

**Serie Técnica**  
**INFORME TÉCNICO No. 177**  
**Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales**  
**Publicación No. 4**



# **Regeneración Natural sobre Arboles Muertos en un Bosque Nublado de Costa Rica**

**Claudia Räber**

**(Traducción al español por Lucio Pedroni)**

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

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

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 9977-57-102-3

581.31097286

R115 Räber, Claudia

Regeneración natural sobre árboles muertos en un bosque nublado de Costa Rica/Claudia Räber.

Turrialba, C.R.: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Programa de Producción y Desarrollo Agropecuario Sostenido, 1991.

32 p.; 28 cm.-(Serie técnica. Informe técnico/CATIE; No. 177)

ISBN 9977-57-102-3

1. Regeneración natural-Costa Rica-Talamanca
2. Bosque nublado-Costa Rica

I. CATIE II. Título III. Serie

## CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	iv
LISTA DE FIGURAS	iv
PRESENTACION	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	vi
1 INTRODUCCION	1
2 ZONA DE ESTUDIO	3
2.1 Situación geográfica	3
2.2 Clima	4
2.3 Vegetación	4
2.4 Suelos	6
3 PREGUNTAS E HIPOTESIS	8
4 METODOLOGIA	10
4.1 Selección de las parcelas para el levantamiento	10
4.2 Selección de las unidades de estudio	10
4.3 Levantamientos de la regeneración	10
4.3.1 Levantamiento en los árboles muertos	12
4.3.2 Levantamiento en el suelo	13
4.4 Análisis	13
5 RESULTADOS	15
5.1 Observaciones introductivas	15
5.2 Comparación entre los grados de descomposición	15
5.3 Comparación entre los sustratos "madera mohosa" y "suelo"	19
5.4 Resumen sobre la regeneración en los dos tipos de suelo	19
6 DISCUSION	21
6.1 Roble y encino ( <i>Quercus spp.</i> )	21
6.2 Arrayán ( <i>Weinmannia spp.</i> )	21
6.3 Limoncillo ( <i>Prunus cornifolia</i> )	22
6.4 Papayillo ( <i>Didymopanax pittieri</i> )	22
6.5 Otras especies: Chilemuela ( <i>Drimys granadensis</i> ), cipresillo ( <i>Podocarpus macrostachyus</i> ), títora ( <i>Cleyera theaoides</i> ), magnolia ( <i>Magnolia sororum</i> )	23

7	CONCLUSION	24
	AGRADECIMIENTOS	25
	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	26

#### LISTA DE CUADROS

1	Resumen de las pruebas estadísticas ejecutadas	14
---	--	----

#### LISTA DE FIGURAS

1	Ubicación geográfica del bosque estudiado, tomado del mapa topográfico 1 : 50 000 (Hoja 344 I, Cuericí) (Instituto Geográfico Nacional, San José, Costa Rica).	3
2	La zona de vida "Bosque Pluvial Montano" (Montane Rain Forest) en Costa Rica con ubicación del bosque de Villa Mills-Siberia (Holdridge <i>et al.</i> , 1971).	5
3	Abundancias relativas (Ind/ha %) de las especies más comunes en el "Bosque Mixto de Encino" (BME) y en el "Bosque de Roble Blanco" (BRB) (Blaser, 1987).	7
4	Ubicación de las parcelas para el levantamiento de datos, en el bosque estudiado; Villa Mills-Siberia, Costa Rica.	11
5	Definición de la superficie de levantamiento en los árboles muertos.	13
6	Comparación de las abundancias de regeneración de los árboles muertos de grado de descomposición 2 y 3 en el Placandept y en el Dystrandept.	16
7	Comparación de las abundancias en el suelo cerca de madera mohosa de grado de descomposición 2 y 3 en el Placandept y en el Dystrandept.	18
8	Comparación de las abundancias relativas en los sustratos 'madera mohosa' y 'suelo' en el Placandept y en el Dystrandept.	20

## 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. Así, 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.

Técnicas silviculturales basadas exclusivamente en la regeneración natural forman parte de la filosofía del Proyecto. Por estas razones, la investigación de diferentes aspectos ecológicos de la regeneración natural es un tópico importante para el diseño de métodos y técnicas silviculturales. El trabajo presente estudia y compara la presencia de la regeneración natural sobre árboles muertos y en el suelo; esto con el propósito de indicar si las condiciones ecológicas en un rodal manejado (donde árboles muertos estarían escasos) impedirían el establecimiento de la regeneración natural deseada.

Thomas Stadtmüller  
Líder, Proyecto Silvicultura  
de Bosques Naturales

## RESUMEN

El presente estudio compara la regeneración natural entre los árboles muertos y directamente en el suelo; (al lado de ellos) en un robledal del piso montano de la Cordillera de Talamanca, (Villa Mills-Siberia), Costa Rica. Se presentan resultados para dos tipos de suelo (placandept y dystrandept) y las siguientes especies:

*Quercus copeyensis*, *Quercus costaricensis*, *Weinmannia* spp., *Drymis granadensis*, *Prunus cornifolia*, *Podocarpus macrostachyus*, *Cleyera theaeoides*, *Didymopanax pittieri*, *Magnolia sororum*.

Los resultados indican que solamente *Weinmannia* spp. y *Didymopanax pittieri* presentan una mayor abundancia en la regeneración en los árboles muertos que directamente en el suelo. Sin embargo, la presencia de individuos de ambas especies en el suelo indica que para el establecimiento de la regeneración natural de estas especies la presencia de árboles muertos.

## ABSTRACT

This study was conducted in a montane oak forest of the Talamanca range, (Villa Mills-Siberia), Costa Rica. Natural regeneration on dead trees and on the forest floor nearly was compared.

Results are presented for two different soil types (placandept and dystrandept) and the following tree species:

*Quercus copeyensis*, *Quercus costaricensis*, *Weinmannia* spp., *Drymis granadensis*, *Prunus cornifolia*, *Podocarpus macrostachyus*, *Cleyera theaeoides*, *Didymopanax pittieri*, *Magnolia sororum*.

Results indicate that only *Weinmannia* spp. and *Didymopanax pittieri* are more abundant on dead trees than on the forest floor. However, the presence of individuals of both species on the forest floor suggests that dead trees are not an indispensable ecological element for the establishment of natural regeneration of tree species.

## 1 INTRODUCCION

Una de las consecuencias negativas inmediatas de las 60 000 ha/año deforestadas en los bosques lluviosos de bajura y premontanos de Costa Rica (Leonard, 1985) será la escasez aguda de madera en el mercado nacional. Las 4 000 ha aproximadamente reforestadas anualmente (Hartshorn *et al.*, 1982) no pueden compensar la deforestación. Por lo tanto, es de esperar que los bosques que han permanecido hasta el momento al margen del proceso de deforestación, por ser los más lejanos y de difícil acceso, se vean amenazados en un futuro por este fenómeno. Un caso concreto lo constituyen los bosques de altura del país. Según Blaser (1987) la creciente demanda de madera del país será posiblemente cubierta con las 250 000 ha remanentes en las reservas forestales de los robledales de altura, cuya destrucción se puede considerar por cierta, al aplicarse las actuales prácticas de aprovechamiento.

La creación de áreas protegidas no es un instrumento que podrá garantizar el mantenimiento de la cobertura forestal a largo plazo. Es necesario desarrollar prácticas silviculturales que contribuyan a la creación de un manejo sostenible de los bosques naturales. Lograr este objetivo y poder predecir las consecuencias de intervenciones silviculturales implica efectuar investigaciones previas sobre el funcionamiento del ecosistema forestal.

El estudio del proceso de regeneración natural de los árboles, es uno de los aspectos prioritarios de la investigación, porque un manejo sostenible, es posible solamente, si se puede inducir una regeneración cuantitativa y cualitativamente suficiente para reemplazar los árboles aprovechados.

La regeneración del bosque es un proceso extremadamente complejo, que depende, entre otros factores, del sustrato de germinación y crecimiento sobre el cual se desarrollan los futuros árboles.

La superficie del suelo en un bosque natural es heterogénea y ofrece una gran cantidad de micrositios diferentes para la germinación de semillas. Una causa importante de esta heterogeneidad es la caída de árboles grandes, que mueren por causas bióticas (enfermedades, estranguladores, competencia de lianas y epífitas, caída de otros árboles) y/o abióticas (viento, rayos) (Sabogal, 1987). Con la caída del árbol, la masa de raíces erradicadas libera una pequeña superficie de suelo mineral; la copa cubre el suelo con hojas y ramas, y el fuste caído, que se descompone lentamente, también representa un sitio especial para la germinación de semillas (Hartshorn, 1978).

Estudios efectuados en varias formaciones boscosas mostraron que la madera mohosa puede tener una función importante para la regeneración de ciertas especies. Christy & Mack (1984) en Oregon (EEUU) en un bosque dominado por *Pseudotsuga menziesii* y *Tsuga heterophylla*, encontraron prácticamente todas las plántulas de esta última sobre fustes en pudrición, sin importar, si éstos cubrían solamente del 10 al 30% del suelo forestal. Stewart (1986) observó en el "beech/hardwood forest", que hay mucho más regeneración de *Nothofagus*, *Weinmannia* y *Podocarpus* en superficies elevadas (fustes, ramas, tocones) que en el suelo.

