

Libro Universitario Regional, 2002

Ecología y conservación de bosques  
neotropicales / Manuel R. Guariguata,  
Gustavo H. Kattan, Editores. -- 1a. ed. --  
Cartago : Ediciones LUR, 2002.

692 p. ilus.

Clasificación sugerida: 574.52642

ISBN 9968-801-11-9

1. Bosques 2. Ecología  
3. Neotrópico 4. Ecosistemas naturales

Consejo Editorial del LUR

<i>Mario Castillo M., Presidente</i>	Costa Rica
<i>Rodrigo Carazo Odio</i>	Costa Rica
<i>José Castilho Marques Neto</i>	Brasil
<i>Luis Caraballo Vivas</i>	Venezuela
<i>Pedro Visconti Clava</i>	Perú
<i>Manuel Elkin Patarroyo</i>	Colombia
<i>José Ignacio Echeverría</i>	México

La publicación de esta obra se ha realizado dentro del convenio de cooperación gubernamental entre Costa Rica y Alemania, ejecutado por la Asociación de Editoriales Universitarias de América Latina y el Caribe (EULAC) y la Agencia de Cooperación Técnica Alemana (GTZ).

Centro de producción (pre-prensa): Editorial Tecnológica de Costa Rica.

© Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ)

Apartado postal 159-7050, Cartago, Costa Rica

Tel. (506) 550-2297 / 550-2392

Fax (506) 552-5354

Hecho el depósito de ley.

Impreso en Costa Rica.

# Biogeografía de los bosques neotropicales

Gary S. Hartshorn

## Introducción

Los bosques de América Latina y el Caribe son los bosques tropicales más importantes del mundo, tanto por su extensión geográfica como por su riqueza biológica y complejidad ecológica. De los diez países con los bosques tropicales más extensos, seis se encuentran en el neotrópico: Brasil, Perú, Colombia, Bolivia, México y Venezuela (Tabla 3.1). Brasil merece mención aparte pues él solo posee 5 611 070 km<sup>2</sup> de bosque, o sea, cinco veces más que lo que tiene el país que ocupa el segundo lugar. Además, estos seis países acaparan casi la mitad de los bosques tropicales del mundo. En total, se estima que los bosques neotropicales cubren unos 9.2 millones de km<sup>2</sup>, lo que equivale al 52% de todos los bosques tropicales que existen en el planeta (WRI 1994). La cuenca amazónica es, en estos momentos, la reserva más grande de bosques tropicales del mundo (ver Figura 3.1).

La región neotropical se extiende, latitudinalmente, desde el sur de México y el sur de la Florida, hasta el sur de Brasil y la provincia de Misiones en Argentina, e incluye las islas del mar Caribe y las Guayanas. El límite latitudinal de los bosques neotropicales no lo fija el límite astronómico del trópico (23° 30' N y S), sino más bien la intensidad de la estación fría y la cantidad de precipitación. Las temperaturas excepcionalmente frías —no necesariamente bajo 0° C— que se presentan una vez cada década, tienen, probablemente, más influencia sobre el límite latitudinal de estos bosques que las temperaturas que imperan regularmente. En regiones con poca lluvia y estaciones secas pronunciadas, el límite latitudinal del bosque tropical tiende a ser inferior, como ocurre en la costa Pacífica de México y de América del Sur. Del mismo modo, en las cordilleras más importantes (Churchill *et al.* 1995), el límite latitudinal tiende a ser más bajo que en las tierras bajas, tal y

TABLA 3.1 Los diez países con mayor extensión de bosques tropicales estimada en 1990.

País	Bosques (km <sup>2</sup> )	%	Pérdida (km <sup>2</sup> )	% pérdida por año
Brasil	5 611 070	66	36 709	0.6
Congo	1 132 750	48	7 322	0.6
Indonesia	1 095 490	57	12 120	1.0
Perú	679 060	53	2 712	0.4
Colombia	540 640	47	3 670	0.6
India	517 290	16	3 390	0.6
Bolivia	493 170	45	6 247	1.1
México	485 860	25	6 780	1.2
Venezuela	456 900	50	5 991	1.2
Sudan	429 760	17	4 817	1.0
Subtotal	11 441 990		89 756	
Total para 90 países	17 562 990		154 000	0.8

Datos calculados de WRI (1994). Se consideraron todos los tipos de bosque tropical, incluidos el bosque seco y el de altura.

como ocurre en México (Dirzo & Miranda 1991, Hartshorn 1998). Existen, sin embargo, excepciones notables, como es el caso de los bosques montanos subtropicales del sur de Bolivia y del norte de Argentina: la escasez de precipitación en el noroeste de Argentina hace que la influencia florística tropical se sienta más en los bosques andinos (“yungas” argentinas) que en las tierras bajas (Brown 1995).

