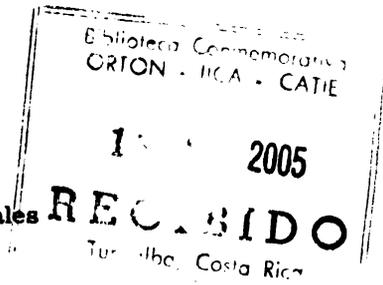


Serie Técnica
INFORME TECNICO No. 176
Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales
Publicación No. 2



Estudio Ecológico y de Estructura Horizontal de seis Comunidades Boscosas en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica

Lorena Orozco Vilchez

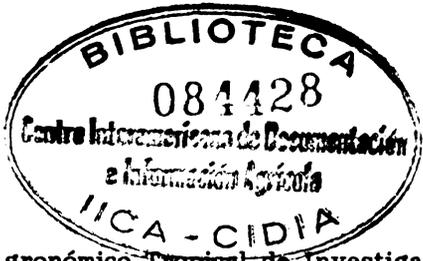
**Publicación patrocinada por la
Cooperación Suiza al Desarrollo
COSUDE**

CENTRO AGRONOMOICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA, CATIE
Programa de Producción y Desarrollo Agropecuario Sostenido
Area de Producción Forestal y Agroforestal
Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales
Turrialba, Costa Rica, 1991

CATIE
ST
IT-146

El CATIE es una institución de carácter científico y educacional, cuyo propósito fundamental es la investigación y la enseñanza de posgrado en el campo de las ciencias agropecuarias y de los recursos naturales renovables aplicados al trópico americano, particularmente en los países de América Central y el Caribe.

La Cooperación Suiza al Desarrollo (COSUDE) es una dirección especializada dentro del Ministerio de Relaciones Exteriores de Suiza, responsable de la mayor parte de la cooperación para el desarrollo y ayuda humanitaria, que brinda el Gobierno de Suiza a nivel internacional. Presta su apoyo, tanto por medio de convenios bilaterales en más de 50 países de Africa, Asia y América Latina, como por la vía multilateral, a través de organismos especializados de las Naciones Unidas, de los Bancos y Fondos Regionales de Desarrollo.



© 1991, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE.

ISBN 9977-57-101-5

574.52642

074 Orozco Vilchez, Lorena

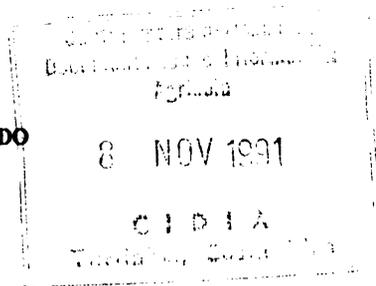
Estudio ecológico y de estructura horizontal de seis comunidades boscosas de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica/Lorena Orozco Vilchez. Turrialba, C.R.: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Programa de Producción y Desarrollo Agropecuario Sostenido, 1991.

33 p.; 28 cm.-(Serie técnica. Informe técnico/CATIE; No. 176)

ISBN 9977-57-101-5

1. Ecología forestal-Costa Rica-Talamanca
2. Bosques-Costa Rica-Talamanca

I. CATIE II. Título III. Serie



CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	iv
LISTA DE FIGURAS	v
PRESENTACION	vi
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUCCION	1
2. MATERIALES Y METODOS	3
2.1 Descripción de la zona de estudio	3
2.2 Metodología de levantamiento	5
2.3 Metodología de evaluación	6
2.3.1 Riqueza y diversidad florística	6
2.3.2 Composición florística e importancia ecológica de las especies	6
3. RESULTADOS	8
3.1 Riqueza y diversidad florística	8
3.2 Composición florística e importancia ecológica de las especies	11
3.3 Parámetros dasométricos de la estructura horizontal	17
4. DISCUSION	23
4.1 Riqueza y diversidad florística	23
4.2 Composición florística e importancia ecológica de las especies	23
4.3 Parámetros dasométricos de la estructura horizontal	24
4.4 Consideraciones silviculturales	26
5. CONCLUSIONES	28
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	29
AGRADECIMIENTOS	33

LISTA DE CUADROS

1.	Características de sitio de los bosques estudiados.	5
2.	Número de especies en una y dos hectáreas a partir de varios conjuntos diamétricos.	8
3.	Índice de valor de importancia de las especies de los seis bosques estudiados, a partir de 10 cm de d.	12
4.	Resumen de los parámetros dasométricos para el conjunto de árboles con d mayor o igual a 10 cm.	18
5.	Resumen de los parámetros dasométricos encontrados por otros autores en bosques de altura. Los datos se presentan en orden ascendente del diámetro mínimo considerado.	18
6.	Distribución del número de árboles por clases diamétricas para el conjunto de árboles con d mayor o igual a 10 cm.	19
7.	Distribución del área basal por clases diamétricas para el conjunto de árboles con d mayor o igual a 10 cm.	21

LISTA DE FIGURAS

1.	Ubicación de los sitios de estudio, al noroeste de la cordillera de Talamanca, Costa Rica.	3
2.	Curva área-especie (a) y área-cociente de mezcla (b) del conjunto de individuos con d mayor o igual a 10 cm.	10
3.	Representación porcentual del índice de valor de importancia del conjunto de individuos con d mayor o igual a 10 cm.	14
4.	Análisis de componentes principales de seis bosques de altura de la cordillera de Talamanca; las subparcelas fueron ordenadas con base en el área basal de las diez especies más importantes de acuerdo con el índice de valor de importancia (IVI).	16
5.	Distribución semilogarítmica del número de árboles por clases diamétricas para el conjunto de individuos con d mayor o igual a 10 cm.	20
6.	Distribución del área basal por clases diamétricas para el conjunto de individuos con d mayor o igual a 10 cm.	22

PRESENTACION

Desde 1984 el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE, a través del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales, financiado por la Cooperación Suiza al Desarrollo, COSUDE, ha realizado investigación ecológica y silvicultural en bosques naturales y ha llevado a cabo diferentes actividades de capacitación y enseñanza.

Las acciones del Proyecto se dirigen hacia el diseño, desarrollo e implementación de sistemas silviculturales, ecológicamente sostenibles, económicamente atractivos y técnicamente factibles. Tales sistemas deben encaminarse en armonía con la naturaleza y basarse en procesos naturales, de manera que garanticen por un lado, la producción sostenible de productos forestales y por otro lado, las funciones intrínsecas y protectoras del bosque. La conservación del bosque y de sus procesos dinámicos productivos son los insumos más importantes para la producción forestal. Con este enfoque la silvicultura concilia dos objetivos, a menudo considerados contrarios: producción y conservación. De esta manera, el manejo forestal puede convertirse en la mejor herramienta para la conservación.

En Costa Rica, el Proyecto identificó dos zonas prioritarias: los bosques primarios de altura de la cordillera de Talamanca y los bosques secundarios y primarios intervenidos, de las zonas húmedas bajas de la vertiente atlántica. En estos ecosistemas, el manejo forestal del bosque natural representa una opción prometedora de uso de la tierra.

El conocimiento profundo de la ecología y de la estructura de las comunidades boscosas que conforman el ecosistema forestal, es imprescindible para poder diseñar y poner a prueba sistemas silviculturales adecuados. El presente estudio se enmarca dentro de esta línea de investigación y provee valiosa información sobre diferentes comunidades situadas en un amplio ámbito altitudinal de la parte noroccidental de la cordillera de Talamanca; este es una versión resumida de la tesis de licenciatura de Lorena Orozco, investigadora del Proyecto, desde 1986.

Esta obra representa un paso importante en el logro de los objetivos del Proyecto y a la vez, se espera que constituya un ejemplo para futuras investigaciones donde se evalúe el potencial ecológico y silvicultural de otros ecosistemas forestales.

Thomas Stadtmüller
Líder, Proyecto
Silvicultura
de Bosques Naturales

RESUMEN

En la parte noroeste de la cordillera de Talamanca, se realizó un estudio ecológico y estructural de seis comunidades boscosas. Los objetivos fueron: 1) Caracterizar florística y estructuralmente las seis comunidades boscosas; 2) Proporcionar información ecológico-silvicultural para posteriores investigaciones sobre procesos de renovación y su posible manejo.

Se presentan los resultados del inventario completo de los árboles, a partir de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (d), en parcelas de dos hectáreas cada una. Los bosques estudiados son División-Montecarmelo (2 050 msnm), Macho Mora-Salitre (2 550 msnm), Macho Gaff-Salsipuedes (2 600 msnm), Villa Mills 1 (2 700 msnm), Villa Mills 2 (2 700 msnm) y Asunción-Encierro (2 850 msnm). El primero pertenece a la zona de vida Bosque Pluvial Montano Bajo y los demás al Bosque Pluvial Montano, según el sistema de zonas de vida de Holdridge (1982).

En total se encontraron 97 especies pertenecientes a 44 familias y 65 géneros. Por bosque, el número de especies osciló entre 19 y 58 en una superficie de 1 ha y entre 22 y 69 en 2 ha. Según las curvas área-especie obtenidas, la riqueza florística de una comunidad boscosa del piso montano bajo, es captada en una superficie de por lo menos 2 ha; mientras que las comunidades del piso montano expresan su riqueza florística en una hectárea, aproximadamente. Los cocientes de mezcla oscilaron entre 1:11-1:36 en una hectárea y 1:11-1:69 en dos. En todas las comunidades, de una a dos especies del género *Quercus* (*copeyensis*, *seemannii* o *costaricensis*), mostraron la mayor importancia ecológica.

Para individuos con diámetros mayores o iguales a 10 cm, el número de árboles osciló entre 409 y 670; el área basal entre 36,7 y 51,8 y el volumen hasta la base de la copa entre 391 y 707 m³ por hectárea. Las especies del género *Quercus* alcanzan porcentajes entre 32 y 65% del número de árboles y entre 70 y 88% del área basal. Estas cifras aumentan a 53 y 79% y 75 y 95%, respectivamente, si se consideran únicamente las especies comerciales. En todos los bosques, los individuos con mayor diámetro pertenecen a las especies del género *Quercus*.

Considerando la alta homogeneidad florística y los altos valores del número de árboles, área basal y volumen hasta la base de la copa, el manejo forestal de estos bosques es prometedor. Sin embargo, debido a la topografía accidentada, las altas precipitaciones y los suelos con un alto peligro de erosión, estos ecosistemas tienden a ser susceptibles. El manejo forestal debe estar basado en un profundo conocimiento de la ecología y estructura de los bosques y requerirá tecnologías avanzadas y apropiadas para la extracción y el tratamiento de los rodales, que deberán ser introducidas y desarrolladas en el país.

ABSTRACT

A study on ecology and structure of six forest communities was carried out at the northwestern part of the Talamanca Mountain Range in Costa Rica. The objectives were: 1) to characterize the six communities in terms of floristics and structure. 2) to provide ecological and silvicultural information in order to guide future research on regeneration processes and management options.

Results of an inventory of all trees with diameter on breast height (d) greater than 10 cm within plots of two hectares are presented. The study sites are División-Montecarmelo (2 050 masl), Macho Mora-Salitre (2 550 masl), Macho Gaff-Salsipuedes (2 600 masl), Villa Mills 1 (2 700 masl), Villa Mills 2 (2 700 masl) and Asunción-Encierro (2 850 masl). The first site belongs to the Tropical Lower Montane Rain Forest zone, while the others are located in the Tropical Montane Rain Forest zone, according to Holdridge's Life Zone System.

A total of 97 tree species, belonging to 44 families and 65 genera were found. Among the different study sites the number of species varied between 19 and 58 (in one hectare) and between 22 and 69 (in two hectares). According to the species-area curves obtained, a sample area of at least two hectares determine the species richness of a forest community in the Lower Montane Rain Forest belt, while the species richness of the Montane Rain Forest belt communities is represented within approximately one hectare. The individuals/species ratio varied between 1:11 and 1:36 within one hectare, and between 1:11 and 1:69 within two hectares. In all communities under study, one or two species of the genus *Quercus* (*Q. copeyensis*, *Q. seemanii* or *Q. costaricensis*) showed major ecological importance.

For individuals with $d \geq 10$ cm, the number of trees varied between 409 and 670 individuals, basal area between 36,7 and 51,8 m² and volume up to the crown base between 391 and 707 m³ per hectare. Species of the genus *Quercus* show between 32% and 65% of tree numbers and between 70% and 88% of the basal area. These figures increase to 53% and 79%, and 75% and 95% respectively if only commercial species are considered. In all forest communities under study, the individuals showing greatest diameters belong to the genus *Quercus*.