En los últimos bosques primarios de Europa central son especialmente las coníferas (por ejemplo en Suiza, en el piso subalpino *Picea abies*) las que germinan con frecuencia evidente en troncos de árboles muertos (Eichrodt, 1970).

Se sabe muy poco sobre la importancia de la madera mohosa como sustrato de germinación y crecimiento para la regeneración de las especies arbóreas de los robledales de altura en Costa Rica. En el área del Cerro de la Muerte (Cordillera de Talamanca, Costa Rica), se pudo observar, que *Weinmannia sp.* germina con mayor frecuencia en los troncos de los árboles muertos (Foster *et al.*, 1973).

Observaciones efectuadas en el área de Villa Mills-Siberia (Cordillera de Talamanca) indican que en los robledales de altura se encuentra un gran número de árboles muertos caídos, la mayoría de ellos, del género *Quercus*, que es una madera dura y de muy lenta descomposición, por lo que ésta se conserva, probablemente, por decenas de años en el suelo (Blaser, 1987). El manejo de los robledales traerá como consecuencia cierta una significativa disminución de la masa de madera muerta (extracción de los árboles antes de su muerte natural, utilización de árboles caídos para la producción de carbón, etc.). Por lo tanto, surgen algunas preguntas relacionadas con el papel de la madera mohosa en el proceso de regeneración natural, en particular las siguientes:

- 1 ¿Existen especies, cuya regeneración natural es más abundante sobre la madera mohosa que en el suelo?
- 2 ¿El estado de descomposición de la madera, afecta la presencia de la regeneración en el árbol muerto y en el suelo circundante?
- 3 ¿La importancia de la madera mohosa como sustrato de germinación, cambia en función al tipo de suelo?

Si la madera mohosa es una condición indispensable para la regeneración natural de una o más de las especies comerciales estudiadas, el manejo del bosque deberá cuidar que una masa de madera suficientemente grande pueda descomponerse naturalmente en el suelo.

## 2 ZONA DE ESTUDIO

### 2.1 Situación geográfica

Los bosques húmedos montanos constituyen un 20% del bosque natural remanente en Costa Rica (Junkov, 1984). Dichos bosques se encuentran principalmente en la Cordillera de Talamanca en alturas entre 2000 - 3000 msnm\*.

El presente estudio se llevó a cabo en la parte noroeste de la Cordillera de Talamanca, a 2700 - 2800 msnm, en un bosque primario cercano al pueblo de Villa Mills-Siberia (Figura 1).

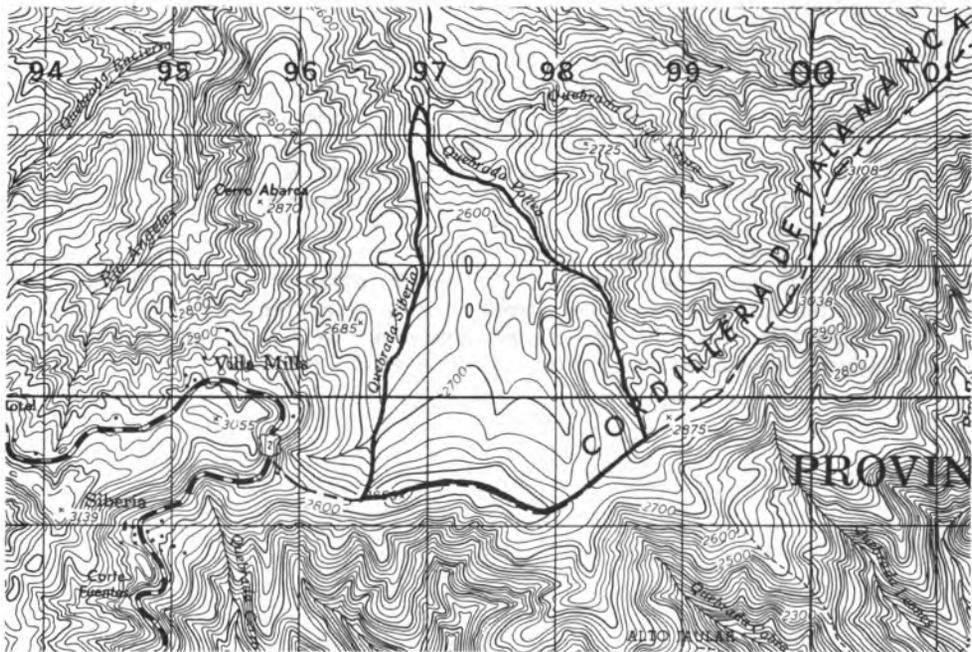


Figura 1. Ubicación geográfica del bosque estudiado, tomado del mapa topográfico 1 : 50 000 (Hoja 344 I, Cuerici) (Instituto Geográfico Nacional, San José, Costa Rica).

\* Metros sobre el nivel del mar

## 2.2 Clima

El área de estudio tiene un clima del tipo Cwb según el sistema de clasificación de Koeppen & Geiger (1961). Por lo tanto, se trata de un clima templado, con una época seca durante el invierno del norte (= Cw), con una temperatura media del mes más caliente inferior a 22°C y superior a 10°C, por lo menos, durante 4 meses (= b).

Los factores climáticos-ecológicos más importantes son: una época seca corta (entre enero y marzo) y la fuerte formación de nubes con lluvias frecuentes durante los demás meses del año (Blaser, 1987).

La temperatura media anual en Villa Mills (3000 msnm) es de 10.9°C. Durante las madrugadas de la época seca se pueden medir temperaturas menores a 0°C en alturas superiores a 2000 msnm (Blaser, 1987).

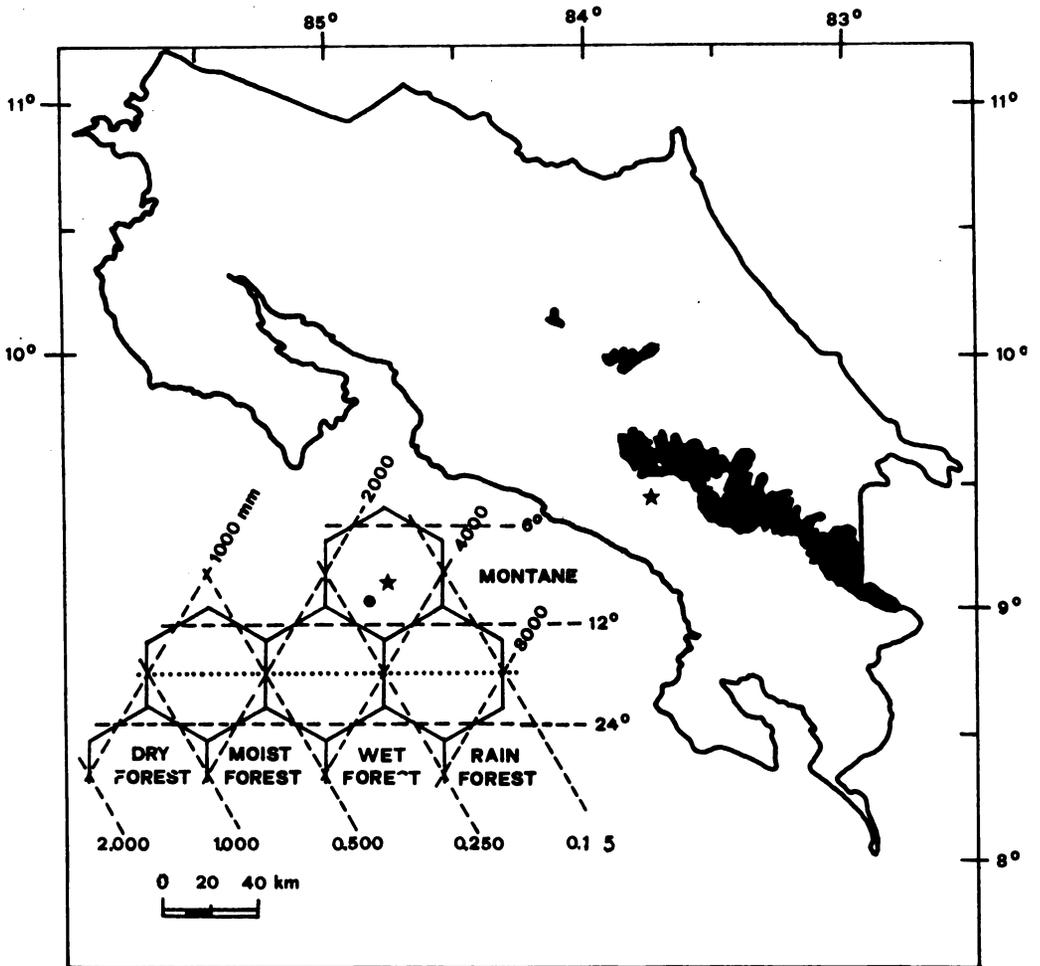
Las precipitaciones anuales promedio, en 43 años de observación en Villa Mills son de 2642.7 mm. En ciertos años, los meses de enero, febrero o marzo pueden ser completamente secos (Instituto Meteorológico Nacional, Costa Rica).

## 2.3 Vegetación

Conforme a Holdridge *et al.* (1971) el bosque de Villa Mills a 2700-3000 msnm corresponde al "Bosque Pluvial Montano" (Figura 2).