El término “subtrópico” suele utilizarse para referirse a las latitudes más altas del cinturón intertropical; sin embargo, no existe uniformidad de criterios. Los geógrafos, por ejemplo, usan el

término “trópico exterior” para referirse al subtrópico. Holdridge (1972a, 1982) considera que la transición entre el trópico y el subtrópico ocurre entre 12-13° N y S (más o menos por el sur de Nicaragua, al norte, y por el planalto brasilero, al sur). Los huracanes y las tormentas marinas que impactan el bosque son bastante comunes en el subtrópico norteño (p.ej., en Nicaragua; Vandermeer *et al.* 1996, Boucher & Mallona 1997), pero casi nunca tocan tierra en el trópico por debajo de los 12° N. Otra diferencia importante la constituye la llegada en el invierno de los vientos fríos, más conocidos como “nortes”, “temporales”, “surazos” o “friagem”, los cuales son más frecuentes en el subtrópico (tanto en el norteño como en el sureño) que en el trópico interior.

El principal propósito de este capítulo es:

1. ofrecer una visión panorámica de los factores físicos que más influyen en la presencia de los bosques neotropicales contemporáneos;
2. presentar una breve reseña de los sistemas de clasificación de bosques más empleados en la región;
3. realizar una comparación florística y ecológica entre los principales tipos de bosques neotropicales.

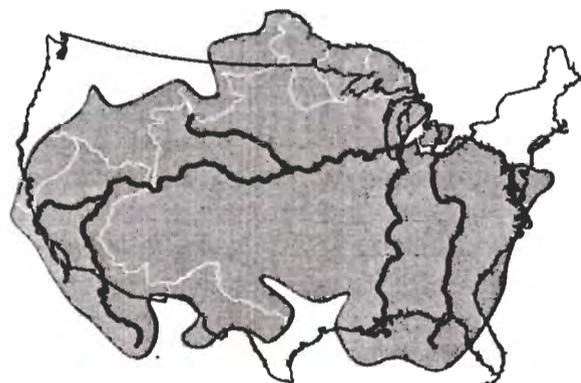


FIGURA 3.1 Mapa de la cuenca amazónica en relación con el área de los Estados Unidos de Norteamérica.

## Factores físicos

### Fisiografía

A pesar de la considerable extensión de la cuenca amazónica y, por lo tanto, de la predominancia de los bosques de tierras bajas (ubicados a < 500 m de elevación), la fisiografía de la región neotropical ejerce una gran influencia en la biogeografía de los bosques que la componen. Aunque las cordilleras altas, como la cordillera de los Andes, la cordillera de Talamanca (Costa Rica y Panamá), la Sierra Madre (México y Guatemala) y la cordillera Neo-Volcánica (México) son las más conocidas, existen muchas otras cordilleras y serranías. Los macizos volcánicos son un componente conspicuo en la mayoría de las cordilleras y constituyen los picos más altos (3 000-6 000 m de elevación) en casi todos los países de la región, excepto en Belice y Brasil. La elevación, el relieve y el tipo de suelo ejercen una gran influencia en el tipo de bosque y en su composición florística: la cordillera de los Andes, por ejemplo, ha sido una barrera significativa para la dispersión de la flora y la fauna neotropicales (ver capítulos 2 y 4). Aunque existen varias excepciones (p.ej., *Enterolobium cyclocarpum*, Mimosaceae, una llamativa especie arbórea que se encuentra tanto en Centroamérica como en los bosques amazónicos), por lo general, a nivel de especies hay una gran diferencia entre los bosques amazónicos y los bosques transandinos, como los del Chocó (Colombia y Panamá) y Centroamérica.

Los escudos de Guayana y de Brasil son de gran relevancia biogeográfica. La erosión geológica del escudo de Guayana ha formado los famosos "tepuis" del sur de Venezuela, Guyana y el norte de Brasil. Por su aislamiento geográfico, estas mesetas de arenisca conservan un alto porcentaje de especies endémicas, tanto en su fauna como en su flora. Junto con la cordillera oriental de los Andes, los escudos de Guayana y Brasil definen la cuenca amazónica y dan origen a tipos de suelo muy contrastantes. Otros aspectos fisiográficos que tienen importancia biogeográfica a nivel regional son: la plataforma caliza que forma la península de Yucatán (con su

característica fisiografía kárstica), las islas marinas (p. ej., las Antillas y las Galápagos), los grandes pantanos, permanentes o estacionales (p.ej., el Pantanal brasileño) y los bosques ribereños inundables (p. ej., el río Amazonas y sus principales afluentes). Cada una de estas particularidades fisiográficas conlleva factores restrictivos —aislamiento, roca madre, régimen hídrico—, los cuales influyen en los diferentes tipos de bosque. Un sinnúmero de combinaciones de factores físicos puede determinar, en mayor o menor grado, la estructura del bosque e incluso su composición florística (Clinebell *et al.* 1995, Clark 1998, Clark *et al.* 1998; ver además el capítulo 9); sin embargo, aquí solo se mencionarán los más sobresalientes.