Considering the floristic homogeneity, high values for number of trees, basal area and volume, forest management of these communities seems to be promising. However, because of steep slopes, high rainfall and soils prone to erosion, these ecosystems tend to be fragile. Forest management must be based on a sound knowledge of ecology and structure, and will require advanced and appropriate technologies for extraction and stand treatment which will have to be developed or introduced into the country.

1. INTRODUCCION

El problema de la destrucción y devastación de los bosques tropicales es tema de análisis desde hace mucho tiempo en distintos foros nacionales e internacionales, donde ha sido reconocido como uno de los mayores problemas mundiales. Sin embargo, la destrucción de estos ecosistemas continúa creciendo en proporciones alarmantes debido a la intensa presión de la población en busca de alimento, energía, madera, abrigo y ganancias económicas. Así, anualmente se pierden mundialmente alrededor de 11 millones de hectáreas de bosque natural tropical (Camino, 1989), de ellas 400 000 se deforestan en América Central (Martínez, 1988) y de 60 000-70 000 hectáreas anuales, en Costa Rica (Hartshorn *et al.*, 1982). Los efectos directos o indirectos de este proceso tienen consecuencias socioeconómicas, ambientales y ecológicas de largo alcance. Estas consecuencias, aunque perjudiciales para la humanidad entera, afectan más intensamente los intereses de los países tropicales mismos (Beusekom *et al.*, 1987). En opinión de dichos autores, un manejo apropiado de los bosques tropicales podría convertirlos en un recurso natural renovable con grandes y diversos beneficios para la humanidad.

Sin embargo, el manejo de los bosques naturales ha suscitado controversia en los últimos años (Finegan y Manta, en prep.). Las causas de los fracasos son analizadas por autores tales como Chaverri (1985), Schmidt (1986), Camino (1987), Hartshorn *et al.* (1987), Beusekom *et al.* (1987). Fundamentalmente se citan causas técnicas, socioeconómicas y políticas. Beusekom *et al.* (1987) y Finegan y Manta (en prep.) apuntan además falta de información o una inadecuada divulgación de la misma. Baur (1968), Neil (1981) y Hutchinson (1988), citados por Finegan y Manta (en prep.) y Beusekom *et al.* (1987) opinan que el éxito del manejo de los bosques tropicales depende, precisamente, de la combinación en un sitio determinado de una serie de factores ecológicos y socioeconómicos favorables: la oferta y la demanda. La primera entendida como el conocimiento adecuado de los ecosistemas del bosque húmedo tropical y de su adecuación y sostenibilidad para el uso apropiado. La segunda como el análisis adecuado de las necesidades y los requerimientos socio-económicos y socio-culturales de la población, especialmente la local. La oferta y la demanda deben estar combinadas dentro de un concepto realista para un uso determinado (Beusekom *et al.* 1987).

En Costa Rica algunos estudios muestran resultados preliminares prometedores para el manejo de bosques naturales de bajura, en los aspectos financieros (Herrera, 1990) y ecológicos (Finegan y Sabogal, 1988), Finegan y Guillén (en prep.) y Finegan y Manta (en prep.). En este último aspecto, se ha encontrado un buen potencial de especies y árboles comerciales tanto a nivel de regeneración como de masa comercial y altos volúmenes comerciales en pie. Estos ecosistemas constituyen conjuntamente con los bosques de altura, los ecosistemas forestales más importantes del país.

Los bosques de altura denominados comúnmente robledales, debido a la predominancia de los robles (*Quercus* spp.), están localizados sobre los 1 800 msnm; ocupan terrenos con fuertes pendientes, donde las precipitaciones y la susceptibilidad de los suelos a la erosión son altos.

Abarcan una superficie que corresponde a cerca del 20% del área boscosa remanente del país hasta el año 1984 (Junkov, 1984). Representan, a mediano plazo, la reserva nacional de madera comercial más elevada y cumplen a la vez una alta función protectora en la regulación del régimen hídrico y en la conservación de suelos y recursos genéticos.

Un alto porcentaje de la superficie de robledales está protegida legalmente bajo la categoría de manejo de reservas forestales (Los Santos y Río Macho). Ambas forman parte de la recién constituida Reserva de la Biosfera "La Amistad", que abarca 612 570 hectáreas en territorio nacional (Fuentes, 1990). Sin embargo Hartshorn *et al.* (1982), indica que en las reservas de Los Santos y Río Macho, se dan fuertes presiones por parte de agricultores y precaristas. Maldonado (1986), encontró en la reserva de Río Macho una colonización de tipo espontánea y derivada de presiones locales. Según el autor, los colonos se mueven desde áreas subhúmedas hacia áreas húmedas y per-húmedas. En términos morfológicos siguen la accesibilidad topográfica por las partes altas de las montañas, donde las áreas con pendientes bajas son más frecuentes. Sin embargo ocupan posteriormente casi todo tipo de topografía, por quebrada que sea.

En el marco descrito, el aprovechamiento de los bosques de altura (eminente, una vez que se vayan agotando las existencias de los ecosistemas forestales de bajura), bajo los sistemas tradicionales de explotación forestal o un uso inadecuado del suelo conllevarían a fuertes impactos ecológicos con graves repercusiones para el país. Con el propósito de presentar una alternativa de manejo de estos bosques, el Grupo de Silvicultura de Bosques Nativos, del CATIE, realiza estudios ecológicos y silviculturales necesarios para la puesta en marcha del manejo sostenido de los mismos. El presente estudio está concebido como un paso lógico hacia el logro de esos conocimientos, siendo sus objetivos los siguientes:

1. Caracterizar florística y estructuralmente seis comunidades boscosas de la parte noroeste de la cordillera de Talamanca.
2. Proporcionar información ecológico-silvicultural de las comunidades estudiadas para posteriores investigaciones, sobre procesos de renovación y su posible manejo.

2. MATERIALES Y METODOS

2.1 Descripción de la zona de estudio

El área de estudio se encuentra en la parte noroeste de la cordillera de Talamanca. En total se levantaron datos de seis bosques, cuatro de los cuales se localizan dentro de la reserva forestal Río Macho y los otros dos en propiedades privadas. Los bosques se ubican a alturas que van desde 2 600 msnm en la parte norte de la cordillera hasta 2 000 msnm en la parte sur. En la Figura 1 se presenta la ubicación de los bosques de estudio.

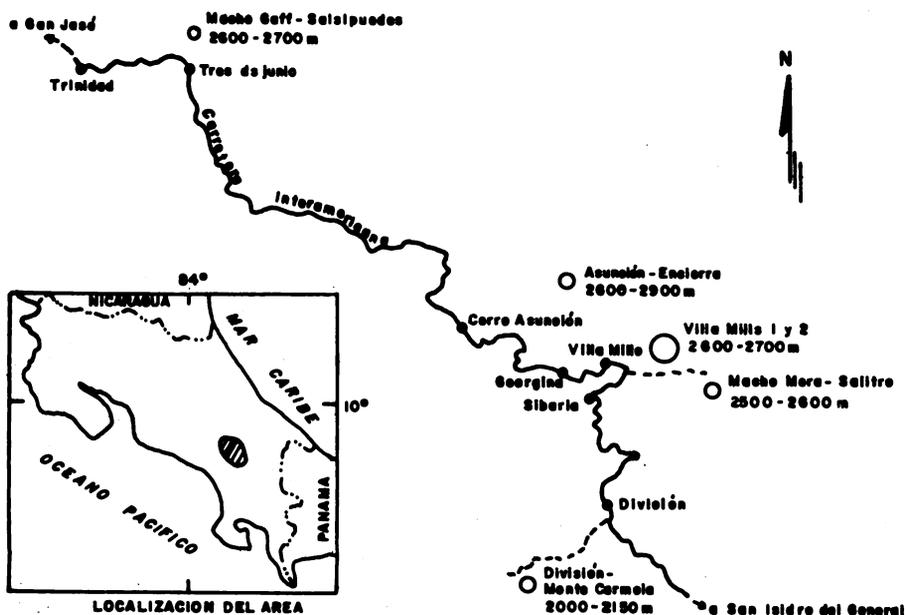


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio, al noroeste de la cordillera de Talamanca, Costa Rica.

La zona de estudio se caracteriza por presentar precipitaciones que muestran grandes variaciones locales como respuesta a la inversión de los vientos alisios, a la influencia de la "Zona de Convergencia Intertropical" (ZCI) y a la topografía montañosa. La precipitación sigue un patrón que indica un incremento conforme aumenta la altura hasta aproximadamente 2 100 msnm, desde la cual ocurre una disminución progresiva hasta alcanzar la cima de la cordillera (Blaser, 1987). Según registros de cuatro estaciones pluviográficas para un periodo de seis años (1984-1989), la Estación División reporta una precipitación de 3625 mm anuales, la estación Villa Mills-CATIE, cercana a los sitios Villa Mills 1 y 2 y Macho Mora-Salitre, reporta 2013 mm anuales; la estación Villa Mills cercana al sitio Asunción-

Encierro reporta 2 482 mm anuales y la estación Berma, cercana a Macho Gaff-Salsipuedes, reporta 3 548 mm anuales (Camacho, 1990). Los meses más lluviosos son setiembre y octubre y los más secos febrero y marzo. En la vertiente Atlántica ocurren precipitaciones mayores que en la Pacífica.

La temperatura promedio anual fluctúa entre 7,3°C (Cerro de la Muerte) hasta 15,4°C (División). Las diferencias de temperatura entre el mes más caliente (abril) y el mes más frío (enero) son en el Cerro de la Muerte (3 365 msnm) 1,4°C y en Villa Mills (3 000 msnm) 1,8°C; las diferencias medias diarias se hallan entre 6,9 y 5,7°C respectivamente.

Según la estación del Cerro de la Muerte, la humedad relativa del aire es siempre muy alta; el promedio mensual se halla entre 88 y 96%. En las zonas boscosas, éste es un poco más alto. La evaporación potencial anual es de 463 mm; entre diciembre a abril es dos terceras partes más alta que la de mayo a noviembre. La radiación total tiene un valor de 1 552 j/cm²/ como promedio anual. También en este caso se registran durante el verano valores más altos (1 815 j/cm²/año) que en el invierno (1 365 j/cm²/año). El brillo solar en el mes con más sol (febrero) es en promedio 7,5 horas/día y en el mes con menos sol (setiembre) 3 horas/día.

De acuerdo con la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1982), la comunidad boscosa de División-Montecarmelo pertenece al Bosque Pluvial Montano Bajo, mientras que las cinco comunidades restantes al Bosque Pluvial Montano.

Las sitios están ubicados en terrenos de topografía plana a escarpada. Dentro de los primeros se consideran los de Villa Mills 1 y 2 donde las pendientes oscilan entre 0-15%. En terrenos ondulados a escarpados se ubican los sitios de División-Montecarmelo, Macho Mora-Salitre, Macho Gaff-Salsipuedes y Asunción-Encierro con pendientes entre 10-70%.

Según los análisis efectuados, los suelos de los sitios estudiados, son de muy baja fertilidad natural, fuertemente ácidos con pH medidos en agua entre 3,5 y 4,6 (ver también Otárola y Alvarado, 1976; Chaverri y Rojas, 1985; Blaser, 1987) y Jiménez *et al.*, 1988) y pobres en bases. Al igual que lo señalado por Chaverri y Rojas (1985) y Jiménez *et al.* (1988) muestran una alta saturación con aluminio, siendo los cultivos agrícolas susceptibles a tales concentraciones. La saturación de bases es extremadamente baja y los contenidos de materia orgánica muy altos. En términos generales, la textura es franco-arcillosa. Contrariamente a lo encontrado por Jiménez (1984), los suelos son profundos y con baja pedregosidad. Según USDA (1975) la clasificación taxonómica de los suelos corresponde a Dystrandep y Placandep. En el Cuadro 1 se presenta un resumen de las principales características de sitio de las comunidades boscosas.

Cuadro 1. Características de sitio de los bosques estudiados.

Sitio	Altura promedio (msnm)	Tipo de suelo	Topografía	Exposición
División-Montecarmelo	2050	Dystrandept	escarpada	sur
Macho Mora-Salitre	2550	Placandept	ondulada- escarpada	sur
Macho Gaff-Salsipuedes	2600	Placandept	ondulada	sur
Villa Mills 1	2700	Dystrandept	ondulada	norte
Villa Mills 2	2700	Placandept	levemente ondulada	norte
Asunción-Encierro	2850	Dystrandept	ondulada	noreste

2.2 Metodología de levantamiento

Se levantaron en total seis sitios entre 2 000 y 2 900 msnm; cada uno de los sitios seleccionados consta de una parcela de 2 hectáreas dividida en 40 subparcelas de 25 x 20 m (500 m²).

