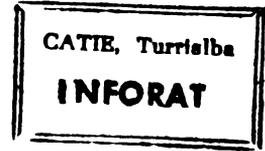


15668



Los bosques nublados en el trópico húmedo

Una revisión bibliográfica



Thomas Stadtmüller



Universidad de las Naciones Unidas



Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa su sincero agradecimiento a las siguientes personas:

Al Dr. Gerardo Budowski, Jefe del Departamento de Recursos Naturales Renovables del CATIE por sus valiosas sugerencias y recomendaciones.

Al Dr. Carlos Quesada, Jefe del Programa de Manejo de Cuencas del CATIE por su constante apoyo en la realización del trabajo.

A Peter L. Weaver del "Institute of Tropical Forestry", Puerto Rico; a Jim Barborak, Jürgen Blaser y Dr. Daniel Marmillod del CATIE por sus apreciados comentarios.

A Lorena Orozco por la revisión del manuscrito.

**Thomas Stadtmüller
Turrialba, febrero 1986**

CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	6
LISTA DE CUADROS.....	7
PREFACIO	9
1. INTRODUCCION.....	13
2. EXTENSION DE BOSQUES NUBLADOS EN EL TROPICO HUMEDO	21
Extensión en términos orográficos (pisos altitudinales).....	21
Distribución geográfica de los bosques nublados (extensión horizontal) ...	29
3. TERMINOLOGIA - BOSQUES NUBLADOS.....	31
4. *ECOLOGIA DE LOS BOSQUES NUBLADOS	39
Elementos y factores climáticos.....	39
Características edáficas	50
Características hidrológicas a nivel de cuencas.....	52
Factores bióticos.....	54
5. ESTRUCTURA, COMPOSICION Y ASPECTOS SILVICULTURALES ..	57
6. * CONVERSION Y CONSERVACION DE BOSQUES NUBLADOS.....	63
7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	67
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	71

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Delimitación de los trópicos húmedos según Küchler (Fosberg, Garnier y Küchler, 1961)	16
Figura 2.	Perfil esquemático de la vegetación húmeda del mundo del Polo Norte al Polo Sur con énfasis en el área tropical según Troll (1956), modificado	22
Figura 3a.	Zona de bosques nublados ("silva nebula") en la vertiente occidental de los Andes según Mann (1968).....	23
Figura 3b.	Zona de bosques nublados ("silva nebula") en la vertiente oriental de los Andes según Mann (1968)	24
Figura 4.	Los pisos altitudinales de vegetación entre México y Colombia según Lauer (1968).....	25
Figura 5.	Perfil esquemático de la vegetación en la vertiente oriental de Los Andes, desde La Paz hasta la región de las Yungas según Troll (1959), modificado	26
Figura 6.	Distribución de los bosques nublados en el trópico húmedo y áreas cercanas	28
Figura 7.	La distribución continua de las Ciатеáceas (helechos arbóreos) en el trópico y áreas cercanas según Kroener (1968)	30
Figura 8.	Mecanismos que forman la inversión de los vientos alisios según Dohrenwend (1972).....	45
Figura 9.	Áreas de presencia de la inversión de los vientos alisios según Dohrenwend (1972).....	45
Figura 10.	Circulación local diurna del viento en un valle de los Andes Orientales según Troll (1968)	47
Figura 11.	El efecto de condiciones topoclimáticas sobre el límite de la vegetación arbórea en montañas del trópico y en la zona boreal según Troll (1968)	48
Figura 12.	Tres diagramas de estratos en diferentes lugares del bosque nublado de Rancho Grande, Venezuela, según Vareschi (1980).....	58
Figura 13.	Perfiles de los cuatro principales tipos de bosques nublados según Beard (1944, 1955)	58

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.	Areas geográficas y autores principales de estudios relacionados con bosques nublados en el trópico húmedo.....	18
Cuadro 2.	Aporte de la precipitación horizontal según diferentes estudios en distintas partes del trópico húmedo	42
Cuadro 3.	Listado de autores de estudios principales sobre la composición florística en bosques nublados específicos	59
Cuadro 4.	Datos de biomasa sobre el suelo (tm/ha) en diferentes tipos de bosques nublados	60
Cuadro 5.	Areas protegidas que incluyen bosques nublados en el trópico húmedo de la Región Neotropical según IUCN (1982)	65

PREFACIO

Los bosques nublados siempre han constituido un tema fascinante para científicos de diferentes disciplinas, tales como geógrafos, climatólogos y meteorólogos, ecólogos forestales, botánicos, zoólogos, hidrólogos y conservacionistas en general. Hay algo impresionante cuando se penetra en estos bosques, misteriosos y enigmáticos con su abundancia de epífitas especialmente musgos, Bromeliáceas y orquídeas y la presencia de ciertos insectos, reptiles, mamíferos o ciertas aves como el magnífico quetzal.

Este tema científico y multidisciplinario atrajo la atención de la Universidad de las Naciones Unidas, UNU, con sede en Tokyo, que comisionó al CATIE, a través de su bioclimatólogo Thomas Stadtmüller, de escribir un trabajo sobre el tema, algo como un "state of the art", como base para generar acciones científicas especialmente si tales acciones se realizan como parte de una red mundial.

Pero el interés es mayor que solo científico. Hay aportes adicionales de aguas por la llamada "precipitación horizontal" y tales aportes pueden ser considerables con porcentajes que van del 7 hasta el 158% sobre la precipitación normal como lo revela el Cuadro 2 de esta publicación. Además de este aumento tan significativo, hay otros efectos reguladores de tal aporte, especialmente en cuanto a la sobrevivencia de especies y las posibilidades de uso de tal agua para fines comerciales.

Como se puede vislumbrar al leer este trabajo, existen muchas clases de bosques nublados. Pueden ocurrir desde menos de 500 m hasta 3900 m sobre el nivel del mar.

La tragedia es que los bosques nublados tienden a desaparecer como parte de un fenómeno universal de conversión de bosques a otros usos. De los bosques nublados de antaño ya no existe sino un cierto porcentaje, hoy estimado en solo 500 000 km² en todo el trópico húmedo.

Después de estudiar la localización, ecología, composición, estructura e importantes aspectos climáticos e hidrológicos de bosques nublados el autor hace valiosas conclusiones y recomendaciones. Ante todo destaca las lagunas en nuestro conocimiento, tales como la cuantificación de la precipitación horizontal sobre superficies grandes, el papel de las epífitas, la influencia sobre la fisiología y los efectos sobre la hidrología parcial y total. Este último punto es particularmente crítico ya que afecta aguas que son vitales en zonas situadas más abajo.

Se avanzan elocuentes argumentos para protección absoluta de ciertos bosques nublados y protección parcial para otros. Esta tarea ya no compete tanto al investigador científico sino al "decisor", sea a nivel nacional e internacional con apropiaciones de fondos y equipos multidisciplinarios y plazos para obtener logros.

El presente trabajo por lo tanto resume lo que se conoce y describe, asimismo lo mucho que falta por conocer, con apoyo de más de 200 referencias.

Se espera que este documento pueda ser de gran utilidad para los que trabajan o piensan trabajar en bosques nublados así como los que pueden tomar decisiones, no sólo para fomentar el progreso en los diferentes temas científicos vinculados con numerosas disciplinas, pero sobre todo para tomar acciones concretas para legar este patrimonio único a generaciones futuras y mantener hasta donde sea posible uno de los mecanismos y controles que gobiernan nuestra biósfera.

**Gerardo Budowski, Ph.D.
Jefe, Departamento de Recursos
Naturales Renovables**

Turrialba, 5 de marzo de 1986

"En estas alturas entre 2500 y 3500 msnm, el viajero se encuentra a cada instante envuelto en una neblina densa. Esta precipitación (¿o esta misteriosa formación de agua?) que podría ser la consecuencia de una fuerte tensión eléctrica da a la vegetación un verde que continuamente se renueva."

Alexander von Humboldt en 1807 sobre la vegetación de las montañas altas de Colombia y Ecuador.

1. INTRODUCCION

El estudio presente tiene como objetivos principales los siguientes:

- a) Dar una descripción completa del estado actual del conocimiento sobre los bosques nublados a nivel del trópico húmedo, considerando y evaluando todas las ciencias involucradas con el tema.
- b) Presentar una bibliografía completa sobre el tópico, abarcando todas las referencias relevantes.
- c) Revelar y señalar los límites y "lagunas" del conocimiento actual.
- d) Proponer iniciativas para ampliar y profundizar el conocimiento actual y recomendar líneas de investigación que cumplan con este propósito.

Generalmente, los bosques nublados dentro y fuera del trópico húmedo han sido estudiados desde diferentes puntos de vista y por diferentes ramas de la ciencia:

- Meteorología
- Hidrología
- Geografía y biogeografía
- Composición florística
- Fauna

- Ecología
- Silvicultura
- Conservación

El término "bosque nublado" no es científico ni sirve como definición dentro de las disciplinas arriba mencionadas y por este motivo puede resultar desorientador. (Ver cap. 3. Terminología). Sin embargo, "bosque nublado" es un término frecuentemente usado en la literatura científica, el cual reconoce la fuerte influencia de nubes o neblina sobre un bosque, sus propiedades y características ecológicas.

Por lo tanto, y para cumplir con los fines de este estudio, se define como "bosques nublados en el trópico húmedo":

Todos los bosques del trópico húmedo que frecuentemente están cubiertos por nubes o neblinas, recibiendo así adicionalmente a la lluvia, una cantidad de humedad por medio de captación y/o condensación de pequeñas gotitas de agua (precipitación horizontal), influyendo en el régimen hídrico y en el balance de radiación y así en los demás parámetros climáticos, edáficos y ecológicos.

Ellenberg (1964), en forma resumida, define como bosques nublados ("cloud forests") aquellos bosques que dominan en la zona de máxima condensación de nubes.

La cantidad, distribución y calidad de la precipitación horizontal en relación a la lluvia puede variar fuertemente. Sin embargo, en muchos casos (no en todos) los bosques nublados se encuentran en lugares donde la incidencia de nubes y neblina ocurre en combinación con fuertes lluvias orográficas. Un rasgo característico de todos los bosques nublados en el trópico húmedo es su riqueza de epífitas, especialmente musgos e Himenofiláceas (Walter, 1979) y en la mayoría de los casos la presencia de las Ciateáceas* (Christ, 1910; Shreve, 1914; Kroener, 1968; Troll, 1970; Lamprecht, 1986). En los bosques nublados enanos, los musgos cubren aún la superficie del suelo (Ellenberg, 1975; Ashton y Brünig, 1975; Grubb, 1977). Los bosques nublados tropicales representan condiciones óptimas para plantas poikilohídricas (Walter, 1973; Leigh, 1975).

Fuera del trópico húmedo, la investigación de bosques nublados o vegetación bajo influencia de nubes o neblina tiene un largo historial. Cabe mencionar aquí investigaciones sobresalientes en este campo, las cuales tenían motivos diferentes de acuerdo a la problemática de cada región. El objetivo principal de muchos estudios ha sido la cuantificación de la precipitación horizontal en zonas relativamente secas, considerando la vegetación como medio importante para abrir o mantener una fuente adicional - y en algunos casos principal - de agua: las nubes o neblinas que atraviesan la vegetación.

* Helechos arbóreos

- a) En las zonas áridas cosfaneras de Perú y Chile, por la presencia de la corriente Humboldt ocurren muy a menudo neblinas altas y nubes advectivas del tipo Stratus (Eidt, 1968). Este fenómeno, llamado "garúa" en Perú y "camanchaca" en Chile, fue motivo de varios estudios que se realizaron considerando la precipitación horizontal como fuente principal de agua dulce en una zona que por su ubicación climato-geográfica es muy árida (Knuchel, 1947; Föllmann, 1963). La vegetación en esta zona llamada "vegetación de loma" ha sido estudiada ampliamente. Koepke (1961) dividió la vegetación de loma en 17 categorías diferentes.
- Plantaciones de árboles o grandes atrapanieblas artificiales pueden servir como medios para aprovechar el agua de las nubes y neblinas a través del proceso de captación y/o condensación ("fog farming") (Kummerow, 1962 y 1966; Gischler, 1981). Experimentos recientes con atrapanieblas cubiertos por una red de polietileno demostraron que estos pueden recoger diariamente de 1 a 15 litros de agua por metro cuadrado de red (Gischler y Fernández, 1984).
- b) Una larga serie de experimentos e investigaciones (desde Marloth, 1903 y 1906 hasta Nagel, 1956 y 1962) se realizaron cerca de la Ciudad del Cabo para cuantificar la precipitación horizontal de la nube orográfica llamada "table cloth" que frecuentemente se está formando en el "Table Mountain", considerándola como un posible aporte al abastecimiento de agua para la Ciudad del Cabo. Nagel (1956) determinó a través de un sistema de atrapanieblas que la precipitación horizontal anual ascendió a casi 170% de la lluvia.
- c) En California el enfoque de una gran cantidad de investigaciones fue el efecto de neblinas y nubes costaneras sobre la distribución de la vegetación, específicamente en los "Redwoods" (Cannon, 1901; Cooper, 1917; Byers, 1930, 1953; Prat, 1953).
- d) Grunow (1952, 1955a y b, 1958, 1960a y b) en Alemania realizó una secuencia larga y completa de investigaciones sobre cantidad, distribución, intensidad y estructura de la precipitación horizontal, incluso los diferentes tamaños de las gotas. Dentro de estos estudios, se diseñaron y utilizaron varios instrumentos especiales, entre ellos el atrapanieblas de Grunow.
- La precipitación horizontal y la presencia de neblina como factor ecológico y silvicultural en un bosque de montaña de Baviera, fueron investigadas y descritas por Baumgartner (1957, 1958a y b, 1959).
- e) En Japón se llevaron a cabo varios estudios para determinar la intercepción de neblinas del mar mediante barreras de árboles. La mayoría de estos estudios han sido evaluados por Hori (1953).

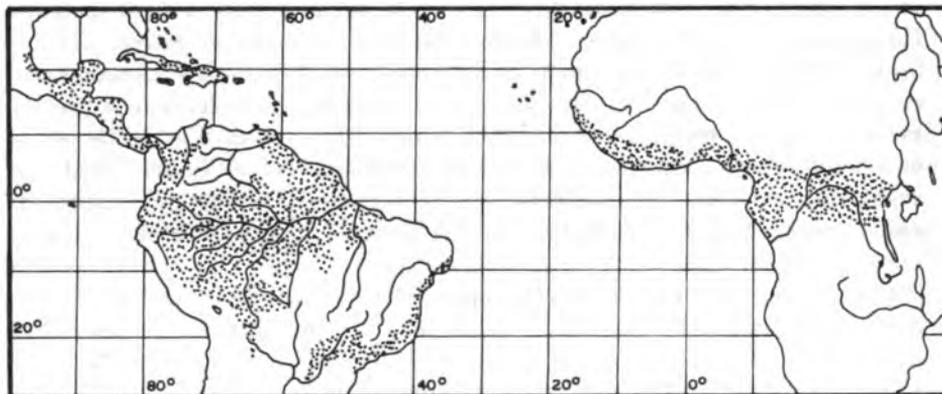


Figura 1: Delimitación de los trópicos húmedos

- f) Las islas de Tenerife y Hawaii son fuertemente afectadas por el impacto directo de nubes y neblinas. Por este motivo, han sido estudiadas ampliamente en lo referente a su clima y la distribución de la vegetación, considerándose la presencia de nubes y la precipitación horizontal como factores hidrológicos y ecológicos muy importantes.

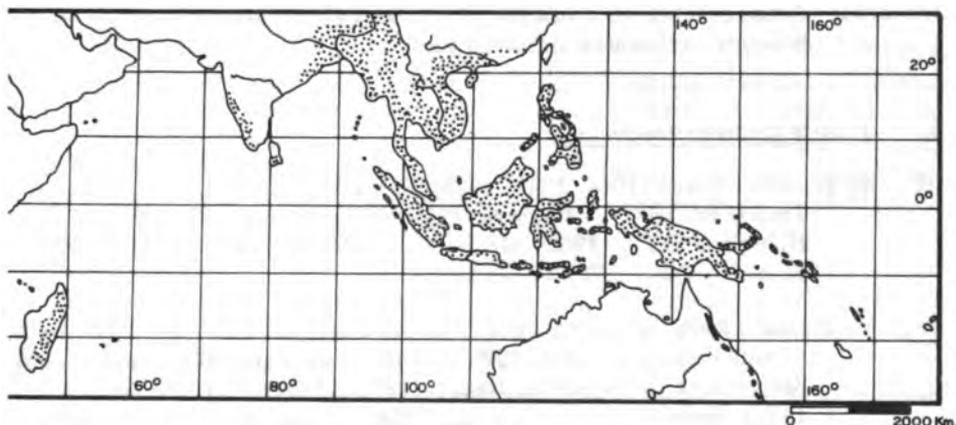
Para Tenerife hay que mencionar las siguientes publicaciones de importancia: Ceballos y Ortuño (1952), García-Prieto, Ludlam y Saunders (1960), Kämmer (1974) y Kunkel (1976).

Mordy y Hurdis (1955), Ekern (1964), Duffy (1965), Juvik y Perreira (1974), Juvik y Ekern (1978) y Ekern (1979) realizaron estudios relevantes al tema en Hawaii.

- g) En los últimos años en los Estados Unidos se realizaron varios estudios sobre el efecto del microclima y la estructura de la vegetación sobre la captación directa del agua enfocando también el insumo de sustancias químicas (Schlesinger y Reiners, 1974; Lovett, Reiners y Olson, 1982; Lovett, 1984).

Merriam (1973) cuantificó los efectos de hojas artificiales en la captación de agua bajo condiciones controladas en un túnel aerodinámico. Shuttleworth (1977) en Inglaterra, desarrolló, por medio de modelos matemáticos un estimado teórico del intercambio de agua entre vegetación y neblinas impulsadas por corrientes de aire.

La historia de la investigación de los bosques nublados en el trópico húmedo es bastante corta dado que hace apenas 20 años se reconoció en forma más clara el valor y la importancia de estos bosques, tanto ecológica como hidrológicamente. Es por eso que Kerfoot (1968) en una excelente revisión de literatura sobre el tema "Mist Precipitation on Vegetation" en un total de 156 referencias, podía citar apenas ocho rela-



según Küchler (Fosberg, Garnier y Küchler, 1961)

cionadas con el trópico húmedo; pero remitiéndose a Grubb y Whitmore (1966) subrayó que, aunque muchas autoridades opinan que la neblina es de importancia únicamente en lugares muy restringidos como ciertas áreas de montaña y zonas costaneras, es probable que este fenómeno sea de mucho más importancia en el trópico, donde generalmente la atmósfera contiene mucho más agua.

Más adelante, refiriéndose nuevamente a Grubb y Whitmore (1966), Kerfoot (1968) indica que en las zonas montañosas del trópico, donde masas de aire cargadas con humedad se mueven contra las montañas, la presencia de nubes y neblina puede ser uno de los factores ecológicos más importantes que incide en la distribución de tipos de bosques. Esta hipótesis ha sido confirmada por estudios e investigaciones que se llevaron a cabo últimamente en diferentes lugares del trópico. Cabe indicar aquí las áreas geográficas donde se han concentrado en los últimos 15-20 años los principales esfuerzos en la investigación de los bosques nublados a nivel del trópico húmedo:

Por razones climato-geográficas, la gran mayoría de estudios han sido realizados en el trópico americano, en donde hay que resaltar Venezuela, país en el cual se llevaron a cabo una gran cantidad de estudios sobre bosques nublados andinos, y Puerto Rico, donde científicos del "Institute of Tropical Forestry" realizaron una serie de investigaciones en bosques nublados enanos ("elfin woodlands"). La formación de "bosques nublados" es más escasa en los trópicos húmedos de África. En cambio, es frecuente en el sureste de Asia excepto las regiones donde el monzón juega el papel dominante en el régimen climatológico e hidrológico, condicionando estaciones secas y húmedas más marcadas. Burgess (1969) resalta que en el caso de las montañas de Malasia, las capas de nubes no se observan tan constante y frecuentemente como en Los Andes, donde significan probablemente un factor importante en la distribución de diferentes formaciones de vegetación. No existen bosques nublados en la parte occidental y central del Himalaya, pero son abundantes en una faja geográfica bien

Cuadro 1. Areas geográficas y autores principales de estudios relacionados con bosques nublados en el trópico húmedo

1. Trópico Húmedo Americano:

- a) en general: Beard (1944, 1949, 1955), Richards (1952), Lauer (1952, 1968), Troll (1959, 1968), Ellenberg (1959, 1975), Knapp (1965), Czajka (1968), Holdridge (1971, 1982), Grubb (1971, 1977), Walter (1973, 1979), La Bastille y Pool (1978), Vareschi (1980).
- b) Venezuela: Beebe y Crane (1947), Lamprecht (1954, 1958, 1976) Roth y Mérida de Bifano (1971, 1979), Medina y Zelwer (1972), Veillon (1974), Steyermark (1974, 1975), Hetsch (1976), Hoheisel (1976), Huber (1976, 1978), Brun (1976), Steinhardt (1978), Bockor (1979), Vareschi (1980), Sobrevila, Ramírez y de Enrech (1983).
- c) Puerto Rico: Baynton (1968, 1969), Howard (1968, 1970), Gates (1969), Odum y Pidgeon (1970), Weaver (1972a, 1972b, 1975), Weaver, Byer y Bruck (1973), Byer y Weaver (1976), Brown *et al.* (1983), Lugo (1983), Frangi (1983).
- d) Jamaica: Grubb y Tanner (1976), Tanner (1977, 1980a, 1980b, 1981), Tanner y Kapos (1982).
- e) Costa Rica: Holdridge (1971), Lumer (1980), Lawton y Dryer (1980), Cáceres (1981), Zadroga (1981), Lawton (1982).
- f) México: Martín (1955), Vogelmann (1973), Lonard y Ross (1979), Puig, Bracho y Sosa (1981).
- g) Colombia: Sugden y Robins (1979), Sugden (1982a, 1982b, 1982c, 1983).
- h) Ecuador: Grubb *et al.* (1963), Grubb y Whitmore (1966, 1967).