El género *Quercus* domina sobre las demás especies (Marmillod, 1986), por lo tanto estos bosques se conocen como "robleales". El volumen de madera (m<sup>3</sup>/ha) es mayor, en cambio el número de especies y de fustes (Ind/ha) es menor que en las formaciones boscosas de las zonas más bajas (Veillon *et al.*, 1976).

Suelo, fustes y ramas están cubiertos con una densa capa de musgo (Holdridge *et al.*, 1971). El dosel inferior está dominado por bambú (*Chusquea sp.*), el dosel superior por *Quercus sp.* Muy llamativa y característica es la gran abundancia de epífitas (*Araliaceae*, *Bromeliaceae*, *Guttiferae*, *Orquidaceae*, *Bryophyta*, *Filicinae*).



★ Area piloto Villa Mills - Siberia

Figura 2. La zona de vida "Bosque Pluvial Montano" (Montane Rain Forest) en Costa Rica con ubicación del bosque de Villa Mills-Siberia (Holdridge *et al.*, 1971).

## 2.4 Suelos

En el bosque de Villa Mills-Siberia, Blaser (1987) identificó tres tipos de suelos principales del orden Incéptisols, conforme al sistema de clasificación USDA (1975): Placandept, Dystrandept y Andaquept.

Dichos suelos son ácidos (pH [H<sub>2</sub>O]: Horizonte A: 3.7 - 4.4; Horizonte B: 4.7 - 5.4) y su sustancia mineral consiste en antiguos productos de meteorización de origen volcánico (ceniza).

En los primeros 50 cm del perfil, el tipo de suelo Placandept tiene una capa delgada y dura, entre la capa superior y el subsuelo, en la cual se concentran óxidos de hierro (placic horizon). Si no se observa esta capa, se trata del suelo Dystrandept. Andaquepts son suelos hidromórficos y en el bosque de Villa Mills-Siberia se encuentran solamente a lo largo de las quebradas.

En las parcelas estudiadas por Blaser (1987) se señala una relación clara entre el tipo de suelo y la vegetación. Por lo tanto, el bosque que se encuentra en el sitio con suelo Placandept se distingue como "Bosque Mixto de Encino" (BME), por el *Quercus costaricensis* (encino), que es la especie más común. Sobre el sitio con suelo Dystrandept, el tipo de bosque se llama "Bosque de Roble Blanco" (BRB), debido al *Quercus copeyensis* (roble blanco), que es la especie más importante.

Blaser (1987) pudo comprobar una correlación suelo-vegetación igualmente con las especies de bambú, las cuales dominan en el sotobosque. *Chusquea longifolia* crece solamente en el Placandept, *Chusquea meyeriana* (reconocible por sus hojas más delgadas y cortas) es más abundante sobre el Dystrandept.

La Figura 3 muestra la comparación de la abundancia relativa (Ind/ha %) de las especies más importantes en los dos tipos de bosque.

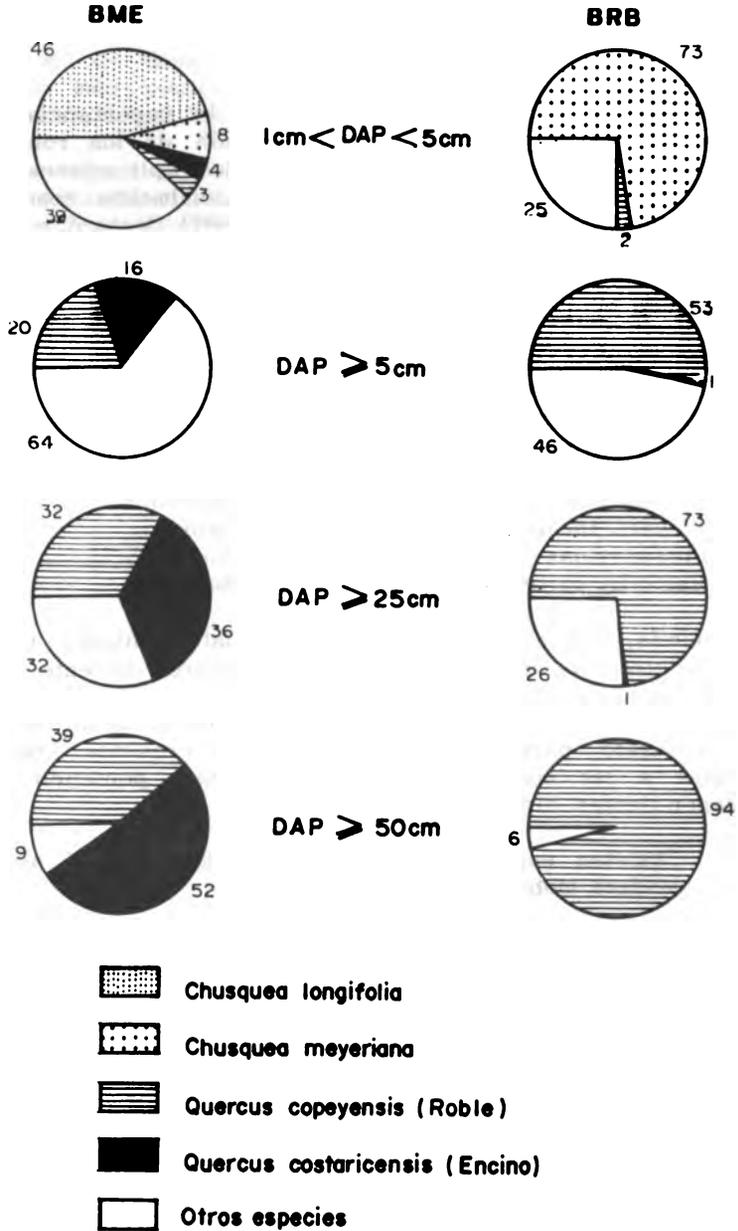


Figura 3. Abundancias relativas (Ind/ha %) de las especies más comunes en el "Bosque Mixto de Encino" (BME) y en el "Bosque de Roble Blanco" (BRB) (Blaser, 1987).

### 3 PREGUNTAS E HIPOTESIS

El objetivo de este trabajo es aclarar la importancia de la madera mohosa como sustrato para la regeneración de los robledales en Villa Mills-Siberia. Tomando en cuenta posibles aplicaciones al manejo del bosque, se estudiaron las especies potencialmente comerciales. Como tales se eligieron aquellas que Blaser (1987) destacó como especies de valor comercial:

Nombre botánico	Nombre local
<i>Quercus copeyensis</i>	Roble
<i>Quercus costaricensis</i>	Encino
<i>Weinmannia sp.</i>	Arrayán
<i>Drymis granadensis</i>	Chilemuela
<i>Prunus cornifolia</i>	Limoncillo
<i>Podocarpus macrostachyus</i>	Cipresillo
<i>Cleyera theaeoides</i>	Titora
<i>Didymopanax pittieri</i>	Papayillo
<i>Magnolia sororum</i>	Magnolia

Además, entre las especies comerciales, Blaser (1987) menciona cuatro *Lauraceae*, las cuales no se consideraron en este estudio, por no haberse logrado todavía su exacta identificación taxonómica.

Con el propósito de cuantificar la importancia de la madera mohosa como sustrato para la regeneración, el presente trabajo trata de contestar a las siguientes tres preguntas, poniendo a prueba sus correspondientes hipótesis:

- 1 ¿Existen especies, cuya regeneración es más abundante sobre madera mohosa que en el suelo?

Hipótesis de trabajo:

En 100 m<sup>2</sup> de madera mohosa hay más regeneración que sobre la misma superficie en el suelo.

- 2 ¿El número de plántulas sobre árboles muertos depende del grado de descomposición de la madera?

¿Si la respuesta es afirmativa, el número de plántulas en el suelo, cerca del árbol caído, depende también del grado de descomposición de la madera?

Hipótesis de trabajo:

Sobre 100 m<sup>2</sup> de madera más descompuesta se encuentra un número más alto de plántulas, que sobre una superficie de igual tamaño de madera, menos descompuesta.

En 100 m<sup>2</sup> de suelo, cerca de un árbol muy descompuesto se observan más plántulas que sobre una misma superficie de suelo, cerca de un tronco más fresco.

- 3 ¿Existen especies, que solamente en uno de los dos tipos de suelos principales del área de estudio tienen una regeneración más abundante sobre madera mohosa que en el propio suelo?

Esta pregunta se contesta confrontando los resultados de las pruebas para las hipótesis mencionadas anteriormente.

## 4 METODOLOGIA

### 4.1 Selección de las parcelas para el levantamiento

Para el levantamiento de los datos de la regeneración, se seleccionaron, en el bosque de Villa Mills-Siberia, dos parcelas en el tipo de suelo Placandept (P1, P2) y una parcela en el Dystrandept (D1), dando particular énfasis a los siguientes criterios:

- La ausencia de huellas de intervenciones antropógenas;
- una topografía lo más homogénea y plana posible,
- suelo y tipo de bosque correlacionado, claramente identificables.

Las parcelas indicadas en la Figura 4 satisfacen estos criterios.