### Clima

El clima neotropical se caracteriza por presentar temperaturas predecibles y poco variables de una estación a otra, pero regímenes lluviosos mucho menos predecibles. La variación diaria de temperatura (en un día soleado) es más grande que la diferencia que existe entre el mes más cálido y el mes más frío (en tierras montañosas esta variación puede ser mucho más grande). En muchos casos, la diferencia entre una estación y otra está determinada por la presencia de las lluvias. Las estaciones lluviosas siguen el movimiento del "ecuador térmico" (Webster 1987), llamado también Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). Siguiendo el paso estacional del sol (con una demora de aproximadamente un mes), la ZCIT trae una pauta de lluvias diarias, por lo general en la tarde o en la noche. El calentamiento del aire levanta masas de aire húmedo y causa lluvias de tipo convectivo (ver capítulo 7).

Cuando la ZCIT está fuera de la región, se da la época seca o verano. En esa época, los vientos alisios soplan constantemente en el mar Caribe y en las áreas adyacentes, y lo hacen de noreste a suroeste. Como estos vientos pasan sobre grandes cuerpos de agua, vienen cargados de humedad y lluvia, las cuales descargan en las serranías y cordilleras cercanas al mar, pero solo del lado de barlovento (el lado montañoso donde

hace impacto el viento ascendente). Este fenómeno de "lluvias orográficas" contribuye a la presencia de bosques nublados en las islas montañosas y en las cordilleras costeras, desde Venezuela hasta México, incluidas las Antillas. Al otro lado de los macizos, o lado de sotavento (las laderas montañosas protegidas de los vientos), los vientos viajan con poca humedad y, más bien, desecan el ambiente, haciendo que la estación seca se prolongue (p.ej., en Guanacaste, en la costa Pacífica de Costa Rica).

El mismo fenómeno climático ocurre en las faldas y en los valles de la cordillera de los Andes. A pesar de que del océano Atlántico a la vertiente amazónica hay miles de kilómetros de distancia, la norma es que, dentro del continente, el aire se mueva de este a oeste. El calentamiento del aire sobre la tierra causa lluvias convectivas y el reciclaje del agua se rige por la evapotranspiración local del bosque (Salati & Vose 1984; ver además el capítulo 7). De igual forma, cuando el aire húmedo choca contra la cordillera y sube el aire caliente, cae más lluvia. En la selva central del Perú encontramos un ejemplo que ilustra muy bien esta pauta climática: en Iscozacín (330 m de elevación), localidad situada al pie de la cordillera de Yanachaga, la precipitación es de unos 7 000 mm por año, tres veces más que el promedio anual que se observa en Puerto Bermúdez, apenas unos 20 km al este de Iscozacín. A elevaciones medias, como en la "ceja de selva" (Perú y Ecuador) y las "yungas" (Bolivia y Argentina tropical), también llueve más que en las tierras bajas, debido, precisamente, al choque de aire cargado de humedad con las faldas montañosas.

En el neotrópico, lo normal es que haya gran variación interanual en la estacionalidad de las lluvias, sin importar el promedio anual de precipitación del sitio. Cerca del ecuador terrestre hay dos estaciones lluviosas y dos estaciones secas, las cuales alternan en períodos de aproximadamente tres meses cada una. A medida que nos alejamos del ecuador, una de las estaciones secas tiende a alargarse (cuando el sol está en el otro hemisferio); sin embargo, no existe una pauta indiscutible, porque durante la estación lluviosa pueden ocurrir períodos breves

de sequía y durante el verano, lluvias aisladas. El fenómeno de El Niño (ver capítulo 7) puede incluso invertir las estaciones (Hartshorn 1992). La estación seca, por ejemplo, puede desaparecer y la estación lluviosa comenzar muy tarde o no llegar nunca. Por lo general, si los suelos tienen buen drenaje, la precipitación debe ser menor a los 100 mm por mes para que entre en vigor la estación seca, y es necesario esperar por lo menos un mes para que se noten los efectos de la escasez de agua de lluvia en la vegetación. Muchos factores afectan los regímenes de precipitación y su comportamiento de un año a otro, o de una década a otra. En sitios que cuentan con datos a largo plazo, como la Estación Biológica La Selva (en Costa Rica) y la Isla de Barro Colorado (en Panamá), se ha encontrado que el año más lluvioso ha recibido casi el doble de precipitación que el año más seco; además, casi la mitad de los años registrados presentan precipitaciones por encima del error estándar de la media anual.

## Suelos

La historia geológica de la región neotropical muestra que en ésta se han suscitado eventos de levantamiento de cordilleras, como también de hundimiento de la corteza terrestre bajo los océanos. En términos generales, los suelos de los escudos de Guayana y Brasil son muy viejos, mientras que los de las cordilleras son mucho más jóvenes. Muchos de los bosques de "tierra firme" (bosques que se encuentran asentados en suelos con buen drenaje) de la cuenca amazónica tienen suelos poco fértiles, pues se originaron a partir de sedimentos lixiviados provenientes de los viejos escudos. En cambio, los suelos aluviales (várzea) que reciben sedimentos jóvenes de la cordillera de los Andes, son más fértiles.