En cada uno de los sitios de estudio se abrieron calicatas. Los perfiles fueron descritos de acuerdo con la guía de la FAO (1968). Además se tomaron muestras de suelo de cada horizonte para su análisis físico-químico; éstos se realizaron en los laboratorios de suelos de la Universidad de Costa Rica y del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

Para el estudio florístico-estructural se consideraron en cada una de las 40 subparcelas establecidas por sitio, todos los individuos que tenían un $d \geq 10$ cm. Se midió el d a la altura de pecho o 30 cm encima de las gambas cuando era necesario, siguiendo las normas prácticas descritas en el estudio de la FAO Montes 22/1 (Caillez, 1980). Se ejecutó con forcípula al centímetro exacto. También se midió la altura total, altura hasta la base de la copa, altura de bifurcación y el diámetro de copa. Para la medición de las alturas se utilizó vara telescópica de 15 m, clinómetro Suunto y cinta métrica. El diámetro de copa se estimó mediante dos mediciones perpendiculares de la proyección horizontal sobre el suelo, se midió con cinta métrica al decímetro más próximo.

La identificación de especies se realizó mediante muestras botánicas en los herbarios del Museo Nacional y de la Universidad Nacional Autónoma de Heredia.*/

*/ La identificación de las especies se hizo con la colaboración de Luis Poveda, Nelson Zamora y Quirico Jiménez, dendrólogos del Herbario del Museo Nacional y de la Universidad Nacional.

2.3 Metodología de evaluación

La caracterización de los bosques estudiados se realizó mediante el análisis de la riqueza y diversidad florística, composición florística e índice de valor de importancia ecológica (IVI), de las especies y parámetros dasométricos de la estructura horizontal.

2.3.1 Riqueza y diversidad florística

La riqueza florística se evalúa a través de la curva área-especie, la cual proporciona información sobre el incremento de especies en superficies crecientes, a partir de un diámetro mínimo considerado. Esta curva proporciona en parte la información para detectar en qué superficie no es significativo el incremento de nuevas especies. La diversidad florística se refiere a la intensidad de mezcla del rodal. Se evalúa a través del cociente de mezcla que es el resultado de la división del total de árboles encontrados entre el número de especies encontradas a partir de un diámetro mínimo considerado y en una superficie dada.

2.3.2 Composición florística e importancia ecológica de las especies

La importancia ecológica de las especies se estima mediante el cálculo del "índice de valor de importancia", propuesto por Curtis y McIntosh (1950). Este índice se calcula de la siguiente manera:

$$\text{IVI esp } a = A\% a + D\% a + F\% a$$

en donde:

$$\text{IVI esp } a = \text{índice de valor de importancia de la especie } a$$
$$A\% a = \text{abundancia relativa de la especie } a, \text{ calculada como: } \frac{A_a}{A} \times 100, \text{ en donde:}$$

$$A_a = \text{número de individuos por hectárea}$$

$$A = \text{número total de individuos por hectárea}$$

$$D\% a = \text{dominancia relativa de la especie } a, \text{ calculada como: } \frac{D_a}{D} \times 100, \text{ en donde:}$$

$$D_a = \text{suma de las áreas basales por hectárea de todos los individuos}$$

$$D = \text{suma de las áreas basales por hectárea de todos los individuos}$$

$$F\% a = \text{frecuencia relativa de la especie } a, \text{ calculada como: } \frac{F_a}{F} \times 100, \text{ en donde:}$$

$$F_a = \frac{\text{número de parcelas donde ocurre la especie } a}{\text{número total de parcelas levantadas}}$$

$$F = \sum F_i \text{ (suma de las frecuencias absolutas de todas las especies)}$$

En el presente estudio se calculó la importancia ecológica de las especies con $d \geq 10$ cm.

Con el fin de hacer una descripción objetiva de similitudes y diferencias florísticas de los bosques estudiados, se ordenaron los datos de los seis bosques, mediante el "Análisis de Componentes Principales", (ver Greig-Smith, 1983). En el análisis se incluyeron solamente las diez especies más importantes de cada bosque, de acuerdo con el índice de valor de importancia.

Para la ordenación, las subparcelas individuales de 20 x 25 m fueron consideradas como área de muestreo y el área basal de las especies, se consideró como atributo.

Los análisis fueron realizados mediante una matriz de correlación, usando una subrutina de SAS preparada por M. Solano y G. López.*/

Para los demás análisis los datos de campo se procesaron por medio de programas FORTRAN en la computadora IBM 4361 de CATIE.**/

*/ Programadores del Centro de Cómputo del CATIE.

**/ El diseño y programación de la información estuvo a cargo del Dr. Daniel Marnillod.

3. RESULTADOS

3.1 Riqueza y diversidad florística

En las seis comunidades boscosas estudiadas se encontraron 97 especies a partir de 10 cm de d. Estas se distribuyen en un total de 44 familias y 65 géneros. Del total de especies 6% son comunes a todos los sitios; 6% a cinco sitios; 7% ocurren en cuatro sitios, 11% en tres sitios; 3% se presentan en dos y un grueso del 66% en tan sólo un sitio. La familia más ampliamente representada es la Lauraceae con 14 especies y los géneros *Ocotea* y *Miconia* con cinco especies cada uno. Sin embargo, este cuadro cambia radicalmente si excluimos del análisis al sitio localizado en División-Montecarmelo, ubicado en la zona de vida Bosque Pluvial Montano Bajo. El número total de especies disminuye a 45 pertenecientes a 33 familias y 35 géneros. Las especies comunes a todos los sitios representan un 22% del total; 16% se presentan en cuatro sitios, 18% en tres, 16% en dos y 29% en uno solo. En este caso las especies se distribuyen en 27 familias y 31 géneros, siendo la Lauraceae la más numerosa con siete especies y los géneros *Ocotea*, *Quercus* y *Weinmannia* con tres especies cada uno.

El número de especies a partir de 10 cm de d en cada uno de las bosques oscila entre 19 (Macho Mora-Salitre y Asunción-Encierro) y 58 (División-Montecarmelo), en una superficie de una hectárea y entre 22 (Macho Mora-Salitre) y 69 (División-Montecarmelo) en dos hectáreas (ver Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de especies en una y dos hectáreas a partir de varios conjuntos diamétricos.

Dap > (cm)	10	20	30	40	50	60	80
División - Montecarmelo							
número de especies							
1 hectárea	58	30	15	7	3	3	2
2 hectáreas	69	35	18	8	3	3	2
Macho Mora-Salitre							
número de especies							
1 hectárea	19	10	8	5	4	3	3
2 hectáreas	22	12	8	6	4	3	3
Macho Gaff-Salsipuedes							
número de especies							
1 hectárea	23	18	9	6	4	4	2
2 hectáreas	28	23	12	8	7	5	2
Villa Mills 1							
número de especies							
1 hectárea	27	13	12	8	3	2	1
2 hectáreas	31	14	14	10	5	3	2

Cuadro 2.

Continuación...

Villa Mills 2							
número de especies							
1 hectárea	25	15	11	8	5	3	2
2 hectáreas	27	17	12	10	7	4	2
Asunción-Encierro							
número de especies							
1 hectárea	19	13	10	7	4	2	2
2 hectáreas	28	15	11	7	5	2	2

La organización florística de los bosques estudiados (Cuadro 2), muestra para una superficie de 1 ha, que las especies conformadas por individuos entre 10-20 cm de d constituyen entre 22% (Macho Gaff-Salsipuedes) y 52% (Villa Mills 1) del número total de especies. El número de especies presentes entre 20 y 40 cm oscila entre 19% (Villa Mills 1) y 52% (Macho Gaff-Salsipuedes); las especies que alcanzan diámetros mayores de 40 cm oscilan entre 12% (División-Montecarmelo) y 37% (Asunción-Encierro).

La organización florística para 2 ha de levantamiento muestra que entre 10-20 cm de d el número de especies fluctúa entre 18% (Macho Gaff-Salsipuedes) y 55% (Villa Mills 1) del número total. En la categoría 20-40 cm los porcentajes oscilan entre 13% (Villa Mills 1) y 54% (Macho Gaff-Salsipuedes) y el número de especies que superan los 40 cm de d está entre 12% (División-Montecarmelo) y 37% (Villa Mills 2).

La curva área-especie del conjunto diamétrico mayor o igual a 10 cm de d, indica un crecimiento lento del número de especies con superficies crecientes; este comportamiento es más acentuado en las comunidades del Bosque Pluvial Montano (Macho Mora-Salitre, Macho Gaff-Salsipuedes, Villa Mills 1 y 2 y Asunción-Encierro), que en el Bosque Pluvial Montano Bajo (División-Montecarmelo). Una superficie de apenas 0,5 ha registra más del 70% del número total de especies presentes en la superficie total en todos los bosques, a partir de 10 cm de d. En 1,0 ha las especies presentes alcanzan entre 82% (Macho Gaff-Salsipuedes) y 95% (Asunción-Encierro) del número total. En 1,5 ha estos mismos bosques presentan entre 90 y 100% del número total de especies de toda la parcela respectivamente. El mismo análisis hecho para la vegetación a partir de 40 cm de d, indica que en 0,5 ha aparecen entre 60% (Villa Mills 1 y 2) y 80% (Asunción-Encierro). En 1,0 ha se registran entre 75% (Macho Gaff-Salsipuedes) y 100% (Asunción-Encierro) y en 1,5 ha los bosques de División-Montecarmelo y Macho Gaff-Salsipuedes alcanzan 88% del número total de especies en la superficie total de levantamiento y Macho Mora-Salitre y Asunción-Encierro 100%. En la Figura 2a se observan las curvas área-especie de todos los bosques.

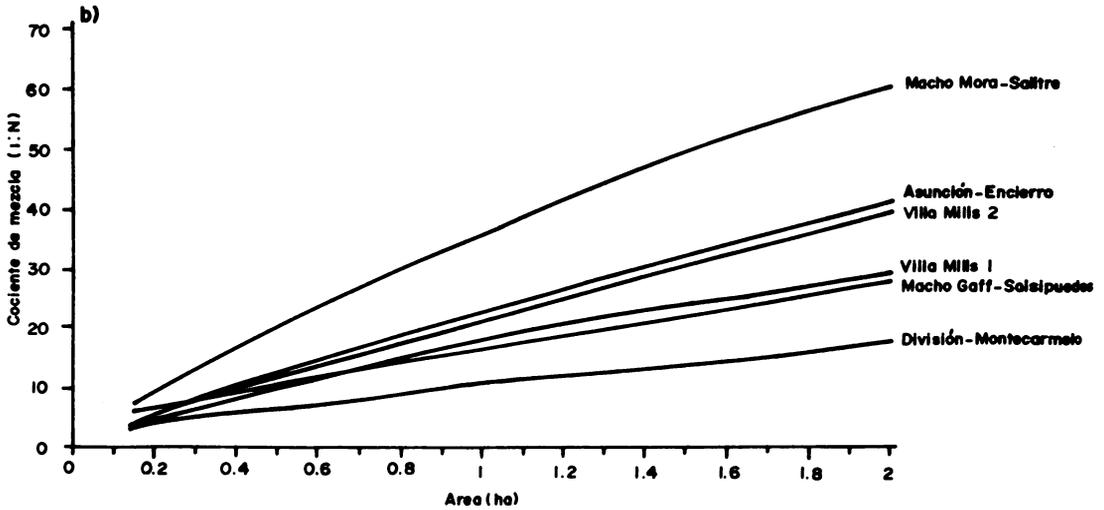
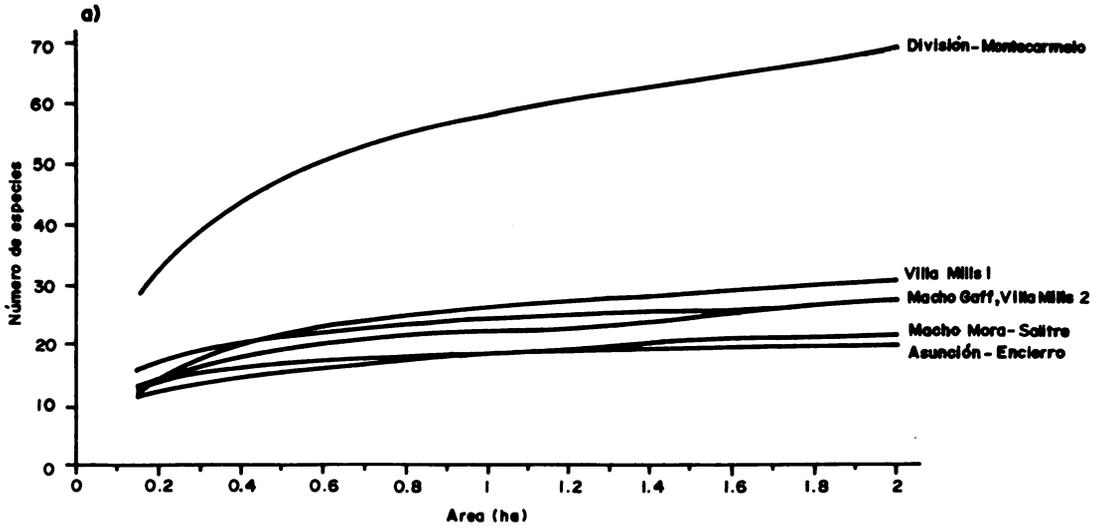


Figura 2. Curva área-especie (a) y área-cociente de mezcla (b) del conjunto de individuos con d mayor o igual a 10 cm.