2. Trópico Húmedo Asiático:

- a) en general: van Steenis (1935), Richards (1952), Grubb (1971, 1977), Whitmore (1975).
- b) Malasia: Burgess (1969), Whitmore y Burnham (1969), Flenley (1974).
- c) Nueva Guinea: Brass (1941, 1956, 1959, 1964), Paijchmans (1975).
- d) Himalaya: Schweinfurth (1957).

3. Trópico Húmedo Africano:

en general: Lebrun (1935, 1960), Hedberg (1951)

definida en la región oriental (Schweinfurth, 1957).

Para precisar en términos geográficos el trópico húmedo como área de referencia para este estudio, se aplica la definición de Kùchler (Fosberg, Garnier y Kùchler, 1961) que delimitó el área del trópico húmedo según criterios de vegetación. Las áreas sombreadas en la Figura 1, representan la categoría "more or less permanently humid" según Kùchler. Esta área coincide a grandes rasgos con el área de distribución del "Tropical Rain Forest" según Richards (1952). Siguiendo la recomendación de Vogel (1966) se incluirá también las islas de Hawaii en el trópico húmedo.

Sin embargo, hay varios otros estudios realizados fuera del trópico húmedo, como por ejemplo en partes de Venezuela, o hasta fuera de los trópicos que son de interés particular para el tema o que tienen validez también en el trópico húmedo. Por lo tanto, serán mencionados y discutidos en el documento presente.

El Cuadro 1 muestra las áreas de interés principal en los estudios de los bosques nublados a nivel de trópico húmedo y áreas adyacentes e incluye los autores de las investigaciones y publicaciones principales.

2. EXTENSION DE LOS BOSQUES NUBLADOS EN EL TROPICO HUMEDO

Extensión en términos orográficos (pisos altitudinales)

El término bosque nublado siempre ha servido para describir y determinar en líneas muy generales bosques afectados o influenciados por la frecuente presencia de nubes o neblinas. Todos los autores que aplican el término bosque nublado reconocieron esta influencia en el microclima, ecología, estructura, y comportamiento hidrológico.

Por lo tanto, existen muchas clasificaciones de la vegetación en las montañas del trópico que asignan hasta pisos altitudinales a la formación de bosques nublados.

He aquí algunos ejemplos:

- Troll (1956) desarrolló un perfil esquemático de la vegetación húmeda por pisos altitudinales a nivel mundial, del Polo Norte al Polo Sur. Este esquema indica en el trópico, un piso altitudinal para el bosque nublado (Fig. 2).
- Mann (1968) en un estudio sobre los ecosistemas del subcontinente suramericano, asignó grandes áreas, respectivamente pisos altitudinales a la "silva nebula" (Fig. 3a y 3b).

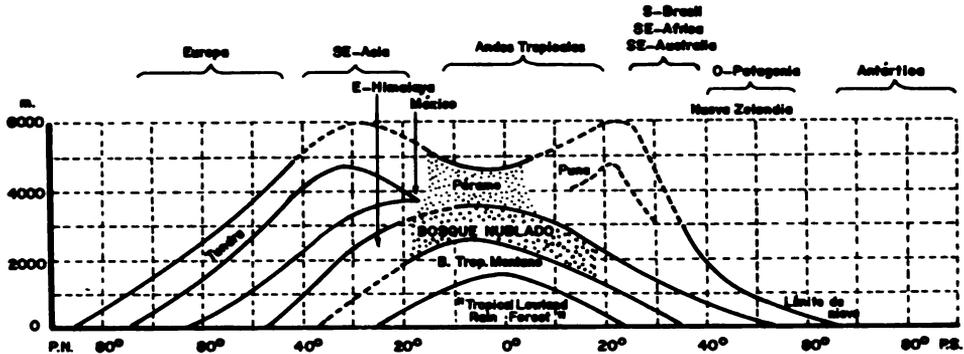


Figura 2: Perfil esquemático de la vegetación húmeda del mundo del Polo Norte al Polo Sur con énfasis en el área tropical según Troll (1956) modificado

- Lauer (1968) describió los diferentes pisos altitudinales de vegetación a nivel de América Central incluyendo Panamá y partes de México y Colombia (Fig. 4). Usando la clasificación climato-geográfica aplicada primero por Alexander von Humboldt en 1811, Lauer atribuye al piso "tierra fría" al sur de Nicaragua grandes partes de bosques nublados.
- Troll (1959) considerando fenómenos topoclimáticos a nivel regional dibujó los diferentes pisos altitudinales de vegetación y los distintos elementos paisajistas en la zona del altiplano boliviano, La Paz y las Yungas donde bosques nublados cubren grandes partes de las laderas de valles (Fig. 5).

Los cuatro ejemplos mencionados indican la influencia de clima y orografía sobre la distribución de los bosques nublados. La Figura 2 demuestra en forma muy general los límites del piso altitudinal de la ocurrencia de bosques nublados en el trópico: de acuerdo con la latitud geográfica, el límite inferior varía entre 1500 y 2500 msnm, y el superior entre 2400 y 3300 msnm; o sea se da un rango de aproximadamente 800 a 1000 m que casi no varía con la latitud. Esto es una escala muy general y solamente puede dar una imagen aproximada a nivel mundial.

Las Figuras 3a y 3b muestran mayores variaciones a nivel del subcontinente suramericano en cuanto a la distribución y extensión de bosques nublados de acuerdo a la exposición.

La Figura 5 finalmente demuestra que a nivel regional o local existen factores climáticos y geográficos que influyen adicionalmente en la altura y en el proceso de formación de nubes, así como en el tipo de nubes, su contenido de agua, su espesor y su dinámica. Por esta razón, existen varias fuentes bibliográficas que describen bosques nublados aún debajo de los 1000 msnm (Richards, 1952; Laserre, 1961; Weaver, Byer y Bruck, 1973; Walter 1979; IUCN, 1982). Knapp (1965) refiriéndose

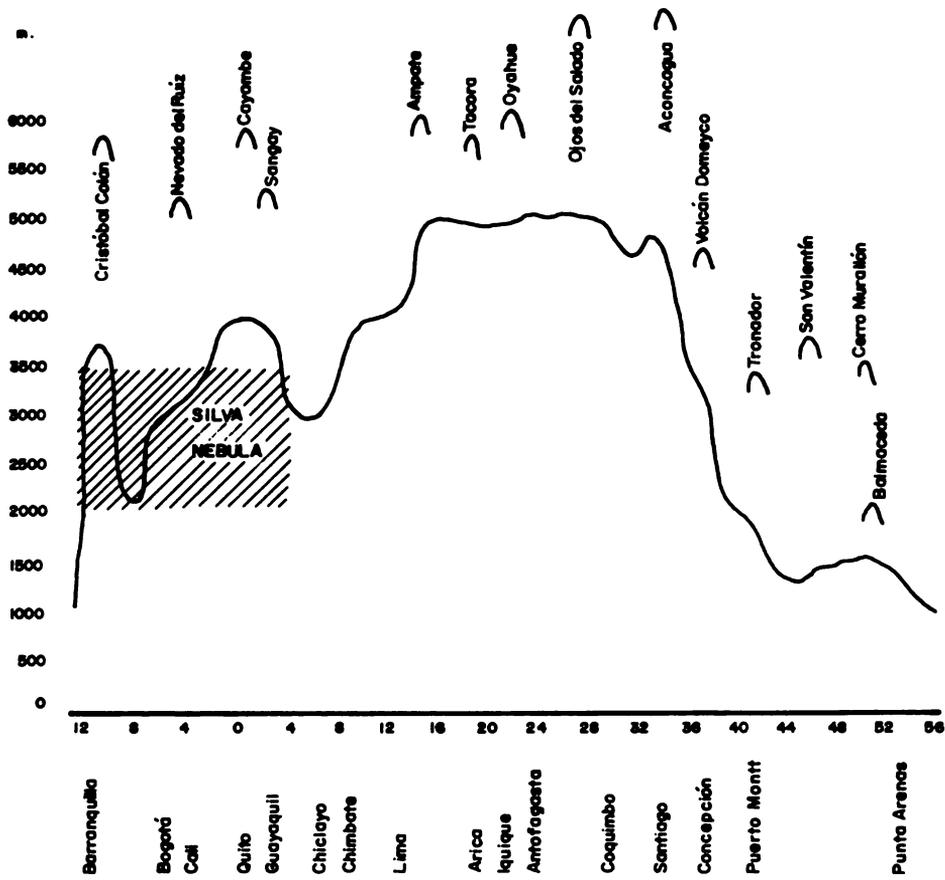


Figura 3a : Zona de bosques nublados ("silva nebulosa") en la vertiente occidental de los Andes según Mann (1968)

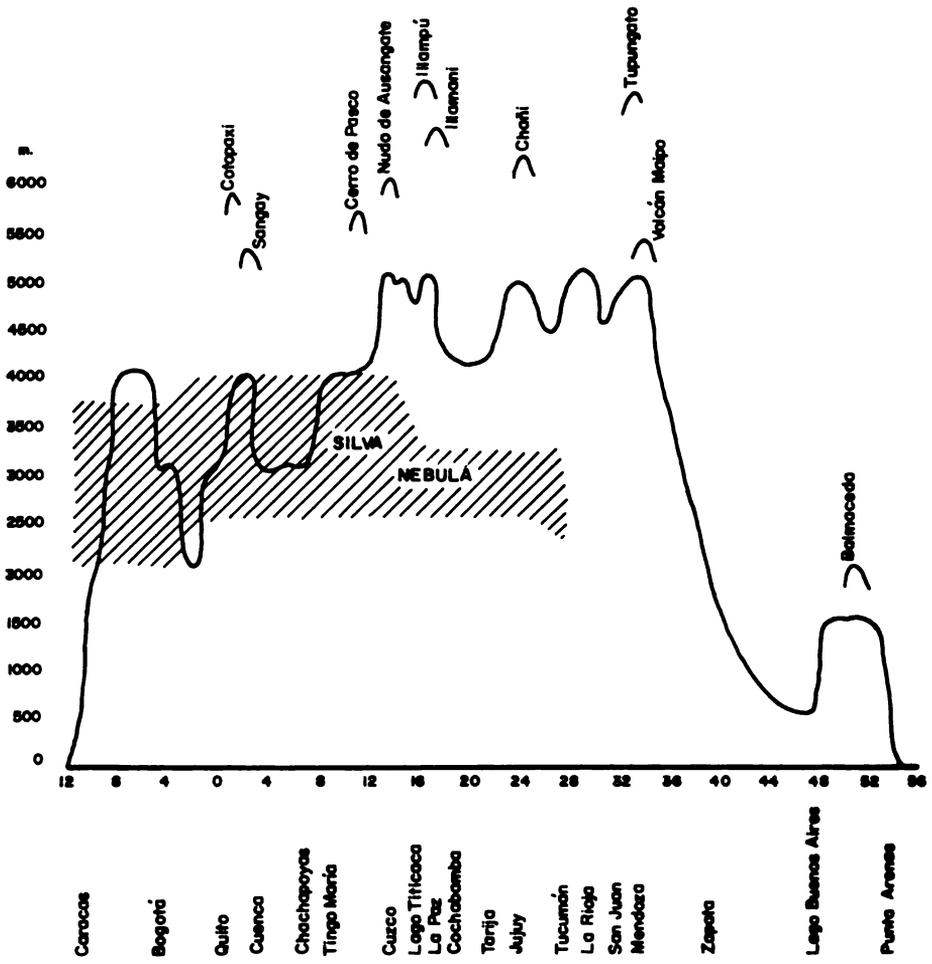
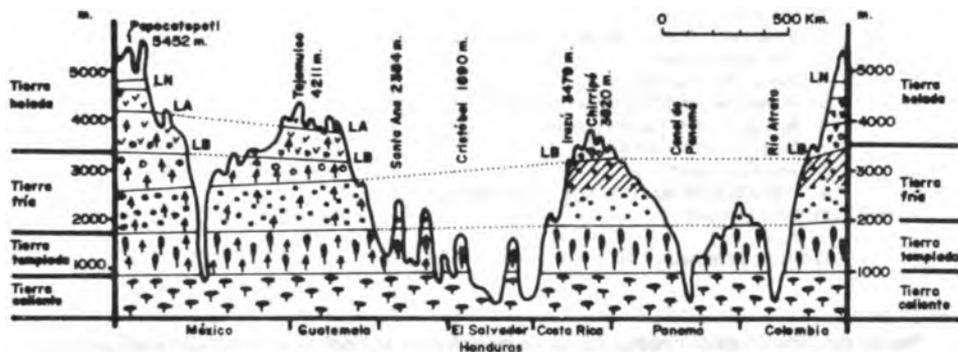


Figura 3b: Zona de bosques nublados ("silva nebulosa") en la vertiente oriental de los Andes según Mann (1968)



-  Formación de vegetación tropical siempre húmeda y semihúmeda de la tierra caliente
-  Bosque tropical de montaña siempre húmeda y semihúmeda (de la tierra templada)
-  Bosque mixto de montaña con pinos y encinos
-  BOSQUE TROPICAL DE ALTURA (BOSQUE NUBLADO) DE LA TIERRA FRÍA
-  Bosque tropical mixto con elementos boreales (pinos, encinos, abetos)
-  Bosque boreal mixto de altura (pinos, encinos, abetos, alisos)
-  Zacatal con pinos y abetos
-  Zacatal
-  Páramo tropical
-  Piso de Ericáceas
-  Piso de bambúes
- LN Límite de nieves perennes
- LA Límite de árboles
- LB Límite de bosques

Figura 4 : Los pisos altitudinales de vegetación entre México y Colombia según Lauer (1968)

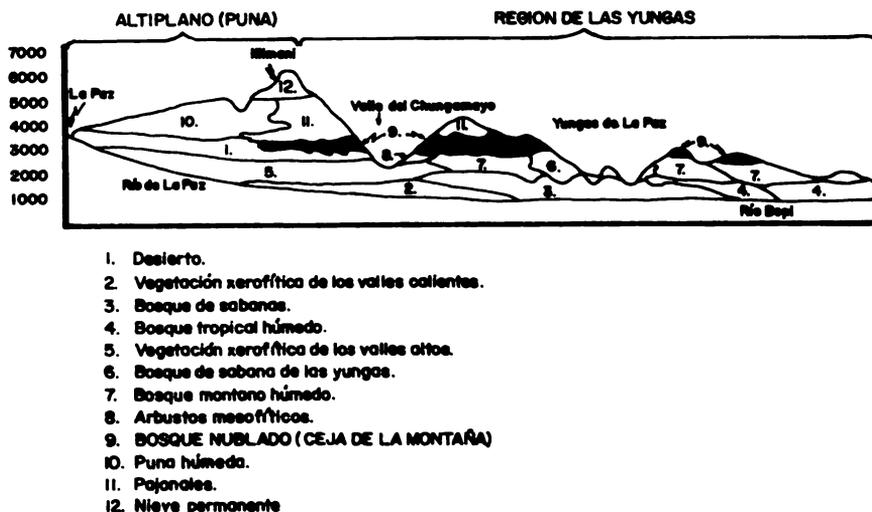


Figura 5: Perfil esquemático de la vegetación en la vertiente oriental de los Andes, desde La Paz hasta la región de los Yungas según Troll (1959), modificado

a Beard (1949) menciona la presencia de bosques nublados a 300 msnm en lugares expuestos de las Antillas Menores.

Por otra parte, según Hedberg (1951) en el monte Kenia el bosque nublado llega hasta 3500 msnm. También Troll (1951, 1968) encontró bosques nublados (bosques de ceja) en Los Andes Orientales a 3500 msnm. Hueck (1978) resalta que en algunos casos estos bosques de ceja pueden llegar hasta 3900 msnm.

Ellenberg (1964) en una descripción de la vegetación montañosa y su productividad en el Perú, señala que en este país existen generalmente tres diferentes niveles de condensación de nubes y por lo tanto tres diferentes tipos de vegetación bajo influencia de nubes o neblina:

- bosques nublados entre aproximadamente 2000 y 3000 msnm en la parte oriental de Los Andes (región húmeda)
- vegetación de arbustos semi-siempreverdes entre 3000 y 3500 msnm en la ladera occidental de Los Andes
- vegetación de "loma" condicionada por el fenómeno de "garúa" desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1000 msnm a lo largo de la desértica costa pacífica.

Todos los ejemplos antes mencionados indican que hay varios factores climáticos y geográficos que intervienen e influyen en los límites altitudinales de bosques nublados en el trópico húmedo:

- contenido promedio de humedad en la atmósfera (Kerfoot, 1968)
- generación de nubes por procesos convectivos o advectivos
- efecto de la inversión de los vientos alisios ("trade wind inversion") y sus cambios sobre la formación de nubes (Riehl, 1954 y 1979; Dohrenwend, 1972)
- dirección y velocidad de los vientos predominantes (Kämmer, 1974)
- efecto de elevación de masas ("Massenerhebungseffekt")* (Richards, 1952; Grubb, 1971 y 1977)
- forma y orientación de las cordilleras principales (macro-relieve)
- micro-relieve de las montañas, que pueden causar importantes efectos topoclimáticos (Troll, 1968)
- distancia promedio al mar más cercano en función de los vientos predominantes
- temperatura superficial y corrientes predominantes del mar más cercano

Por lo tanto, no es posible precisar los límites altitudinales de los bosques nublados válidos para todo el trópico húmedo. Tampoco se puede determinar el ancho del piso altitudinal de los bosques nublados en función de la latitud. Pero a grandes rasgos, se puede resumir lo siguiente:

La faja de nubes densas en el trópico húmedo se encuentra generalmente entre 1200 y 2500 msnm pero en muchos casos puede llegar a más de 3000 msnm o empezar debajo de 1000 msnm. Esto depende de la estructura de la tropósfera, de las condiciones de temperatura y humedad, del comportamiento de la inversión de los vientos alisios y de la elevación de masas. Independientemente de la estructura de la tropósfera, pero de acuerdo a la temperatura y el contenido de humedad del aire, ocurren frecuentemente nubes orográficas condicionadas por la congestión y el ascenso en lugares montañosos. En lugares costaneros puede haber transiciones borrosas entre neblinas costaneras y nubes orográficas (Flemming, 1971).

La subida adiabática del aire húmedo causa la condensación del agua a cierto nivel y así produce nubes. Junto con los vientos fuertes, la vegetación en contacto con las nubes puede captar una gran cantidad de agua adicionalmente a las lluvias orográficas que a menudo se pueden producir en estas zonas. La presencia de vegetación del tipo "bosque nublado" aparentemente depende de que las nubes ocurran con cierta frecuencia, regularidad o periodicidad y en combinación con vientos que permitan un intercambio más intensivo entre vegetación y atmósfera.

Según el sistema de zonas de vida de Holdridge (1967 y 1982) los bosques nublados como "asociación atmosférica muy húmeda" predominan en las zonas de

* Este efecto condiciona que una determinada especie o formación de vegetación ocurra en montañas aisladas y expuestas a alturas mucho más bajas que en áreas extensas de montañas altas. Por ejemplo, la formación "mountain moss forest" se presenta a 500 msnm en los Seychelles, a 1000 msnm en las Filipinas, a 2400 msnm en el Mt. Kaindi y a los 3100 msnm en el Mt. Wilhelm en Nueva Guinea, según Jeffrey, Brown y McVean (In Flenley, 1974).

