology and Management* 50, 171-180.
- Godoy, R. 1995. The effect of income on the extraction of NTFPs: model, hypotheses, and preliminary findings from the Sumu Indians of Nicaragua. *Human Ecology: An Interdisciplinary Journal* 23: 29.
- Gradstein, S.R. 1992. The vanishing tropical rainforests as an environment for bryophytes and lichens. *En: Bates, J. W. y Farmer, A. M. (Editors). Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford.
- Griffin, D. G. III.; Morales, M. I. 1983. Keys to the genera of mosses from Costa Rica. *Brenesia* 21, 299-323.
- Grubb, O. J., Lloyd, J. R., Pennington, T. D.; Whitmore, T. C. 1963. A comparison of montane and lowland rainforest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy, and floristics. *Journal of Ecology* 51, 567-601.
- Hall, P.; Bawa, K. S. 1993. Methods to assess the impact of extraction of Non-Timber Forest products on plant populations. *Economic Botany* 47, 234-247.
- Hazell, P., Kellner, O., Rydin, H.; Gustafsson, L. 1998. Presence and abundance of four epiphytic bryophytes in relation to density of aspen (*Populus tremula*) and other stand characteristics. *Forest Ecology and Management* 107, 147-158.
- Hofstede, R. G. M.; Wolff, J. H. D. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana* 14, 37-45.
- Holmes, R. T., J. C. Schultz; P. Nothnagle. 1979. Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* 206: 462-463.
- Homma, A. K. O. 1996. Modernisation and technological dualism in the extractive economy in Amazonia. *En: M. Ruiz-Perez y J. E. M. Arnold (Eds). Current Issues in Non-Timber Forest Products Research*. CIFOR, Bogor, Indonesia.
- Hunt, R. 1978. *Plant Growth Analysis*. Studies in Biology, No. 96, Edward Arnold, London.
- Ingram, S.; Nadkarni, N. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a Neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25, 370-383.
- Jacobsen, N. H. G. 1978. An investigation into the ecology and productivity of epiphytic mosses. *Journal of South African Botany* 44: 297-312.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytologica Sueciae* 59, 1-136.
- Kappelle, M. 1996. Ecology of mature and recovering Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. Universiteit van Amsterdam.



- Kershaw, K. A.; M. R. Webber. 1986. Seasonal changes in the chlorophyll content and quantum efficiency of the moss *Brachytecium rutabulum*. *Journal of Bryology* 14: 151-158.
- Krupa, J. 1984. Anatomical structure of moss leaves and their photosynthetic activity. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 53: 43-51.
- Lafranchi, S. 1996. Los productos vegetales no maderables en los robledales de altura y sus alrededores. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 107 p.
- Lemmon, P. E. 1957. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2: 314-320.
- Longton, R. E. 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. *En: J. W. Bates y A. M. Farmer, (Eds.). Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford.
- McCall K. J.; C.E. Martin. 1991. Chlorophyll concentration and photosynthesis in three forest understory mosses in Northeastern Kansas. *The Bryologist* 94: 25-29.
- Mägdefrau, K. 1982. Life-form of bryophytes. *En: A. J. E. Smith (Ed.). Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall. London.
- Nadkarni, N. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a Neotropical elfin forest. *Biotropica* 16, 249-256.
- Nadkarni, N.; Matelson, T. J. 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. *The Condor* 91, 891-907.
- Nepstad, D. C., F. Brown, L. Luz, A. Alechandra; V. Viana. 1992. Biotic impoverishment of Amazonian forests by rubber tappers, loggers and cattle ranchers. *Advances in Economic Botany* 9:1-14.
- Oechel, W. C.; N. J. Collins. 1976. Comparative CO₂ exchange patterns in mosses from two tundra habitats at Barrow, Alaska. *Canadian Journal of Botany* 54: 1355-1369.
- Padoch, C. 1987. The economic importance and marketing of forest and fallow products in the Iquitos region. *Advances in Economic Botany* 5, 74-89.
- Panayotou, T.; Ashton, P. S. 1992. *Not by Timber Alone: Economics and Ecology for Sustaining Tropical Forests*. Island Press, Washington, D.C.
- Pedroni, L.; T. Stadtmüller. 1990. Estudio de la reacción de un bosque de altura sometido a dos tipos de intervención silvicultural. Proyecto CATIE/COSUDE "Silvicultura de bosques naturales." CATIE, Turrialba.
- Peters, C. M. 1996a. The ecology and management of non-timber forest resources. *World Bank Technical Papers # 322*. Washington, D. C.
- Peters, C. M. 1996b. Observations on the sustainable exploitation of non-timber tropical forest products. *En: M. Ruiz-Perez y J. E. M. Arnold (Eds). Current Issues in Non-Timber Forest Products Research*. CIFOR, Bogor, Indonesia.
- Pinedo-Vásquez, M.; D. Zarin; P. Jipp. 1993. Community forestry and lake reserves in the Peruvian Amazon: a local alternative for sustainable use of tropical forests. *Advances in Economic Botany* 9: 79-86.
- Plotkin, M.; L. Famolare. 1992. (Eds). *Sustainable harvest and marketing of rain forest products*. Conservation International. Island Press, Washington, D.C.