La conexión mesoamericana entre América del Sur y América del Norte comenzó hace unos 10 millones de años como una serie de islas que poco a poco fueron formando un puente biogeográfico entre ambos continentes (Raven & Axelrod 1975). Esta conexión fue, en gran medida, el producto de una intensa actividad volcánica. El período Cuaternario (que comenzó hace unos 2 millones de años) se ha

caracterizado, también, por una gran actividad volcánica, especialmente en las regiones montañosas del neotrópico. En términos generales, se puede decir que las erupciones de ceniza volcánica, como agentes modeladores del paisaje, han tenido más influencia que las erupciones de lava (existen, sin embargo, impresionantes áreas de flujos de lava; p.ej., en El Salvador y en Costa Rica). Dos son los principales tipos de ceniza volcánica: andesítica y riolítica; la primera, rica en ciertos nutrientes, la segunda, en sílice. Los suelos derivados de ceniza andesítica son famosos por sus cualidades para el cultivo del café (p.ej., en Colombia, Costa Rica, Guatemala y Jamaica). A pesar de la importancia del tipo de suelo (y del drenaje) como determinante local del tipo de bosque (Steege 1993; Steege *et al.* 1993) (ver capítulo 9), a nivel regional es sumamente difícil determinar la influencia del suelo en la biogeografía de los bosques y de las principales especies. Esta dificultad obedece al gran número de especies arbóreas (más de 15 000 en la región neotropical) y a la amplia distribución que parecen presentar muchas de ellas (Pitman *et al.* 1999).

## Principales sistemas de clasificación de bosques

Se han ideado numerosos sistemas para clasificar la vegetación (Shimwell 1971, Mueller-Dombois & Ellenberg 1974); sin embargo, en este capítulo no se hará una evaluación exhaustiva. Con todo, vale la pena mencionar los sistemas más utilizados en el neotrópico: el florístico, el fisionómico (estructural) y el bioclimático. Las primeras descripciones de los bosques neotropicales se basaron, en su mayoría, en criterios florísticos (cf. Stevenson 1928, Standley 1937, Rzedowski 1978, Pires & Prance 1985, Prance 1989). Tal labor incluyó, casi siempre, listas de especies muy amplias, pero pocos datos sobre abundancia, dominancia, estructura o forma de crecimiento (árbol, epífita, trepadora, hierba). La gran riqueza de especies y la diversidad de formas presentes en los bosques neotropicales, así como la

ausencia de unas pocas especies de carácter dominante (en general, por unidad de área, muchas especies son medianamente abundantes o raras) le confieren una especial dificultad a la clasificación de tipo florístico.

La obra clásica de Davis y Richards (1933-34) fue, quizás, la primera en usar criterios fisionómicos para clasificar los bosques neotropicales. Estos autores idearon el uso de "diagramas de perfil" para ilustrar la compleja estructura vertical de los bosques tropicales. Las características clave son: el número de estratos (p.ej., dosel, subdosel, sotobosque), la altura del dosel, el porcentaje de especies caducifolias en el dosel, la variedad en la forma de las hojas, y el número de formas de crecimiento. La clasificación fisionómica tiene la ventaja de que no depende de un inventario de especies arbóreas, cosa que siempre ha sido un reto difícil en el neotrópico (por la enorme diversidad de sus bosques). La clasificación fisionómica de Beard (1944) reconoció seis tipos de formaciones vegetales: pluvial, estacional, bosque siempreverde seco, bosque montano, bosque pantanoso y laguna o pantano estacional. El sistema fisionómico de la UNESCO (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), por su parte, emplea un gran número de descriptores, tales como caducifolio, caducifolio-seco, siempreverde, ombrófilo y estacional para definir distintas formaciones de vegetación. Este tipo de clasificación -fisionómica- es, en términos generales, más útil cuando se trabaja a escalas grandes. Con excepción de unos pocos ensayos (p.ej., Kuchler & Montoya Maquín 1971), el sistema de la UNESCO no ha tenido gran acogida en la región neotropical. Además, es importante mencionar que los sistemas fisionómicos de clasificación se basan en comunidades "clímax" o "prístinas", concepto que no suele tomar en consideración el dinamismo del bosque (ver capítulos 1, 5, 16) y que, por lo tanto, presenta dificultades para distinguir, por ejemplo, entre un bosque primario y un bosque secundario tardío como ocurre a lo largo de la Amazonia occidental por la acción erosiva de los grandes ríos (Salo *et al.* 1986).