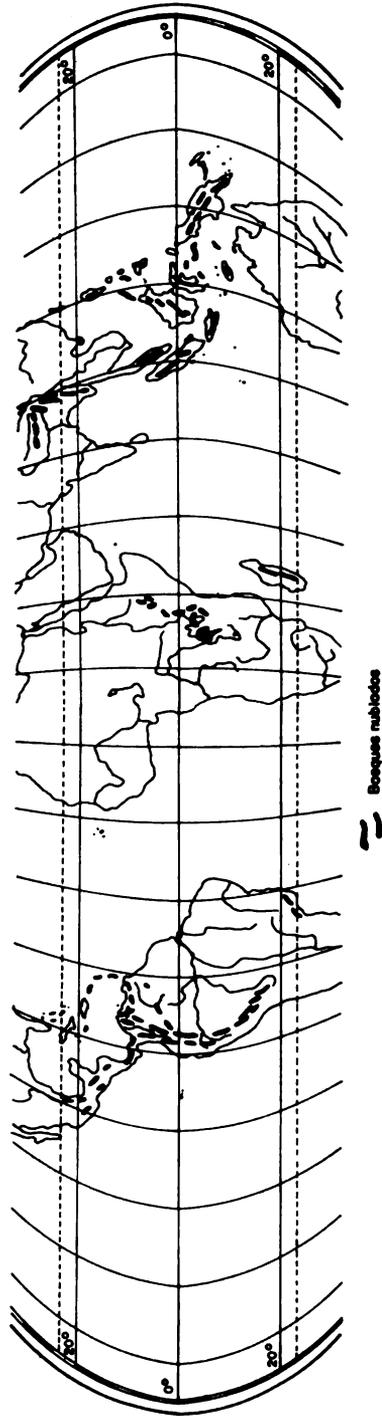


Figura 6: Distribución de los bosques nublados en el trópico húmedo y áreas cercanas

vida desde bosque húmedo a bosque pluvial de las fajas Premontano a Montano Bajo, aunque Myers (1969) destaca que bosques nublados pueden ocurrir también en otras zonas de vida o fajas orográficas.

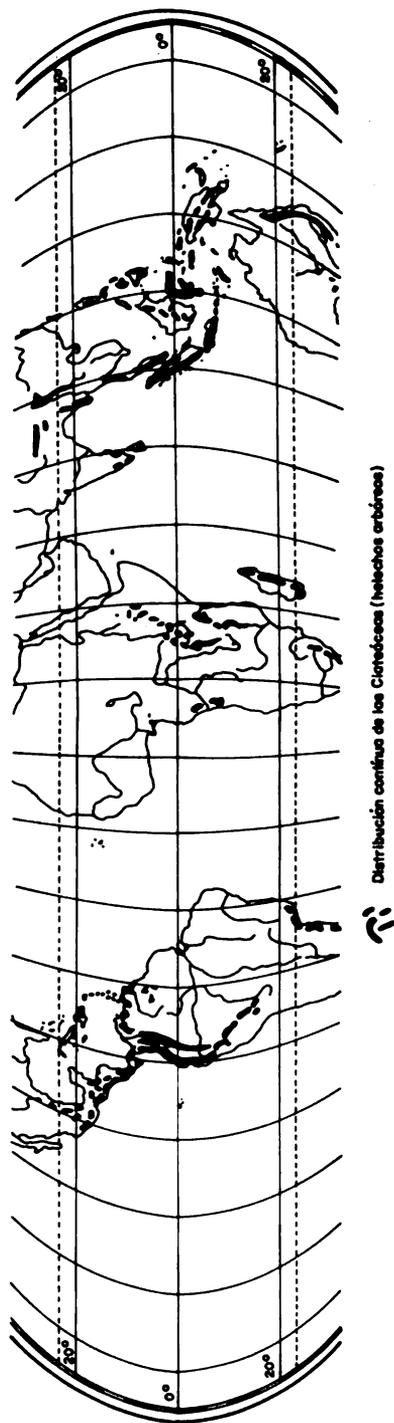
Grubb (1971 y 1977) resalta que las nubes densas y frecuentes pueden hacer bajar los límites inferiores de diferentes formaciones de bosques tropicales como "upper montane rain forest" y "lower montane rain forest".

Distribución geográfica de los bosques nublados (extensión horizontal)

A continuación se intenta indicar y delimitar a nivel del trópico húmedo, las áreas principales de bosques nublados dentro del área definida en la introducción (Fig. 1). Bockor (1979) estima la superficie total de los bosques nublados en el trópico húmedo en 500 000 km², lo cual equivale aproximadamente al 10% del "tropical rain forest" existente según Persson (1974) y corresponde, por ejemplo, a la superficie total de Kenia o Tailandia.

Dado que la ocurrencia de bosques nublados está fuertemente ligada con factores geográficos y climáticos, en la Figura 6 se usaron diferentes fuentes para definir a grandes rasgos la distribución de bosques nublados e indicar su delimitación. Las referencias principales fueron: Martin (1955), Schweinfurth (1957), Lauer (1968), Wiebecke (1971), Paijchmans (1975) y IUCN (1982).

Es importante mencionar aquí que la Figura 6 solamente intenta dar una idea general sobre la distribución geográfica de los bosques nublados en el trópico húmedo por razones de escala y por falta de suficientes fuentes bibliográficas para los trópicos de Africa y Asia. Por tanto, se agregó como medio de comparación y como indicador adicional la Figura 7 que muestra la distribución continua de las Ciateáceas según Kroener (1968). Como ya se mencionó en el capítulo anterior, varios autores indican que la presencia de las Ciateáceas es típica para los bosques nublados tropicales. Comparando los dos mapas (Figs. 6 y 7) se puede observar que en el área del trópico húmedo la distribución de bosques nublados coincide en una gran mayoría con la distribución continua de las Ciateáceas.



Distribución continua de las Cicadáceas (helechos arbóreos)

Figura 7: La distribución continua de las Cicadáceas (helechos arbóreos) en el trópico y áreas cercanas según Kroener (1968)

3. TERMINOLOGIA - BOSQUES NUBLADOS

El término "rain forest" que pretende clasificar cierto tipo de vegetación en el trópico, muchas veces ha sido objeto de discusiones puesto que se ha interpretado de diferentes maneras o sustituido por otros términos equivalentes, semiequivalentes o más específicos (Richards, 1952; Odum y Pidgeon, 1970; Letouzey, 1978). Además, según diferentes autores, sus terminologías y sus sistemas de clasificación, hay varios tipos de bosques que pertenecen o no a la categoría "rain forests".

Asimismo, el término "cloud forest" (bosque nublado) que fue utilizado frecuentemente en muchas publicaciones carece de exactitud, ha sido interpretado, definido y usado de diferentes maneras para distintos tipos de vegetación. Sin embargo, muchos bosques merecen el término "bosque nublado" con toda razón, dado que la frecuente presencia de nubes juega un papel ecológico predominante (Huber, 1976). Según el tipo, frecuencia y periodicidad de las nubes y de acuerdo a los demás factores y elementos climáticos y geográficos, se puede observar una cantidad de diferentes tipos de bosques nublados.

Por otra parte, hay tipos de vegetación a veces llamados "bosques nublados" que a lo mejor merecen otra denominación porque en ellos aparentemente predominan otros factores. Ashton *et al.* (1978) proponen el término "wind forest" para los bosques en lugares muy expuestos. Sin embargo en estos el viento ocurre frecuentemente junto con nubes densas que se mueven rápidamente por la vegetación dejando así una gran cantidad de precipitación horizontal. Estos bosques que por su forma y estructura son llamados bosques enanos o "dwarf forests", "elfin woodlands",

"mountain thickets", "mossy forests" y en muchos casos también "cloud forests" (Howard, 1970) se tratarán al final de este capítulo.

Términos castellanos

El término "bosque nublado" es la denominación más usada y más general en español para describir bosques bajo influencia fuerte de nubes (Lamprecht, 1954). Veillon (1974) utiliza el término selva nublada y lo equipara con el bosque muy húmedo Montano Bajo según la clasificación de Holdridge (1967 y 1982). Otros autores, por ejemplo Cáceres (1981), mencionan bosques nublados en la zona de vida bosque muy húmedo Premontano.

Holdridge (1967 y 1982) en su sistema de zonas de vida asigna a los bosques nublados la asociación atmosférica muy húmeda ("wet atmospheric association"). Beard (1944) en su sistema de clasificación equipara el término "montane rain forest" con el término español selva nublada. Pittier (1937) fue el primero que aplicó este término integrando las selvas nubladas como subcategoría de las "selvas ombrófilas". En América Central, especialmente en El Salvador, se usa a menudo la denominación bosque nebuloso (Serrano, 1977). Czajka (1968) en un estudio sobre los perfiles vegetales de las cordilleras entre Alaska y Tierra del Fuego crea el término bosque montano nebuloso para describir los bosques nublados en la zona tropical húmeda americana. El término bosque montano nebuloso es una traducción del término alemán "Gebirgs-Nebelwald" usado por Lamprecht (1954).

Otros términos usados para describir bosques y vegetación de las zonas frecuentemente nubladas de Los Andes Orientales de Perú y Bolivia son bosques de ceja o ceja de montaña (Weberbauer, 1911; Troll, 1968; Hueck, 1978). Estos términos, especialmente ceja de montaña como la utilizó Weberbauer, describen a menudo bosques enanos ["mist forests" o "elfin woodlands" (Richards, 1952)] que ocupan el piso altitudinal debajo del páramo o de la puna. Sin embargo, a veces se incluyen también bosques altos y densos en la formación de bosques de ceja.

Acosta-Solís (1968) en cambio distingue para la cordillera occidental de Los Andes Ecuatorianos, entre selva mesotérmica higrofitica nublada (800 msnm) y ceja andina (2800 msnm - 3200 msnm), esta última dentro de la categoría selvas sub-mesotérmicas.

Veillon (1955) en un estudio sobre los bosques andinos de Venezuela describe bosques nublados andinos los cuales tienen características de bosques altos, densos, siempre verdes y con volúmenes considerables de madera. No son equivalentes a bosques de ceja.

Términos en inglés

El término más usado en inglés equivalente a bosque nublado es "cloud forest" (Beebe y Crane, 1947; Beard, 1955; Drewes y Drewes, 1957; Ellenberg 1964; Troll,

1968; Roth y Mérida de Bifano, 1971 y 1979; Lawton y Dryer, 1980; Sugden, 1983). Sin embargo, ha habido muchos autores que crearon otros términos para describir bosques nublados. La mayoría de estos términos son partes de esquemas de clasificación de la vegetación tropical, por ejemplo "montane rain forest" (Beard, 1944, 1949, 1955).

Richards (1952) cita varios autores de estudios de vegetación a nivel local que crearon diferentes términos para denominar bosques nublados: Exel (1944) llama la vegetación en S. Tomé arriba de 1400 msnm "mist forest". Lane-Poole (1925) describe en las montañas de Nueva Guinea dos tipos de bosques nublados: "mid-mountain forests" que coinciden con la presencia de la faja de nubes y "mossy forests" que son bosques enanos con muchas epífitas que se encuentran en la zona de nubes y humedad permanente ("persistent mist"). Los términos "submontane rain forest" y "montane rain forest" aplicados por van Steenis (1935) en Malasia, corresponden a los términos "mid-mountain forest" y "mossy forest" de Lane-Poole (1925) en Nueva Guinea.

Holdridge (1967) dentro de su sistema de zonas de vida desarrolló el término de asociaciones climáticas dentro de un clima azonal. Una de estas asociaciones es denominada "wet atmospheric association of lower montane wet or rain forest" a la cual Holdridge asigna los bosques nublados. Sin embargo Myers (1969) indica que bosques nublados ocurren también en otras zonas de vida. Zadroga (1981) en un estudio sobre la importancia hidrológica de un bosque nublado aplica el término "montane cloud forest" destacando factores orográficos y el papel de bosques nublados en cuencas altas en el trópico.

Una de las clasificaciones de la vegetación tropical más conocida y aplicada es la clasificación de Beard (1944, 1949, 1955). En esta clasificación el término correspondiente a bosque nublado o selva nublada es "montane rain forest" (Beard, 1944). En su presentación de la clasificación mejorada, Beard (1955) equipara "montane rain forest" con "cloud forest". Lamprecht (1977) confirma la sinonimia de ambos términos.

Sin embargo, más arriba del "montane rain forest" siguen todavía dos formaciones que también están sujetas a la influencia de la faja de nubes ("mist belt" (Beard, 1955)), pero que no han sido clasificadas por Beard como cloud forest: "montane thicket" y "elfin woodland" o "mossy forest". Probablemente, para estas dos formaciones, Beard atribuyó otros factores ecológicos o climáticos como factores predominantes (por ejemplo la exposición a vientos fuertes). Myers (1969) en sus investigaciones en Panamá considera que "montane thicket" y "elfin woodland" son formaciones especiales de "cloud forest".

Generalmente, los términos "cloud forest" y "montane rain forest" son sinónimos, aunque Ellenberg (1964) utiliza "montane rain forest" para denominar bosques que ocurren debajo de la zona del "cloud forest". Probablemente "montane rain forest", según Ellenberg, es una traducción literal del término alemán "montaner Regenwald".

Aunque Beard (1944, 1955) considera los bosques enanos ("elfin woodlands, mossy forests") como formaciones especiales fuera del "montane rain forest", hay

autores que incluyen los bosques enanos (nublados) dentro de la formación "montane rain forest" (Richards, 1952; Leigh, 1975, Lawton, 1982).

Términos en alemán

El término alemán más utilizado en la literatura para denominar bosques nublados es el término "Nebelwald" (Lauer, 1952; Schweinfurth, 1957; Troll, 1959; Ellenberg, 1959, 1964; Knapp, 1965; Walter, 1973, 1979; Brun, 1976). El significado de "Nebelwald" es selva de nieblas. En los últimos años la mayoría de autores usan el término "Wolkenwald" (Lamprecht, 1972, 1976, 1986; Hoheisel, 1976; Steinhardt, 1978; Bockor, 1979) porque éste representa exactamente la traducción del término más utilizado a nivel mundial: "cloud forest". Ellenberg (1975) crea el término "Orealer Wolkenwald" resaltando así la influencia orográfica sobre la ocurrencia de los bosques nublados.

Huber (1976) indica que del punto de vista meteorológico, no hay diferencia entre nubes y niebla (neblina) aparte de que la neblina está en contacto directo con la superficie terrestre. En el caso de montañas "bañadas" en nubes, esta diferencia ya no existe. Por lo tanto, "Nebelwald" y "Wolkenwald" se pueden considerar sinónimos. Sin embargo, muchos autores prefieren ahora el término "Wolkenwald" por caracterizar mejor las condiciones climáticas que "Nebelwald" (Bockor, 1979).

Vareschi (1980) en cambio hace una diferencia estricta entre "Nebelwald" y "Wolkenwald" atribuyendo a cada uno propiedades climatológicas y ecológicas muy distintas. Según Vareschi la formación "Nebelwald" o "Bergnebelwald" es muy común en todas las zonas montañosas del trópico y corresponde al nivel general de la condensación de nubes. En cambio, la formación "Wolkenwald" es condicionada y causada por una constelación muy rara y especial de factores climáticos que permiten la condensación de nubes en zonas muy calientes a nivel bastante bajo. De acuerdo con los estudios de Vareschi, la formación "Wolkenwald" representa el óptimo global para la vegetación y a la vez recibe el parámetro de diversidad más alto según la clasificación de Vareschi. La formación "Wolkenwald" (*sensu* Vareschi) es muy rara y no es sinónima a los bosques nublados o bosques enanos que ocurren a alturas relativamente bajas en las Antillas y que fueron descritos por Beard (1949).

Knapp (1965) utilizando el término "Nebelwald" distingue entre "montaner Nebelwald" (bosque nublado montano) y "Krummholz-Nebelwald" (bosque nublado enano). Esto es una diferenciación bastante útil de dos categorías que corresponden probablemente a las formaciones "montane rain forest" y "elfin woodland (mossy forest)" de Beard (1955).

Otro término en alemán sinónimo de bosque nublado, creado por Lamprecht (1954) y usado también por Huber (1976), es "Gebirgs-Nebelwald" que significa bosque nublado de la montaña.

Términos en otros idiomas

En francés los términos más usados para denominar bosques nublados son "forêt de nuage" y "forêt néphéophile" (Letouzey, 1978). Lebrun (1975) describió bosques nublados en el Congo creando el término "forêt mésophile de montagne". Otro término mencionado por Letouzey (1978) es "sylve à lichens" que se utilizó para describir bosques enanos ("mossy forests") en Madagascar. Aubreville (1949) describió bosques nublados bajo el término "forêt tropicale humide de hautes altitudes".

Beard (1944) presenta en su esquema de clasificación los términos equivalentes en portugués para "montane rain forest": "mata nublada", y "elfin woodland": "bosque año".

Mann (1968) aplica el término latín "silva nebula" para denominar grandes pisos altitudinales de vegetación bajo influencia de nubes (Figs. 3a y 3b).

Terminología - Bosques Enanos

La vegetación arbórea que a menudo forma el límite superior de los bosques de las montañas tropicales (Letouzey, 1978) o cubre las cimas y lomas de montañas aisladas y expuestas ha sido objeto de muchos estudios. Esta vegetación se caracteriza generalmente por su estatura baja, sus troncos torcidos con ramificación profusa y por una gran cantidad de epífitas (especialmente musgos) que pueden cubrir completamente troncos, ramas y la superficie del suelo (Howard, 1968; Weaver, Byer y Bruck, 1973). Beard (1944) en su sistema de clasificación llamó a este tipo de vegetación por su fisonomía "elfin woodlands" y se tradujo al español con el término bosques enanos.

A grandes rasgos, se puede decir que los bosques enanos ocurren en los pisos altitudinales superiores de los bosques nublados. Sin embargo, muchos autores incluyen los bosques enanos dentro de los bosques nublados (Richards, 1952; Troll, 1968) mientras otros tienden a excluirlos (Beard 1944 y 1955; Holdridge, 1982).

Los bosques enanos a menudo forman el límite superior de los bosques nublados. Por lo tanto, su presencia en las montañas tropicales varía en forma similar: en Las Antillas Menores, Beard (1949) describe "elfin woodlands" debajo de 1000 msnm y en casos especiales aún a 500 msnm. En cambio, en Los Andes Orientales Peruanos, Hueck (1978) menciona que bosques enanos (bosques de ceja) llegan en algunos casos hasta 3900 msnm. Esta variación se debe a varios factores, entre los cuales el predominante es el efecto de elevación de masas ("Massenerhebungseffekt") (Richards, 1952). Grubb (1971) relaciona este efecto y sus variaciones con la frecuencia de nubes o neblina.

Para denominar la formación de bosques enanos existe una gran cantidad de diferentes términos, especialmente en la literatura inglesa. El término más antiguo y establecido es "elfin woodlands". Beard (1955), aunque sigue utilizando el término "elfin woodlands", recomienda como términos más correctos "montane woodlands" o "elfin thicket". Otro término frecuentemente usado es "mossy forest" (Richards, 1952).

Whitmore (1975) indica que los "mossy forests" se pueden encontrar como modalidad dentro de las formaciones "upper montane rain forest" [selvas nubladas, según Beard (1944)].

Otros términos que describen los bosques enanos resaltando su riqueza de musgos son "mountain moss forest" (Flenley, 1974) y "mossy montane forest" (Richards, 1952). Weaver (1972a, 1975) y Byer y Weaver (1976) preferían usar los términos "dwarf forest" y "dwarf cloud forest". Troll (1959), Baynton (1968 y 1969) y Gates (1969) aplican el término "elfin forest". Beard (1955) en su clasificación de la vegetación del trópico americano no considera dentro de los "elfin woodlands" una formación llamada "montane thicket", mientras otros autores la incluyen dentro de los "elfin woodlands" [por ejemplo Howard, (1970)].

Existen también términos que relacionan las características de los bosques enanos con la fuerte influencia de los vientos que supuestamente ocurren en los sitios donde predominan bosques enanos. Ashton et al. (1978) utilizan el término "wind forest", Holdridge (1982) clasifica los bosques enanos como asociación climática de vientos fuertes.

Lugo (1983) y Frangi (1983) proponen incluir ciertos bosques enanos dentro de la formación "wetlands" como tierras pantanosas de la montaña, suponiendo que el ambiente hídrico es el factor principal en estos ecosistemas, lo cual se ajusta a la realidad en muchos bosques enanos según ambos autores.

Knapp (1965) en un esquema de la vegetación de Las Antillas usó el término alemán: "Krummholz-Nebelwald" incluyendo dentro de esta formación islas pantanosas sin árboles. Beard (1944) traduce bosque enano al portugués bajo el término "bosque anão" y Letouzey (1978) menciona que bosques enanos en Madagascar fueron denominados con el término francés "sylve à lichens".