La diversidad florística evaluada mediante el cociente de mezcla del conjunto de árboles con diámetros superiores o iguales a 10 cm, oscila entre 1:11 y 1:36 en una hectárea y entre 1:18 y 1:61 en dos hectáreas, en los bosques de División-Montecarmelo y Macho Mora-Salitre respectivamente. Los resultados muestran que los bosques estudiados son altamente homogéneos, indicando la aparición de una especie nueva cada 11 y 36 individuos en una hectárea y 18 y 61 árboles por cada especie nueva en dos hectáreas. El bosque más diverso es el de División-Montecarmelo y el más homogéneo el de Macho Mora-Salitre. Los bosques Asunción-Encierro y Villa Mills 2 presentan un comportamiento similar, asimismo los de Macho Gaff-Salsipuedes y Villa Mills 1, siendo los primeros más homogéneos que los segundos. En la Figura 2b se muestran las curvas área-cociente de mezcla de todos los bosques.

3.2 Composición florística e importancia ecológica de las especies

La composición florística de los bosques estudiados y la importancia ecológica de las diferentes especies, evaluada mediante el Índice de Valor de Importancia (IVI) de Curtis y McIntosh (1950), se muestra en el Cuadro 3. La Figura 3 permite una mejor visualización de la importancia relativa de los componentes. Se observa que en todas las comunidades una o dos especies del género *Quercus* definen la estructura florística y representan entre 36% (División-Montecarmelo) y 58% (Macho Mora-Salitre) del IVI. El análisis de las cinco especies de mayor peso ecológico en cada bosque indica que el *Q. copeyensis* es una especie común en todos, aunque su participación difiere de uno a otro. Su importancia va creciendo a medida que aumenta la altitud hasta aproximadamente 2 700 msnm, a partir de donde disminuye su importancia. Su hábitat óptimo parece estar entre 2 500 y 2 700 msnm. Según Flores (1990), basada en Standley (1884), Woodson (1943), Burguer (1971 y 1990), Holdridge y Poveda (1975) y Kapelle *et al.* (en prep.), la distribución de esta especie está entre 1 800-3 000 msnm, mientras que Jiménez *et al.* (1988) la citan entre 1 600 a 3 000 msnm. El *Q. costaricensis* se presenta a partir de 2 600 hasta 2 850 msnm, en los sitios de Macho Gaff-Salsipuedes, Villa Mills 1 y 2 y Asunción-Encierro. La mayor importancia ecológica la presenta en Asunción-Encierro y Villa Mills 2, en orden descendente, mientras que en Macho Gaff-Salsipuedes y Villa Mills 1 es insignificante. Flores (1990) y Jiménez *et al.* (1988) citan el límite inferior de esta especie a 2 200 msnm y el superior a 3 400 msnm según la primera autora y 3 300 msnm según los segundos; *Q. seemannii* aparece únicamente en dos sitios: Macho Mora-Salitre y División-Montecarmelo, con mayor importancia en el primero que en el segundo. Para esta especie Flores (1990) y Jiménez *et al.* (1988) citan el límite altitudinal inferior a 1 000 y 1 100 msnm respectivamente y el superior a 3 100 msnm.

Cuadro 3. Índice de valor de importancia de las especies de los seis bosques estudiados, a partir de 10 cm de d.

ESPECIES	SITIOS					
	División- Montecarmelo	Macho Mora- Salitre	Macho Gaff- Salsipuedes	Villa Mills 1	Villa Mills 2	Asunción- Encierro
<i>Quercus copeyensis</i>	62,5	101,4	125,3	166,1	74,6	23,9
<i>Quercus seemannii</i>	47,2	71,9				
<i>Styrax argenteus</i>	18,6	10,5	5,1	23,3	18,6	5,5
<i>Magnolia sororum</i>	15,9	13,6	1,6	1,1		
<i>Ocotea insularis</i>	13,2					
<i>Tovomita sp.</i>	11,8					
<i>Ladenbergia breneisii</i>	9,8					
<i>Drimys granadensis</i>	9,1	6,0	3,1	4,9	5,8	17,4
<i>Macrohasseltia macrotherantha</i>	9,1					
<i>Alchornea latifolia</i>	8,7					
<i>Billia hippocastanum</i>	8,3					
<i>Guatteria oliviformis</i>	6,1					
<i>Cleyera theaeoides</i>	6,0	16,7	2,9	8,0	3,8	4,9
<i>Viburnum costaricanum</i>	5,6	0,8	0,4	1,0	0,5	
<i>Styrax glabrescens</i>	5,0					
<i>Clusia spp.</i>	4,3	5,5	0,4			
<i>Lauraceae sp. 1</i>	3,6					
<i>Prunus annularis</i>	2,4					
<i>Cecropia polyphlebia</i>	2,3					
<i>Nectandra smithii</i>	2,3					
<i>Trichilia havanensis</i>	2,2			1,5	0,4	
<i>Microtropis occidentalis</i>	2,2					
<i>Aiouea talamancensis</i>	2,2					
<i>Symplocos austin-smithi</i>	2,2					
<i>Ilex discolor var. lamprophylla</i>	2,2	5,2	2,6	1,5	3,4	1,0
<i>Cyatheo gracilis</i>	2,1		17,3	1,6	3,6	6,2
<i>Miconia dolichopoda</i>	2,0					
<i>Nectandra sinuata</i>		23,6				
<i>Vaccinium consanguineum</i>		18,3	5,2	4,2	8,3	15,7
<i>Grammadenia pellucido-punctata</i>		8,5	0,6			
<i>Prunus cornifolia</i>		5,2	5,7	3,9	9,1	
<i>Weinmannia pinnata</i>		4,3	0,5			
<i>Ilex pallida</i>		2,7	10,9	10,9	15,8	6,6
<i>Ardisia glanduloso-marginata</i>		2,5		1,0		
<i>Nectandra sp. 1</i>		0,8				
<i>Schefflera pittieri</i>		0,8	5,7	3,0	2,4	6,0
<i>Zanthoxylum chiriquinum</i>		0,8		1,0	1,1	2,1
<i>Palicourea adusta</i>		0,5	0,4	1,6		
<i>Oreopanax capitatum</i>		0,4				
<i>Grammadenia myricoides</i>		0,4	7,1	2,0	9,0	26,4

Cuadro 3. Continuación...

ESPECIES	SITIOS					
	División- Montecarmelo	Nacho Mora- Salitre	Nacho Gaff- Salsipuedes	Villa Mills 1	Villa Mills 2	Asunción- Encierro
<i>Ocotea austinii</i>			27,6	16,1	22,8	
<i>Ocotea pittieri</i>			27,2	6,3	5,7	2,7
<i>Weinmannia karsteniana</i>			19,0			
<i>Miconia sp. 2</i>			13,4			
<i>Clethra molinae</i>			7,3	1,0	5,6	11,4
<i>Symplocos serrulata</i>			5,0	1,1	3,0	1,5
<i>Podocarpus macrostachyus</i>			2,3	4,8	8,0	
<i>Dendropanax querceti</i>			1,4			
<i>Quercus costaricensis</i>			0,7	2,4	72,8	128,6
<i>Brunellia costaricensis</i>			0,6			
<i>Ocotea calophylla</i>			0,4			
<i>Weinmannia trianaea</i>				21,6	16,4	28,5
<i>Zanthoxylum melanostictum</i>				3,6	2,3	
<i>Ardisia compressa</i>				2,0	0,4	
<i>Rhamnus oreodendron</i>				1,5	4,8	0,5
<i>Hedyosmum calloso-serratum</i>				1,4	0,4	
<i>Myrcianthes storkii</i>				1,0		
<i>Aegiphyla odontophylla</i>				0,5		
<i>Hedyosmum mexicanum</i>				0,5		
<i>Miconia schnellii</i>				0,5		
<i>Ocotea austinii</i>						9,4
<i>Fuschia arborescens</i>						1,2

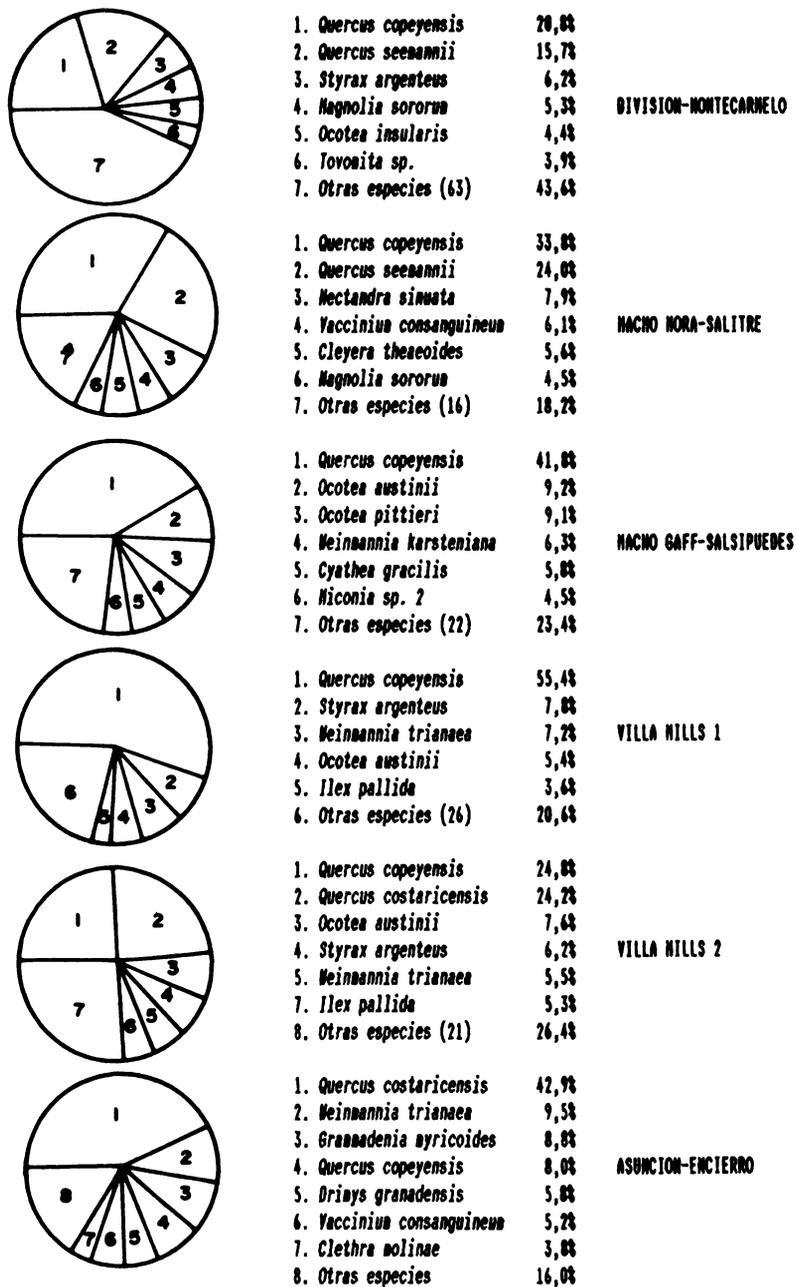


Figura 3. Representación porcentual del índice de valor de importancia del conjunto de individuos con d mayor o igual a 10 cm.