### 4.2 Selección de las unidades de estudio

Las parcelas para el levantamiento de datos fueron recorridas en líneas paralelas distantes 15 m, una de otra. De cada árbol muerto, caído, con un diámetro mayor de 50 cm y la superficie de suelo colindante se hizo el levantamiento y consideró como una pareja de estudio.

Se consideró un número de parejas árbol-suelo por levantar, superior a 50, como un tamaño de muestreo suficiente para el análisis estadístico.

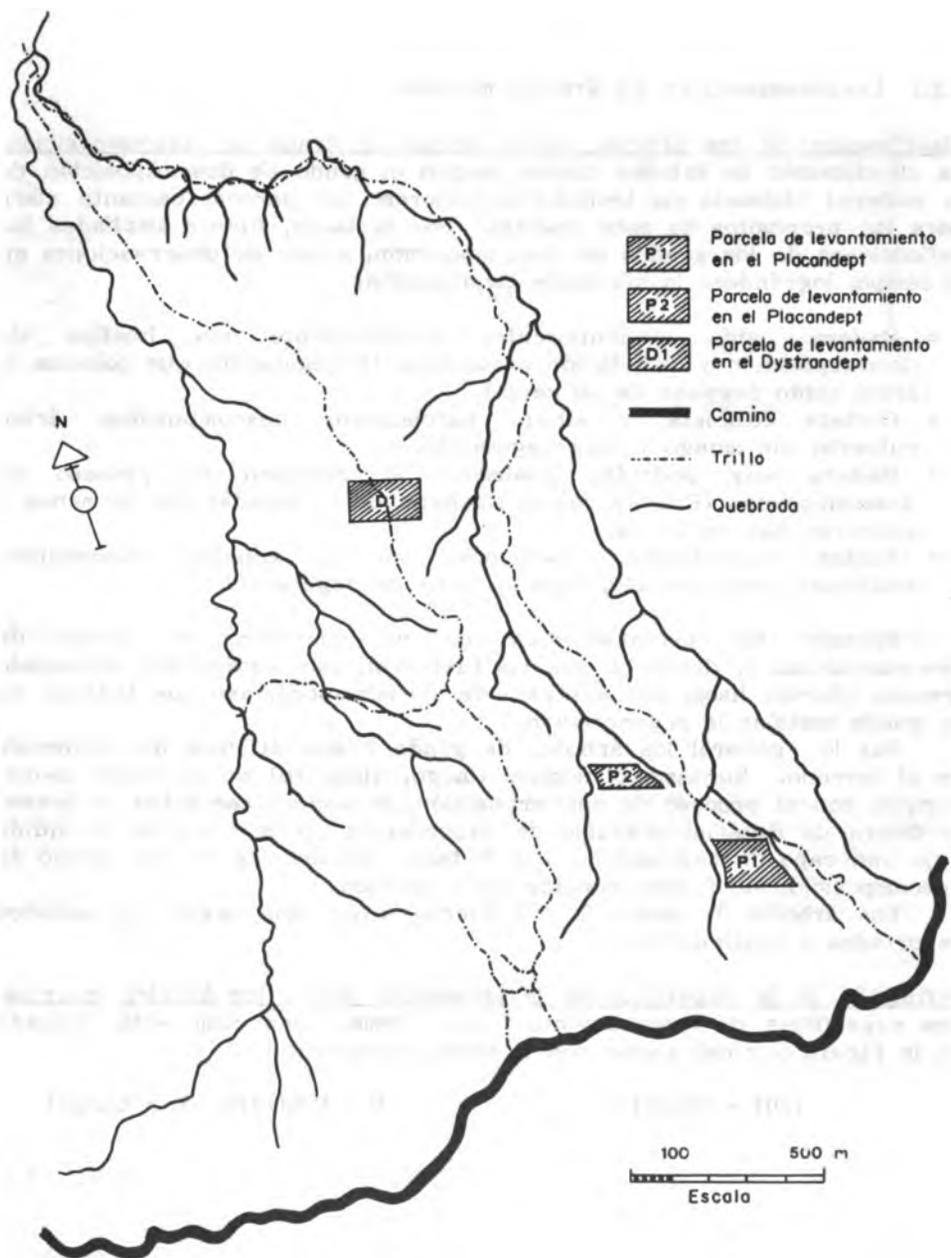
### 4.3 Levantamientos de la regeneración

Durante el levantamiento de datos, no se tomaron en cuenta las plántulas con cotiledones y/u hojas primarias, por las dificultades de identificación en el campo.

Con el propósito de evitar el levantamiento referente a la regeneración que se había instalado en el suelo, antes de la caída del árbol, se tomó 5 cm de DAP\* como límite superior de dicho levantamiento. En el campo, sobre los árboles estudiados menos descompuestos (grado de descomposición 2), no se observó regeneración con DAP > 10 cm. Pero como no se puede asumir, *a priori*, una correlación entre la edad y el diámetro, se tomó 5 cm de DAP como límite superior de los levantamientos.

---

\* Diámetro a la Altura del Pecho



**Figura 4.** Ubicación de la parcelas para el levantamiento de datos, en el bosque estudiado; Villa Mills-Siberia, Costa Rica.

### 4.3.1 Levantamiento en los árboles muertos

Clasificación de los árboles caídos según el grado de descomposición. La clasificación de árboles caídos (según el grado de descomposición de la madera) utilizada en trabajos anteriores\*, no pareció bastante clara para los propósitos de este trabajo. Por lo tanto, fueron ampliadas las definiciones de los grados de descomposición, a raíz de observaciones en el campo, lográndose la siguiente clasificación:

- 1 = Madera caída recientemente, prácticamente sin huellas de descomposición y vegetación secundaria (= vegetación que coloniza el árbol caído después de su caída).
- 2 = Corteza completa y albura parcialmente descompuestos; árbol cubierto con musgo y otra vegetación.
- 3 = Madera muy podrida; igualmente el duramen en proceso de descomposición (Prueba con el machete: de 10 picadas por lo menos 5 penetran más de 10 cm).
- 4 = Fustes completamente podridos, por lo general reconocibles solamente como vestigio, bajo una capa de vegetación.

Durante los levantamientos no se consideró el grado de descomposición 1, debido a que los fustes en este estado son demasiado frescos (duros, lisos, sin sustrato de germinación), así que todavía no se puede instalar la regeneración.

Por lo general los árboles de grado 4 son difíciles de reconocer en el terreno. Su tamaño original (largo, diámetro) no se puede medir, porque, con el proceso de descomposición, la madera cae sobre sí misma, se cubre de material orgánico de procedencia ajena y queda escondida bajo una capa de vegetación. Por lo tanto, los árboles en este grado de descomposición no fueron considerados tampoco.

Los árboles de grado 2 y 3 fueron levantados según los métodos reportados a continuación.

Definición de la superficie de levantamiento sobre los árboles muertos. Las superficies de levantamiento fueron demarcadas como está indicado en la Figura 5 y calculadas con la fórmula siguiente:

$$[(D_1 + D_2)/2] \cdot L$$

(D = Diámetro; L = Largo)

- 
- |                  |  |
|------------------|--|
| * Blaser (1987): | 1 : fresco, en corteza   |
|                  | 2 : solamente corteza descompuesta                             |
|                  | 3 : corteza completamente, albura<br>parcialmente descompuesto |
| Sabogal (1987):  | 1 : iniciando  |
|                  | 2 : mediano  |
|                  | 3 : avanzado   |
|                  | 4 : muy descompuesto   |

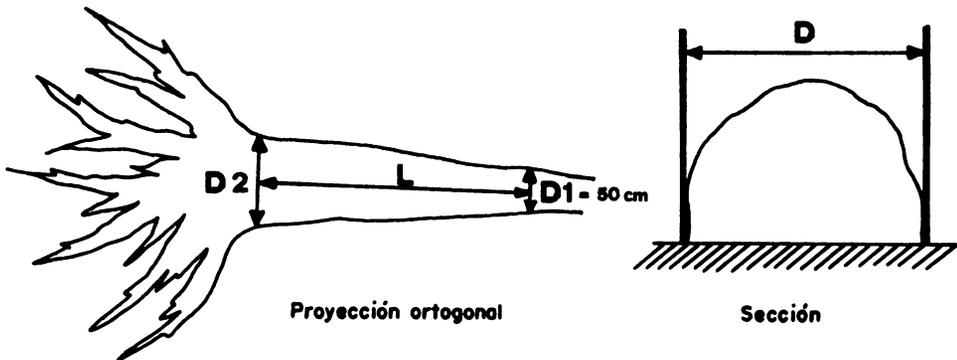


Figura 5. Definición de la superficie de levantamiento en los árboles muertos.

#### 4.3.2 Levantamiento en el suelo

Un tanto a la izquierda y otro tanto a la derecha del tronco caído se demarcó una superficie en el suelo de igual tamaño de aquella demarcada en el árbol muerto (número non del árbol estudiado = a la izquierda, número par = a la derecha). Para establecer el lado izquierdo/derecho del árbol se utilizaron las siguientes definiciones:

- Si las raíces del árbol son visibles o el pie del árbol es claramente reconocible, el rumbo de la mirada está definida de la raíces hacia la copa.
- Si el pie del árbol no es reconocible, entonces el rumbo de la mirada es a favor de la pendiente.