Cada uno de los términos mencionados trata de describir los bosques enanos, poniendo énfasis en ciertas características: sea su altura y forma (bosque enano, dwarf forest, elfin woodland, Krummholz-Nebelwald), su densidad (montane thicket), factores ambientales como las nubes (dwarf cloud forest), los vientos (wind forest, asociación climática de vientos fuertes), la humedad (wetlands, tierras pantanosas de la montaña) o su riqueza de epífitas, especialmente musgos (mossy forest, mountain moss forest).

Cada una de esta descripciones puede representar un elemento de la realidad, pero la gran variedad de términos indica que todavía falta conocimiento e investigación. Por lo tanto muchos autores han especulado sobre las causas del tamaño reducido y la estructura de los bosques enanos. Weaver, Byer y Bruck (1973) resumen con el siguiente listado las posibles causas:

- suelos saturados y respiración reducida de las raíces
- drenaje impedido del suelo y desecación fisiológica
- vientos fuertes
- lavado de nutrimentos en combinación con temperaturas bajas y nubes frecuentes
- transpiración reducida
- suelos delgados
- reducción de la radiación solar

Algunas de estas hipótesis fueron investigadas y discutidas en publicaciones más recientes por Leigh (1975), Grubb (1977), Jaffe (1980) y Lawton (1982).

Leigh (1975), para explicar el bajo crecimiento de los árboles en los bosques enanos, apoya la teoría de la transpiración reducida por la alta humedad del aire y acepta cierta influencia del viento en lugares expuestos. El crecimiento torcido de los árboles y sus ramas lo atribuye a los suelos delgados y pobres en nutrientes.

Grubb (1977), en cambio, rechaza la teoría de la transpiración reducida que, según él, no influye en la absorción de nutrientes. Atribuye el poco crecimiento de los árboles a las bajas temperaturas en combinación con la reducción de la radiación fotosintéticamente activa. Acepta efectos de los vientos fuertes, sobre todo en las regiones donde predominan los vientos alisios.

Jaffe (1980), demostró que el viento por su efecto de doblar los árboles puede causar un crecimiento reducido. El incorpora este efecto dentro del fenómeno de "thigmomorphogenesis".

Lawton (1982), al describir los bosques enanos en la divisoria continental de Costa Rica a una altura de 1750 msnm considera también los vientos fuertes como causa principal para la estructura baja y torcida de dichos bosques. Adicionalmente menciona otro factor destructivo que en las cimas de la cordillera no permite un desarrollo normal de la vegetación arbórea: la alta incidencia de relámpagos.

En el presente estudio se incluyen los bosques enanos dentro de los bosques nublados, pues está comprobado que los bosques nublados enanos en su gran mayoría están sujetos a la presencia e influencia de nubes densas y frecuentes que juegan, en combinación con otros factores, un papel ecológico muy importante.

4. ECOLOGIA DE LOS BOSQUES NUBLADOS

En el capítulo presente se tratarán los principales factores ecológicos que condicionan y afectan los bosques nublados. Dentro de estos factores, los elementos y factores climáticos "per definitionem" tienen prioridad y serán discutidos en forma más detallada; luego se tratarán los parámetros edáficos e hidrológicos y al final se mencionará la influencia de los demás factores ecológicos, especialmente los factores bióticos.

Elementos y factores climáticos

La precipitación horizontal y su medición. Ya en los capítulos anteriores fue necesario señalar varias veces la influencia del clima y sus parámetros sobre la presencia, distribución y estructura de los bosques nublados. Holdridge (1971) resume de la forma siguiente las condiciones climáticas para los bosques nublados, llamándolas "condiciones atmosféricas especiales":

"Donde ocurren nieblas y neblinas con gran frecuencia, como en la faja de condensación ("cloud belts") de las laderas de montañas expuestas a los vientos predominantes..., estas pueden constituir una fuente significativa de humedad adicional. Dicha humedad puede condensar en las superficies de la vegetación y gotear o escurrir por los troncos al suelo. Esta cantidad de agua no está medida por pluviómetros tipo

estándar y depende fuertemente del estado sucesional de la vegetación dominante y de las características de su follaje. Por lo tanto, no entra en el cálculo de la precipitación media anual para la determinación de la Zona de Vida, sino está considerada como factor muy húmedo atmosférico, entrando al sistema de clasificación a un nivel secundario de asociación."

Muchos autores suponen que el insumo adicional de agua en combinación con las temperaturas más bajas en las zonas montañosas es factor ecológico importante que actúa sobre las diferentes formaciones de bosques nublados. Este insumo de precipitación adicional a las lluvias ha sido denominado de diferentes maneras por distintos autores (Kittredge, 1948; Geiger, 1961; Lamb, 1965; Kerfoot, 1968; Holdridge, 1971; Whitmore, 1975; Cáceres, 1981):

- intercepción horizontal
- intercepción negativa
- intercepción de humedad de nubes ("cloud moisture interception")
- precipitación de la neblina ("Nebelniederschlag")
- goteo de la neblina ("fog drip", "cloud drip")
- goteo de condensación ("condensation drip")
- lluvia del bosque
- "mist precipitation"
- "fog stripping"
- "occult precipitation"
- precipitación horizontal

En este estudio, el ingreso de agua al ecosistema condicionado por procesos de condensación de humedad de nubes o neblina en las superficies de la vegetación, o por medio de captación directa de gotitas de nubes a través de la vegetación será llamada **precipitación horizontal** y significa un insumo de agua adicional a las lluvias. El término "intercepción horizontal" usado en diferentes publicaciones puede desorientar ya que "interception" como parámetro micrometeorológico e hidrológico significa y comprende generalmente el agua interceptada por la vegetación y luego evaporada; o sea, un egreso de agua del ecosistema.

La cantidad de la precipitación horizontal depende tanto de factores inherentes a la vegetación como de factores y elementos climáticos. Los factores y elementos climáticos serán discutidos luego, cuando se analicen las diferentes escalas climatológicas (macro, meso y micro).

Los factores inherentes a la vegetación, a grandes rasgos, son los siguientes:

- altura de la vegetación
- estructura del dosel (influye sobre la rugosidad y causa microturbulencias)
- tamaño, cantidad, colocación y agrupación del follaje
- cantidad, formas y especies de epfitas

Para determinar la precipitación horizontal existen según Juvik y Ekern (1978) básicamente dos métodos:

- a) coleccionar la precipitación total debajo del dosel por medio de canoas o una gran cantidad de pluviómetros, y compararla con la lluvia por encima del bosque o en un área cercana sin bosque.
- b) coleccionar las gotitas de nubes mediante aparatos artificiales llamados atrapanieblas ("fog catcher").

El primer método da valores reales de la precipitación neta, la cual ecológica e hidrológicamente es relevante para el ecosistema investigado. Considerando la intercepción (agua interceptada por la vegetación y luego evaporada) y el comportamiento de la precipitación bruta (medida fuera o por encima del bosque) y de los demás elementos climáticos, este método permite estimar el aporte real de la precipitación horizontal a la precipitación neta. El procedimiento de medición requiere mucho equipo, resulta costoso e implica la dificultad de que el lugar de las canoas recolectoras o los pluviómetros no sea representativo para el ecosistema en total.

El segundo método que ha sido utilizado por muchos científicos fuera del trópico húmedo (Cap. 1) y por Ekern (1964), Baynton (1969), Vogelmann (1973) y Cáceres (1981) y Juvik y Ekern (1978) en zonas tropicales húmedas, determina la cantidad de agua que teóricamente se puede extraer de las nubes por procesos de condensación y captación en obstáculos artificiales. La dificultad principal en la utilización de atrapanieblas siempre ha sido encontrar el diseño de un aparato que permita deducir la cantidad de agua captada por él mismo al ecosistema a investigar (Baynton, 1969). Otro problema en la instalación del atrapanieblas es la selección de la altura sobre el suelo (Ekern, 1964).

El Cuadro 2 demuestra en forma resumida los resultados de mediciones de la precipitación horizontal con atrapanieblas en diferentes áreas de bosques nublados dentro del trópico húmedo. Los valores indican una gran variabilidad tanto en números absolutos, como en valores relativos al monto de la lluvia.

Los valores absolutos varían entre 325 mm/a y 941 mm/a; los valores relativos entre 7,2 por ciento y 158,5 por ciento de la lluvia. Para los climas o estaciones muy lluviosas los valores relativos son bastante bajos (entre 7,2 por ciento y 18 por ciento del equivalente de la lluvia). Por otra parte, es importante señalar que en las estaciones secas (Vogelmann, 1973) los valores relativos de la precipitación horizontal son muy elevados y pueden hasta superar los de la lluvia. Juvik y Ekern (1978) mencionan una entrada de 181,9 mm de precipitación horizontal en tres meses secos con solamente 14,5 mm de lluvia en un sitio ubicado cerca de una cima, lo que equivale a 1254 por ciento de la lluvia. Es muy probable que la cantidad de agua relativamente alta recibida por medio de la precipitación horizontal durante los períodos "secos" juegue un papel muy importante en la ecología de los bosques nublados.

Los resultados publicados por Juvik y Ekern (1978) indican además que el barlovento recibe generalmente mucho más precipitación horizontal que el

Cuadro 2. Aporte de la precipitación horizontal según diferentes estudios realizados en distintas partes del trópico húmedo

Autor (año)	País y lugar	Vegetación circundante	Condiciones específicas	Precipitación horizontal (mm/a)	Precipitación horizontal en % de la lluvia
Haynton (1969)	Puerto Rico; Luquillo Mountain (Pico del Oeste)	"elfin cloud forest"	1050 msnm; clima muy lluvioso	325	7,2
				390	8,6
Vogelmann (1973)	México; Sierra Madre	"oak cloud forest"	1330 msnm; estación lluviosa (14 sem)		18,0
			Estación seca (39 sem)		85,5
			TOTAL	941	31,3
			1361 msnm; estación lluviosa (13 sem)		17,5
			estación seca (40 sem)		60,5
			TOTAL	512	30,9
Juvik and Ekern (1978)	Hawaii; Kulani Camp Kulani Mauka Mauna Loa Honuaula Honulalai	"Closed forest" "Alpine shrubs" (lava) "Pastureland" "Subalpine shrubs"	barlovento: 1580 msnm	770	30,0
			2530 msnm	706	68,0
			3415 msnm	186	43,4
			sotavento: 1905 msnm	226	25,9
			2496 msnm	569	158,5
Cáceres (1981)	Costa Rica; Vertiente Atlántica	Bosque muy húmedo Premontano	1300 msnm	aprox. 550	15,3

sotavento, tanto en valores absolutos como relativos. Sin embargo, en muchos bosques nublados donde no solo las laderas, sino también las crestas se encuentran en contacto con nubes impulsadas por vientos, se puede observar que inmediatamente a sotavento de la cresta hay un efecto de derrame ("spill over") y la precipitación horizontal puede alcanzar valores muy elevados (ver datos de la estación Honulalai de Juvik y Ekern (1978) en el Cuadro 2).

Cáceres (1981) reporta además de los datos de atrapanieblas, valores interesantes sobre la precipitación neta [agua precipitada debajo del dosel y escorrentía de los tallos ("stem flow")]. La precipitación neta varía entre 82 por ciento y 99 por ciento con un promedio de 92 por ciento de la lluvia medida fuera del bosque. También Steinhardt (1978) en un amplio estudio sobre el ciclo hidrológico en un bosque nublado andino midió la precipitación bruta (fuera del bosque) y la precipitación neta. La última representó el 90 por ciento de la precipitación bruta. En ambos estudios la escorrentía de los tallos no alcanzó ni el uno por ciento de la precipitación.

En comparación con otros estudios sobre la intercepción en bosques tropicales citados por Baumgartner y Brünig (1978), los valores de la precipitación neta reportados por Steinhardt (1978) y Cáceres (1981) son bastante elevados, lo que indica un aporte significativo y efectivo de la precipitación horizontal a la precipitación neta.

Otro estudio no comprendido en el Cuadro 2 es el de Dohrenwend (s.f.) que determinó con atrapanieblas el aporte de la precipitación horizontal en vegetación subalpina tropical resultando un insumo de aproximadamente 20 por ciento del equivalente a la lluvia.

Cabe mencionar aquí que los árboles solitarios captan mucho más precipitación horizontal por área que bosques de la misma especie (Ekern, 1964; Vogelmann, 1973). Según Kämmer (1974) esto se debe a que un factor fundamental en la eficiencia de la vegetación para captar y condensar agua de las nubes es su exposición al viento. Merriam (1973) que estudió la intercepción horizontal por hojas artificiales bajo condiciones controladas en un túnel aerodinámico, concluyó lo siguiente:

- La cantidad de agua que entra y pasa por el dosel es determinada por el contenido de agua de las nubes, la altura y el arreglo de las copas de los árboles y la velocidad y turbulencia del viento. Esta última, según Lamb (1965) es aumentada por el bosque y sus características físicas (parámetro de rugosidad).
- La precipitación horizontal ("fog drip") a su vez depende de la superficie total de hojas, la distribución espacial de las hojas y las propiedades de sus superficies.

Poco se sabe sobre el efecto de forma y tamaño de las hojas sobre la intercepción horizontal; sin embargo, Went (1955) y Vogelmann (1973) opinan que las coníferas son más eficientes que las latifoliadas.

Aspectos macroclimáticos. La relación entre macroclima y bosques nublados en cuanto a su ocurrencia ha sido discutida en el Capítulo 2. En general, los parámetros macroclimáticos que afectan los bosques nublados son los siguientes:

- Grubb y Whitmore (1966) sugieren que el factor más importante es la frecuencia de nubes ("fog"). "Lower montane rain forest" y "upper montane rain forest" están relacionados con nubes frecuentes y nubes persistentes respectivamente.
- La estructura de la tropósfera, incluyendo el perfil de temperatura afecta el nivel de condensación de nubes (Flemming, 1971).
- El efecto de elevación de masas influye en la distribución y el perfil vertical de la temperatura y así en la formación de nubes (Richards, 1952; Hastenrath, 1968). Grubb (1971 y 1977) opina que la ocurrencia de nubes juega un papel importante dentro del fenómeno de elevación de masas ("Massenerhebungseffekt").
- La dirección y velocidad de los vientos predominantes (Kämmer, 1974) en conjunto con el contenido promedio de humedad de la atmósfera (Kerfoot, 1968) son factores importantes en la formación de nubes orográficas.
- La distribución temporal de lluvias y la presencia de nubes (precipitación horizontal). Las mediciones de Vogelmann (1973) y Juvik y Ekern (1978) (Cuadro 2) indican que los efectos de una estación seca pueden ser mitigados o compensados por la precipitación horizontal. Este fenómeno puede ser un factor ecológico muy importante, ya que Lauer (1952) demostró que 1000 mm de precipitación distribuida en doce meses logran el mismo efecto biológico que 2200 mm en nueve meses.
- La ocurrencia frecuente de nubes ("cloud cover") afecta no solo la precipitación, sino también otros elementos climáticos y también procesos fisiológicos. Budowski (1966) indica que las capas de nubes significan una protección efectiva contra radiación y diferencias grandes en temperatura y humedad relativa. Grubb y Whitmore (1966) y Baynton (1969) mencionan que la cantidad de luz puede ser reducida a un punto donde limita la asimilación. Drewes y Drewes (1957) opinan que los bosques nublados en Los Andes Orientales ("wet cloud forest") no se deben en primer lugar a la precipitación excesiva sino a la falta de irradiación, la que causa tasas reducidas de evaporación y bajas temperaturas, y a la condensación de humedad de nubes en las partes de las plantas.
- El diámetro de las gotas de agua que contienen las nubes influye fuertemente en el proceso de condensación y depósito de agua en las superficies de la vegetación, y por tanto en la cantidad de precipitación horizontal. Grunow (1960b) encontró que el diámetro de gotas más efectivo en el proceso de precipitación horizontal es de 8-14 μ .
- Otro fenómeno climatológico muy importante en las zonas tropicales es la inversión de los vientos alisios, la cual modifica el perfil vertical de temperatura y así influye en la formación de nubes (Riehl, 1954 y 1979). La inversión de los vientos alisios no es estable, sino que está sujeta a variaciones diarias y anuales.

Además, según Dohrenwend (1972), la inversión de los vientos alisios que forma parte de una célula de Hadley está situada a elevaciones más bajas en las regiones que se encuentran lejos de la zona intertropical de convergencia (ZIC), y más alta en las áreas cerca de la ZIC (Fig. 8). Esto podría intensificar el efecto de elevación de masas en áreas como por ejemplo el Caribe en comparación con América Central. Las áreas donde ocurre la inversión de los vientos alisios se muestran en la Figura 9.

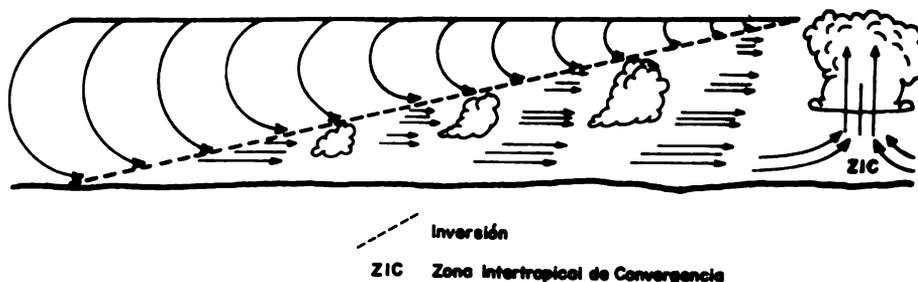


Figura 8: Mecanismos que forman la inversión de los vientos alisios según Dohrenwend (1972)

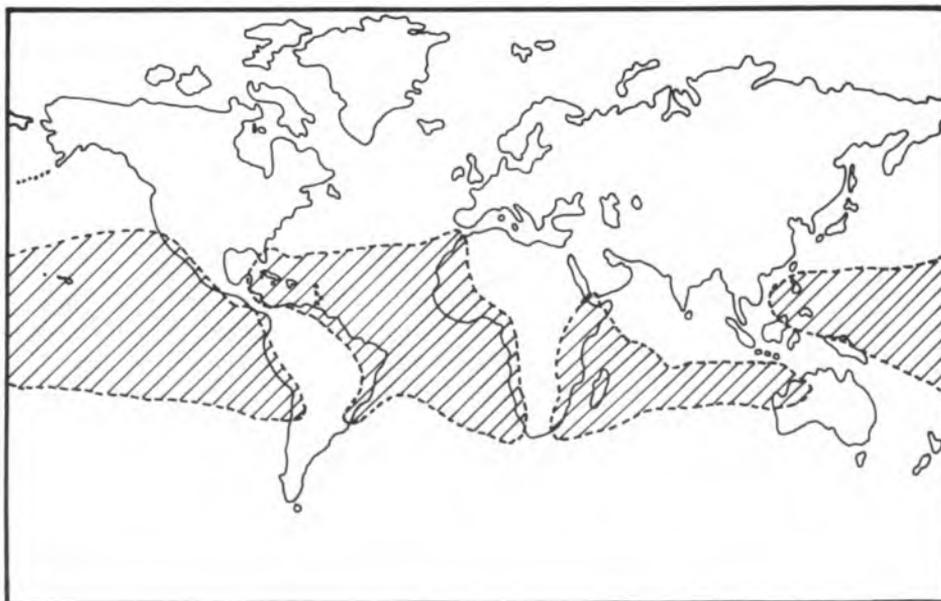


Figura 9: Áreas de presencia de la inversión de los vientos alisios según Dohrenwend (1972)

- El tipo de nubes (formación) que predomina en los diferentes lugares de bosques nublados puede ser otro factor climático que influye. Grubb y Whitmore (1966) indican que nubes del tipo "Stratus" predominan en Los Andes Ecuatorianos mientras el tipo "Cumulus" es más frecuente en Las Antillas Occidentales.

Aspectos mesoclimáticos. Con respecto a la escala meso y topoclimática existen pocas informaciones relacionadas con bosques nublados tropicales. Huber (1976), en su investigación sobre la ecología del bosque nublado en Rancho Grande (Venezuela), lo subdivide en tres tipos según diferencias de estructura:

- Bosque nublado de transición con tres estratos y árboles que frecuentemente se elevan sobre el dosel (aproximadamente entre 800 y 1100 msnm).
- Bosque nublado verdadero con dos estratos, algunos árboles que se elevan sobre el dosel, gran riqueza en palmeras y un máximo de sinusias de epífitas en cantidad y diversidad (aproximadamente entre 1100 y 1600 msnm).
- Bosque nublado del piso superior con un estrato de árboles dominantes, un estrato de palmeras como estrato dominado y mucho menos epífitas que en los otros dos tipos (por encima de 1600 msnm).

Huber (1976) encontró estos tres tipos en una distancia horizontal de dos kilómetros. Es posible que aparte de las diferentes alturas sobre el nivel del mar, otros efectos climáticos a nivel de mesoclima, especialmente la densidad y frecuencia de nubes y la velocidad del viento modificada por la topografía, contribuyan a estos cambios en la vegetación.