Holdridge (1947) impulsó una clasificación bioclimática basada en tres variables cuantitativas (y no descriptivas): precipitación, temperatura, y relación entre evapotranspiración potencial y precipitación (provincias de humedad). Este autor ideó un diagrama de tres dimensiones (Fig. 3.2) que utiliza las tres variables mencionadas para crear una serie de hexágonos a los cuales llamó "zonas de vida" (Holdridge 1982). Por un lado del diagrama, se forman regiones térmicas latitudinales (trópico, subtropical, templado cálido, templado frío, boreal, subpolar y polar); por el otro, fajas altitudinales (basal o tropical, premontano, montano bajo, montano, subalpino, alpino y nival). Desde el punto de vista latitudinal, el trópico tiene todas las fajas altitudinales, mientras que el subtropical latitudinal, que corresponde a la faja premontana, sólo tiene los pisos que van del montano bajo al subalpino (Fig. 3.3). Otro aspecto significativo es lo que Holdridge llamó la "línea de temperatura crítica", la cual pasa por la mitad de los

hexágonos, justo entre las regiones latitudinales subtropical y templado cálido, y también entre las fajas altitudinales premontano y montano bajo. De acuerdo con Holdridge, la línea de temperatura crítica significa un cambio en la composición florística, pero no un cambio en la fisionomía de la vegetación; mientras que un cambio de zona de vida a nivel de región o de faja altitudinal implica una diferencia notoria en la fisionomía de los bosques (Holdridge *et al.* 1971).

El sistema de Holdridge ha sido muy utilizado en el neotrópico para trazar mapas de zonas de vida: Colombia (Espinal & Montenegro 1963), República Dominicana (OEA 1967), Paraguay (Holdridge 1969, Hartshorn 1977), Costa Rica (Tosi 1969), Panamá (Tosi 1971), Haití (Holdridge 1972b), Puerto Rico (Ewel & Whitmore 1973), Bolivia (Tosi *et al.* 1975, Unzueta 1975), El Salvador (Holdridge 1975a, Tosi & Hartshorn 1978), Guatemala (De la Cruz 1976), Venezuela (Ewel *et al.* 1976), Ecuador (Cañadas Cruz 1983), Honduras (González *et al.*

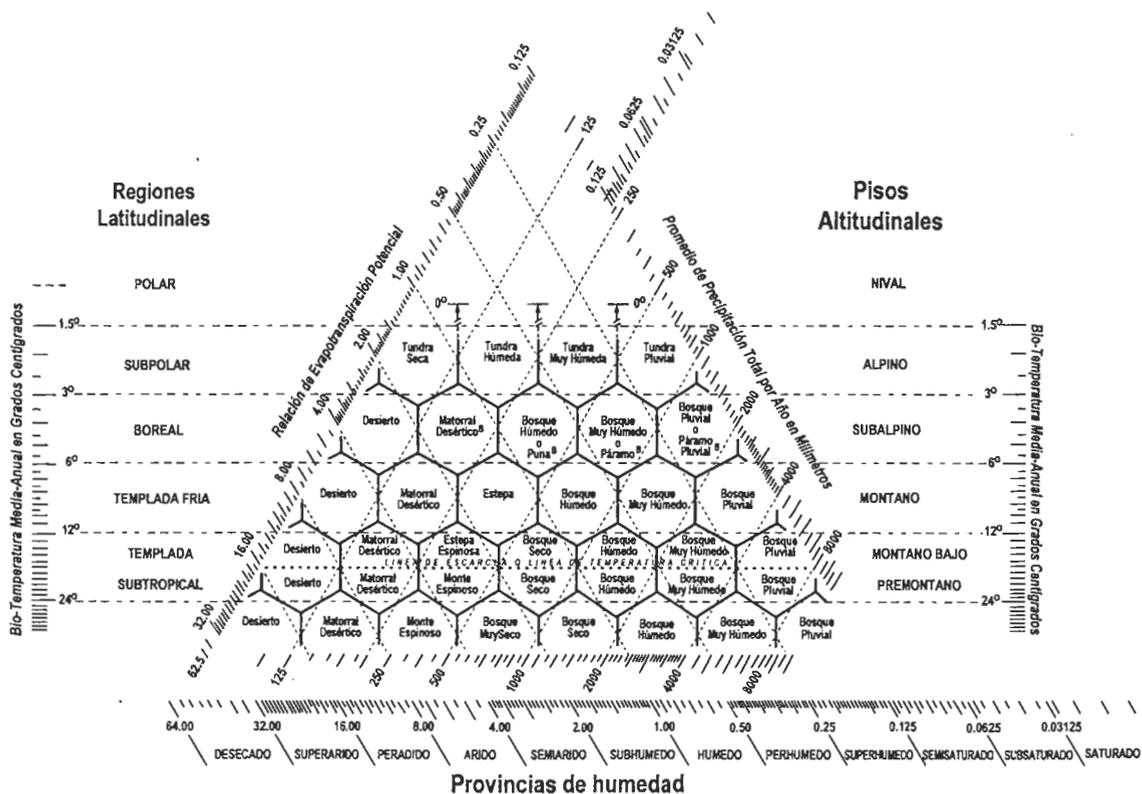


FIGURA 3.2 Zonas de Vida de Holdridge.