Magnolia sororum ocurre en División-Montecarmelo, Macho Mora-Salitre, Macho Gaff-Salsipuedes y Villa Mills 2, aunque presenta una participación importante únicamente en los dos primeros bosques; según los resultados obtenidos por este estudio, los reportados por Jiménez *et al.* (1988) y la distribución altitudinal citada por Flores (1990), el límite superior de esta especie se ubica alrededor de 2 700 msnm. La última autora ubica el límite inferior a 1 100 msnm. La especie *Styrax argenteus* aunque ocurre en todos los bosques parece tener su zona de óptimo desarrollo alrededor de 2 700 msnm. Flores (1990) reporta la distribución altitudinal de esta especie entre 500 y 2 800 msnm. *Ocotea austinii* está presente en Macho Gaff-Salsipuedes, Villa Mills 2 y 1 en orden decreciente de importancia. Otras dos especies que aparecen en todos los sitios son *Drimys granadensis* y *Cleyera theaeoides*. La primera muestra su mejor desarrollo en Asunción-Encierro aproximadamente a 2 850 msnm. La distribución altitudinal es reportada por Flores (1990) entre 1 200 y 3 000 msnm; la segunda presenta la mayor importancia en Macho Mora-Salitre a 2 550 msnm aproximadamente. Flores (1990) la ubica entre 1 300 a 3 000 msnm. En Macho Mora-Salitre, Macho Gaff-Salsipuedes, Villa Mills 1 y 2 y Asunción-Encierro aparece *Vaccinium consanguineum*, la mayor importancia la presenta en los dos sitios extremos altitudinalmente: Macho Mora-Salitre (2 550 msnm) y Asunción-Encierro (2 850 msnm). Flores (1990) cita entre 1 500 y 3 100 msnm la distribución altitudinal de esta especie.

La especie *Weinmannia trianaea* ocurre en Villa Mills 1 y 2 y Asunción-Encierro. Al igual que *D. granadensis* esta especie presenta su mejor desarrollo en Asunción-Encierro. *W. karsteniana*, por su parte, aparece únicamente en Macho Gaff-Salsipuedes donde ocupa el cuarto lugar de la importancia ecológica. Flores (1990) cita la distribución altitudinal de la primera especie entre 2 000 y 3 200 msnm y de la segunda entre 2 200 y 2 700 msnm.

Ocotea pittieri muestra participación en Macho Gaff-Salsipuedes (donde presenta la mayor importancia), Villa Mills 1 y 2 y Asunción-Encierro. *Grammadenia myricoides* se presenta en los mismos sitios que *O. pittieri* y se comporta en cuanto a su importancia ecológica similarmente a *D. granadensis* y *W. trianaea*. *Ilex pallida* tiene similar distribución que *V. consanguineum*; su hábitat óptimo parece ocurrir en Macho Gaff-Salsipuedes y Villa Mills 1 y 2. Flores (1990) la reporta entre 2 300 a 3 100 msnm.

Es notable la importancia ecológica del helecho arborescente *Cyathea gracilis*, quinto lugar en Macho Gaff-Salsipuedes. Ocurre también en los demás sitios a excepción de Macho Mora-Salitre. Las especies *Ocotea insularis* y *Nectandra sinuata* ocupan el quinto y tercer lugar de la importancia ecológica en División-Montecarmelo y Macho Mora-Salitre respectivamente. No se reportan en los otros sitios estudiados.

La ordenación del análisis de componentes principales, permite una clara evaluación de las similitudes y diferencias entre los bosques estudiados, fundamentadas en el área basal, de las diez especies de mayor importancia ecológica de cada bosque, en las subparcelas de 20 x 25 m. Este constituye un análisis objetivo que, según Greig-Smith (1983), es imprescindible para evaluar adecuadamente el grado de similitud entre

comunidades de plantas. La Figura 4 muestra el gráfico de la ordenación. Se observa que las subparcelas se distribuyen continuamente alrededor de ambos componentes, debido a una alta constancia en la presencia de un grupo de especies que alcanza cerca del 50% del número total incluido en el análisis.

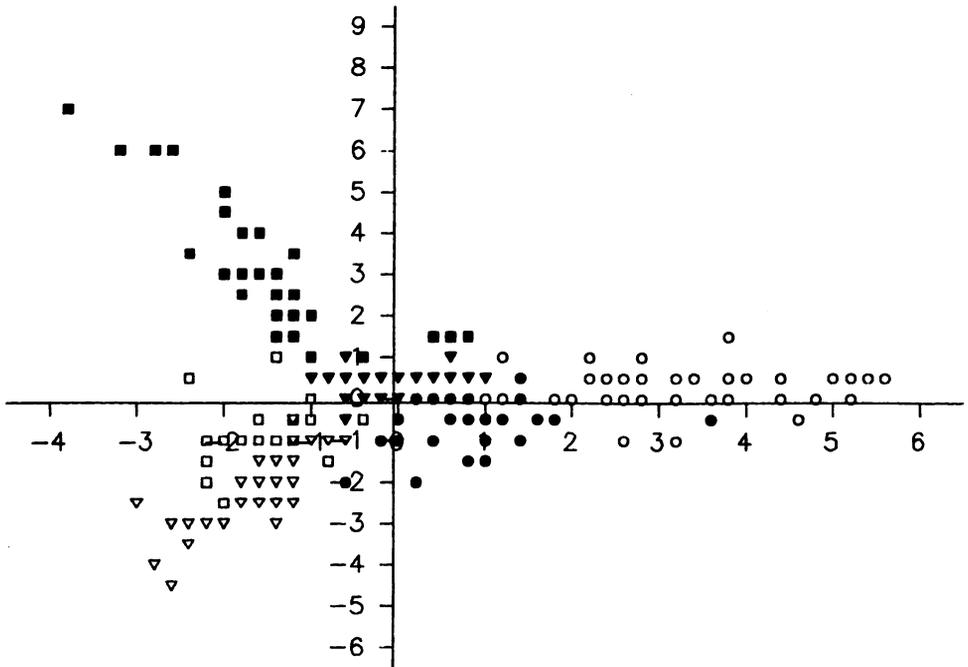


Figura 4. Análisis de componentes principales de seis bosques de altura de la cordillera de Talamanca; las subparcelas fueron ordenadas con base en el área basal de las diez especies más importantes de acuerdo al índice de valor de importancia (IVI).

(Los círculos abiertos representan al bosque División-Montecarmelo y los cerrados al bosque Macho Mora-Salitre; los triángulos abiertos al bosque Asunción-Encierro y los cerrados al bosque Villa Mills 1; los cuadrados abiertos al bosque Villa Mills 2 y los cerrados al bosque Macho Gaff-Salsipuedes).

El componente 1 separa parcialmente al bosque de División-Montecarmelo de los otros. Cinco de las especies con mayor peso en este componente, están en estrecha relación con este bosque: *Quercus seemannii*, *Magnolia sororum*, *Tovomita* sp., *Ladenbergia brenessii* y *Macrohaseltia macrotherantha*. Las tres últimas, particularmente, son exclusivas del mismo. El componente 2 separa algunas subparcelas del bosque de Macho Gaff-Salsipuedes, en donde, las especies *Weinmannia karsteniana*, que es exclusiva de este bosque, *Ocotea pittieri*, con participación importante únicamente en Macho Gaff-Salsipuedes y Villa Mills 1 y el helecho arborescente *Cyathea gracilis*, el cual está dentro de las diez especies más importantes sólo en Macho Gaff-Salsipuedes, están altamente relacionadas con estas subparcelas.

Según los resultados del análisis de componentes principales, los bosques estudiados presentan una continuidad en la vegetación, dada por la presencia de un grupo de especies conformado por *Quercus copeyensis*, *Styrax argenteus*, *Drimys granadensis*, *Cleyera theaeoides*, *Vaccinium consanguineum*, *Grammadenia myricoides*, *Weinmannia trianaea*, *Ocotea austinii*, *Ilex pallida* y *Ocotea pittieri*, abundantemente representadas, por lo menos, en cuatro de los seis bosques estudiados. Sin embargo, a pesar de esta continuidad, se presenta también cierta variación en el grupo de especies dominantes de cada bosque. La misma se presenta principalmente, en los bosques de División-Montecarmelo y en Macho Gaff-Salsipuedes y aunque los levantamientos hechos no son estadísticamente confiables para obtener conclusiones definitivas, se puede inferir, según se verá en la discusión, que diferencias de altitud (y consecuentemente condiciones variables de temperatura), diferencias de suelo, el grado de humedad de los bosques, así como, la historia geológica de la cordillera de Talamanca, son responsables de tal variación.

3.3 Parámetros dasométricos de la estructura horizontal

El resumen de los parámetros dasométricos de los bosques estudiados se encuentran en el Cuadro 4. El número de individuos por hectárea varía de 407 en Macho Gaff-Salsipuedes a 670 en Macho Mora-Salitre. Otros autores citados en el Cuadro 5, reportan cifras que se ubican dentro del ámbito señalado o superior a éste, para el mismo conjunto diamétrico.

Cuadro 4. Resumen de los parámetros dasométricos para el conjunto de árboles con d mayor o igual a 10 cm.

Sitio	Arboles (N/ha)	Area basal (m ² /ha)	Volumen hasta base copa (m ³ /ha)
División-Montecarmelo	613,5	40,4	391,1
Macho Mora-Salitre	670,0	48,3	546,5
Macho Gaff-Salsipuedes	406,9	42,6	508,1
Villa Mills 1	456,5	51,8	707,1
Villa Mills 2	524,5	46,6	553,4
Asunción-Encierro	409,0	36,7	401,0

Los valores de área basal oscilan entre 36,7 m²/ha (Asunción-Encierro) a 51,8 m² (Villa Mills 1). El volumen hasta la base de la copa presenta las cifras de 391,1 m³ (División-Montecarmelo) y 707,1 m³/ha (Villa Mills 1).

En el Cuadro 5 se observan valores de área basal reportados por otros autores para bosques de altura. Para la vegetación ≥ 10 cm las cifras se ubican dentro del ámbito señalado, a excepción de Ramírez *et al.* (1982), quien reporta cifras muy superiores a las citadas en el cuadro y a las de este estudio.

Cuadro 5. Resumen de los parámetros dasométricos encontrados por otros autores en bosques de altura. Los datos se presentan en orden ascendente del diámetro mínimo considerado.

Autor	Lugar	Altitud (msnm)	Diámetro mínimo (cm)	Número ár- boles (N/ha)	Area basal (m ² /ha)
Hémez y Sáenz, 1986	Nacho Mora ^{1/}	2550	5	1476	51,2
	Asunción ^{1/}	2850	5	734	38,0
Vega, 1966	Sierra Boyacá ^{2/}	2300	10	494	38,0
Holdridge <i>et al.</i> , 1971	Villa Mills ^{1/}	3000	10	612	44,0
Hoheisel, 1976	San Eusebio ^{3/}	2400	10	859	40,7
Bockor, 1979	La Carbonera ^{1/}	2250-2550	10	741	35,6
Ramírez <i>et al.</i> , 1982	Parque La Amstad ^{1/}	2500-3000	10	512-885	63,0-87,0
Rollet, 1984	La Carbonera ^{3/}	2250-2550	10	741	40,0
Jiménez, 1984	San Gerardo de Dota ^{1/}	2650	10	442	47,0
Blaser, 1987	Villa Mills ^{1/}	2700	10	455-512	48,3-52,0
Jiménez <i>et al.</i> , 1988	San Gerardo de Dota ^{1/}	2650	10	505	49,0
Hémez y Sáenz, 1986	Nacho Mora ^{1/}	2550	30	175	37,4
	Asunción ^{1/}	2850	30	109	30,7

^{1/} Costa Rica ^{2/} Colombia ^{3/} Venezuela

La especie *Quercus copeyensis* presenta los individuos más gruesos en los bosques de División-Montecarmelo, Macho Gaff-Salsipuedes, Villa Mills 1 y Villa Mills 2; *Q. seemannii* en Macho Mora-Salitre y *Q. costaricensis* en Asunción-Encierro.

La distribución del número de árboles por clases diamétricas se expresa en el Cuadro 6 y su representación semilogarítmica en la Figura 5. El número de árboles entre 10-19,9 cm oscila entre 48% (Villa Mills 1) a 65% (División-Montecarmelo). Entre 10-39,9 cm el ámbito está entre 79 (Villa Mills 1) y 89% (División-Montecarmelo). A partir de 60 cm ocurre una acumulación de individuos en todos los bosques con excepción de Macho Mora-Salitre, donde el número presente muestra ser muy superior en todos los casos a la categoría inmediatamente inferior (50-60 cm).

Cuadro 6. Distribución del número de árboles por clases diamétricas para el conjunto de árboles con d mayor o igual a 10 cm.