Troll (1968) menciona dos efectos topoclimáticos que pueden influir en los bosques nublados:

- Uno se refiere a la formación de nubes por la circulación de masas de aire generadas por la topografía de los valles en Los Andes Orientales (Fig. 10). Estas fajas de nubes ("cloud banks") condicionan los bosques nublados de la ceja de montaña y permiten que los bosques de las Yungas se extiendan como zona angosta hacia el interior de las montañas.
- Otro fenómeno topoclimático descrito por Troll (1968) se refiere al límite de la vegetación en general que puede tener importancia especial para los bosques nublados. Comparando las zonas boreales y tropicales, la vegetación arbórea en las primeras llega a sus puntos más altos en las lomas de las montañas; en cambio, en el trópico los valles son las partes donde los árboles encuentran condiciones más favorables (Fig. 11). Entre las explicaciones que da Troll (1968) al respecto, hay algunas que pueden tener validez también para los bosques nublados que muchas veces se extienden a elevaciones bastante altas en los valles de las montañas (Hueck, 1978; Mann 1968): La variación diaria de la temperatura es generalmente menor y la humedad del aire es mayor en los valles que en las lomas. Estos dos fenómenos corresponden a características climáticas típicas de los bosques nublados, y por lo tanto pueden modificar su distribución a nivel topoclimático.

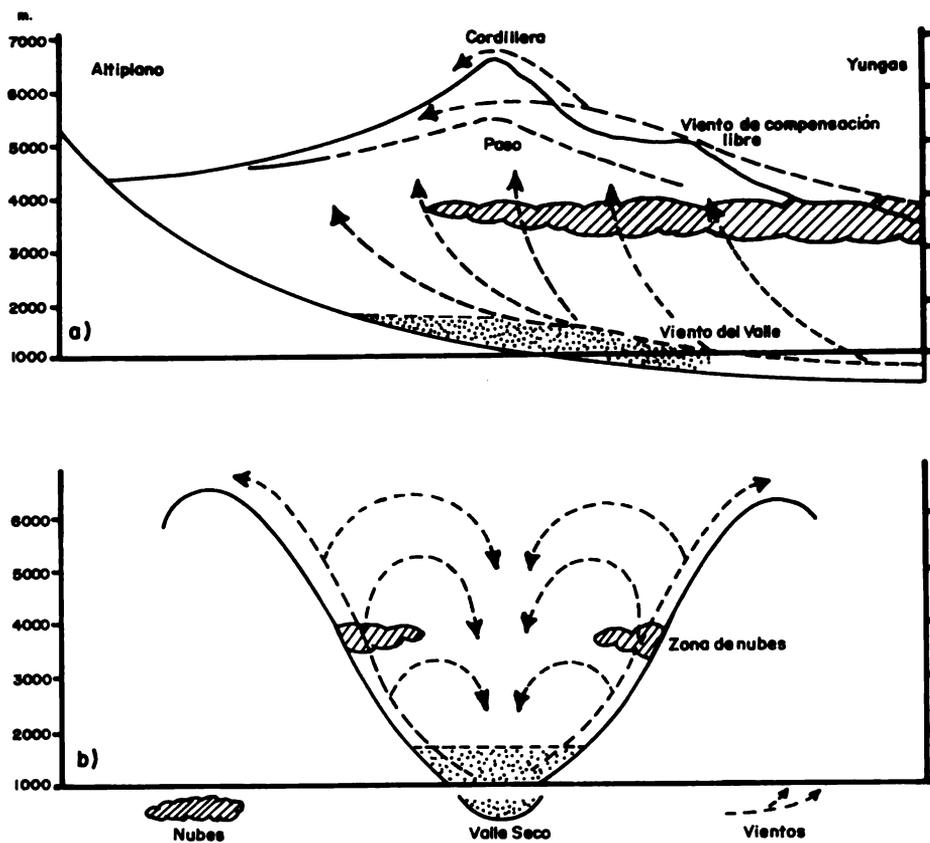


Figura 10: Circulación local diurna del viento en un valle de los Andes Orientales según Troll (1968)

a) Sección longitudinal

b) Sección transversal

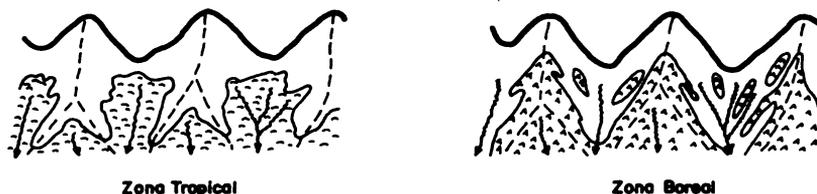


Figura 11: El efecto de condiciones topoclimáticas sobre el límite de la vegetación arbórea en montañas del trópico y en la zona boreal según Troll (1968)

Además, la topografía puede modificar fuertemente el comportamiento del viento acelerando en ciertas partes de las montañas su velocidad y aumentando de esta manera el intercambio entre atmósfera y vegetación. Esto puede incrementar la cantidad de agua que ingresa por medio de la precipitación horizontal al ecosistema o cambiar fuertemente la estructura de los bosques condicionando a escala topoclimática bosques enanos ("wind forests", según Ashton *et al.* 1978).

Aspectos microclimáticos. Richards (1952) da un amplio resumen sobre las características del microclima en bosques pluviales tropicales en general. En cuanto al microclima dentro de bosques nublados existen solamente algunos estudios escasos y limitados.

Beebe y Crane (1947) así como Huber (1976) incluyeron en sus estudios ecológicos sobre el bosque nublado de Rancho Grande (Venezuela) algunas mediciones microclimáticas sencillas (principalmente temperatura, humedad y luz). Huber (1976 y 1978) determinó además el punto de compensación de luz de 54 especies resultando una variabilidad muy grande. Baynton (1968 y 1969) investigó el microclima de un bosque nublado enano en Puerto Rico, incluyendo la determinación de perfiles de viento. Lötschert (1959) efectuó dentro de sus estudios microclimáticos en un bosque nublado de El Salvador mediciones de evaporación.

Aparte de las características generales del microclima en los bosques húmedos tropicales (Richards, 1952), se pueden resumir las siguientes propiedades microclimáticas en los bosques nublados:

El parámetro microclimático principal que actúa sobre los bosques nublados, es la alta humedad relativa del aire en combinación con la precipitación horizontal. Estos dos elementos, muchas veces asociados con temperaturas relativamente bajas, mantienen los bosques nublados permanentemente húmedos. Esto a su vez facilita la presencia de epífitas (musgos, líquenes) que pueden mantener el microclima húmedo aún cuando a nivel macroclimático la humedad relativa haya disminuido (Leigh, 1975, Grubb, 1977, Tanner, 1980b). En los bosques enanos la reducción de transpiración debajo del dosel debido a la abundancia de musgos puede causar que se impida completamente el crecimiento de un sotobosque o alguna vegetación en el

suelo fuera de musgos (Leigh, 1975).

Generalmente, el viento favorece la transpiración porque baja la resistencia externa de transpiración. Sin embargo, corrientes de aire muy húmedo (especialmente cargado con gotitas de agua) pueden bloquear la transpiración al depositar permanentemente agua sobre las hojas. Este efecto y su importancia ecológica en bosques nublados enanos han sido discutidos en el Capítulo 3 (Términos en otros idiomas). Los aspectos hidrológicos de la transpiración reducida en bosques nublados a nivel de cuencas se describirán en la sección siguiente. Grubb (1977) indica que la alta humedad facilita la "invasión de líquenes y briofitas" y, refiriéndose a Berrie y Eze (1975), menciona los daños que pueden causar esta invasión; no sólo por cubrir y así tapar y sombrear las hojas, sino también por efectos destructivos en la cutícula. Grubb (1977) considera las "infecciones" de estos organismos epifíticos condicionadas por el ambiente microclimático superhúmedo como el mayor daño a la vegetación. Por lo tanto, parece extraña la falta de ápices goteantes ("drip tips")* en los bosques nublados. Grubb (1977) supone que estos únicamente son efectivos en condiciones climáticas donde intercambian lluvias fuertes (o tormentas) con períodos de sol, pero resultan inefectivos en condiciones de neblinas permanentes. Ellenberg (1975) quien también menciona la falta de ápices goteantes en bosques nublados, por el contrario cuestiona en forma general la interpretación teleológica de este fenómeno.

Otro fenómeno con relevancia microclimática que ha llamado la atención de varios autores es la presencia de estructuras xeromórficas dentro de los bosques nublados en el trópico húmedo. Walter (1979) considera que las hojas de los árboles aún en las zonas tropicales más húmedas están expuestas durante algunas horas a la radiación solar, resultando así un calentamiento de las hojas hasta de 10 K sobre la temperatura del aire. Ellenberg (1959) menciona xeromorfismo de epifitas dando la misma explicación que Walter. Leigh (1975), en cambio, opina que todavía no hay explicación satisfactoria del fenómeno, que según él tiene una gran importancia en la formación de la capa gruesa de materia orgánica en el suelo encontrada frecuentemente en bosques nublados. Grubb (1977) rechaza la explicación climática del xeromorfismo en bosques nublados; para él, factores fisiológicos y efectos nutricionales determinan el xeromorfismo de las hojas.

La formación de estructuras xeromórficas en bosques nublados se puede interpretar también como mecanismo de protección de las superficies de las plantas contra impactos químicos de la precipitación horizontal, la cual según Lovett, Reiners y Olson (1982) tiene propiedades químicas diferentes que la lluvia y tiende a ser mucho más ácida (Falconer y Falconer, 1980; Schrimppff *et al.*, 1984). Según Falconer y Falconer (1980), la acidez de las gotitas de las nubes es más pronunciada en masas tropicales de aire húmedo (con punto de rocío > 15°C).

* Alargamiento delgado de la punta de las hojas que supuestamente facilita el escurrimiento de agua sobre las hojas.

Cabe mencionar aquí que es necesaria mucha investigación microclimática en diferentes tipos de bosques nublados tropicales para aumentar el conocimiento sobre su ecología e importancia hidrológica. Actualmente, solo los bosques nublados **enanos** han sido objeto de investigaciones y consideraciones microclimáticas más detalladas, pues estos bosques por su apariencia tan particular han llamado la atención de varios científicos (Cap. 3: Terminología - Bosques Enanos).

Características edáficas

Según Whitmore (1975) los bosques nublados, especialmente los del tipo "Upper Montane Rain Forest", demuestran una capa gruesa y continua de residuos orgánicos ("peat"). Brass (1941), Reynders (1964), Grubb y Whitmore (1966) y varios otros autores indican que las áreas de presencia de dicha capa de residuos orgánicos en las montañas corresponden a la zona de nubes densas y persistentes. La formación de los suelos está afectada en forma muy marcada por el gran ingreso de agua al ecosistema. De acuerdo con Whitmore (1975), las diferentes consecuencias de este fenómeno son:

- lixiviación ("leaching")
- podsoliación
- saturación completa del suelo con agua ("waterlogging")

Frangi (1983) resalta que el bajo déficit de saturación atmosférica en los bosques nublados hace que el bombeo de agua desde el suelo hacia la atmósfera sea muy reducido, favoreciendo así condiciones "pantanosas" aún en lugares de mayor permeabilidad y pendiente.

Adicionalmente, las temperaturas bajas que predominan en muchos bosques nublados por su altura sobre el nivel del mar reducen la actividad biológica en el suelo y la meteorización química. Generalmente, los suelos son muy ácidos (pH 3,0 - 3,5) aún en suelos desarrollados sobre material calcáreo (Reynders, 1964) debido a que hay un lavado continuo hacia abajo.

Grubb y Tanner (1976) y Tanner (1977) investigaron los suelos en cuatro diferentes bosques nublados ("montane rain forests") de Jamaica y establecieron cuatro categorías diferentes: "mor ridge forest soils", "mull ridge and very wet ridge forest soils", "wet slope forest soils" y "gap forest soils". La capa orgánica en el caso del "mor ridge forest soil" es considerable (20-50 cm) y disminuye en los otros tipos.

Lötschert (1959) menciona una capa de material orgánico de más de un metro en un bosque nublado de El Salvador. Brewer-Carias (1973) reporta que el suelo del bosque nublado del "Cerro de la Neblina" (Venezuela) está cubierto por una gruesa capa de residuos orgánicos que en algunos sitios llega a tener más de cuatro metros de espesor.

Leigh (1975) citando a Burgess (1969) destaca que frecuentemente se encuentran capas endurecidas ("hardpans") entre los residuos orgánicos y la zona mineral del suelo. Este fenómeno podría llegar a bloquear el acceso de las plantas a los

nutrimentos en la zona mineral. Según Schuylenborg (1958) la podsoliación en el trópico generalmente es favorecida en un ambiente más húmedo y más frío, aunque se encuentran podsoles frecuentemente en el trópico húmedo bajo.

La formación de capas gruesas de residuos orgánicos puede ser condicionada también por el tipo de hojarasca que en ciertos bosques nublados demuestra un gran porcentaje de xeromorfismo, lo que hace difícil su descomposición (Whitmore y Burnham, 1969).

Hetsch (1976) quien investigó las relaciones entre precipitación y formación de suelos en Los Andes Venezolanos, encontró que los suelos en la zona de bosques nublados, a pesar de la estabilidad de estructura de los suelos, su alta permeabilidad, su gran capacidad de infiltración y una percolación permanente siempre estaban prácticamente saturados de agua.

Según Hetsch (1976) el contenido de humus en el suelo y la relación C/N aumentaba con la precipitación, llegando al punto máximo en la zona de bosques nublados y disminuyendo por encima de ésta. Sin embargo, parece que interfieren varios otros factores en el fenómeno además de la cantidad de agua que entra al ecosistema (complejo de factores).

Fölster y Fassbender (1978) mencionan en un estudio sobre los suelos en los bosques de los Andes de Colombia y Venezuela un cambio abrupto de los suelos en el piso donde dominan bosques nublados: el color de los suelos cambia de rojizo a amarillo y el pH baja, consecuencia de la alta precipitación y con ella una variación en la dinámica del humus. Aunque Hetsch (1976) supone como fuente principal de la acidez los H^+ iones en la sustancia orgánica del suelo que sufre condiciones de descomposición difícil, hay que resaltar aquí que la precipitación horizontal tiende a tener un pH más bajo que la lluvia (Falconer y Falconer, 1980; Schrimpff *et al.*, 1984). Esto podría afectar en forma significativa al ecosistema, no sólo a nivel del suelo sino también con respecto a las superficies de las plantas, especialmente las hojas.

Otro factor que podría intervenir en la acidez de los suelos en bosques nublados es la cuota elevada de lixiviación ("leaching") por la precipitación abundante (Tuckey, 1970). Dado que en muchos casos de bosques nublados la precipitación horizontal es muy elevada y más ácida que la lluvia, podrían existir dos consecuencias posibles:

- Aumento de lixiviación ("leaching")
- Reacción de las superficies vegetales (p.e. xeromorfismo)

Ambos casos favorecen la acidificación del suelo y crean condiciones favorables para la formación de una capa gruesa de residuos orgánicos ("peat").

Generalmente, la presencia de "peat" es más obvia en bosques nublados del tipo "upper montane rain forest". Allí Grubb (1971) supone que hay disminución de fósforo, nitrógeno y oxígeno. Sin embargo, en todos los bosques nublados de crecimiento reducido se puede observar una capa bastante gruesa de materia orgánica prácticamente no descompuesta. En cambio, los suelos en bosques nublados con crecimiento abundante y con árboles altos no muestran este fenómeno (Huber,

1976).

Con respecto a la distribución y el ciclo de nutrimentos en bosques nublados, que es un tema sumamente amplio y complejo, cabe mencionar que las investigaciones y publicaciones principales son las de Grubb y Whitmore (1966), Grubb (1977) y Steinhardt (1978).

Características hidrológicas a nivel de cuencas

Estudios de comportamiento hidrológico de cuencas en zonas templadas indican que la eliminación de los bosques en las cuencas significa un aumento en los caudales, debido a la reducción de pérdidas por la alta evapotranspiración característica de los bosques. Sin embargo, en el caso de bosques nublados, especialmente en zonas tropicales, la deforestación puede causar una pérdida sustancial de agua en la cuenca (Zadroga, 1981). Esto se debe a varios factores de los cuales el más importante es el ingreso adicional de agua al bosque por medio de la precipitación horizontal, lo que puede significar un aumento considerable de agua en el balance hídrico.

Wicht (1961) resalta que la no consideración del aporte de agua por medio de la precipitación horizontal en cuencas con componentes de bosques nublados, significa un gran error para la determinación volumétrica de la precipitación, lo que a su vez introduce valores equivocados en la estimación del balance hídrico de la cuenca.

Tosi (1974) menciona que la deforestación de bosques nublados tropicales da lugar a una disminución de los caudales, lo que significa a la vez una reducción de la recarga de los acuíferos subterráneos. Budowski (1976 y 1980) indica que los bosques nublados a través de su "efecto de esponja" tienen gran importancia hidrológica. Su remoción puede tener consecuencias catastróficas para los valles situados aguas abajo.

En la hidrología de bosques nublados interviene además un factor energético: Cierta cantidad del agua depositada por medio de la precipitación horizontal sobre las hojas corresponde a la cantidad de agua evaporada desde las hojas durante horas sin nubes. Esta cantidad de agua habría sido usada en transpiración de agua proveniente del suelo (McCulloch y Dagg, 1965).

Por lo tanto, Zadroga (1981) resume tres componentes de mayor importancia para evaluar el efecto de bosques nublados sobre la hidrología de una cuenca:

- incremento de la precipitación neta
- disminución de la tasa de evapotranspiración
- regulación del régimen hídrico, especialmente durante periodos "secos" (en términos de lluvia)

El aumento de los caudales en cuencas tropicales con componentes de bosques nublados fue reconocido ya en los años 60, especialmente en Hawaii, donde Duffy (1965) publicó un artículo con el título: "Water becomes the most important forest crop."

Zadroga (1981) en un estudio sobre la importancia hidrológica de los bosques nublados analizó los datos de precipitación y escorrentía en cuencas de las vertientes Atlántica y Pacífica de Costa Rica. Resultaron diferencias considerables en cuanto a la relación escorrentía/precipitación. El valor para la vertiente Atlántica afectada por alta incidencia de nubes era 102 por ciento. La vertiente del Pacífico en cambio demostró un valor de 34 por ciento. En las cuencas de la parte Atlántica durante siete meses el escurrimiento excedió la cantidad de lluvia. Este periodo correspondió a la época donde predominaban los vientos alisios que impulsaban grandes masa de aire cargadas de humedad contra la vertiente Atlántica de Costa Rica. Por lo tanto, Zadroga (1981) opina que la subestimación de la precipitación horizontal sería la explicación principal del fenómeno.

La precipitación horizontal puede mantener el flujo base de un río aún durante épocas de escasez de lluvia. Pero Zadroga (1981) resalta que todavía hacen falta estudios y análisis cuantitativos para explicar el comportamiento hidrológico de los bosques nublados.

Pereira (1981) indica en un trabajo sobre "Future Trends in Watershed Management and Land Development Research" refiriéndose a los trópicos:

"There are plenty of problems remaining
such as the interesting examples of
unusual situations in cloud forests."

A pesar de esto, la conciencia sobre el valor hidrológico de ciertos bosques nublados está creciendo en el trópico. Vale la pena mencionar aquí el caso del Parque Nacional "La Tigra" (anteriormente Reserva Forestal "San Juancito") en Honduras. Este parque ubicado apenas a 20 km de la capital de Honduras, Tegucigalpa, tiene una superficie de 7500 ha, la mayoría cubierta por bosques nublados a alturas entre 1500 y 2200 msnm. Esta área suministra entre 30 por ciento y 50 por ciento del agua potable para Tegucigalpa (Campanella *et al.*, 1982). Durante los meses secos (marzo, abril y mayo) el porcentaje de agua potable suministrado por el área de "La Tigra" sube drásticamente ya que las otras fuentes de agua para Tegucigalpa bajan en forma muy marcada su capacidad de abastecimiento*. Es por eso que muchos esfuerzos para proteger mejor esta área han sido justificados con el argumento de la importancia hidrológica de este bosque. Para muchas de las instituciones hondureñas involucradas en el asunto, es obvio que se pondría en peligro el abastecimiento de agua para la capital si no se protege la zona de "La Tigra" en forma adecuada.

* Comunicación personal de Jim Barborak; Jefe, Programa Areas Silvestres, CATIE.

Factores bióticos

Entre los factores bióticos sobresale en los bosques nublados la abundancia de epífitas. Muchos autores (Ellenberg, 1959; Grubb *et al.*, 1963; Myers, 1969; Letouzey, 1978; Walter, 1979) mencionan que la zona de presencia de bosques nublados representa el ambiente óptimo para las epífitas, especialmente musgos, líquenes, orquídeas, y Bromeliáceas. De acuerdo con Tuckey (1970) las últimas pueden aprovechar la lixiviación proveniente de las partes superiores de la vegetación. Según Küchler (1967) las epífitas incluyen una gran variedad de formas de vida e introducen así un elemento fisionómico nuevo en sus árboles huéspedes.