198  
de  
198  
inte  
sisto  
trop  
com  
tien  
las  
de l  
sisto  
niva  
Hol  
nú  
veg  
híd  
aso  
aná  
esc  
Fill

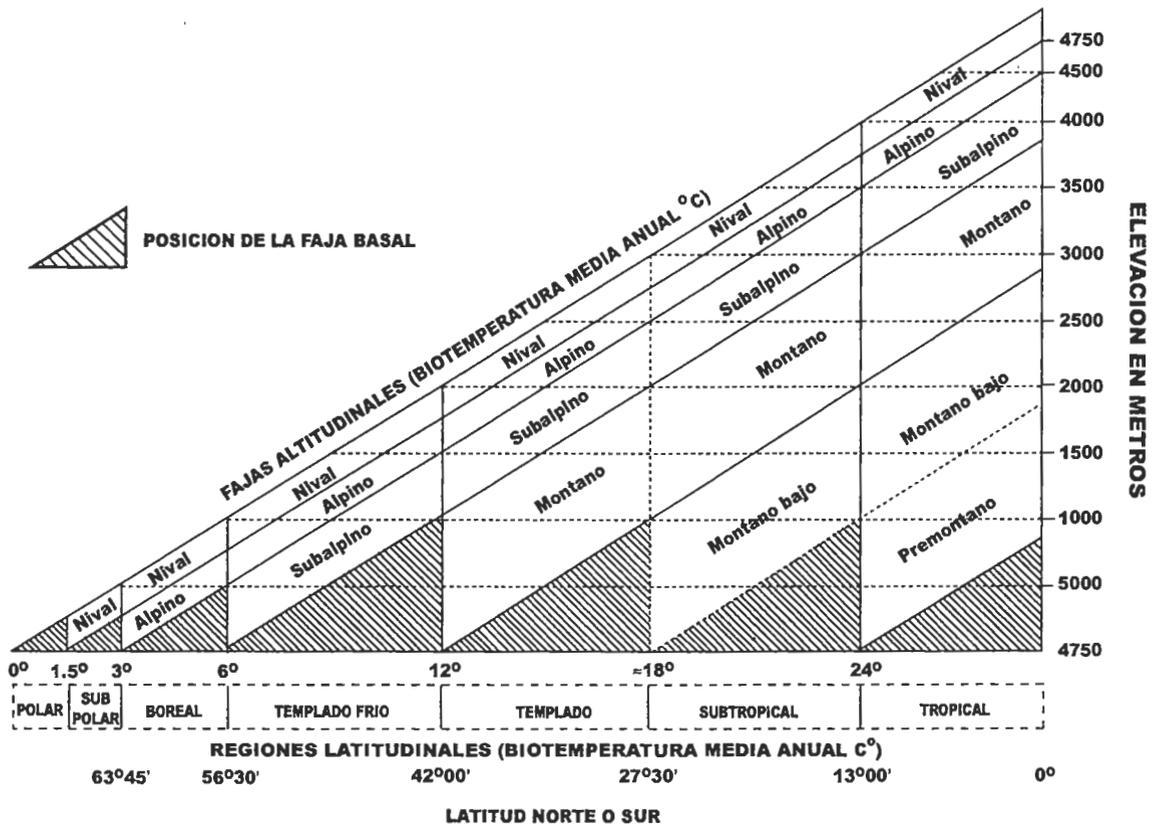


FIGURA 3.3 Fajas altitudinales del Sistema de Zonas de Vida de Holdridge.

1983) y Belice (Hartshorn *et al.* 1984). En el caso de Brasil, existe un mapa “provisional” (Tosi 1983). Se han realizado algunas comparaciones interesantes que demuestran la utilidad del sistema de Holdridge en las regiones montañosas tropicales (Prance 1989). Un país tan pequeño como Costa Rica (51 000 km<sup>2</sup>), por ejemplo, tiene 12 zonas de vida (Tosi 1969), una más de las que existen en toda la región oriental y central de los Estados Unidos (Sawyer & Lindsay 1964).

Al igual que otros sistemas de clasificación, el sistema de zonas de vida tiene, también, otros niveles inferiores en la escala jerárquica. Holdridge (1982) indica que existe un gran número de asociaciones de comunidades vegetales, tales como asociaciones climáticas, hídricas, edáficas y atmosféricas. A su vez, estas asociaciones pueden ocurrir en “agrupaciones” análogas al tipo de suelo y formar una catena a escala de paisaje (cientos de hectáreas) (Oliveira-Filho *et al.* 1997). Aunque existen varios mapas

nacionales de zonas de vida, ningún país ha sido clasificado a nivel de asociaciones o de agrupaciones de asociaciones.