Sitios	Clases diamétricas									
	10- 19,9	20- 29,9	30- 39,9	40- 49,9	50- 59,9	60- 69,9	70- 79,9	80- 89,9	90- 99,9	>:100
División-Montecarmelo	396,5	107,5	40,0	20,0	12,0	7,0	13,5	5,5	4,5	7,0
Macho Mora-Salitre	375,0	119,0	63,0	37,0	36,5	10,5	10,5	5,5	3,0	2,0
Macho Gaff-Salsipuedes	235,7	67,4	24,9	14,7	10,3	11,8	13,7	13,7	4,9	10,4
Villa Mills 1	220,5	98,5	40,0	27,5	12,0	12,5	11,5	14,0	11,0	9,0
Villa Mills 2	307,0	75,5	43,0	28,5	21,0	16,0	16,5	7,0	4,5	5,5
Asunción-Encierro	242,0	58,0	29,0	27,0	14,5	13,5	9,0	3,5	4,5	4,5

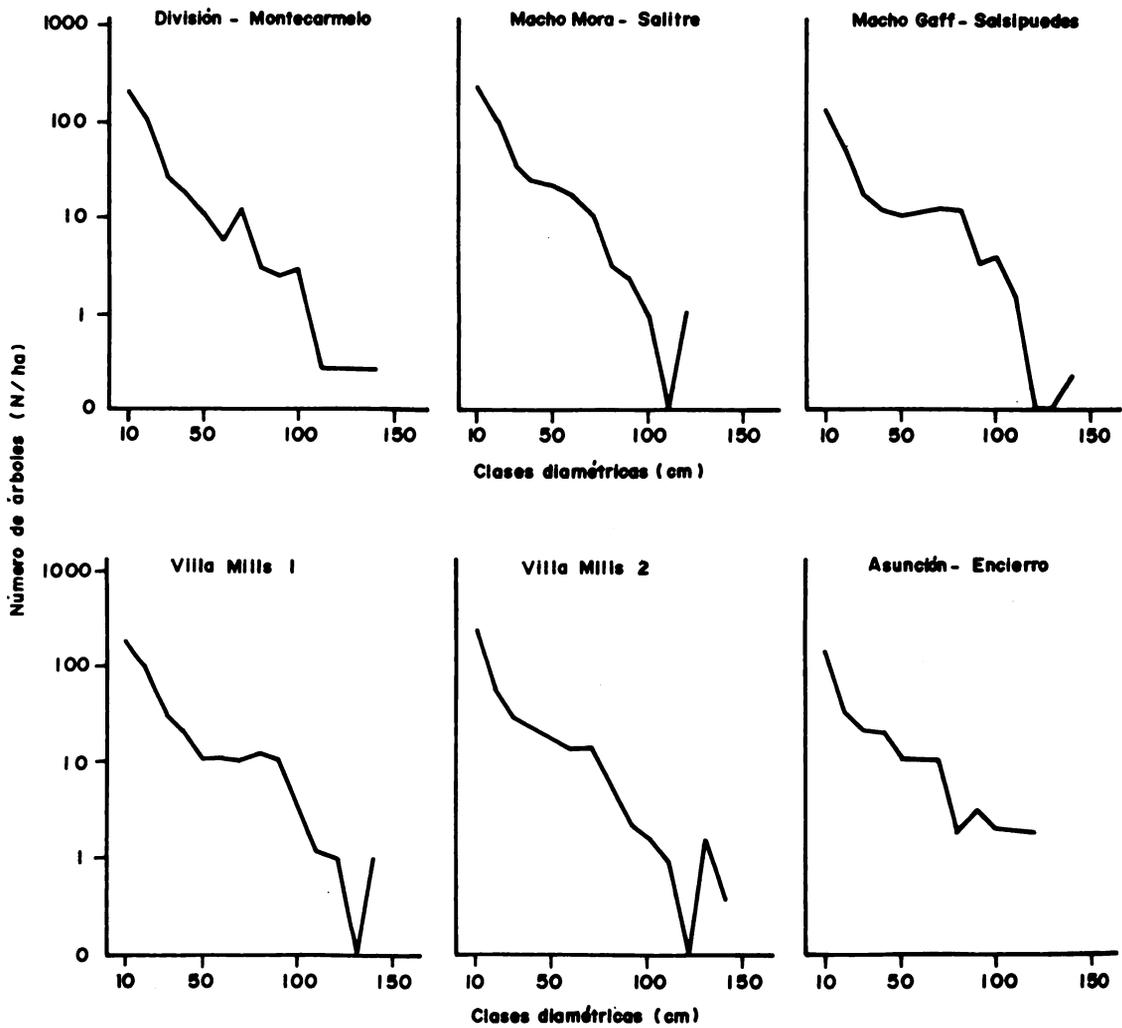
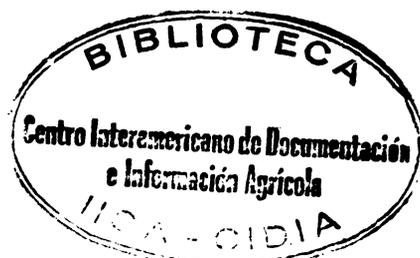


Figura 5. Distribución semilogarítmica del número de árboles por clases diamétricas para el conjunto de individuos con d mayor o igual a 10 cm.

La distribución del área basal en categorías diamétricas para el conjunto de la vegetación mayor o igual a 10 cm de d, se presenta en el Cuadro 7 y la Figura 6. Siguiendo el análisis hecho para el número de árboles se tiene que el área basal de la primera categoría diamétrica oscila entre 7% (Villa Mills 1) a 15% (División-Montecarmelo). En la categoría 10-39,9 cm los porcentajes están entre 20% (Macho Gaff-Salsipuedes) a 35% (División-Montecarmelo y Macho Mora-Salitre). La acumulación de área basal a partir de 60 cm está entre 37% (Macho Mora-Salitre) y 69% (Macho Gaff-Salsipuedes).

Cuadro 7. Distribución del área basal por clases diamétricas para el conjunto de árboles con d mayor o igual a 10 cm.

Sitios	Clases diamétricas									
	10-19,9	20-29,9	30-39,9	40-49,9	50-59,9	60-69,9	70-79,9	80-89,9	90-99,9	≥100
División-Montecarmelo	5,9	4,7	3,6	3,4	2,8	2,3	5,8	2,8	3,0	3,6
Macho Mora-Salitre	5,5	5,4	5,7	5,6	8,5	6,0	4,5	3,0	2,1	2,0
Macho Gaff-Salsipuedes	3,2	2,9	2,3	2,2	2,5	3,8	5,9	7,0	3,3	9,3
Villa Mills 1	3,4	4,4	3,7	4,3	2,9	4,6	5,4	7,6	7,6	8,8
Villa Mills 2	4,4	3,3	4,8	4,3	4,8	5,3	7,7	3,9	3,0	7,0
Asunción-Encierro	3,3	2,6	2,9	3,9	3,8	4,4	3,9	1,9	3,2	7,4



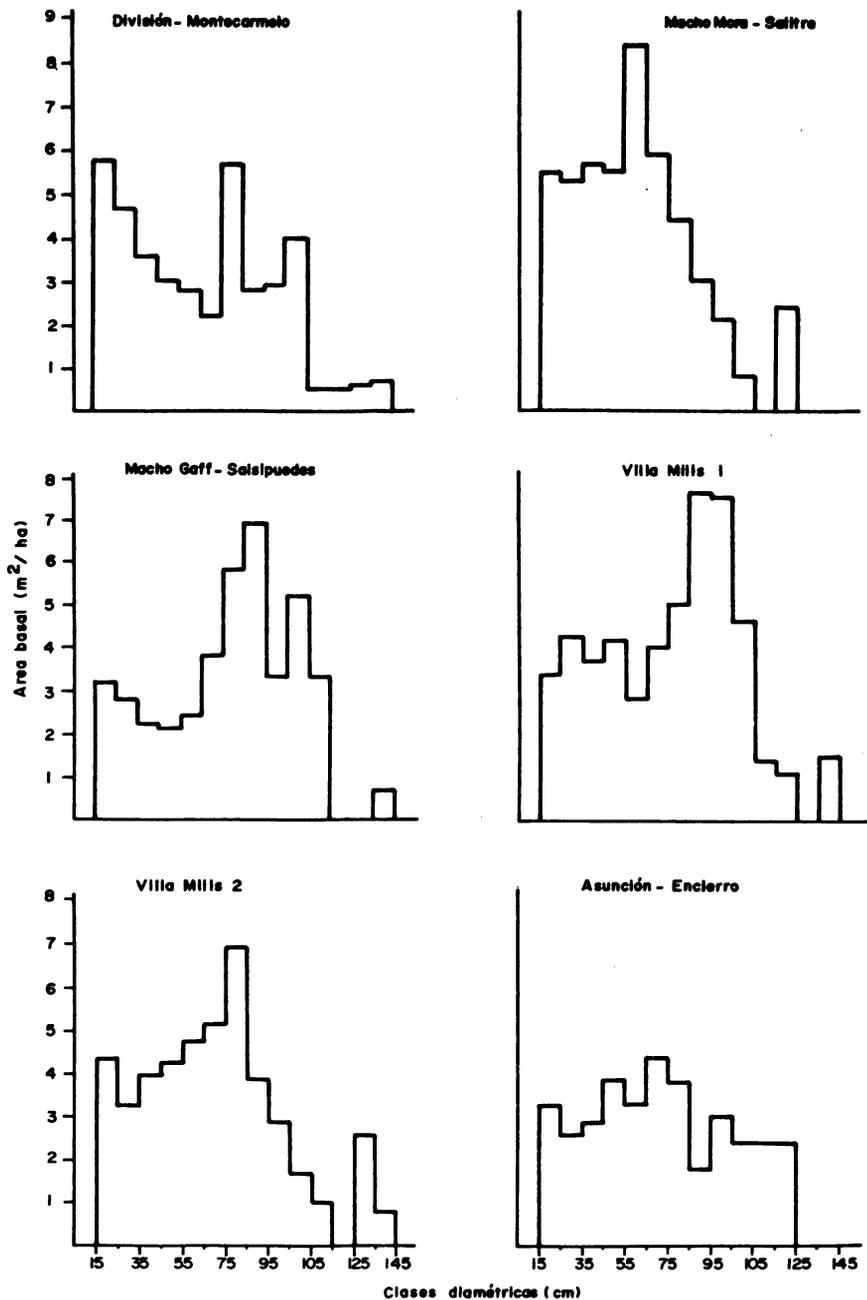


Figura 6. Distribución del área basal por clases diamétricas para el conjunto de individuos con d mayor o igual a 10 cm.

4. DISCUSION

4.1 Riqueza y diversidad florística

El bosque de División-Montecarmelo (Bosque Pluvial Montano Bajo) presenta aproximadamente un 50% de especies exclusivas, lo cual lo diferencia en cuanto a su riqueza y diversidad florística de los demás bosques estudiados, propios de la zona de vida Bosque Pluvial Montano. Así, la curva área-especie del bosque de División-Montecarmelo, indica que para captar la riqueza florística de una comunidad boscosa del piso montano bajo a partir de 10 cm de d, es necesario una superficie de por lo menos dos hectáreas, mientras que para las comunidades del piso montano, una superficie de algo más de una hectárea es suficiente para tal propósito.

El comportamiento mostrado por las curvas área-especie difiere totalmente del que caracteriza los bosques propios de tierras bajas, en donde autores tales como Vega (1968), Marmillod (1982), Rollet (1980), Salcedo (1986), Cárdenas (1986), Freitas (1986), Finegan y Guillén (en prep.) y Finegan *et al.* (en prep.), han encontrado que el número de especies continúa creciendo a medida que aumenta la superficie de levantamiento. En términos generales, se puede decir que los bosques de altura son mucho más pobres en especies que los bosques primarios de bajura. Solamente, en el bosque de menor altitud (División-Montecarmelo 2 100 msnm), la riqueza florística se asemeja a la de los bosques secundarios de bajura estudiados por Finegan y Guillén (en prep.) y Finegan *et al.* (en prep.).

Los cocientes de mezcla de División-Montecarmelo (1:11 y 1:18 en una y dos hectáreas respectivamente) confirma la mayor heterogeneidad que caracteriza a este bosque con respecto a los demás. La alta homogeneidad que caracteriza a Macho Mora-Salitre se debe al elevado número de árboles por hectárea, más que a un reducido número de especies.

Los cocientes de mezcla de estas comunidades boscosas corresponden aproximadamente al valor 1:20 encontrado por Vega (1966), en los bosques de *Quercus* de la Sierra Boyacá, Colombia, a su vez difieren grandemente de los valores encontrados para bosques de bajura por Marmillod (1982), Salcedo (1986), Cárdenas (1986) y Freitas (1986).