Dado que las epífitas son capaces de aprovechar directamente la precipitación horizontal, muchas veces se encuentran en los árboles más altos (Carr, 1949; Walter, 1973; Nadkarni, 1984). Esto indica que las copas de los árboles predominantes están expuestas en forma muy pronunciada al intercambio con la atmósfera, recibiendo así cantidades elevadas de precipitación horizontal. Sin embargo, en bosques nublados enanos, Ashton y Brünig (1975) y Grubb (1977) mencionan que epífitas, especialmente musgos pueden cubrir aún la superficie del suelo la cual en los bosques enanos casi siempre consiste de una capa gruesa de residuos orgánicos.

Grubb y Whitmore (1966) indican que la abundancia de epífitas en los bosques nublados debe estar relacionada en primer lugar con la precipitación horizontal, y no con la alta humedad relativa que predomina a nivel microclimático dentro de los bosques nublados. Walter (1973 y 1979) y Leigh (1975) mencionan que la zona de bosques nublados presenta condiciones climáticas óptimas para epífitas poikilohídricas sobre plantas vasculares homoiohídricas. Sin embargo, en los estratos superiores del bosque existen también epífitas vasculares con xeromorfismo (Brass, 1956; Grubb y Whitmore, 1966) para resistir al secamiento durante períodos sin incidencia de nubes.

La formación de estructuras xeromórficas y sus diferentes interpretaciones climatológicas y ecológicas en bosques nublados fueron discutidas en las secciones precedentes a este mismo capítulo.

Otro fenómeno frecuentemente encontrado en bosques nublados es el endemismo, sea de flora o fauna. Un caso típico es el "Cerro de la Neblina" en la frontera entre Venezuela y Brasil, donde en años recientes se iniciaron estudios de las especies existentes. Según Begley (1984) los científicos que trabajan actualmente en esa área opinan que la gran mayoría de las especies de plantas encontradas en el Cerro de la Neblina no existen en ninguna otra parte del mundo. La razón de este fenómeno probablemente sea el efecto biogeográfico de "isla". Begley (1984) cita a MacDiarmid, uno de los investigadores actualmente trabajando en el Cerro de la Neblina, quién llama al área "una isla en las nubes" que ofrece condiciones excelentes para estudios biológicos, especialmente con respecto a la evolución de las especies.

Muchos autores han mencionado el endemismo en bosques nublados, entre ellos Martin (1955), Myers (1969), Howard (1974), Lewis (1971) y Tanner (1977). El efecto biogeográfico de "isla" en el caso de un bosque nublado de Colombia ha sido tratado

en varias publicaciones por Sudgen (1982a, b y c; 1983). Myers (1969) resalta que del punto de vista biogeográfico y ecológico, el concepto de "bosque nublado" como habitat es muy útil en la definición de problemas y en la organización de datos. El endemismo se puede observar en forma más pronunciada en los bosques nublados que limitan inmediatamente con zonas relativamente secas.

En muchos casos de bosques nublados protegidos, la fauna endémica encontrada y estudiada por biólogos ha sido un factor muy importante para lograr y asegurar la protección del bosque en el futuro.

En otros casos como por ejemplo en el bosque nublado de Montecristo en El Salvador, estos bosques representan el único habitat remanente para varios mamíferos los cuales han sido exterminados en el resto de la región (Daugherty, 1973).

5. ESTRUCTURA, COMPOSICION Y ASPECTOS SILVICULTURALES

Existen varios estudios diferentes sobre estructura y composición florística de bosques nublados. Debido a la gran variabilidad y heterogeneidad de los distintos bosques nublados descritos en la literatura, es difícil resumir generalidades. Por lo tanto, el capítulo presente se va a limitar a discutir en forma breve los estudios hechos sobre la estructura, luego se mencionarán las diferentes investigaciones realizadas acerca de la composición florística de bosques nublados y por último se discutirán las posibilidades de un manejo forestal (aspectos silviculturales).

Leigh (1975) resalta que en bosques de las montañas afectadas por incidencia de nubes la estructura por pisos ("storey structure") es mucho más obvia que en los bosques de las llanuras bajas. En el caso de los bosques enanos nublados, donde existe un solo estrato de árboles encima de una capa gruesa de residuos orgánicos cubiertos por epífitas, Leigh (1975) da una explicación microclimática acerca de este fenómeno (Cap. 4. Aspectos microclimáticos).

La mayoría de estudios sobre la estructura de bosques nublados específicos han sido realizados en bosques nublados andinos de Venezuela (Lamprecht, 1954, 1958, 1976 y 1977; Roth y Mérida de Bifano, 1971 y 1979; Hoheisel, 1976; Huber, 1976; Bockor, 1979; Vareschi, 1980). Prácticamente todos estos estudios, los cuales contienen una gran cantidad de perfiles de la vegetación, confirman el hecho de que la estructura demuestra estratos bien marcados. Sin embargo, Vareschi, (1980) destaca que en diferentes lugares del mismo bosque nublado el número y la distribución de los estratos puede variar bastante (Fig. 12).

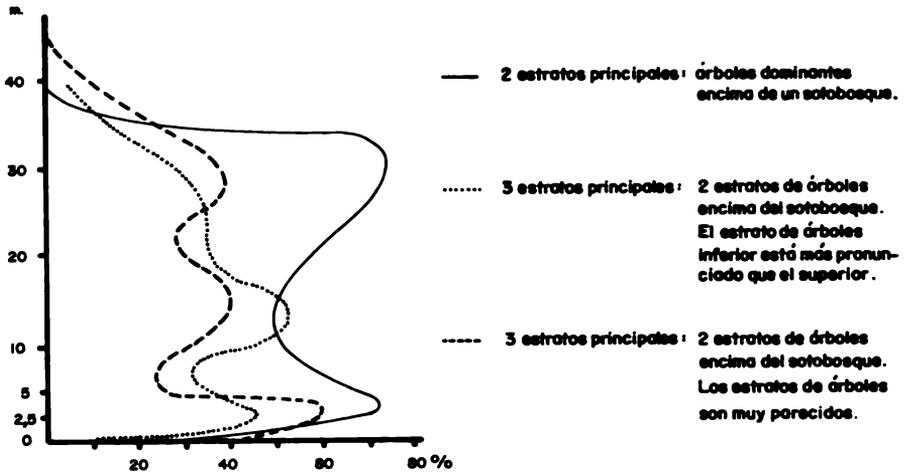


Figura 12: Tres diagramas de estratos en diferentes lugares del bosque nublado de Rancho Grande, Venezuela, según Vareschi (1980)

La estructura del típico bosque nublado ("montane rain forest") según Beard (1955) tiene dos estratos de árboles, que alcanzan 10 y 20 m respectivamente. El estrato superior puede ser más alto en condiciones favorables. Las cuatro formaciones principales de bosques nublados según Beard (1944 y 1955) se muestran en la Figura 13.

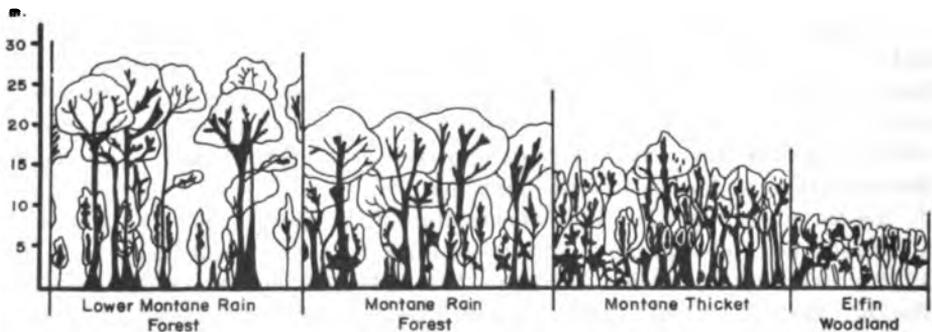


Figura 13: Perfiles de los cuatro principales tipos de bosques nublados según Beard (1944, 1955)

En cuanto a la composición florística de bosques nublados, el trabajo presente solo puede limitarse a mencionar los estudios principales realizados en áreas específicas. Las condiciones ecológicas, fitogeográficas y climáticas de los diferentes bosques nublados investigados al respecto son muy diferentes resultando así composiciones florísticas muy distintas. El Cuadro 3 indica los autores de los estudios principales y sus zonas de trabajo.

Cuadro 3. Listado de autores de los estudios principales sobre la composición florística en bosques nublados específicos

Beard (1949)	Antillas Orientales
Beebe y Crane (1947)	Rancho Grande, Venezuela
Bockor (1979)	La Carbonera, Venezuela
Brass (1956, 1959, 1964)	Nueva Guinea
Burgess (1969)	Malasia
Grubb et al. (1963)	Cordillera de Guarca Urcu, Ecuador
Hoheisel (1976)	San Eusebio, Venezuela
Howard (1968)	Pico del Oeste, Puerto Rico
Huber (1976)	Rancho Grande, Venezuela
Lamprecht (1954, 1958)	Valle de Mucuy, Venezuela
Lawton y Dryer (1980)	Monteverde, Costa Rica
Lonard y Ross (1979)	Tamaulipas, México
Puig, Bracho y Sosa (1983)	Tamaulipas, México
Roth y Mérida de Bifano (1971, 1979)	Rancho Grande, Venezuela
Schweinfurth (1957)	Himalaya Oriental
Sobrevila, Ramírez y de Enrech (1983)	Sierra de San Luis, Venezuela
Steyermark (1974, 1975)	Sierra de San Luis, Venezuela
Sugden (1982a, b, c, 1983)	Serranía de Macuira, Colombia
Tanner (1977)	Blue Mountains, Jamaica
Vareschi (1980)	Rancho Grande, Venezuela
Veillon (1955, 1974)	Bosques andinos nublados, Venezuela
Whitmore y Burnham (1969)	Malasia

Publicaciones más generales sobre aspectos importantes de la flora en zonas montañosas del trópico, incluyendo el aspecto de la incidencia de nubes, son las de Knapp (1965) para la región centroamericana, Troll (1959) y Hueck (1978) para el subcontinente sudamericano, Whitmore (1975) para la región del sureste de Asia y Richards (1952) y Letouzey (1978) a nivel de trópico mundial.

Algunos datos acerca de la biomasa sobre el suelo han sido publicados por Brun (1976) Grubb (1977) y Tanner (1977 y 1980a). El Cuadro 4 compila los diferentes datos obtenidos.

Considerando los valores relativamente altos de biomasa en los bosques nublados andinos venezolanos investigados por Brun (1976) no extraña que estos bosques

hayán sido los únicos sometidos a estudios silviculturales (Lamprecht 1954, 1958; Bockor, 1979).

Lamprecht (1954) sugirió para bosques nublados de alta producción el método de entresaca o selección* para su manejo y aprovechamiento, aunque admite que este método aplicado con éxito en muchos lugares de la región templada, debe modificarse según condiciones locales y de acuerdo a nuevos conocimientos adquiridos en el futuro. Las consideraciones principales de las recomendaciones de Lamprecht han sido mejorar la producción sostenida (tanto en cantidad como en calidad), asegurar y fomentar la regeneración natural y enriquecer el bosque con especies valiosas.

Cuadro 4. Datos de biomasa sobre el suelo en diferentes tipos de bosques nublados

Tipo de Bosque	Altura (msnm)	Ubicación geográfica	Fuente	Biomasa sobre el suelo (t/ha)
Bosque nublado andino	2300	Andes Venezolanos	Brun (1976)	420
"Lower montane rain forest"	2500	Nueva Guinea	Grubb (1977)	310
"Lower montane rain forest"	500	Puerto Rico	Grubb (1977)	148-194
"Upper montane rain forest":				
"Mor ridge forest"	1615	Blue Mountains, Jamaica	Tanner (1977, 1980a)	218
"Mull ridge forest"	1615	"	"	312
"Wet slope forest"	1570	"	"	230
"Gap forest"	1590	"	"	238

En otra publicación, Lamprecht (1958) concentra sus recomendaciones para operaciones de manejo forestal en los tipos de bosques nublados andinos dentro de los cuales dominan las especies de Podocarpus spp., cuya madera es muy valiosa.

La investigación más reciente con respecto a la posibilidad de un manejo forestal de los bosques nublados andinos es el trabajo de Bockor (1979). Según los estudios realizados por él, casi el 70 por ciento de los árboles con dap > 10 cm son capaces de llegar a ocupar en el futuro un campo en el estrato superior del bosque. Además existe un potencial abundante de regeneración natural de árboles maderables que en las condiciones del bosque natural no tienen demasiada competencia por parte de arbustos, helechos o bambúes.

Bockor (1979) también hace énfasis sobre la importancia del género Podocarpus y

* "Selection System", "Plenterbetrieb"

menciona la posibilidad de enriquecer el bosque con especies de este género. Además, menciona la posibilidad que ofrece la gran abundancia de regeneración natural de transformar ciertas partes del bosque natural por medio de un manejo silvicultural cuidadoso en rodales más uniformes, económicamente más valiosos, sin disminuir sus funciones secundarias.

Los estudios silviculturales realizados por Lamprecht (1954 y 1958) y Bockor (1979) representan una base teórica para un posible manejo futuro en ciertos bosques nublados andinos de Venezuela, pero hace falta experiencia en la práctica. Dichos bosques por razones de composición y clima (precipitación relativamente baja) no son comparables en términos silviculturales con muchos otros bosques nublados en el trópico húmedo, los cuales no ofrecen condiciones razonables o favorables para un manejo y aprovechamiento forestal por una o varias de las siguientes causas:

- 1) condiciones climáticas desfavorables (especialmente de alta precipitación).
- 2) condiciones topográficas desfavorables (los bosques nublados en muchos casos se encuentran en terrenos de pendientes fuertes o terrenos muy disectados).
- 3) condiciones edáficas desfavorables.
- 4) alto riesgo de erosión (combinación de 1, 2 y 3).
- 5) función hidrológica (muchos bosques nublados se encuentran en cuencas altas, siendo el regulador principal del régimen hídrico, protegiendo las partes bajas de las cuencas y asegurando la continuidad del agua, el potencial hidroeléctrico y la vida útil de represas).
- 6) protección de comunidades con flora y fauna endémica, y conservación de recursos genéticos.
- 7) protección de elementos paisajistas únicos.

Cualquier intento de un futuro manejo forestal de bosques nublados debe considerar todos los puntos anteriormente mencionados. Solamente aquellos bosques nublados que no presentan una o varias de las características anteriormente mencionadas pueden considerarse para un futuro manejo y aprovechamiento forestal sostenido, con la condición de que haya una cierta cantidad y uniformidad de especies valiosas (por ejemplo Podocarpus spp. o Quercus spp.). Como modelo se puede citar bosques nublados de altura en Costa Rica, donde Blaser (1987) encontró una abundancia relativa de Quercus spp. del 76 por ciento dentro de los individuos con dap > 25 cm y del 93 por ciento dentro de los individuos con dap > 45 cm.

6. CONVERSION Y CONSERVACION DE BOSQUES NUBLADOS

Generalmente, en el trópico húmedo las causas principales de la deforestación y conversión de bosques son las siguientes:

- a) La explotación forestal sin planificación ni manejo silvicultural, lo que causa degradación y erosión.
- b) El avance de la "frontera agrícola" que convierte bosques naturales en áreas de uso agropecuario, lo cual ocurre cada vez más en áreas no aptas para cultivos o repasto.
- c) Carreteras nuevas que atraviesan áreas boscosas (y a menudo montañosas) provocan la colonización espontánea y no controlada a lo largo de su trayecto.

En muchas áreas montañosas del trópico se puede observar que la frontera agrícola está avanzando en forma acelerada hacia partes cada vez más inclinadas y lluviosas, incluyendo también grandes zonas de bosques nublados. La deforestación de los bosques nublados en zonas montañosas pone en peligro cada día más su función protectora en términos hidrológicos y de conservación de los suelos. Los resultados de la erosión provocada por la tala de bosques nublados pueden ser realmente desastrosos, como lo demostró Daugherty (1973).

Muchas veces, los bosques nublados se deforestan con el fin de establecer pastiza-

les para la ganadería extensiva, la cual a su vez causa la compactación de los suelos y disminuye la capacidad de infiltración, provocando un aumento muy marcado de la escorrentía superficial. Este cambio en el régimen hídrico en cuencas altas, en combinación con procesos de erosión significa un gran peligro de inundaciones para la cuenca baja donde muchas veces se concentran las poblaciones importantes cerca de los cauces de los ríos.

Aunque no es posible dar datos sobre la pérdida de bosque nublados por diferentes procesos de deforestación y degradación, Zadroga (1981) opina que los bosques nublados actualmente se están convirtiendo en uno de los ecosistemas forestales que desaparecen en forma más rápida por la colonización del hombre.

Por lo tanto, es importante apoyar y promover todos los intentos y acciones para proteger bosques nublados contra un cambio de uso, no solo por ser ecosistemas muy frágiles (La Bastille y Pool, 1978), sino también por sus propiedades hidrológicas tan especiales (Budowski, 1976; Hamilton y King, 1983). Otros argumentos a favor de la protección de los bosques nublados, como el alto peligro de erosión, la protección de especies endémicas, el constituir elementos paisajistas únicos y ser fuente de recursos genéticos se han mencionado en el capítulo anterior.

Para el área de América Central y el Caribe, La Bastille y Pool (1978) describieron las áreas de bosques nublados actualmente protegidas (generalmente como parques nacionales) y propusieron varias áreas más para la protección futura. Además, destacaron la necesidad de crear un sistema o una red de parques de bosques nublados en el área, con el fin de mejorar y fortalecer su protección y la información científica entre las diferentes instituciones que están manejando y administrando los parques.

La propuesta de La Bastille y Pool (1978) considera principalmente los bosques nublados que por efectos biogeográficos demuestran características ecológicas muy especiales, como por ejemplo biotopos particulares o especies endémicas, y generalmente no cubren áreas muy grandes. Fuera de esta propuesta muy válida, debe destacarse aquí la necesidad de promover la protección de áreas bastante extensas de bosques nublados, donde no predominan características ecológica particulares sino la función hidrológica que cumplen estos bosques. En el caso de América Central, por ejemplo, se puede observar que una franja amplia en las montañas, particularmente en la vertiente Atlántica cumple esta función. Según Holdridge (1982) en el trópico los bosques nublados como asociación atmosférica muy húmeda predominan en las zonas de vida desde bosque húmedo a bosque pluvial de las fajas Premontano y Montano Bajo. Un factor muy importante debe ser la exposición a los vientos predominantes; en el caso de América Central por ejemplo, esto significa que la mayoría de las zonas de bosques nublados están localizadas en las fajas Premontano y Montano Bajo de la Vertiente Atlántica.

Actualmente, en la Región Neotropical existen 67 Áreas Protegidas que incluyen bosques nublados (IUCN, 1982). Las categorías principales de estas áreas son Parques Nacionales, Reservas Biológicas, Reservas Nacionales, Reservas Ecológicas, Reservas de la Biósfera y Monumentos Nacionales (Cuadro 5).

Cuadro 5. Areas protegidas que incluyen bosques nublados en el trópico húmedo de la Región Neotropical según IUCN (1982)

Bolivia:	P.N. Bellavista, P.N. Isiboro Sécore, P.N. Pílon-Lajas, R. B. de Ulla Ulla, R.N. German Busch.
Brasil:	P.N. Pico da Neblina, P.N. Serra da Bocaina, P.N. Caparo, P.N. Itatiaia, P.N. Serra dos Orgaos.
Colombia:	P.N. Natural La Macarena, P.N. Natural Paramillo, P.N. Natural Sierra Nevada de Santa Marta, P.N. El Cocuy, P.N. Natural Cordillera de los Picachos, P.N. Natural Nevado del Huila, P.N. Natural Sumapaz, P.N. Natural Los Farallones de Cali, P.N. Natural Puracé, P.N. Natural Tama, P.N. Natural Munchique, P.N. Natural Las Orquídeas, P.N. Natural Cueva de los Guácharos.
Costa Rica:	P.N. La Amistad, P.N. Chirripó, P.N. Braulio Carrillo, P.N. Rincón de la Vieja, P.N. Volcán Poás, R.B. de Monteverde.
Ecuador:	P.N. Sangay, R.E. Cayambe-Coca
El Salvador:	P.N. Montecristo
Guatemala:	P.N. Río Dulce, Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal
Honduras:	P.N. La Tigra, P.N. Cusuco (propuesto)
Nicaragua:	P.N. Saslaya
Panamá:	P.N. Darién, P.N. Volcán Barú
Perú:	P.N. y Reserva de la Biosfera Manú, P.N. Tingo María, P.N. Cutervo, Monumento Nacional Machu Pichu, Reserva de la Biosfera Huascarán
Puerto Rico:	Reserva de la Biosfera "Luquillo Experimental Forest"
Rep. Dominicana:	P.N. Morne Trois Pitous
Santa Lucía:	Reserva Forestal Quillesse
Trinidad and Tobago:	Northern Range Wildlife Sanctuary
Venezuela:	P.N. Canaima, P.N. La Neblina, P.N. Sierra de Perija, P.N. Sierra Nevada, P.N. El Tama, P.N. Henry Pittier, P.N. Guatopo, P.N. El Avila, P.N. Yurubí, P.N. Terepaima, P.N. El Guácharo, P.N. Macareo, P.N. Yacambú, Monumento Natural María Lionza, Monumento Natural Chorrera de los González, Monumento Natural Alejandro Humboldt.