- Pòcs, T. 1980. The epiphytic biomass and its effects on the water balance of two rain forest types in the Uluguru mountains. *Acta Botanica Academiae Scientia Hungarica* 26: 143-167.
- Pettersson, R. B., J. P. Ball, K. E. Renhorn, P. A. Esseen; K. Sjöberg. 1995. Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds. *Biological Conservation* 74: 57-63.
- Pinard, M. A.; Putz, F. E. 1996. Retaining forest biomass by reducing logging damage. *Biotropica* 28, 278-295.
- Proctor, M. C. F. 1982. Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. *En: A. J. E. Smith (Ed.). Bryophyte Ecology.* Chapman and Hall. London.
- Proctor, M. C. F. 1984. Structure and ecological adaptation. *En: The Experimental Biology of Bryophytes.* A. F. Dyer y J. G. Duckett (Eds.). Academic Press. London.
- Proctor, M. C. F. 1990. The physiological basis of bryophyte production. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104: 61-77.
- Richards, P. W. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes. *En: Schuster, R. (Editor). New Manual of Bryology.* The Hattori Botanical Laboratory, Miyazaki.
- Rincón, E.; J. P. Grime. 1989. An analysis of seasonal patterns of bryophyte growth in a natural habitat. *Journal of Ecology* 77: 447-455.
- Rydin, H.; J. S. McDonald. 1985. Photosynthesis in *Sphagnum* at different water contents. *Journal of Bryology* 13: 579-584.
- Sáenz, G. 1996. Manejo de un bosque muy húmedo de altura. Area piloto Villa Mills-Siberia. *Silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales: curso intensivo internacional, material didáctico* 2, 25-38. Programa de Manejo Integrado de Recursos Naturales. CATIE, Turrialba.
- Salick, J., Mejía, A.; Anderson, T. 1995. Non-timber forest products integrated with natural forest management, Río San Juan, Nicaragua. *Ecological Applications* 5, 878-895.
- Schonbeck, M.; D. Bewley. 1981. Responses of the moss *Tortula ruralis* to dessication treatments. I. Effects of minimum water content and rates of dehydration and rehydration. *Canadian Journal of Botany* 59: 2698-2706.
- Seel, W., N. R. Baker; J. A. Lee. 1992. Analysis of the decrease in photosynthesis on dessication of mosses from xeric and hydric environments. *Physiologia Plantarum* 86: 451-458.
- Sillet, T. S. 1994. Foraging ecology of epiphyte-searching insectivorous birds in Costa Rica. *The Condor* 96: 863-877.
- Stadtmüller, T. 1994. Impacto hidrológico del manejo de bosques naturales: medidas para mitigarlo. *Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales, # 10.* CATIE, Turrialba.
- Stadtmüller, T., Beek aus der, R. 1992. Wise management of tropical forests. *Proceedings of the Oxford Conference on Tropical Forests*, 245-259.



-
- Styles, F. G.; A. F. Skutch. 1989. A Guide to the Birds of Costa Rica. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York.
- Sveinbjörnsson, B.; W. C. Oechel. 1992. Controls on growth and productivity of bryophytes: environmental limitations under current and anticipated conditions. *En: J. W. Bates y A. M. Farmer (Eds.). Bryophytes and Lichens in a Changing Environment.* Clarendon Press, Oxford.
- Tanner, E. V. J. 1980. Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forests in Jamaica. *J. Ecol.* 68, 573-588.
- Uhl, C.; Barreto, P.; Verissimo, A.; Vidal, E.; Amaral, P.; Barros, A. C.; Souza, C.; Johns, J.; Gerwing, J. 1997. Natural resources management in the Brazilian Amazon. *Bioscience* 47, 160-168.
- Walters, C.; C. S. Holling. 1990. Large scale management experiments and learning by doing. *Ecology* 71: 2060-2068.
- Williams, T.; L. Flanagan. 1996. Effects of changes in water content on photosynthesis, transpiration and discrimination against $^{13}\text{CO}_2$ and $\text{C}^{18}\text{O}^{16}\text{O}$ in *Pleurozium* and *Sphagnum*. *Oecologia* 108: 356-373.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78, 356-373.
- Williams-Linera, G.; Sosa, V.; Platos, T. 1995. The fate of epiphytic orchids of a Mexican cloud-forest. *Selbyana* 16, 36-40.
- Wolff, J. H. D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112, 15-28.
- Young, K. R. 1994. Roads and environmental degradation of tropical montane forests. *Conservation Biology* 8, 972-976.