El sistema de zonas de vida fue escogido (p.ej., Post *et al.* 1985) para hacer proyecciones de posibles cambios en los “modelos de circulación general” de la atmósfera (“General Circulation Models”, en inglés; ver una descripción en el capítulo 7). Debido a que este sistema se basa en parámetros sencillos, como precipitación y temperatura, y puesto que se puede aplicar a nivel global, ha sido relativamente fácil proyectar posibles cambios en las zonas de vida y analizar los distintos escenarios que conllevaría un cambio climático global (“Global Climate Change”, en inglés, o GCC; Dickinson 1989). En el caso de Costa Rica, el GCC proyectado arrojó varios cambios significativos en la distribución de las zonas de vida, situación que tendría serias implicaciones en las áreas actualmente protegidas.

## Principales tipos de bosque

Los bosques neotropicales contienen una enorme riqueza de especies (Tabla 3.2; ver además Tabla 4.2), tanto de flora como de fauna. Así, la cifra más alta de riqueza de especies de árboles aparece registrada en el neotrópico (Gentry 1988), pero estos bosques no son sólo ricos en árboles. Gentry y Dodson (1987a,b) destacaron que, incluso excluyendo los árboles de los cálculos de diversidad, estos bosques todavía mostraban la riqueza florística más alta del mundo, debido sobre todo a la presencia de especies trepadoras y epífitas. Una diferencia interesante entre los bosques de la Amazonia central y los de América Central es que en los primeros se observa una gran abundancia relativa de especies arbóreas, mientras que en los segundos destaca, más bien, la gran abundancia relativa de epífitas, hierbas y arbustos (Gentry 1990).

Otro ejemplo de la diferencia biogeográfica que existe entre la Amazonia y América Central lo aporta la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica. Aunque América Central, al igual que la cuenca amazónica, tiene bosques lluviosos (sobre todo en su costa oriental), el número de especies de árboles en ella es inferior al de la cuenca amazónica. Así, en la Estación Biológica La Selva, el promedio de especies arbóreas con un d.a.p. (diámetro a la altura del pecho) igual o mayor a 10 cm es de unas 100 por hectárea; en cambio, en muchos de los bosques de tierra firme de la Amazonia se observan hasta 200 y 300 especies por hectárea (Tabla 3.3). La riqueza de especies por hectárea no es un índice definitivo de diversidad (ver una discusión en el capítulo 4); sin embargo, cabe mencionar que esta diferencia obedece a que los bosques amazónicos son el centro de irradiación y de diversidad de árboles para el neotrópico.

Ahora bien, la mayoría de la información florística del neotrópico proviene de sitios específicos, como estaciones biológicas y áreas protegidas; el resto ha sido pobremente muestreado (discutido en el capítulo 4), de ahí que no exista todavía una clasificación detallada de los principales tipos de bosque de toda la región. No obstante, se han realizado varias clasificaciones generales, entre ellas, las provincias biogeográficas (Udvardy 1975), la vegetación tropical y subtropical (clasificación desde el punto de vista eco-fisiológico) (Walter 1971), el mapa de vegetación de América del Sur (Hueck & Siebert 1972) y el sistema de Holdridge mencionado anteriormente. Además, existen varias descripciones de vegetación a nivel local y nacional (p.ej., Hartshorn 1991).

Sería imposible intentar, en un capítulo, una descripción completa de los diferentes tipos de bosque de la región neotropical. Por razones prácticas, entonces, se tratarán los principales tipos de bosque comprendidos dentro de tres regímenes de precipitación —perhúmedo, húmedo y subhúmedo— y en tres zonas altitudinales: tierras bajas (< 500 m elevación), montañas bajas (500-2 000 m elevación) y montañas altas (>2 000 m elevación). Esta agrupación cumple básicamente con el objetivo de asistir al lector en la búsqueda de información relevante. Los límites altitudinales son artificiales, pues, como bien señalan Standley (1937) y Holdridge (1982), a nivel regional es prácticamente imposible asignar límites altitudinales para diferentes tipos de bosque.

### Tierras Bajas

#### Bosques de manglar

El manglar, uno de los bosques más conocidos del trópico puebla las zonas costeras y se caracteriza por su gran capacidad de crecer en

TABLA 3.2 Riqueza florística en las grandes regiones fitogeográficas del neotrópico. Datos de Henderson *et al.* (1991).

	Cuenca amazónica	Andes norteros	Mata atlántica	Mesoamérica
Área (km <sup>2</sup> )	7 050 000	383 000	1 000 000	2 515 300
Número estimado de especies	30 000	40 000	10 000	19 000

TABLA 3.3 Riqueza de especies arbóreas (individuos con diámetro a la altura del pecho  $\geq 10$  cm) en distintos bosques neotropicales.