P.N. = Parque Nacional; R.B. = Reserva Biológica
 R.N. = Reserva Nacional; R.E. = Reserva Ecológica

7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El historial de la investigación de bosques nublados en el trópico húmedo es bastante corto dado que hace apenas 15-20 años se reconoció en forma más clara el valor y la importancia de estos bosques, tanto ecológica como hidrológicamente.

Los primeros que llamaron la atención sobre el valor particular de ciertos bosques nublados fueron ecólogos forestales y biólogos, quienes encontraron allí formaciones y estructuras de vegetación muy especiales, además de especies de flora y fauna endémicas.

Hasta en los últimos años se ha despertado el interés por los procesos (micro-)climatológicos y la importancia hidrológica de bosques nublados. Aunque el término "bosque nublado" ha sido utilizado para describir una gran cantidad de diferentes tipos de vegetación, es un término con énfasis en procesos y fenómenos climáticos e hidrometeorológicos, lo que se consideró ampliamente en los capítulos anteriores de este estudio.

Los bosques nublados pueden ocurrir a alturas muy diferentes sobre el nivel del mar. Según la influencia de una cantidad de factores climáticos y geográficos, como por ejemplo el efecto de elevación de masas, los bosques nublados han sido descritos entre 500 y 3900 msnm en el trópico (Beard, 1949; Hueck, 1978). La mayoría de bosques nublados, cuya superficie total en el trópico húmedo Bockor (1979) estima en 500 000 km², se encuentran entre 1200 y 2500 msnm. Esto indica que los bosques nublados se encuentran en cuencas altas y medias donde pueden jugar un papel hidrológico sumamente importante.

Como indica la Figura 6, los bosques nublados se extienden a lo largo de grandes partes de cordilleras y montañas tropicales, cuyas laderas están sujetas en muchas partes a procesos acelerados de deforestación y colonización espontánea. La Figura 6 que se refiere al trópico mundial con escala muy pequeña puede dar solamente una idea muy general sobre la distribución geográfica de bosques nublados. Para elaborar mapas más detallados a nivel regional o nivel de países se recomienda considerar como sitios de bosques nublados de mucha probabilidad las zonas de vida bosque húmedo a bosque pluvial de las fajas Premontano y Montano Bajo, donde según Holdridge (1982) predomina la "asociación atmosférica muy húmeda" la cual es equivalente con el bosque nublado.

Los sistemas de clasificación de vegetación y la zonificación del clima en áreas montañosas del trópico deben considerar la faja de nubes como unidad especial (Baumgartner y Brünig, 1978), ya que la presencia continua de nubes, su contacto directo con la vegetación y el proceso de precipitación horizontal influyen directa e indirectamente en el balance de agua y energía, en los procesos fisiológicos de las plantas, en las propiedades de los suelos y en la ecología de la vegetación.

Aunque existen trabajos que trataron de cuantificar la precipitación horizontal por medio de atrapanieblas en un determinado sitio del bosque, no existe una idea muy clara sobre el aporte de la precipitación horizontal en zonas más extensas. Más investigación es necesaria en una serie de sitios selectos de bosques nublados, acerca de los diferentes componentes de precipitación: precipitación bruta, agua debajo del dosel ("throughfall") y escorrentía de los tallos ("stem flow") con énfasis en el proceso de intercepción. Los datos que pudiera suministrar dicha investigación, junto con observaciones meteorológicas estandar en cada sitio, permitirían estimar realmente el papel que juegan los bosques nublados en la cantidad y distribución de precipitación neta en donde la precipitación horizontal puede tener una importancia significativa.

Los estudios microclimáticos e hidrometeorológicos llevados a cabo hasta la fecha en bosques nublados se han concentrado sobre todo en bosques enanos para analizar e interpretar procesos fisiológicos (por ejemplo la disminución de la transpiración) y explicar su estructura y ecología.

Generalmente, la mayoría de los estudios detallados que se están realizando en bosques nublados son estudios de ecología, composición y especies endémicas en algunos bosques nublados muy específicos. Sin mermar el gran valor que tienen estos estudios, los cuales a menudo han sido la clave para la protección de estos bosques, se propone aquí que en investigaciones futuras se debe poner énfasis también en el análisis y en la cuantificación del papel hidrológico de bosques nublados como componentes de cuencas hidrográficas del trópico húmedo.

Estas investigaciones deberían no sólo enfocar el proceso y la cantidad de la precipitación horizontal sino investigar el impacto hidrológico total del bosque nublado, considerando también la importancia hidrológica de la gran cantidad de epífitas que predominan en ellos y de la capa gruesa de materia orgánica que cubre muy a menudo el suelo.

Bajo estas consideraciones podrían escogerse dos bosques nublados con régimen climático muy diferente o sea con importancia hidrológica muy distinta:

- a) una zona de bosque nublado donde la frecuente incidencia de nubes ocurre en combinación con fuertes y a veces persistentes lluvias orográficas con valores altos de precipitación anual;
- b) una zona de bosque nublado con régimen o estaciones más "secas" donde la precipitación horizontal podría significar un insumo relativo alto para la precipitación total.

Según los conocimientos adquiridos hasta la fecha sobre el proceso y la cantidad de la precipitación horizontal en diferentes bosques nublados tropicales (Cap. 4: La precipitación horizontal y su medición) y sus características hidrológicas a nivel de cuencas hidrográficas (Cap. 4: Características hidrológicas a nivel de cuencas) se podría trabajar con las siguientes hipótesis para investigar los dos casos anteriormente mencionados:

Caso a) Los bosques nublados en zonas de fuertes lluvias orográficas, por su estructura definida por pisos, su riqueza en epífitas y su capa gruesa de turba funcionan como mecanismo de esponja con capacidad muy alta de retener agua y controlar su escorrentía, siendo capaces de mitigar el impacto de las lluvias torrenciales.

Caso b) En zonas o durante estaciones más "secas" la precipitación horizontal captada por bosques nublados significa un aumento considerable en la precipitación y en los caudales de los ríos (como el ejemplo del Parque Nacional "La Tigra" en Honduras).

En ambos casos la deforestación de bosques nublados traería consecuencias graves para las cuencas bajas. En el primer caso se podrían producir inundaciones combinadas con procesos acelerados de erosión. En el segundo caso resultaría una disminución marcada de los caudales durante las estaciones "secas" y posiblemente problemas de avenidas durante las épocas de lluvia.

La gran mayoría de los bosques nublados tropicales son considerados ecosistemas muy frágiles que juegan un papel hidrológico y ecológico muy importante y se están convirtiendo en uno de los ecosistemas más amenazados por la rápida colonización del hombre (Zadroga, 1981). Muchas instituciones y órganos de decisión todavía no tienen conciencia sobre las consecuencias graves de la deforestación de estos bosques. Daugherty (1973) demostró que la deforestación de bosques nublados puede desencadenar procesos de erosión realmente catastróficos. Aparte del peligro de erosión y la función hidrológica de bosques nublados hay varios argumentos más a favor de su protección absoluta (Cap. 5).

Sin embargo, existen tipos de bosques nublados que permiten considerar un futuro manejo forestal cuidadoso y sostenido. Dicho manejo debe fundarse en investigación previa y detallada sobre la ecología, estructura y dinámica del bosque y debe

asegurar todas sus funciones secundarias. En estos casos, el manejo forestal técnico, cuidadoso y sostenido puede convertirse en la mejor herramienta para la protección del bosque.

Iniciar, apoyar y promover acciones para la protección de los bosques nublados tropicales es una tarea importante para el futuro. Se deben reconocer no solo sus valores ecológicos y su importancia como ecosistema tan especial, sino también su papel hidrológico como reguladores de agua en las cuencas hidrográficas en combinación con su capacidad de conservar los suelos en las laderas de montañas.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ACOSTA-SOLIS, M. 1968. Divisiones fitogeográficas y formaciones geobotánicas del Ecuador. Casa de la Cultura Ecuatoriana, Quito. 271 p.
- ASHTON, P.S.; BRÜNIG, E.F. 1975. The variation of tropical moist forests in relation to environmental factors and its relevance to land-use planning. *In* Tropical Moist Forest. Mitteilung der Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Nr.109:59-87.
- _____ ; HOPKINS, M.J.; WEBB, L.J.; WILLIAMS, W.T.; PALMER, J. 1978. The natural forest: plant biology, regeneration and tree growth. *In* Tropical Forest Ecosystems - A State of Knowledge Report. Prepared by UNESCO/UNEP/FAO. 683 p. Part I, chapter 8. pp. 180-215.
- AUBREVILLE, A. 1949. Climats, forêts et desertification de l' Afrique Tropicale. Paris.
- BAUMGARTNER, A. 1957. Temperatur und Niederschlagsverteilung im Bergwald. *La Météorologie*, Paris, IV, No. 45/46:251-256.
- _____. 1958a. Zur Höhenabhängigkeit von Regen- und Nebelniederschlag am Grossen Falkenstein. *In* Ass. Gen. UGGI, Ass. Sci. Hydr., Toronto, 1957, vol I. pp. 529-534.
- _____. 1958b. Nebel- und Nebelniederschlag als Standortsfaktoren am Grossen Falkenstein (Bay. Wald). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 77:257-272.
- _____. 1959. Das Wasserangebot aus Regen und Nebel sowie die Schneeverteilung in den Wäldern am Grossen Falkenstein. *Mitteilungen des Arbeitskreis Wald und Wasser*, Koblenz. Nr. 3:45-54.
- _____ ; BRÜNIG, E.F. 1978. Tropical forests and the biosphere. *In* Tropical Forest Ecosystems - A State of Knowledge Report. Prepared by UNESCO/UNEP/FAO. 683 p. Part I, chapter 2. pp. 33-60.
- BAYNTON, H.W. 1968. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 2. The microclimate of Pico del Oeste. *Journal of the Arnold Arboretum* 49:419-430.
- _____. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 3. Hilltop and forest influences on the microclimate of Pico del Oeste. *Journal of the Arnold Arboretum* 50:80-92.
- BEARD, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25:127-158.

- _____. 1949. The natural vegetation of the Windward and Leeward Islands. Oxford Forestry Memoirs, No. 21. 192 p.
- _____. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology* 36:89-100.
- BEEBE, W.; CRANE, J. 1947. Ecology of Rancho Grande - a subtropical cloud forest in northern Venezuela. *Zoologica* 32(1):43-60 and 5 plates.
- BEGLEY, S. 1984. Journey to a lost world: New life is found on the "Mountain of the Mist". *Newsweek*. April 16:53-54.
- BERRIE, K.G.; EZE, J.M.D. 1975. The relationship between an epiphyllous liverwort and host leaves. *Ann. Bot. London* 39:955-963.
- BLASER, J. 1987. Standortliche und waldkundlichen Analyse eines Eichen-Wolkenwaldes (*Quercus* spp) der Montanstufe in Costa Rica. Dissertation Universität Göttingen. 255 p.
- BOCKOR, I. 1979. Analyse von Baumartenzusammensetzung und Bestandesstrukturen eines andinen Wolkenwaldes in Westvenezuela als Grundlage zur Waldtypengliederung. Dissertation Universität Göttingen. 138 p.
- BRASS, L.J. 1941. The 1938-39 expedition to the Snow Mountains, Netherlands New Guinea. *Journal of the Arnold Arboretum* 22:271-295; 297-342.
- _____. 1956. Results of the Archbold expeditions. No. 75. Summary of the fourth Archbold expedition to New Guinea (1953): *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 111:80-152.
- _____. 1959. Results of the Archbold expeditions. No. 79. Summary of the fifth Archbold expedition to New Guinea (1956-57). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 118:1-70.
- _____. 1964. Results of the Archbold expeditions. No. 86. Summary of the sixth Archbold expedition to New Guinea (1959): *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 127:145-215.
- BREWER-CARIAS, C. 1973. Plantas carnívoras del Cerro de la Neblina. *Defensa a la Naturaleza (Venezuela)* 2(6):17-21; 23-26.
- BROWN, S.; LUGO, A.E.; SILANDER, S.; LIEGEL, L. 1983. Research histories and opportunities in the Luquillo Experimental Forest. An Institute of Tropical Forestry Publication. Southern Forest Exp. Station; General Technical Report SO-44. 128 p.

- BRUN, R. 1976. Methodik und Ergebnisse zur Biomassenbestimmung eines Nebelwaldökosystems in den Venezuelanischen Anden. In Proceedings Div. I, XVI, IUFRO World Congress, Oslo. pp. 490-499.
- BUDOWSKI, G. 1966. Some ecological characteristics of higher tropical mountains. *Turrialba* 16(2):159-163.
- _____. 1976. Why save tropical rain forests? Some arguments for campaigning conservationists. In Jordan C.F. (Ed.) *Tropical Ecology*. Hutchinson Ross Publishing Company. pp. 324-333.
- _____. 1980. Aspectos ecológicos del bosque húmedo. Primer seminario nacional sobre los recursos naturales y el ambiente "Iván Montenegro Baez". Managua, Nicaragua. 16 p.
- BURGESS, P.F. 1969. Ecological factors in hill and mountain forests of the States of Malaya. *Malayan Nature Journal* 22:119-128.
- BYER, M.D.; WEAVER, P.L. 1976. Early secondary succession in the dwarf forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Biotrópica* 9(1):35-47.
- BYERS, H.R. 1930. Summer sea fogs of the central Californian coast. University of California Publications in Geography, Berkeley 3. pp. 291-338.
- _____. 1953. Coast redwoods and fog drip. *Ecology* 34:192-193.
- CACERES, G. 1981. Importancia hidrológica de la intercepción horizontal en un bosque muy húmedo premontano en Balalaica, Turrialba, Costa Rica. Tesis M.Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 98 p.
- \ CAMPANELLA, P. et al. 1982. Honduras - Perfil Ambiental del País. JRB Associates, Virginia. 201 p.
- CANNON, W.A. 1901. On relation of Redwoods and fog to the general precipitation in the Redwood belt of California. *Torreya*, New York 1:137-139.
- CARR JUNIOR, A.F. 1949. La montaña llorona. *Science Monthly* 68(4):225-234.
- CEBALLOS, L.; ORTUÑO, F. 1952. Los bosques y la humedad en Canarias. *Montes*, Madrid, 8:418-423.
- CHRIST, H. 1910. *Die Geographie der Farne*. Jena.
- COOPER, W.S. 1917. Redwood, rainfall and fog. *Plant World* 20:179-189.

- CZAJKA, W. 1968. Los perfiles vegetales de las cordilleras entre Alaska y Tierra del Fuego. *In* Troll C. (Ed.) Colloquium Geographicum, Band 9. Geocology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium 1966. pp. 117-121.
- DAUGHERTY, H.E. 1973. The Montecristo cloud-forest of El Salvador - A chance for protection. *Biological Conservation* 5(1):227-230.
- DOHRENWEND, R.E. 1972. The energetic role of the trade wind inversion in a tropical subalpine ecosystem. PhD Dissertation, Suny College of Forestry, Syracuse. 298 p.
- _____. (s.f.). Hydrologic behaviour on the top of a tropical mountain. Study supported by OTS Pilot Study Grant F 70-8 and by the Suny College of Environmental Sciences and Forestry. 14 p.
- DREWES, W.U.; DREWES, A.T. 1957. Climate and related phenomena of the eastern andean slopes of central Peru. Syracuse University Research Institute. 85 p.
- DUFFY, P.D. 1965. Water becomes the most important forest crop. *Western Conservation Journal* 21(6):58-59.
- EIDT, R.C. 1968. The climatology of South America. *In* Fittkau et al. (Eds.) Biogeography and Ecology in South America. Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague, vol.I. pp. 54-81.
- EKERN, P.C. 1964. Direct interception of cloud water at Lanaihale, Hawaii. *Proceedings Soil Science Soc. America* 28(3):419-421.
- ELLENBERG, H. 1959. Typen tropischer Urwälder in Peru. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 3:169-187.
- _____. 1964. Montane vegetation and productivity in the tropics with special reference to Peru. IUCN Technical Meeting Nairobi 1963, IUCN Publications New Series No.4. pp. 172-177.
- _____. 1975. Vegetationsstufen in perhumiden bis perariden Bereichen der tropischen Anden. *Phytocoenologia* 2:368-387.
- EXEL, A.W. 1944. Catalogue of the vascular plants of S. Tomé. London.
- FALCONER, R.E.; FALCONER, P.D. 1980. Determination of cloud water acidity at a mountain observatory in the Adirondack Mountains of New York State. *Journal of Geophysical Research* 85:7456-7470.

- FLEMMING, G. 1971. Nebel in den Tropen. *Wissenschaft und Fortschritt* 21(11):491-493.
- FLENLEY, J.R. (Ed.) 1974. Altitudinal zonation in Malesia. *Transactions of the Third Aberdeen-Hull Symposium on Malesian Ecology*, Hull, 1973. University of Hull, Dep. of Geography, Ser. No.16. 119 p.
- FOLLMANN, G. 1963. Nordchilenische Nebeloasen. *Umschau* 4:101-104.
- FÖLSTER, H.; FASSBENDER, H.W. 1978. Untersuchungen über Bodenstandorte der humiden Bergwälder in der nördlichen Andenkordillere. *In Landnutzung in den Tropen*. Wiss. Tagung, Univ. Göttingen. pp. 101-110.
- FOSBERG, F.R.; GARNIER, B.J.; KÜCHLER, A.W. 1961. Delimitation of the humid tropics. *The Geographical Review*, Vol. LI, No. 3:333-347.
- FRANGI, J.L. 1983. Las tierras pantanosas de la Montaña Puertorriqueña. *In Lugo A.E. (Ed.) Los Bosques de Puerto Rico*. Institute of Tropical Forestry, Río Piedras, Puerto Rico. pp. 233-248.
- GARCIA-PRIETO, P.R.; LUDLAM, F.H.; SOUNDERS, P.M. 1960. The possibility of artificially increasing rainfall at Tenerife in the Canary Islands. *Weather* 15:39-51.
- GATES, D.M. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 4. Transpiration rates and temperatures of leaves in cool humid environment. *Journal of the Arnold Arboretum* 50:93-98.
- GEIGER, R. 1961. *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. Vieweg & Sohn, Braunschweig. 464 p.
- GISCHLER, C. 1981. Atrapanieblas para fertilizar el desierto. Informe No. 766 de la Oficina Regional de la UNESCO para América Latina y El Caribe. Montevideo. 5 p.
- _____ ; FERNANDEZ, C. 1984. Low-cost techniques for water conservation and management in Latin America. *Nature and Resources (UNESCO)* XX (3):11-18.
- GRUBB, P.J. 1971. Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. *Nature* 229:44-45.
- _____. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains, with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:38-107.

- _____ ; LLOYD, J.R.; PENNINGTON, T.D.; WHITMORE, T.C. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology* 51:567-601.
- _____ ; WHITMORE, T.C. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effect on the distribution and physiognomy of forests. *Journal of Ecology* 54:303-333.
- _____ ; WHITMORE, T.C. 1967. A comparison on montane and lowland rain forest in Ecuador. III. The light reaching the ground vegetation. *Journal of Ecology* 55:33-57.
- _____ ; TANNER, E.V.J. 1976. The montane forests and soils of Jamaica: a reassessment. *Journal of the Arnold Arboretum* 57:313-386.
- GRUNOW, J. 1952. Nebelniederschlag: Bedeutung und Erfassung einer Zusatzkomponente des Niederschlags. *Berichte des Deutschen Wetterdienst in der US-Zone, No.42.* pp. 30-34.
- _____ . 1955a. Der Niederschlag im Bergwald; Niederschlagszurückhaltung und Nebelzuschlag. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 74:21-36.
- _____ . 1955b. Erfassung zusätzlicher Niederschlagsmessungen am Waldboden aus Nebelablagerungen. *Wetter und Leben, Wien* 7:262-263.
- _____ . 1958. Vergleichende Messungen des Nebelniederschlags. *In* Ass. Int. Hydrol. Sci. IUGG. Publication No. 44, General Assembly Toronto II. pp. 485-501.
- _____ . 1960a. The structure of minute precipitation. *In* Weickmann H. (Ed.) *Physics of precipitation.* Geophysical Monograph No. 5. Am. Geoph. Union. pp. 105-109.
- _____ . 1960b. The production of fog precipitation in relation to the cloud droplet spectrum. *In* Weickmann H. (Ed.) *Physics of precipitation.* Geophysical Monograph No.5. Am. Geoph. Union. pp. 110-117.
- HAMILTON, L.S.; KING, P.N. 1983. Tropical forested watersheds - Hydrologic and soil response to major uses or conversions. Westview Press, Boulder, Colorado. 168 p.
- HASTENRATH, S. 1968. Certain aspects of the three-dimensional distribution of climate and vegetation belts in the mountains of Central America and southern Mexico. *In* Troll C. (Ed.) *Colloquim Geographicum, Band 9.* Geocology of the Mountainous Regions in the Tropical Americas. *Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium 1966.* pp. 122-130.