#### 4.4 Análisis

Para el análisis estadístico se utilizaron pruebas no-paramétricas (independientes del tipo de distribución).

En las parcelas de levantamiento se admitió la probabilidad, que la abundancia de la regeneración puede ser superior bajo árboles semilleros o claros, que en las demás condiciones del rodal. Como se estudiaron parejas árbol-suelo en estas condiciones particulares, no se pudo comparar la suma de todas las plántulas sobre los árboles muertos con aquella de todos los individuos levantados en el suelo.

Por lo tanto, para la comparación de los sustratos 'madera mohosa' y 'suelo' se utilizó la prueba de Wilcoxon para diferencias entre parejas con muestreos unidos, ya que esta prueba permite analizar diferencias internas a las parejas árbol-suelo dejándolas como una unidad.

Para la prueba de hipótesis de los demás aspectos, comparación entre los grados de descomposición y comparación entre los tipos de suelo, se utilizó la prueba Chi-cuadrato con corrección de Yates.

En ambas pruebas estadísticas se tomó el número de individuos como no significativamente diferente, cuando exista una probabilidad de error del 5%, la hipótesis  $H_0$  (distribución igual) no pudo ser rechazada.

Todos los análisis estadísticos fueron ejecutados en forma independiente, por medio del programa "Lotus" sobre una computadora personal IBM-XT. Un resumen de todas las pruebas realizadas se encuentra en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Resumen de las pruebas estadísticas ejecutadas.

	P A2	P A3	P S2	P S3	D A2	D A3	D S2	D S3
P A2	---	T1	T5	---	T9	---	---	---
P A3		---	---	T6	---	T10	---	---
P S2			---	T2	---	---	T11	---
P S3				---	---	---	---	T12
D A2					---	T3	T7	---
D A3						---	---	T8
D S2							---	T4
D S3								---

**Simbología:**

P = Placandept

D = Dystrandept

A2 = Arbol muerto, grado de descomposición 2

A3 = Arbol muerto, grado de descomposición 3

S2 = Suelo, cerca de A2

S3 = Suelo, cerca de A3

T1 - T12 = Pruebas estadísticas

Prueba de Wilcoxon: T5, T6, T7, T8

Prueba Chi-cuadrato: T1, T2, T3, T4, T9, T10, T11, T12

## 5 RESULTADOS

### 5.1 Observaciones introductorias

Sobre el sustrato madera mohosa en el Placandept, se encontraron todas las especies comerciales con la excepción de titora y magnolia. Además de estas dos especies, en el Dystrandept también faltaron encino y cipresillo.

Sobre las superficies del suelo, en el Placandept, no se observó ningún individuo de titora, ni de magnolia. Del cipresillo, al igual que sobre los árboles muertos, se observaron solamente muy pocos individuos. En el Dystrandept, no se observaron individuos de las especies: encino, cipresillo, titora, papayillo, ni magnolia.

Debido a lo anterior, se descartaron las especies mencionadas a continuación: titora, magnolia (ausentes del todo) y cipresillo (debido a que su número no fue suficiente para poder aplicar las pruebas estadísticas consideradas).

### 5.2 Comparación entre los grados de descomposición

#### Placandept, madera muerta:

Sobre la madera muerta, en el Placandept, en total se contaron 202.7 plantas jóvenes por 100 m<sup>2</sup> en el sustrato A2<sup>\*</sup> y 464.6 en el A3. De estas 114.5 (en el A2) respectivamente 387.4 (en el A3) son encinos, que constituyen, por lo tanto, la especie más abundante en ambos grados de descomposición.

Los resultados muestran que para el total de las especies, como para encino y chilemuela, hay significativamente más individuos/100 m<sup>2</sup> sobre los árboles muertos, más descompuestos. Solamente con el arrayán se observa lo contrario: aquí se encuentran significativamente más individuos sobre los árboles de grado de descomposición 2 (Figura 6).

Limoncillo y papayillo son igualmente abundantes en los dos grados de descomposición. No se puede afirmar nada sobre el roble porque el número de individuos observados es insuficiente para las pruebas estadísticas.

---

\* Simbología para indicar los sustratos, ver Cuadro 1

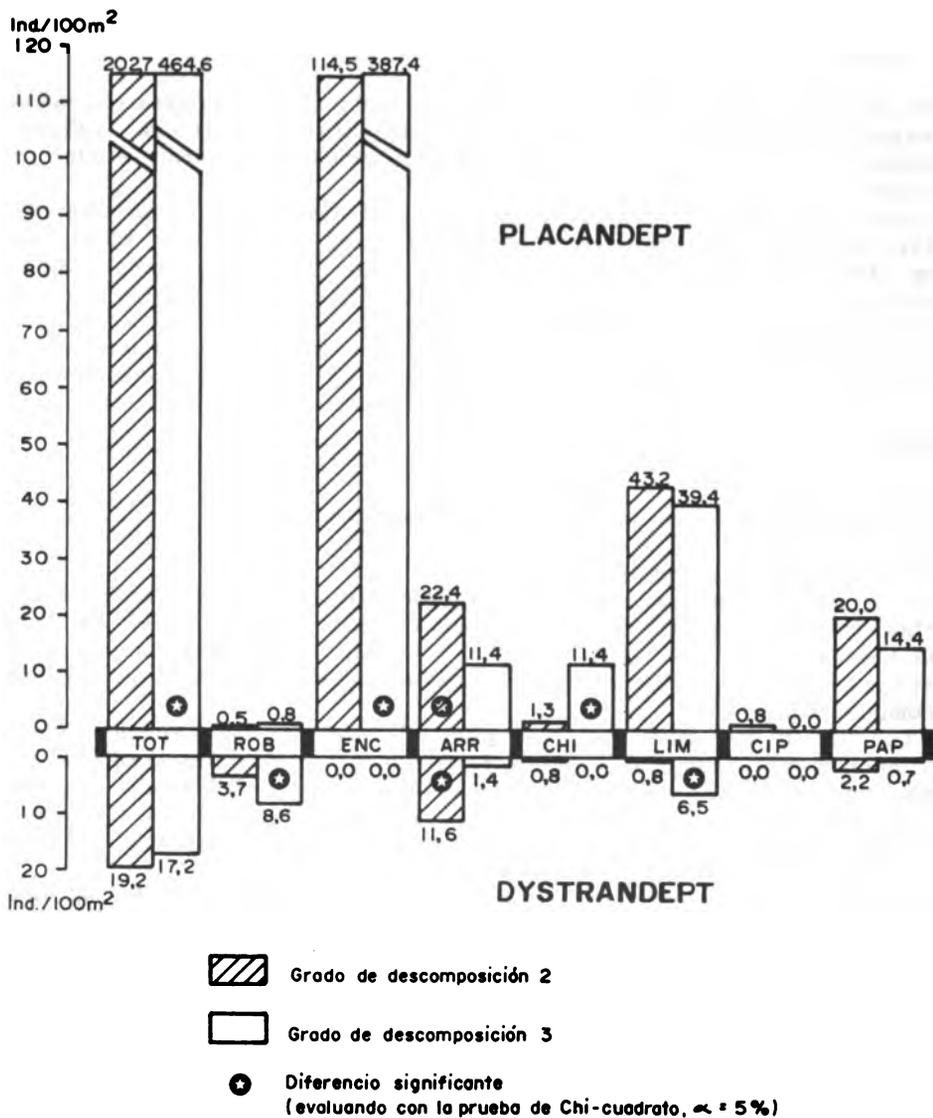


Figura 6. Comparación de las abundancias de regeneración de los árboles muertos de grado de descomposición 2 y 3 en el Placandep y en el Dystrandep.

#### **Dystrandept. madera muerta:**

En el Dystrandept, no hay diferencias significativas para el total de las especies, entre la madera de alto o bajo grado de descomposición. Aquí se encontraron 19.2 (en el A2) y respectivamente 17.2 (en el A3) Ind./100 m<sup>2</sup>. El roble es más abundante en el grado 3; el arrayán, al contrario, como en el Placandept, se observa con más frecuencia en madera menos podrida (Figura 6). Todas las demás especies comerciales casi no fueron observadas por lo que no se pudieron analizar estadísticamente.

El número diferente de individuos sobre A2 y A3 muestra que los árboles muertos mayormente descompuestos representan un sustrato de regeneración diferente de los árboles caídos más recientemente. Ya que el sitio tiene también un papel importante en esta diferencia, se puede controlar por medio de la comparación entre los suelos (S2 y S3): si el número de plantas jóvenes en S2 y S3 es igual, se puede excluir una influencia del sitio. En caso contrario, hay que suponer un efecto diferente del sitio (por ejemplo la intensidad de luz) y/o una interrelación entre el árbol muerto y el suelo circundante (por ejemplo: un efecto de abono de la madera en descomposición).

#### **Placandept. suelos:**

Comparando los sustratos S2 con S3 en el Placandept se observa nuevamente, al igual que en la madera mohosa, que solamente en el caso del arrayán existe un mayor número de individuos en S2. Roble, chilenuela y papayillo tienen la misma distribución en S2 y S3. Encino y limoncillo, al contrario, son más abundantes sobre S3 (Figura 7).

La proporción de encinos en la abundancia total de las especies, está en el mismo orden de magnitud que en la madera mohosa.