4.2 Composición florística e importancia ecológica de las especies

El análisis de la composición e importancia ecológica de las especies, muestra que en cada comunidad una o dos especies del género *Quercus* determinan la estructura florística de dicha comunidad; *Q. copeyensis* es una especie común en todos los bosques, pero su participación en la estructura florística difiere entre ellas. Su zona de óptimo desarrollo parece ubicarse en altitudes inferiores al *Q. costaricensis*. Dentro de la zona de común ocurrencia (Villa Mills 1 y 2) y a altitudes idénticas, el factor suelo podría explicar las diferencias en el valor de importancia de ambas (ver Blaser 1987).

El *Q. seemannii* aparece en los sitios de División-Montecarmelo y Macho Mora-Salitre (hasta aproximadamente 2 600 msnm), mientras que *Q. costaricensis* aparece a partir de tal altitud, aproximadamente. La

importancia alcanzada por el helecho arborescente *Cyathea gracilis*, que crece mejor en sitios húmedos, (Kroener, 1968; Blaser, 1987 y observaciones personales), en Macho Gaff-Salsipuedes, podría deberse a que este es un bosque sumamente húmedo, encontrándose las capas orgánica y mineral del suelo siempre saturadas con agua.

El número de especies es notablemente más alto en el bosque de menor altitud (División-Montecarmelo). Las especies dominantes del dosel inferior, corresponden, al igual que en los demás bosques estudiados, a las del género *Quercus*, representante de los géneros holárticos. Sin embargo, en los estratos inferiores de este bosque, se presentan especies características de géneros tropicales de familias tales como Annonaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae y Guttiferae, entre otras.

De acuerdo con lo anteriormente expuesto y considerando las limitaciones del caso, hipotéticamente se podría decir que la distribución de las especies de los bosques estudiados, tiene explicación en las diferencias de altitud (y consecuentemente en las condiciones variables de temperatura), diferencias de suelo, el grado de humedad de los bosques, así como, en la historia geológica de la cordillera de Talamanca. Aquí, al igual que en diversos lugares de la cordillera de los Andes (ver Livingstone, 1980), han ocurrido cambios de migración vertical, en y entre las edades de hielo del Pleistoceno. Según el autor citado, en Costa Rica hay claras evidencias de que el bosque montano de *Quercus*, fue reemplazado a 2 400 msnm por vegetación abierta de páramo, quedando el límite del bosque por lo menos 650 m más bajo que en la actualidad. Análisis palinológicos de la turbera La Chonta (2 310 msnm), en la cordillera de Talamanca, realizados por Martin (1964) y Cleef *et al.* (1990), y que revelan la historia ambiental de aproximadamente los últimos 30 000 años, indican desplazamientos ambientales de las zonas de vegetación.

Es probable, entonces, que los desplazamientos de la vegetación no hayan terminado y que, en los bosques estudiados, todavía hay especies que no han llegado a su límite altitudinal superior. Si este fuera el caso, las comunidades boscosas estudiadas, no podrían ser consideradas asociaciones florísticas en el sentido de Braun Blanquet (1979), tal y como lo consideran Kappelle *et al.* (1989).

4.3 Parámetros dasométricos de la estructura horizontal

Los valores del número de individuos, área basal y volumen hasta la base de la copa de los seis bosques estudiados, concuerdan en términos generales con los encontrados por otros autores en bosques de altura. Comparativamente las cifras muestran ser superiores a los valores promedio encontrados en bosques de bajura primarios, explotados y secundarios, citados por muchos autores tales como Rollet (1974), Veillón (1965), Veillón *et al.* (1976); Uhl y Murphy (1981), Freitas (1986), Salcedo (1986) Cárdenas (1986), Finegan y Sabogal (1988); Finegan y Manta (en prep.), Finegan *et al.* (en prep.).

Lo anterior confirma lo expresado por Rollet (1984) en el sentido de que los valores promedio del número de árboles, área basal y volumen de los bosques de altura son mucho mayores que los valores promedio que caracterizan los bosques de bajura.

Los valores más altos de área basal y volumen hasta la base de la copa aparecen en los sitios levantados entre 2 500-2 750 msnm. Los valores más bajos los reportan los sitios en los extremos de los ámbitos altitudinales (División-Montecarmelo y Asunción-Encierro). Este comportamiento puede explicarse tentativamente al considerar que al aumentar la altitud sobre el nivel del mar el crecimiento de los árboles es más lento, pero su vida más larga, lo que se traduce en un mayor desarrollo, hasta llegar a una faja óptima que se podría ubicar entre 2 500-2 700 msnm, donde ocurren los rodales más densos y de mayor volumen de madera. Luego se observa una disminución en la producción total hacia el límite del bosque con el páramo, con crecimientos detenidos por factores climáticos más adversos (heladas, vientos, menor precipitación).

La representación semilogarítmica de la distribución del número de árboles por clases diamétricas permite detectar en todos los bosques, a excepción de Macho Mora-Salitre, una concentración de individuos gruesos muy superior a la distribución de un bosque de bajura. Lo anterior podría ser el resultado de la mayor longevidad de los árboles y una menor cantidad de caída de árboles gruesos en relación con los bosques bajos.

El comportamiento citado se observa en la Figura 6, donde las distribuciones muestran una e inclusive dos jorobas en los diámetros gruesos, contrarias a una distribución donde el número de individuos disminuye regularmente y que, según Rollet (1984) es característica de una comunidad en equilibrio.

El número de individuos pertenecientes a las especies del género *Quercus*, oscila entre 32% (Macho Gaff-Salsipuedes) y 65% (Villa Mills 1). Las cifras para el área basal se encuentran entre 70% (División-Montecarmelo) y 88% (Villa Mills 1). El *Q. copeyensis* es la especie más abundante a excepción del bosque de Asunción-Encierro, donde el *Q. costaricensis* lo supera. En Macho Gaff-Salsipuedes llama la atención que aunque la abundancia de esta especie, es la menor de todos los bosques, el aporte de área basal está dentro de los mayores. Es de esperar que, los cincuenta y cinco árboles por hectárea, a partir de 60 cm de d, encontrados en este bosque y semejante únicamente al número encontrado en el de Villa Mills 1 (ver Cuadro 6), sean exclusivamente de esta especie.

Considerando en conjunto todas las especies comerciales (según la lista de Blaser, 1987), el número de árboles aumenta a 53% (División-Montecarmelo) y 79% (Villa Mills 1) y el área basal alcanza entre 75 y 95% para los mismos bosques, respectivamente. En el bosque de División-Montecarmelo, estas cifras podrían aumentar si se consideran como comerciales, algunas especies no encontradas en los bosques estudiados por Blaser y que presentan potencial para ello. Los resultados señalados, son ligeramente menores a los indicados por Jiménez *et al.* (1988), quienes reportan un 86 y 97% para el número de individuos y el área basal respectivamente, en un robledal de San Gerardo de Dota, Costa Rica.

De los resultados expuestos anteriormente, se deduce, que el número de individuos y el área basal de las especies no comerciales alcanzan valores entre 47 y 21% y entre 25% y 5% respectivamente en los bosques de División-Montecarmelo y Villa Mills 1.

4.4 Consideraciones silviculturales

La simplicidad florística y estructural que caracterizan a los bosques estudiados, los convierte en una excepción con respecto a los de tierras bajas tropicales, sin considerar aquellos situados en condiciones edáficas especiales.

En los bosques estudiados, todas las especies que alcanzan diámetros comerciales, tienen mercado actual o potencial (Blaser, 1987). El número de especies comerciales es mucho menor en éstos, que en un bosque de bajura, lo cual significa que la biomasa aprovechable está concentrada en pocas especies, que por lo general, se distribuyen agrupadamente. Según los resultados mostrados por esta investigación, las cifras del número de árboles y del área basal de las especies comerciales, alcanzan valores entre 53 y 79% y entre 75 y 95%, respectivamente. Además, el porcentaje de fustes aprovechables es muy alto (ver Blaser, 1987). En este sentido, no se hacen necesarias las medidas de domesticación propuestas por Lamprecht (1990); se hacen necesarias solamente, según lo recomienda este autor, medidas tendientes a eliminar individuos enfermos, mal formados etc.

El hecho anterior, tiene implicaciones importantes para las intervenciones silviculturales en el sentido de que no se podría favorecer a la masa comercial, únicamente a través de un tratamiento de refinamiento (eliminación de todos los árboles no comerciales a partir de un diámetro determinado), pues la reducción del área basal no sería suficiente (Dawkins, 1958). En estas circunstancias, cualquier tratamiento silvicultural deberá involucrar la eliminación de árboles comerciales, en cuyo caso, deben considerarse criterios de especie, tamaño, forma, salud, competencia manifiesta con otro(s) árbol(es) mejor situado(s) o ubicado(s) (ver Hutchinson, 1987).

La distribución diamétrica en forma de J invertida, típica de un bosque irregular no intervenido, que caracteriza estos bosques y el alto porcentaje de regeneración entre 10 y 39,9 cm de d, permiten deducir que los posibles tratamientos silviculturales por aplicar en estos bosques deberían estar basados en el manejo de la regeneración natural establecida. En San Gerardo de Dota, Jiménez *et al.* (1988), llegan a esta misma consideración al encontrar valores de regeneración deseable entre 2 y 10 cm de d mucho más altos que los mínimos señalados por la literatura. Debido a la acumulación de material de diámetros gruesos, encontrada en estos bosques, donde algunos árboles posiblemente ya tienen estancado su crecimiento, un primer aprovechamiento de los mismos debería dirigirse hacia la eliminación de este material. Se favorecería así, aquellos individuos más jóvenes, que con mejores condiciones de luz y nutrientes podrían aumentar su crecimiento.

Otro punto por considerar a la hora de planificar un aprovechamiento y/o tratamientos silviculturales en los bosques de altura, es el relacionado a la susceptibilidad ecológica que les caracteriza. En efecto, según se indicó en el acápite 2.2, los suelos de las montañas altas de Costa Rica se caracterizan en general, por una alta acidez, bajos contenidos de elementos químicos y alto contenido de aluminio (Blaser, 1987; Chaverri y Rojas, 1985). El primer autor señala, además, que en la biomasa de estos bosques se concentra una alta cantidad de nutrientes. Indica, por ejemplo, una concentración de calcio y potasio solamente en el fuste, de dos hasta cuatro veces la del suelo y humus. La anterior situación, ligada a las altas

precipitaciones y fuertes pendientes, propias de los bosques estudiados, implica que un aprovechamiento muy severo y/o la aplicación de tratamientos silviculturales muy intensos, conducirían conjuntamente con un alto peligro de erosión, a pérdidas irreversibles de nutrimentos, imposibilitándose así, un uso sostenido de la tierra. Por demás está decir, que un cambio en el uso del suelo, resultaría totalmente improcedente.