Anexos



Anexo 1

Taxones de briófitas encontradas en dos bolsas compradas
en el Mercado Central, San José

Géneros/Especies	Bolsa 1 (%)	Bolsa 2 (%)
<i>Phyllogonium viscosum</i> *	6	4
<i>Frullania convoluta</i> *+	4	5
<i>Pilotrichella flexilis</i> +	30	67
<i>Dendropogonella rufescens</i> +	8	1
<i>Prionodon densus</i>	26	8
<i>Campylopus</i> spp.	4	2
<i>Frullania</i> spp.*+	1	1
<i>Zelometeorium</i> +	4	3
<i>Leptodontium</i>	7	4
<i>Porella</i>	6	3
<i>Herbertus</i> *	4	1
<i>Plagiochilla</i> *		1

+ Especies colgantes

* Hepáticas

Anexo 2

Taxones de briófitas encontrados en una canasta comprada en una tienda
al borde de la Carretera Interamericana, Villa Mills

Géneros/Especies	Peso (%)
<i>Frullania convoluta</i> *+	4
<i>Pilotrichella flexilis</i> +	44
<i>Dendropogonella rufescens</i> +	3
<i>Prionodon densus</i>	19
<i>Campylopus</i> spp.	5
<i>Frullania</i> spp.*+	2
<i>Zelometeorium</i> +	2
<i>Squamidium leucothrichum</i> +	2
<i>Porella</i>	2
<i>Herbertus</i> *	1
<i>Plagiochilla</i> *	2
<i>Polytrichum juniperum</i>	3
<i>Pogonatum</i>	2
<i>Papillaria imponderosa</i>	1
<i>Zygodon</i>	2
<i>Leptodontium</i>	1
<i>Porotrichodendron superbum</i>	1
<i>Zelometeorium remotifolium</i> +	2+

+ Especies colgantes

* Hepáticas



Títulos publicados en esta Colección:
(Anteriormente llamada Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales)

1. Blaser, J; Camacho, M. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus spp.*) del piso montano en Costa Rica
2. Orozco, L. Estudio ecológico y de estructura horizontal de seis comunidades boscosas de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica
3. Pedroni, L. Sobre la producción de carbón en los robledales de altura de Costa Rica
4. Räber, C. Regeneración natural sobre los árboles muertos en un bosque nublado de Costa Rica
5. Finegan, B. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas
6. Beek, aus der R.; Saénz, G. Manejo forestal basado en la regeneración natural del bosque; estudio de caso en los robledales de altura de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica
7. Hutchinson, I.D. Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo.
8. Beek, aus der R.; Navas, S. Técnicas de producción y calidad del carbón vegetal en los robledales de altura de Costa Rica
9. Quirós, D.; Finegan, B. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica; definición de un plan operacional y resultados de su aplicación
10. Stadmüller, T. Impacto hidrológico del manejo forestal de bosques naturales tropicales; medidas para mitigarlo



-
11. **Camacho, M.; Finegan, B.** Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica; el crecimiento diamétrico con énfasis en el rodal comercial.
12. **Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora N.; Meir, P.** Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica; cambios en la riqueza y composición de la vegetación.
13. **Quirós, D.; Gómez, M.** Manejo sustentable de un bosque primario intervenido en la zona Atlántica Norte de Costa Rica; análisis financiero.
14. **Guariguata, M.** Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal.
15. **Segura, M.; Venegas G.** Tablas de volumen comercial con corteza para encino, roble y otras especies del bosque pluvial montano de la cordillera de Talamanca, Costa Rica.
16. **Guariguata, M.** Biología de semillas y plántulas de nueve especies arbóreas comunes en bosques secundarios de bajura en Costa Rica; implicaciones para el manejo forestal basado en la regeneración natural.
17. **Romero, C.** Epífitas no vasculares comerciales de un bosque montano tropical; ecología, efectos de la tala y manejo.



Publicación de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN), editado por el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)

Edición: Elizabeth Mora
Responsable técnica: Lorena Orozco Vílchez
Diagramación y diseño de portada: Marta E. Jiménez
Fotografía de la portada: Unidad de Manejo de Bosques Naturales

Impreso en la Unidad de Producción de Medios, CATIE
Edición de 700 ejemplares.

DATE DUE

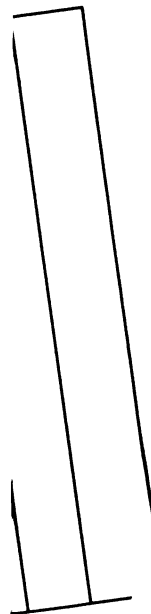
DEVUELTO

10 AUG 2004


99321

LIBRERIA

CATIE







La Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN) es una unidad del CATIE, organizada para promover el mejoramiento diversificado y sostenible de los bosques naturales neotropicales. La misión de la UMBN es fomentar, promover y realizar actividades de investigación y transferencia de tecnologías apropiadas para el manejo de bosques naturales orientadas a reducir la conversión de bosques a otros usos e incrementar el área de bosques bajo manejo en América Tropical, mediante un concepto de manejo forestal diversificado, como contribución al desarrollo sostenible y equitativo de los países de la región centroamericana.