#### **Dystrandept. suelos:**

La mayor parte (aproximadamente 90%) de las plántulas en el Dystrandept son robles, así que solamente existen resultados significativos para esta especie. En el roble, como en el total de las especies, se encontró un número de individuos/100 m<sup>2</sup> mucho más alto en S2. De las demás especies comerciales se observaron muy pocas plántulas (Figura 7).

Estos resultados señalan un efecto del sitio y/o una interrelación entre el árbol en descomposición y el suelo circundante.

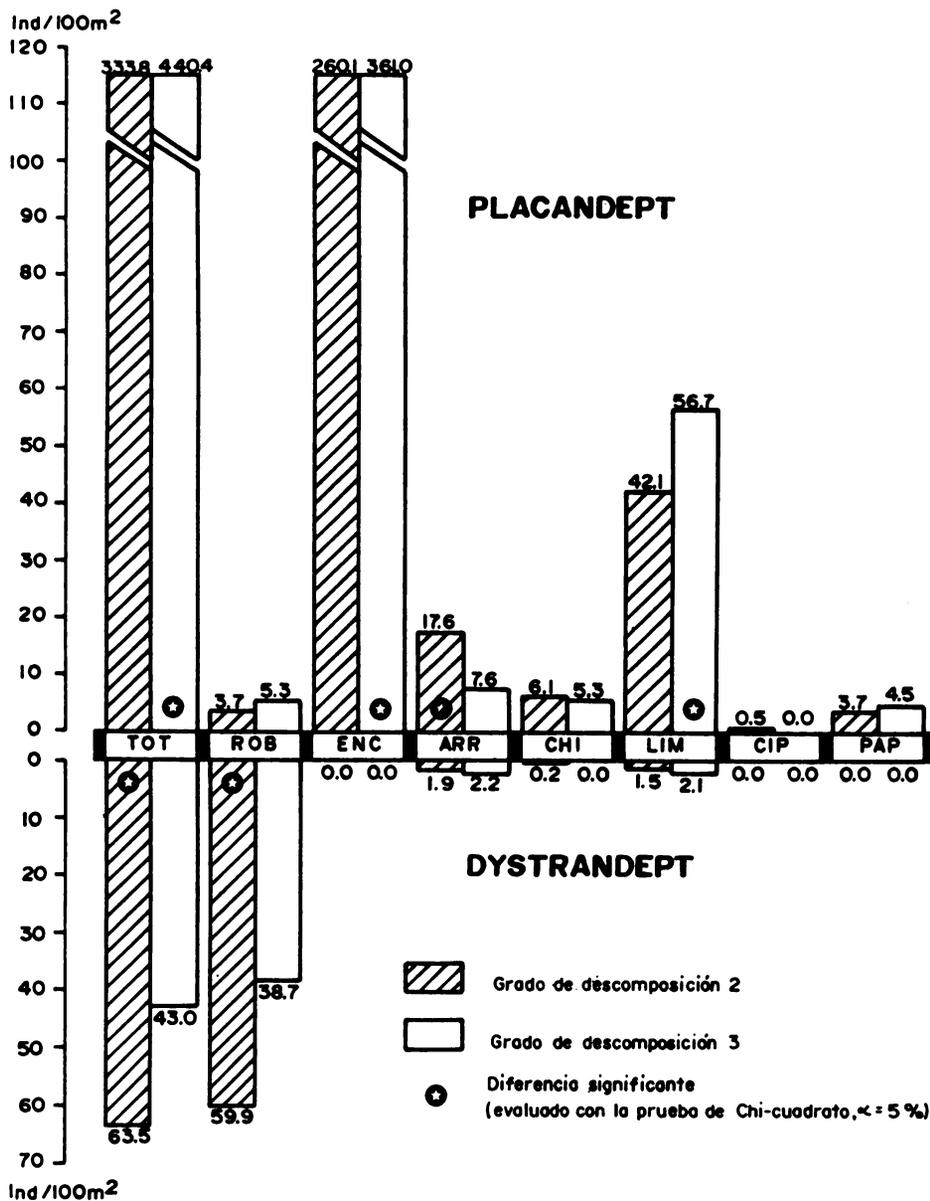


Figura 7. Comparación de las abundancias en el suelo cerca de madera mohosa de grado de descomposición 2 y 3 en el Placandep y en el Dystrandep.

### 5.3 Comparación entre los sustratos "madera mohosa" y "suelo" (Figura 8)

#### Placandept:

Considerando el total de las especies comerciales de las parejas de estudio del grado de descomposición 2 (A2, S2) en el Placandept, se observa que el número de plantas es claramente superior en el sustrato "suelo". Para las especies roble, encino, chilemuela y limoncillo se encuentra significativamente el mismo resultado. Arrayán tiene la misma distribución en ambos sustratos y solamente papayillo tiene significativamente más individuos en la madera muerta.

En el caso del grado de descomposición 3 no se observa por parte de ninguna especie, ni por el total de las especies, una diferencia significativa entre los dos sustratos (A3, S3). Debido al pequeño número de individuos observados, no se pueden hacer afirmaciones acerca del roble.

#### Dystrandept:

En el Dystrandept, para las parejas del grado de descomposición 2 (A2, S2), se observó (como también en el Placandept) un número significativamente más alto de papayillos en los fustes de árboles muertos: en el suelo, no se encontró ningún individuo de esta especie. Igualmente el arrayán tiene un número de individuos más alto en la madera mohosa, mientras que el roble y el resto de las especies son claramente más abundantes en el suelo.

Mientras que en el grado de descomposición 3 el número de robles sigue siendo significativamente más alto en el suelo que en árboles muertos, no se observa distribución diferente para el total de las especies. Por el escaso número de individuos encontrados no se pudo analizar las demás especies.

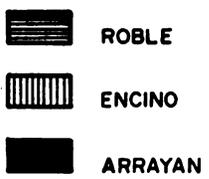
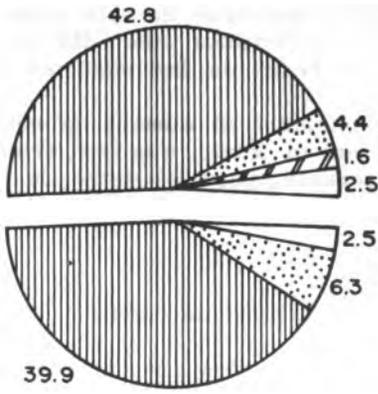
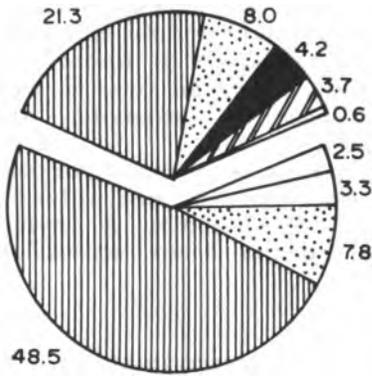
### 5.4 Resumen sobre la regeneración en los dos tipos de suelo

En el Placandept, considerando ambos sustratos y grados de descomposición, se contaron en total 315.8 Ind/100 m<sup>2</sup> (DAP < 5 cm). Con 74.6% de abundancia relativa, la especie más importante es el encino, seguido de limoncillo (13.9%), arrayán (5.5%) y papayillo (3.6%).

En el Dystrandept hay mucho menos regeneración, o sea 39.2 Ind/100 m<sup>2</sup>, de los cuales los más abundantes son el roble (77.2%) y el arrayán (14.8%). La ausencia, en este tipo de suelo, de muchas de las especies estudiadas confirma la observación de Blaser (1987), que la regeneración en el BME (Bosque Mixto de Encino) es más variada que en el BRB (Bosque de Roble Blanco). Esto se puede explicar en la siguiente forma: debido a la menor abundancia (Ind/ha) de la muy competitiva Chusquea, en el BME un número de especies mayor que en BBR puede sobrevivir y crecer (Blaser, 1987), .

De las especies estudiadas, en el Dystrandept, y no en el Placandept, únicamente el arrayán es más abundante en la madera mohosa (A2) que en el suelo.

**PLACANDEPT**



**DYSTRANDEPT**

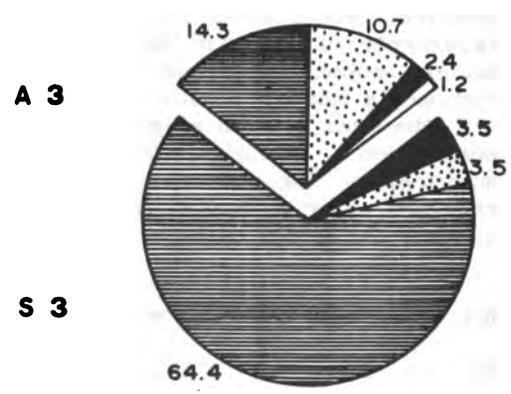
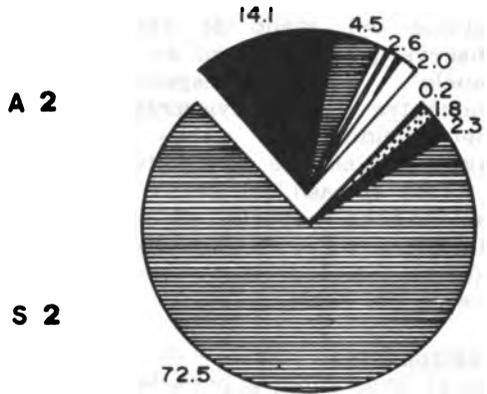


Figura 8. Comparación de las abundancias relativas en los sustratos 'madera mohosa' y 'suelo' en el Placandept y en el Dystrandept.