5. CONCLUSIONES

1. Según los resultados obtenidos se presentan algunas diferencias florísticas-estructurales en los bosques estudiados.
2. Las diferencias florísticas son evidentes entre el bosque situado en la zona de vida Bosque Pluvial Montano Bajo (División-Montecarmelo) y los situados en la zona Bosque Pluvial Montano (Macho Mora-Salitre, Macho Gaff-Salsipuedes, Villa Mills 1 y 2 y Asunción-Encierro). Las diferencias se dan específicamente en a) Composición: de un total de 97 especies encontradas por hectárea a partir de 10 cm de d, el 54% son exclusivas del bosque de División-Montecarmelo. b) Riqueza: según los resultados de la curva área-especie para esta comunidad boscosa se hace necesario un levantamiento de por lo menos dos hectáreas para captar su riqueza florística; para los demás bosques un levantamiento un poco mayor de una hectárea, es suficiente. c) Diversidad: los cocientes de mezcla de la comunidad de División-Montecarmelo muestran que su flora es más heterogénea que la de las comunidades del piso montano.
3. Los bosques son florísticamente más simples que los de tierras bajas; están dominados por una o dos especies del género *Quercus*, que conforman la mayor parte de la estructura florística de las comunidades.
4. Los parámetros dasométricos muestran cifras mayores que las encontradas en bosques tropicales de tierras bajas. Las cifras indican un potencial prometedor para su manejo.
5. Los rodales más densos y de mayor producción de madera se ubican en la faja altitudinal 2 500-2 700 msnm.
6. Un alto porcentaje de los valores del número de árboles, área basal y volumen hasta la base de la copa, están distribuidos en las especies del género *Quercus*. Los porcentajes aumentan si se consideran otras especies comerciales presentes en los bosques.
7. Dadas las condiciones de sitio, pendientes fuertes, precipitaciones altas y suelos altamente susceptibles a la erosión y la situación dasonómica de los bosques, los posibles tratamientos silviculturales por aplicar, con miras a un manejo sostenible, deberían estar basados en el tratamiento de la regeneración natural establecida.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- BEUSEKOM, C.; GORR, C. VAN; SCHMIDT, P. 1987. Bosques tropicales: uso o abuso. Tropenbos 4:12 p.
- BLASER, J. 1987. Standörtliche und waldkundliche Analyse eines Eichenwolkenwaldes (*Quercus* spp.) der Montanstufe in Costa Rica. Dissertation. Göttingen, Alemania, Georg-August-Universität Göttingen. 235 p.
- BOCKOR, I. 1979. Analyse von Baumartenzusammensetzung und Bestandesstrukturen eines andinen Wolkenwaldes in Westvenezuela. Dissertation. Göttingen, Alemania, Georg-August-Universität Göttingen. 138 p.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. Fitosociología; bases para el estudio de las comunidades vegetales. Traducido por J. Lalucat Jo. Madrid, España, Ediciones H. Blume. 820 p.
- CAILLEZ, F. 1980. Estimación del volumen forestal y predicción del rendimiento. Estudio FAO:Montes 22/1. v.1, 92 p.
- CAMACHO C., M. 1990. Estudio fenológico de doce especies arbóreas de los bosques montanos del sector noroccidental de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. (Informe interno). Turrialba, C.R., CATIE. 33 p.
- CAMINO, R. de. 1987. Algunas consideraciones económicas en el manejo de bosques tropicales. In Management of the forests of Tropical America: Prospects and technologies. Washington, D.C., EE.UU., USDA. p. 175-188.
- _____. 1989. Editorial. El Chasqui (C.R.) no. 19:1-2.
- CARDENAS, L. 1986. Estudio ecológico y diagnóstico silvicultural de un bosque de terraza media en la llanura aluvial del río Nanay, Amazonía Peruana. Tesis Mag Sc. Turrialba, C. R., Programa Universidad de Costa Rica/CATIE. 133 p.
- CLEEF, A.M.; HOOGHMSTRA, H.; NOLDUS, G.; KAPPELLE, M. 1990. Historia del clima y la vegetación del último glaciario holoceno de la turbera La Chonta (c.2300 m alt.), cordillera de Talamanca, Costa Rica. Quinto Congreso Latinoamericano de Botánica (5, 1990, La Habana, Cuba). (Resúmenes). s.n.t.
- CURTIS, J.F.; McINTOSH, R.P. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. Ecology (EE.UU.) 31(3):434-450.
- CHAVERRI, A. 1985. El manejo de los bosques tropicales: una necesidad real. Universidad Nacional Autónoma (C.R.). Serie ecología y manejo de la vegetación de altura no. 6. 15 p.

- _____.; ROJAS, I. 1985 . Ensayo de inoculación de plántulas de roble copey (*Quercus copeyensis* Muller) con suelo micorrízico en condiciones de invernadero. (Resultados preliminares). In Ciclo lectivo sobre técnicas de investigación en micorriza. (1., 1985, Turrialba, C.R.). Informe. Turrialba, C.R., CATIE. p.111-130.
- DAWKINS, H.C. 1958. The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda. University of Oxford. Imperial Forestry Institute. Paper no. 34. 155 p.
- FINEGAN, B.; GUILLEN, L. Ecología y silvicultura de los bosques húmedos secundarios en la zona atlántica de Costa Rica. En preparación.
- _____.; OROZCO, L. Vegetational structure and floristics in a neotropical secondary rain forest chronosequence. En preparación.
- _____.; MANTA, M.I. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque en la zona de Sarapiquí, Costa Rica. CATIE (C.R.). Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales. En preparación.
- _____.; SABOGAL, L. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. El Chasqui (C.R.) no. 18: 16-24.
- FLORES D., T. 1990. Clave dendrológica para la vegetación arbórea del piso montano de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Tesis Lic. Heredia, C.R., Universidad Nacional, Escuela de Ciencias Ambientales. 157 p.
- FOOD AND AGRICULTURE OF UNITED NATION. 1968. Guía para la descripción de perfiles de suelo. Roma, Italia. 60 p.
- FREITAS, L.E. 1986. Influencia del aprovechamiento maderero sobre la estructura y composición de un bosque ribereño alto en Jenaro Herrera, Perú. Tesis Ing. For. Iquitos, Perú, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. 175 p.
- FUENTES R., J.L. 1990. Gobierno señaló recursos para la conservación en Talamanca. La República, San José (C.R.); Jun. 27:12A.
- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. Los Angeles, EE.UU., University of California Press. (Studies in Ecology v. 9). 359 p.
- HARTSHORN, G. *et al.* 1982. Costa Rica- Perfil ambiental; estudio de campo. San José, C.R., Centro Científico Tropical-AID. 152 p.
- _____.; SIMEONE, R.; TOSI JUNIOR, J.A. 1987. Manejo para rendimiento sostenido de bosques naturales. Una sipnosis del Proyecto de Desarrollo del Palcazu en la selva central de la Amazonía Peruana. In Management of the forests of Tropical America: Prospects and technologies. Washington, D.C., EE.UU., USDA. p. 235-243.
- HERRERA P., R. 1990. Evaluación financiera del manejo del bosque natural secundario en cinco sitios en Costa Rica. Tesis Mg Sc.. Turrialba, C.R., CATIE. 109 p.

- HOHEISEL, H. 1976. Strukturanalyse und Waldtypengliederung im primären Wolkenwald "San Eusebio" in der Nordkordillere der venezolanischen Anden. Dissertation. Göttingen, Alemania, Geor-August-Universität Göttingen. 108 p.
- HOLDRIDGE, L.R. 1982. Ecología basada en zonas de vida. Trad. de la 1a. edición inglesa por Humberto Jiménez Saa. San José, C.R., IICA. 216 p.
- _____; GRENKE, W.C.; HATHAWAY, W.H.; LIANG, T.; TOSI, J.A. 1971. Forest environments in tropical life zones; a pilot study. New York, EE.UU., Pergamon. 747 p.
- HUTCHINSON, I. 1987. Improvement thinning in natural tropical forests: aspects and institutionalization. In Natural management of tropical moist forests. Ed. by F. Mergen, J. Vincent. New Haven, EE.UU., Yale University. p. 113-133.
- JIMENEZ M., W. 1984. Evolución del crecimiento del *Quercus copeyensis* Müller en un bosque de robles no intervenido en San Gerardo de Dota, Costa Rica. Tesis Lic. Heredia, C.R., Universidad Nacional, Escuela de Ciencias Ambientales. 192 p.
- _____; CHAVERRI, A.; MIRANDA, R.; ROJAS, I. 1988. Aproximaciones silviculturales al manejo de un robledal (*Quercus* spp.) en San Gerardo de Dota, Costa Rica. Turrialba (C.R.) 38(3): 208-214.
- JUNKOV, M. 1984. Localización y valorización de la masa forestal en Costa Rica. San José, C.R., Proyecto DGF-PNUD-FAO-COS/79/001. 78 p.
- KAPPELLE, M.; CLEEF, A.M.; CHAVERRI, A. 1989. Phytosociology of montane *Chusquea-Quercus* forests, cordillera de Talamanca, Costa Rica. Brenesia (C.R.) 32:73-105.
- KROENER, H.E. 1968. Die Verbreitung der echten Baumfarne (Cyatheaceen) und ihre klimaökologischen Voraussetzungen. Dissertation PhD. Bonn, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität. 269 p.
- LAMPRECHT, H. 1990. Silvicultura en los trópicos; los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas - posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Trad. por Antonio Carrillo. Eschborn, Alemania, Cooperación Técnica - República Federal de Alemania. 335 p.
- LIVINGSTONE, D.A. 1980. Paleografía y paleoclimatología. In Ecosistemas de los bosques tropicales; informe sobre el estado de los conocimientos. Roma, Italia, UNESCO-PNUMA-FAO. p. 68-101.
- MALDONADO, T. 1986. La colonización de Taque-Taque, el uso de la tierra y los sistemas agroforestales. Reserva Forestal Río Macho, Costa Rica. Análisis y perspectivas. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., Programa Universidad de Costa Rica/CATIE. 193 p.
- MARMILLOD, D. 1982. Methodik und Ergebnisse von Untersuchungen über Zusammensetzung und Aufbau eines Terrassenwaldes im peruanischen amazonien. Dissertation. Göttingen, Alemania, Georg-August-Universität Göttingen. 198 p.

- MARTIN, P.S. 1964. Paleoclimatology and a tropical pollen profile. In International Congress on Quaternary (6., 1961, Warsaw, Ariz., EE.UU.). Report. Warsaw, Ariz., EE.UU. p. 319-323.
- MARTINEZ H. H.A. 1988. Editorial. El Chasqui (C.R.) no. 17:1.
- MENDEZ G., J.; SAENZ M., L. 1986. Estructura y composición florística de dos comunidades arbóreas de la parte noreste de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Práctica de Especialidad*. Cartago, C.R., Instituto Tecnológico de Costa Rica. 104 p.
- OTAROLA, C.; ALVARADO, A. 1976. Caracterización y clasificación de algunos suelos de la cordillera de Talamanca. San José, C.R., Universidad de Costa Rica, Facultad de Agronomía. 57 p.
- RAMIREZ, M. et al. 1982. Vegetación y zona de vida en la región Pacífica sureste del Parque Internacional La Amistad, sector costarricense. In Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Compendio de informes técnicos para la planificación y desarrollo del Parque Internacional La Amistad Costa Rica-Panamá (Sector costarricense). San José, C.R. p. I.1-I.32
- ROLLET, B. 1974. L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. Nogent-sur-Marme. CTFT. 298 p.
- _____. 1980. Organización. In Ecosistemas de los bosques tropicales; informe sobre el estado de los conocimientos. Roma, Italia, UNESCO-PNUMA-FAO. p. 126-162.
- _____. 1984. Etudes sur une forêt d'altitude des Andes Venezueliennes. La forêt de la Carbonera. Bois et Forêts des Tropiques no. 205:3-23.
- SALCEDO C., G. 1986. Estudio ecológico y estructural del bosque "Los Espaveles", Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., Programa Universidad de Costa Rica/CATIE. 164 p.
- SCHMIDT, R. 1986. Problemas actuales sobre el manejo del bosque tropical húmedo. In Primer Seminario Internacional sobre Manejo de Bosque Tropical Húmedo en Centro América (1986, Hond.). [Actas]. Siguatepeque, Hond., Esnacifor. p. XXII.1-XXII.29.
- UHL, C.; MURPHY, P.G. 1981. Composition, structure, and regeneration of a tierra firme forest in the amazon basin of Venezuela. *Tropical ecology* (EE.UU.) 22(2):219-236.
- U.S. DEPARTMENT OF AGRICULTURE. SOIL CONSERVATION SERVICE. 1975. Soil taxonomy; a basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. USDA. Agriculture Handbook no. 436. 754p.
- VEGA C., L. 1966. Observaciones ecológicas sobre los bosques de roble de la sierra Boyacá/Colombia. Turrialba (C.R.) 16(3):286-296.
- _____. 1968. La estructura y composición de los bosques húmedos tropicales del Carare - Opón, Colombia. Turrialba (C.R.) 18(4):416-436.

**Publicación del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (COSUDE),
editado por INFORAT/CATIE.**

Coordinadora de INFORAT:	Claudia Monge
Editor:	Emilio Hidalgo de Caviedes
Revisión Bibliográfica:	Carlos E. Granados M.
Dibujos:	Marcela Oviedo
Diseño Artístico de la Portada:	Lucio Pedroni
Diseño Gráfico de la Portada:	Roy García
Levantado de Texto:	Lorena Orozco Alvaro Chaves
Montaje de Artes Finales:	Rocío Jiménez

Impreso en los talleres gráficos de Varitec, S.A.

Edición de 650 ejemplares

Se terminó de imprimir en el mes de octubre de 1991

VEILLON, J.P.; KONRAD, J.W.; GARCIA, N. 1976. Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de las tierras bajas venezolanas. Mérida, Ven., Universidad de Mérida, Instituto de Silvicultura. 48 p.

_____. 1965. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente noroccidental de la cordillera de los Andes, Venezuela. Turrialba (C.R.) 15(3):216-224.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a la Cooperación Suiza para el Desarrollo (COSUDE), por el respaldo financiero brindado. Al Dr. Daniel Marmillo, ex coordinador del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales, por la oportunidad brindada para desarrollar esta investigación y por los análisis de los datos. Al Ing. Thomas Stadtmüller, Líder actual del Proyecto, por su apoyo, estímulo y la revisión del documento. A las Ing. Forestales Marlen Camacho, Ligia Quirós y Lucrecia Guillén, así como al personal obrero del Proyecto, por su colaboración en la realización del trabajo de campo. Al Dr. Bryan Finegan e Ing. For. Lucio Pedroni por la revisión del documento. A todos ¡muchas gracias!.