- HEDBERG, O. 1951. Vegetation belts on the east African mountains. *Svensk Botan. Tidskrift* 45(1):140-202.
- HETSCH, W. 1976. Die Beziehung von Niederschlag und Bodenbildung in der Andenkordillere Venezuelas. Dissertation Univ. Göttingen. 167 p.
- HOHEISEL, H. 1976. Strukturanalyse und Waldtypengliederung im primären Wolkenwald "San Eusebio" in der Nordkordillere der venezolanischen Anden. Dissertation Univ. Göttingen. 101 p.
- HOLDRIDGE, L. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 p.
- _____. 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Oxford, Pergamon Press. 747 p.
- _____. 1982. Ecología basada en zonas de vida. Centro Científico Tropical. IICA, San José, Costa Rica. 216 p.
- HORI, T. (Ed.) 1953. Studies of fog in relation to fog-preventing forest. Tanne Trading Co. Ltd., Sapporo, Japan. 399 p.
- HOWARD, R.A. 1968. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 1. Introduction and composition studies. *Journal of the Arnold Arboretum* 49:381-418.
- _____. 1970. The summit forest of Pico del Oeste, Puerto Rico. In Odum and Pidgeon (Eds.) A tropical rain forest. US Atomic Energy Commission, Oak Ridge. 1678 p., chapter B-20.
- HUBER, O. 1976. Pflanzenökologische Untersuchungen im Gebirgsnebelwald von Rancho Grande (Venezolanische Küstenkordillere). Dissertation, Universität Innsbruck, Austria. 127 p.
- _____. 1978. Light compensation point of vascular plants of a tropical cloud forest and an ecological interpretation. *Photosynthetica* 12(4):382-390.
- HUECK, K. 1978. Los bosques de Sudamérica. GTZ, Eschborn, Alemania. 476 p.
- HUMBOLDT, A. von; BONPLAND, A. 1807. Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer. In Al. von Humboldt und Aimé Bonpland's Reise. 1. Abt., Bd. 1. Tübingen.
- IUCN. 1982. IUCN directory of Neotropical protected areas. IUCN Commission on National Parks and Protected Areas (CNPPA). Tycooly Intern. Public. Lim., Dublin, Ireland. 436 p.

- JAFFE, M.J. 1980. Morphogenetic response of plants to mechanical stimuli or stress. *Bioscience* 30:239-243.
- JUVIK, J.O.; PERREIRA, D.J. 1974. Fog interception on Mauna Lona, Hawaii. In *Proceedings of the Association of American Geographers*, vol.8. pp. 22-25.
- _____ ; EKERN, P.C. 1978. A climatology of mountain fog on Mauna Lona, Hawaii island. Water Resources Research Center. University of Hawaii. Technical Report No.118. 63 p.
- KÄMMER, F. 1974. Klima und Vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick auf den Nebelniederschlag. *Scripta Geobotanica*, Band 7. Universität Göttingen. 78 p.
- KERFOOT, O. 1968. Mist precipitation on vegetation. Leading review article. *Forestry Abstracts*, vol.29. pp. 8-20.
- KITTREDGE, J. 1948. *Forest influences*. McGraw-Hill Book Company Inc. 394 p.
- KNAPP, R. 1965. Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und den Hawaiiinseln. VEB G. Fisher Verlag, Jena. 373 p.
- KNUCHEL, H. 1947. Über die Nebelvegetation an der peruanischen Küste. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 98:81-84.
- KOEPKE, H.W. 1961. Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. *Bonner Geographische Abhandlungen*, Nr. 29. 320 p.
- KROENER, H.E. 1968. Die Verbreitung der echten Baumfarne (Cyatheaceen) und ihre klimaökologischen Voraussetzungen. *Disertation Universität Bonn*. 269 p.
- KÜCHLER, A.W. 1967. *Vegetation mapping*. New York. Ronald Press Co. 472 p.
- KUMMEROW, J. 1962. Mediciones cuantitativas de neblina en el Parque Nacional "Fray Jorge". In *Boletín Informativo de la Universidad de Chile*. No. 28:36-37.
- _____. 1966. Aporte al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque de Fray Jorge. *Boletín Técnico* No. 24. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile.
- KUNKEL, G. 1976. Biogeography and ecology in the Canary Islands. *Monographiae Biologicae*, ed. by J. Illies. Vol. 30. Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague. 511 p.

- LA BASTILLE, A.; POOL, D.J. 1978. On the need for a system of cloud-forest parks in Middle America and the Caribbean. *Environmental Conservation* 5(3):183-190.
- LAMB, D. 1965. Horizontal interception of precipitation. *Australian Forestry* 3(1):37-39.
- LAMPRECHT, H. 1954. Estudios silviculturales en los bosques del Valle de la Mucuy cerca de Mérida. Universidad de Los Andes, Facultad de Ingeniería Forestal, Mérida, Venezuela. 127 p.
- _____. 1958. Der Gebirgsnebelwald der venezolanischen Anden. *Zeitschrift für Forstwesen* 2:1-26.
- _____. 1976. Strukturuntersuchungen in einen andinen Wolkenwald West-venezuelas. *In* Proceedings Div. I, VVI. IUFRO World Congress, Oslo. pp. 539-550.
- _____. 1977. Structure and function of South American forest. *In* *Ecosystem Research in South America*. Biogeographica, vol. 8, The Hague. pp. 1-15.
- _____. 1986. *Waldbau in den Tropen*. Verlag Paul Parey. Hamburg. 318 p.
- LANE-POOLE, C.F. 1925. The forests of Papua and New Guinea, *Emp. For. Journal* 4:206-234.
- LASSERRE, G. 1961. *La Guadeloupe. Etude Géographique*, Bordeaux.
- LAUER, W. 1952. Humide und aride Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihre Beziehung zu den Vegetationsgürteln. *In* *Bonner Geographische Abhandlungen*, Heft 9. pp. 15-98.
- _____. 1968. Problemas de la división fitogeográfica en América Central. *In* Troll C. (Ed.) *Colloquium Geographicum*. Band 9. *Geocology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas*. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium 1966. pp. 139-156.
- LAWTON, R.O. 1982. Wind stress and elfin stature in a montain rain forest tree: an adaptive explanation. *American Journal of Botany* 69(8):1224-1230.
- _____; DRYER, V. 1980. The vegetation of the Monteverde Cloud Forest Reserve. *Brenesia* 18:101-116.
- LEBRUN, J. 1935. Les essences forestières de régions montagneuses du Congo Oriental. *Publ. Inst. Agron. Congo Belge. Ser. Sci.* 1.

- _____. 1960. Sur un méthode de délimitation des horizons et étages de végétation de montagnes du Congo. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* 30.
- LEIGH JUNIOR, E.G. 1975. Structure and climate in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:67-86.
- LETOUZEY, R. 1978. Floristic composition and typology. *In Tropical Forest Ecosystems - A State of Knowledge Report*. Prepared by UNESCO/UNEP/FAO. 683 p. Part I, chapter 4. pp. 91-111.
- LEWIS, W.H. 1971. High floristic endemism in low cloud forest of Panama. *Biotrópica* 3(1):78-80.
- LONARD, R.J.; ROSS, R.G. 1979. A vegetation analysis of a tropical cloud forest in southern Tamaulipas, México. *The Texas Journal of Science* 31(2):143-150.
- LÖTSCHERT, W. 1959. Vegetation und Standortsklima in El Salvador. Eine pflanzengeographisch-ökologische Studie. *Botanische Studien*. Heft 10. 88 p.
- LOVETT, G.M. 1984. Rates and mechanisms of cloud water deposition to a subalpine balsam fir forest. *Atmospheric Environment* 18(2):361-371.
- _____; REINERS, W.A.; OLSON, R.K. 1982. Cloud droplet deposition in subalpine balsam fir forests: hydrological and chemical inputs. *Science* 218:1303-1304.
- LUGO, A.E. 1983. Definición, clasificación, funcionamiento y valor ecológico de tierras pantanosas. *In* Lugo A.E. (Ed.) *Los Bosques de Puerto Rico*. Institute of Tropical Forestry, Río Piedras, Puerto Rico. pp. 226-232.
- LUMER, C. 1980. Rodent pollination of *Blakea* (melostomaceae) in Costa Rican cloud forest. *Brittonia* 32(4):512-517.
- MANN, G. 1968. Die Ökosysteme Südamerikas. *In* Fittkau et al. (Eds.) *Biogeography and Ecology in South America*. Dr. W. Junk. N.V. Publishers, The Hague, vol I. pp. 171- 239.
- MARLOTH, R. 1903. Results of experiments on Table Mountain for ascertaining the amount of moisture deposited from the S.E. clouds. *Transactions of the South African Philosophical Society, Cape Town* 14:403-408.
- _____. 1906. Über die Wassermengen, welche Bäume und Sträucher aus treibenden Nebeln und Wolken auffangen. *Meteorologische Zeitschrift, Braunschweig* 23:547-553.
- MARTIN, P.S. 1955. Zonal distribution of vertebrates in a Mexican cloud forest. *The American Naturalist*, Vol LXXXIX, No. 849:347-361.

- McCULLOCH, J.S.G.; DAGG, M. 1965. Hydrological aspects of protection forestry in East Africa. *East African Agricultural and Forestry Journal* 30(1):390-397.
- MEDINA, E.; ZELWER, M. 1972. Soil respiration in tropical plant communities. *In* Papers from a symposium on tropical ecology with an emphasis on organic productivity. Compiled by O.M. & F.B. Golley, Athens, University of Georgia. pp. 245-269.
- MERRIAM, R.A. 1973. Fog drip from artificial leaves in a fog wind tunnel. *Water Resources Research* 9(6):1591-1598.
- MORDY, W.A.; HURDIS, J. 1955. The possible importance of fog drip in Hawaiian watersheds. Abstract in *Bulletin of the American Meteorology Society, Easton*. 36:495.
- MYERS, C.W. 1969. The ecological geography of cloud forests in Panama. *American Museum Novitates* No.2396. 52 p.
- NADKARNI, N.M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* 16(4):249-256.
- NAGEL, J.F. 1956. Fog precipitation on Table Mountain. *Quarterly Journal of the Royal Meteorologic Society* No.82:425-460.
- _____. 1962. Fog precipitation measurements on Africas southwest coast. *Notos, Pretoria* 11:51-60.
- ODUM, H.T.; PIDGEON, R.F. (Eds.) 1970. A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. US Atomic Energy Commission, Oak Ridge. 1678 p.
- PAIJCHMANS, K. 1975. Explanatory notes to the vegetation map of New Guinea. *Land Research Series* No. 35. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. Australia. 25 p., 20 plates and 4 maps.
- PEREIRA, C. 1981. Future trends in watershed management and land development research. *In* Lal R. and Russel E. W. (Eds.) *Tropical Agricultural Hydrology*. John Wiley & Sons Ltd. pp. 465-467.
- PERSSON, R. 1974. World forest resources. Stockholm. Royal College of Forestry.
- PITTIER, H. 1937. Clasificación de bosques. *Boletín Soc. Venez. de Ciencias Naturales* 4(30):93-110.
- PUIG, H.; BRACHO, R.; SOSA, V. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farias, Tamaulipas, México. *Biotica* 8 (4):339-359.

- PRAT, H. 1953. Fog as a dominant factor for plant life on some parts of the pacific coast of North America. In *Proceedings of the 7th Pacific Science Congress, New Zealand 1949*. vol.5. pp. 152-156.
- REYNDERS, J.J. 1964. A soil sequence in the tropics from sea level to eternal snow. *International Congr. Soil Science* 8(5):733-739.
- RICHARDS, P.W. 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press. Reprinted 1981. 450 p.
- RIEHL, H. 1954. *Tropical meteorology*. McGraw-Hill Book Company. New York. 392 p.
- _____. 1979. *Climate and weather in the tropics*. Academic Press. New York. 611 p.
- ROTH, I.; MERIDA DE BIFANO, T. 1971. Morphological and anatomical studies of leaves of the plants of a venezuelian cloud forest. I. Shape and size of the leaves. *Acta Biológica Venezuéllica* 7(2):127-155.
- _____; MERIDA DE BIFANO, T. 1979. Morphological and anatomical studies of leaves of the plants of a venezuelian cloud forest. II. Stomata density and stomata patterns. *Acta Biológica Venezuéllica* 10(1):69-107.
- SCHLESINGER, W.H.; REINERS, W.A. 1974. Deposition of water and cations on artificial foliar collectors in fir krummholz of New England mountains. *Ecology* 55:378-386.
- SCHRIMPF, E.; KLEMM, O.; EIDEN, R.; FEVERT, T.; HERRMANN, R. 1984. Anwendung eines Grunow-Nebelfängers zur Bestimmung von Schadstoffgehalten in Niederschlägen. *Staub - Reinhaltung Luft* 44(2):72-75.
- SCHUYLENBORG, J. VAN. 1958. On the genesis and classification of soils derived from andesic tuffs under humid tropical conditions. *Netherland Journal of Agricultural Science* 6:99-123.
- SCHWEINFURTH, U. 1957. Die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetation im Himalaya. *Bonner Geographische Abhandlungen*. Heft 20. 372 p.
- SERRANO, F. 1977. Supervivencia o extinción - El dilema de nuestra fauna. Impresos Litográficos de Centro América. San Salvador, El Salvador. 57 p.
- SHREVE, F. 1914. A mountain rain forest. A contribution to the physiological plant geography of Jamaica. *Carnegy Institute Publication* 199. Washington. 110 p.

- SHUTTLEWORTH, W.J. 1977. The exchange of wind-driven fog and mist between vegetation and the atmosphere. *Boundary Layer Meteorology* 12:463-489.
- SOBREVILA, C.; RAMIREZ, N.; DE ENRECH, N. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *Palicourea petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotrópica* 15(3):161-169.
- STEENIS, C.G.G.J. VAN. 1935. On the origin of the Malaysian mountain flora. Part 2. Altitudinal zones, general considerations and renewed statement of the problem. *Bull. Jard. Bot. Buitenz. (ser. 3)* 13:289-417.
- STEINHARDT, U. 1978. Untersuchungen über Wasser- und Nährstoffhaushalt eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela. Dissertation Universität Göttingen. 182 p.
- STEYERMARK, J. 1974. Relación florística entre la Cordillera de la Costa y la zona de Guayana y Amazonas. *Acta Botánica Venezuéllica* 9(1-4):245-252.
- _____. 1975. Flora de la sierra San Luis (Estado Falcón, Venezuela) y sus afinidades fitogeográficas. *Acta Botánica Venezuéllica* 10(1-4):131-218.
- SUGDEN, A.M. 1982a. The vegetation of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia: A contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *Journal of the Arnold Arboretum* 63(1):1-30.
- _____. 1982b. The ecological, geographic and taxonomic relationship of the flora of an isolated Colombian cloud forest, with some implications for island biogeography. *Journal of the Arnold Arboretum* 63(1):31-61.
- _____. 1982c. Long-distance dispersal, isolation and the cloud forest flora of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia. *Biotrópica* 14(3):208-219.
- _____. 1983. Determinants of species composition in some isolated neotropical cloud forest. In Sutton S.L., Whitmore T.C. and Chadwick A.C. (Eds.) *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. 498 p. Blackwell Scientific Publ. pp. 43-56.
- _____; ROBINS, R.J. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests. I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotrópica* 11(3):173-188.
- TANNER, E.V.J. 1977. Four montane rain forests of Jamaica: A quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelation. *Journal of Ecology* 65:883-918.
- _____. 1980a. Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forests in Jamaica. *Journal of Ecology* 68:573-588.

- _____. 1980b. Litterfall in montane rain forests of Jamaica and its relation to climate. *Journal of Ecology* 68:833-848.
- _____. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forests. *Journal of Ecology* 69:263-275.
- _____; KAPOV, V. 1982. Leaf structure of Jamaican upper montane forest trees. *Biotrópica* 14:16-24.
- ✓ TOSI, J.A. 1974. Algunas relaciones del clima con el desarrollo en los trópicos. *In* El uso de normas ecológicas para el desarrollo en el trópico húmedo americano. Caracas. pp. 55-82.
- TROLL, C. 1956. Der Klima- und Vegetationsaufbau der Erde im Lichte neuer Forschungen. *In* J. Akad. Wissensch. Lit. Mainz. pp. 216-229.
- _____. 1959. Die tropischen Gebirge - ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. *Bonner Geographische Abhandlungen*, Nr. 25. 93 p.
- _____. 1968. The cordilleras of the tropical Americas. Aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. *In* Troll C. (Ed.) *Colloquium Geographicum*. Band 9. *Geocology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas*. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium 1966. pp. 15-56.
- _____. 1970. Das Baumfarnklima und die Verbreitung der Baumfarne auf der Erde. *Tübinger Geographische Studien*, Heft 34 (Sonderband 3). pp. 179-189.
- TUCKEY JUNIOR, H.B. 1970. Leaching of metabolites from foliage and its implication in the tropical rain forest. *In* Odum and Pidgeon (Eds.) *A tropical rain forest*. US Atomic Energy Commission. Oak Ridge. 1678 p., chapter H-11.
- VARESCHI, V. 1980. *Vegetationsökologie der Tropen*. Ulmer Verlag, Stuttgart. 293 p.
- VEILLON, J.P. 1955. *Bosques andinos de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Mérida.
- _____. 1974. Relaciones entre bosques naturales y el clima en diferentes zonas ecológicas del noroccidente de Venezuela. Universidad de Los Andes, Mérida. Facultad de Ciencias Forestales.
- VOGEL, H. 1966. An inventory of the geographic research of the humid tropic environment. Vol. II, Compendium and appendices. US Army Natick Laboratories, Massachusetts. 501 p.

- VOGELMANN, H.W. 1973. Fog precipitation in the cloud forests of eastern Mexico. *Bioscience* 23(2):96-100.
- WALTER, H. 1973. Die Vegetation der Erde. Band I: Die tropischen und subtropischen Zonen. 3. Auflage, Gustav Fischer Verlag, Jena/Stuttgart. 743 p.
- _____. 1979. Vegetation und Klimazonen. Ulmer Verlag, Stuttgart. 4. Aufl. 342 p.
- WEAVER, P.L. 1972a. The dwarf cloud forest of Pico del Oeste in the Luquillo Mountains. *Revista Interamericana* 2(2):174-186.
- _____. 1972b. Cloud moisture interception in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 12(3-4):129-144.
- _____. 1975. Transpiration rates in the dwarf forest of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 15(1-2):21-30.
- _____; BYER M.D.; BRUCK, D.L. 1973. Transpiration rates in the Luquillo Mountains in Puerto Rico. *Biotrópica* 5(2):123-133.
- WEBERBAUER, A. 1911. Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. *Veget. Erde* 12.
- WENT, F.W. 1955. Fog, mist, dew, and other sources of water. *In* Yearbook of Agriculture 1955. USDA Dept. of Agriculture. pp. 103-109.
- WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford. 282 p.
- _____; BURNHAM, C.P. 1969. The altitudinal sequence of forests and soils of granite near Kuala Lumpur. *Malaya Nature Journal* 22:99-118.
- WICHT, C.L. 1961. Volumetric determination of rainfall in hydrological research. *In* Interafrican Conference on Hydrology. Nairobi. Commission for Techn. Coop. in Africa, south of the Sahara. pp. 94-99.
- WIEBECKE, C. 1971. Weltforstatlas (Atlas Forestal del Mundo). Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Reinbek, Hamburg. Paul Parey Verlag, Hamburg. 191 p.
- ZADROGA, F. 1981. The hydrological importance of a montane cloud forest area of Costa Rica. *In* Lal R. and Russel E.W. (Eds.) Tropical Agricultural Hydrology. John Wiley & Sons Ltd. pp. 59-73.

Edición
Composición del texto
Diagramado
Diseño portada
Fotografía portada

Elizabeth Mora
Rita Aguilar y Lissette Vega
Hjalmar Morales
Roy García
Thomas Stadtmüller