## 6 DISCUSION

El presente trabajo refleja la situación momentánea de la regeneración de los robledales de Villa Mills-Siberia. No se consideran aspectos dinámicos como crecimiento, desarrollo, mortalidad etc. de las plántulas, porque, en el marco del tiempo disponible para el presente estudio, no hubo la oportunidad de levantar los datos correspondientes a este tipo de pregunta.

A continuación se presentan los resultados separadamente por cada especie, a cuyo efecto se destacan e interpretan las observaciones más importantes.

### 6.1 Roble y encino (*Quercus spp.*)

El roble es la única de las especies estudiadas que es significativamente más abundante en el Dystrandept; el encino se observó solamente en el Placandept. Este resultado refleja claramente la típica composición florística de los dos tipos de bosque BME y BRB.

La regeneración del *Quercus* en la madera mohosa no tiene un papel muy importante: en ninguno de los dos suelos existe un número de plántulas significativamente más alto en los árboles muertos que en el suelo.

Según Blaser (1987) la regeneración de los *Quercus* se desarrolla principalmente de semillas, por lo tanto, es probable que las semillas caídas por su tamaño, peso y forma redonda y lisa, rebotan sobre los árboles muertos y germinan en el suelo. Esta suposición parece confirmarse por el hecho de que ambas especies son claramente más abundantes sobre madera mohosa en grado de descomposición 3. En esta etapa de descomposición, los fustes están cubiertos por una capa relativamente gruesa de materia orgánica (viva y muerta), lo que aumenta considerablemente la probabilidad de adhesión para las semillas.

### 6.2 Arrayán (*Weinmannia spp.*)

Las observaciones de Foster *et al.* (1973) indican que *Weinmannia sp.* tiene una probabilidad de germinar relativamente reducida. Prácticamente la regeneración es solamente exitosa en sitios con una capa de hojarasca muy delgada, por ejemplo, sobre troncos de árboles caídos o sobre suelo mineral, liberado por la erradicación de un árbol. El número de individuos significativamente más alto en los árboles menos descompuestos, en ambos tipos de suelos, se puede entonces explicar con la reducida capa de material orgánico en estos fustes. Sin embargo, también en el suelo correspondiente a los árboles de grado 2 se observaron más individuos, que en aquello correspondiente a los fustes de grado 3. Además, comparando los sustratos "árbol muerto" y "suelo", solamente sobre la madera muerta de grado 2 en el Dystrandept, el número de plántulas es significativamente más alto. En los otros casos la distribución es igual. Estos son indicios de que,

además del sustrato, hay otros factores (como la intensidad de luz) que pueden tener un papel importante para la instalación de la regeneración del arrayán.

Efectivamente Blaser (1987) describe el arrayán como un árbol con tendencia a preferir los claros. Si se asume, que la descomposición de la madera de árboles caídos aumenta con el tiempo, se puede pensar, que los árboles de grado de descomposición 2, se encuentran en claros más recientes y por lo tanto más abiertos que los árboles de grado 3. Esto significa, que las parejas de estudio de grado 2 se encuentran en sitios más expuestos a la luz (sin embargo faltan mediciones en este sentido), lo que podría explicar la mayor abundancia de la regeneración en estos casos.

Por la complejidad de la dinámica del proceso de regeneración natural, se imponen ulteriores estudios cuantitativos sobre la magnitud y la interacción de los diferentes factores que juegan un papel importante en este proceso. Esto, como los conocimientos sobre las condiciones ecológicas necesarias para la germinación y crecimiento de las plántulas son generalmente muy escasos, es importante para la mayoría de las especies aquí estudiadas.

### 6.3 Limoncillo (*Prunus cornifolia*)

Aparte de su abundancia significativamente más alta en el Placandepet que en el Dystrodepet, no se observan en el limoncillo diferencias entre los sustratos. Por lo tanto es probable, que para la regeneración de esta especie haya algún factor más importante que el sustrato: por ejemplo las aves podrían tener un papel importante en la distribución de las semillas, ya que los frutos de las especies del género *Prunus* son muy apetecidos generalmente por estos animales.

Sin embargo, se puede afirmar, que para la regeneración de esta especie, la madera mohosa no tiene mucha importancia, porque en ningún caso se observaron significativamente más plántulas en árboles muertos que en el suelo.

### 6.4 Papayillo (*Didymopanax pittieri*)

Esta especie se puede hallar terrestre o hemi-epífita. En el bosque nublado de Monteverde (Costa Rica) las investigaciones de Lawton (1980) observaron el papayillo exclusivamente como especie hemi-epífita.

Las plantas hemi-epífitas empiezan su existencia exactamente como las epífitas sobre troncos y ramas de árboles huéspedes y desarrollan, después, raíces aéreas que alcanzan hasta el suelo. De esta forma logran perder su dependencia del árbol que las sostiene. Posteriormente algunas especies no se pueden diferenciar de las especies "normales" que se desarrollan desde el suelo.

En Villa Mills-Siberia se encontraron en ambos tipos de suelo una abundancia de papayillo significativamente más alta en los árboles en grado de descomposición 2. Esto se puede explicar con la característica ya mencionada, de la especie, asumiendo entonces que el mayor número

de individuos en árboles muertos es la adaptación genéticamente determinada a la vida hemi-epífita sobre un huésped. Como el papayillo es una especie heliófita (Blaser, 1987; Lawton, 1980), también la intensidad de la luz podría tener un papel importante, porque en árboles caídos la sombra de la vegetación es menor que en la superficie del suelo.

Aunque las plántulas de papayillo parecen preferir los árboles caídos, no se puede afirmar que la madera mohosa es absolutamente necesaria para la regeneración de esta especie, ya que también se observaron plántulas en el suelo.

#### 6.5 Otras especies: Chilemuela (*Drimys granadensis*), cipresillo (*Podocarpus macrostachyus*), títora (*Cleyera theaoides*), magnolia (*Magnolia sororum*)

De estas especies se encontraron muy pocas o ninguna plántula (DAP < 5 cm). Según Blaser (1987), en la zona de estudio, estas especies son raras también entre los árboles de mayor diámetro, por lo tanto, la producción de semillas relativamente dispersa y las grandes distancias de los árboles semilleros pueden explicar este resultado.

En los casos donde los números de individuos permitieron un análisis estadístico (este es parcialmente el caso del chilemuela), los resultados muestran, que la madera mohosa no tiene importancia relevante como sustrato para la regeneración.

## 7 CONCLUSION

En síntesis, los resultados antes presentados indican que la madera mohosa en el Bosque Pluvial Montano de Villa Mills-Siberia no es una condición indispensable para el establecimiento de la regeneración natural de las especies comerciales estudiadas. Se puede suponer, que la disminución de la cantidad de madera muerta como consecuencia de intervenciones silviculturales, no tendrá efectos negativos sobre la regeneración del bosque. Esto no significa que, *a priori*, la madera muerta no tenga ningún papel en el funcionamiento de los procesos ecológicos del bosque.

Sin duda, la descomposición de árboles caídos libera importantes cantidades de minerales, que se reintegran en los ciclos de nutrientes. Aunque hasta la fecha no existan datos del crecimiento en los robledales estudiados, hay indicios (Blaser, 1987), que los árboles pueden alcanzar más de un siglo de edad. Esto significa, que con la descomposición de un árbol viejo, se reintegran al ecosistema nutrientes, que durante varias décadas no estuvieron disponibles. Además, es sabido, que en los bosques tropicales, al contrario de lo que sucede en los bosques de la zonas templadas, un porcentaje de nutrientes relativamente alto es almacenado en la biomasa viviente. Esto se puede suponer también para los robledales de Villa Mills-Siberia, ya que los suelos son relativamente pobres en nutrientes disponibles para las plantas (Blaser, 1987) y la vegetación es muy opulenta. Con una fuerte disminución de la biomasa viva y muerta, por medio de una explotación exagerada y repetida, podría verificarse un empobrecimiento del "pool" de nutrientes.

Debido a estas consideraciones no se debe concluir que se puede eliminar toda la biomasa muerta del bosque. Sin embargo, solamente la realización de experimentos silviculturales permitiría evaluar en forma confiable el efecto de un aprovechamiento de la madera. Una vez más surge la pregunta de como se podrían manejar sosteniblemente los robledales de altura. Las organizaciones conservacionistas piden protección absoluta de los últimos bosques naturales. Sin embargo, la creciente necesidad socio-económica de aprovechar los recursos forestales no deja de creer factible la opción de poner bajo protección absoluta todos los bosques naturales remanentes.

Tomando en cuenta las diferentes exigencias de la sociedad humana hacia el bosque, la idea, de aprovechar los robledales en los sitios aptos para la producción forestal, bajo un esquema de manejo forestal racional y sostenible, aplicando técnicas silviculturales basadas en los procesos naturales productivos, todavía parece ser la mejor alternativa teórica a las actuales formas de uso de los suelos de aptitud forestal, en el país.

Con el propósito de aprovechar el bosque sin destruirlo, sino conservando y activando los procesos dinámicos naturales (regeneración, crecimiento, ciclo de nutrientes, etc.), la silvicultura naturalista<sup>\*</sup> puede mantener una cierta biodiversidad de flora y fauna, la cual, según Lamprecht (1986), es una de las estrategias más importantes para prevenir la pérdida de nutrientes en el ecosistema del bosque tropical.

*Introducción*

Por otra parte, la realización de esta idea implica conocimientos adecuados del ecosistema, conocimientos que se pueden adquirir solamente por medio de una larga y costosa investigación.

Bajo la presión de los problemas ocasionados por la deforestación y los limitados recursos económicos, un país como Costa Rica, necesita apoyo para poder enfrentar exitosamente el desafío de encontrar soluciones ecológica y económicamente sostenibles, para el manejo de sus recursos naturales, que en algunos casos como -el de los robledales- representan ecosistemas raros en el mundo.

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Cooperación Suiza para el Desarrollo que permitió la realización del presente trabajo en el marco de su proyecto "Silvicultura de Bosques Naturales".

Sin la asesoría científica de Pierre Berner, ex coordinador del Proyecto y la colaboración de los demás técnicos del proyecto: Lucio Pedroni, Xinia Vega, Edith Bermudez, Lorena Orozco y Ligia Quirós, este trabajo no se hubiera podido realizar. También se quiere destacar la colaboración de Martín Mena en el trabajo de campo.

Pará el formateo de la traducción al español se agradece a Alvaro Chaves.

---

\* 'Silvicultura naturalista' en el sentido de 'naturnaher Waldbau' según Leibundgut (1985): "Hoy día la silvicultura considera el bosque como un ecosistema y concibe su tarea en guiar todos los procesos vitales en un bosque ecológicamente estable y en inducir su regeneración de tal forma, que todas las demandas relativas al bosque sean satisfechas de manera óptima y persistente, o sea, racionalmente, de forma continua y sin interrupciones"

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- BLASER, J. 1987. Standörtliche und waldkundliche Analyse eines Eichen-Wolkenwaldes (*Quercus ssp.*) der Montanstufe in Costa Rica. Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen, Heft, 26 (Alemania), 235 p.
- CHRISTY, E.J.; MACK, R.N. 1984. Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. *Journal of Ecology* (G.B.) 72: 75-91.
- DAYTON, W.A. 1944. Copey oak in Costa Rica. *Agriculture in the Americas* (EE.UU.) 4(7):134-135.
- De MARTONNE, E. 1958. *Traité de Géographie Physique*. Paris, Francia. Armand Colin. s.p.
- EICHRODT, R. 1970. Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Beiheft zu den Zeitschriften des schweiz. Forstvereins, Nr. 45. s.p.
- ELLENBERG, L. 1987. Die ökologische Problematik in Costa Rica. *Tübinger Geographische Studien* (Alemania) 96:39-50.
- FOSTER, R.; HENDERSON, B.; SCHEMSKE, D.; SMILEY, J.; WUNDERLY, J. 1973. Site selection and reproduction of plants in a montane oak forest (Cerro de la Muerte). *Tropical Biology Course 73-1, Field Problem Report*. San José, C.R. Organization for Tropical Studies. s.p.
- HARTSHORN, G.,S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In *Tropical Trees as Living Systems* Ed. by P.B. Tomlinson; M.H. Zimmermann, Cambridge, G.B., University Press. p. 617-638.
- \_\_\_\_\_.; HARTSHORN, L.; ATMELLA, A.; GOMEZ, L.D.; MATA, A.; MATA, L.; MORALES, R.; OCAMPO, R.; POOL, D.; QUESADA, C.; SOLERA, C.; SOLORIZANO, R.; STILES, G.; TOSI, J., Jr.; UMAÑA, A.; VILLALOBOS, C.; WELLS, R. 1982. *Costa Rica - Perfil ambiental; estudio de campo*. San José, C.R. Centro Científico Tropical. 149 p.
- HOLDRIDGE, L., R.; GRENKE, W., C.; HATHEWAY, W., H.; LIANG, T.; TOSI, J., A., Jr. 1971. *Forest environments in tropical life zones; a pilot study*. Oxford, G.B., Pergamon Press. 747 p.
- JUNKOV, M. 1984. Localización y valorización de la masa forestal en Costa Rica. San José, Costa Rica. Proyecto DGF-PNUD-FAO-COS/79/001. 78 p.
- KÖPPEN, W.; GEIGER, R. 1961. *Klimakarte der Erde*. Gotha 1928, neu bearbeitet von R. Geiger und W. Pohl. Darmstadt. s.p.
- LAMPRECHT, H. 1972. Einige Strukturmerkmale natürlicher Tropenwaldtypen und ihre waldbauliche Bedeutung. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* (Alemania) 91(4):270-277.

- \_\_\_\_\_. 1986. Waldbau in den Tropen - Die tropischen Waldökosysteme und ihre Baumarten, Möglichkeiten und Methoden zu ihrer nachhaltigen Nutzung. Hamburg. P. Parey. 318 p.
- LAUER, W. 1952. Humide und aride Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihre Beziehung zu den Vegetationsgürteln. Bonner Geographische Abhandlungen (Alemania) 9:15-98.
- LAUER, W. 1976. Zur hygrischen Höhenstufung tropischer Gebirge. In Neotropische Oekosysteme (Festschrift H. Sioli). Biogeographica 3:169-182.
- LAWTON, R. 1983. *Didymopanax pittieri*. In Costa Rican Natural History Ed. by D.H. Janzen. Chicago, EE.UU. University of Chicago Press. 816 p.
- LEIBUNDGUT, H. 1985. Der Wald in der Kulturlandschaft. Stuttgart, Alemania. s.p.
- LEONARD, H.J. 1985. Recursos naturales y desarrollo económico en América Central: un perfil ambiental regional. San José, C.R. Instituto Internacional para el Ambiente y el Desarrollo. 267 p.
- MARMILLOD, D. 1986. Documento interno. Turrialba, C.R., CATIE. s.p.
- PITTIER, H.F. 1892. Viaje de exploración al Río Grande Terraba. An. del Inst. Físico-Geográfico (Museo Nacional de Costa Rica) 3:57-106.
- SABOGAL, C. 1987. Struktur und Entwicklungsdynamik eines amazonischen Naturwaldes bei Pucalpa, Peru. Dissertation. Göttingen, Alemania. Georg-August-Universität, 210 p.
- SCHUBEL, R.J. 1980. The human impact on a montane oak forest in Costa Rica. Ph.D. Thesis. EE.UU., University of California, 144 p.
- STEWART, G.H. 1986. Forest dynamics and disturbance in a beech/hardwood forest, Fiordland, New Zealand. Vegetatio (Holanda) 68:115-126.
- STICHER, H. 1982. Bodenkunde. Autographie zu den Vorlesungen. Zürich, Schweiz, Eidgenössische Technische Hochschule. 248 p.
- TROLL, C. 1961. Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Die Naturwissenschaften 48(9):332-348.
- U.S. DEPARTMENT OF AGRICULTURE. 1975. Soil taxonomy. United States Agricultural Handbook no. 18. 503 p.
- VARESCHI, V. 1980. Vegetationsökologie der Tropen. Stuttgart, Alemania. 293 p.
- VEILLON, J.P.; QUINTERO, A.; MILANO, R. 1976. Estimación del volumen total de los árboles y de la masa forestal de algunos tipos de bosques naturales venezolanos. Mérida, Ven. Universidad de Los Andes. s.p.
- WAIBEL, L. 1939. White settlement in Costa Rica. The Geographical Review. (EE.UU.) 29(4):529-560.
- WALTER, H.; LIETH, H. 1967. Klimadiagramm-Weltatlas. Jena, Alemania. G. Fischer. s.p.

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

<b>Coordinadora de INFORAT:</b>	<b>Claudia Monge</b>
<b>Editor:</b>	<b>Emilio Hidalgo de Caviedes</b>
<b>Revisión Bibliográfica:</b>	<b>Carlos E. Granados M.</b>
<b>Dibujos:</b>	<b>Claudia Räber</b>
<b>Diseño Artístico de la Portada:</b>	<b>Lucio Pedroni</b>
<b>Diseño Gráfico de la Portada:</b>	<b>Roy García</b>
<b>Levantado de Texto:</b>	<b>Lucio Pedroni Alvaro Chaves</b>
<b>Montaje Artes Finales:</b>	<b>Xinia Vega</b>

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

**Edición de 650 ejemplares**

**Se terminó de imprimir en el mes de noviembre de 1991**

## **Títulos de la Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales**

1. Blaser, J.; Camacho, M.  
1991  
Estructura, Composición y Aspectos Silviculturales de un Bosque de Roble (*Quercus spp.*) del Piso Montano en Costa Rica
2. Orozco, L.  
1991  
Estudio Ecológico y de Estructura Horizontal de seis Comunidades Boscosas de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica
3. Pedroni, L.  
1991  
Sobre la Producción de Carbón en los Robledales de Altura de Costa Rica
4. Räber, C.  
1991  
Regeneración Natural sobre Árboles Muertos en un Bosque Nublado de Costa Rica