Tipo de bosque	Tamaño de la parcela (ha)	No. especies por ha	No. individuos por ha	Fuente
<b>Bosque inundable de tierras bajas</b>				
Tambopata, Perú	0.6	60	713	Phillips <i>et al.</i> 1994
Añangu, Ecuador	1.0	149	420	Balslev <i>et al.</i> 1987
Kurupukari, Guyana	1.0	64	357	Johnston y Gillman 1995
La Selva, Costa Rica	2.0	79	353	Lieberman <i>et al.</i> 1985
<b>Bosque perhúmedo de tierras bajas</b>				
Mishana, Perú	1.0	275	841	Gentry 1988
Yanamono, Perú	1.0	283	575	Gentry 1988
Jatún Sacha, Ecuador	1.0	246	724	Phillips <i>et al.</i> 1994
Añangu, Ecuador	1.0	228	728	Balslev <i>et al.</i> 1987
San Carlos, Venezuela	1.0	83	744	Uhl y Murphy 1981
Kurupukari, Guyana	1.0	71	459	Johnston y Gillman 1995
Kurupukari, Guyana	1.0	67	477	Johnston y Gillman 1995
Kurupukari, Guyana	1.0	50	742	Johnston y Gillman 1995
Corcovado, Costa Rica	1.0	108	354	Hartshorn 1991
La Selva, Costa Rica	2.0	118*	423	Lieberman <i>et al.</i> 1985
La Selva, Costa Rica	4.0	112*	487	Lieberman <i>et al.</i> 1985
La Selva, Costa Rica	4.4	88*	330	Lieberman <i>et al.</i> 1985
La Selva, Costa Rica	1.0	115	475	Lieberman <i>et al.</i> 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	149	551	Lieberman <i>et al.</i> 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	131	425	Lieberman <i>et al.</i> 1996
<b>Bosque húmedo de tierras bajas</b>				
Tambopata, Perú	1.0	168	523	Phillips <i>et al.</i> 1994
Tambopata, Perú	1.0	173	546	Phillips <i>et al.</i> 1994
Tambopata, Perú	1.0	172	575	Phillips <i>et al.</i> 1994
Tambopata, Perú	2.0	160	546	Phillips <i>et al.</i> 1994
Manu, Perú	1.0	189	649	Phillips <i>et al.</i> 1994
Barro Colorado, Panamá	50.0	92	414	Condit <i>et al.</i> 1996b
<b>Bosque subhúmedo de tierras bajas</b>				
Deininger, El Salvador	1.0	45	-	Witsberger <i>et al.</i> 1982
Comelco, Costa Rica	4.0	44*	204	Hartshorn 1991
Palo Verde, Costa Rica	4.0	68*	219	Hartshorn 1991
<b>Bosque húmedo de montañas bajas</b>				
Volcán, Costa Rica	1.0	67	503	Holdridge <i>et al.</i> 1971
<b>Bosque perhúmedo de montañas bajas</b>				
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	125	565	Lieberman <i>et al.</i> 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	100	535	Lieberman <i>et al.</i> 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	82	610	Lieberman <i>et al.</i> 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	74	571	Lieberman <i>et al.</i> 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	64	479	Lieberman <i>et al.</i> 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	55	477	Lieberman <i>et al.</i> 1996
<b>Bosque perhúmedo de montañas altas</b>				
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	44	572	Lieberman <i>et al.</i> 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	29	654	Lieberman <i>et al.</i> 1996

\* = la cifra se refiere al total de especies en la parcela ( $>1$  ha), no al número de especies por hectárea.

sedimentos salobres. Los manglares son típicos de esteros, deltas y costas de baja energía mecánica y no se les encuentra donde el oleaje es fuerte (Lugo & Snedaker 1974). Como el rango de las mareas es más amplio en el Pacífico que en el Atlántico o en el Caribe, los manglares se extienden por varios kilómetros y desarrollan impresionantes bosques en los deltas de la costa Pacífica neotropical (p.ej., bahía de Jiquilisco, golfo de Fonseca, río Grande de Térraba, golfo de San Miguel, bahía de Buenaventura, golfo de Guayaquil). Las costas atlántica y caribeña, en cambio, tienen mareas de menor amplitud y estaciones secas menos pronunciadas; por lo tanto, allí los manglares se presentan en una faja costera mucho más angosta. En aquellos sitios donde la precipitación promedio anual es baja, se observa un marcado descenso en la altura del dosel de los manglares (Lot-Helgueras *et al.* 1975, Pool *et al.* 1977, Hartshorn *et al.* 1984). Los manglares con los doseles superiores más altos (40-50 m) se observan en las zonas de vida “bosque muy húmedo tropical” y “bosque pluvial tropical”.

Los manglares del neotrópico se caracterizan por presentar ocho especies arbóreas distribuidas en cinco géneros y cuatro familias —una diversidad muy inferior a la de los manglares de Asia tropical— (Chapman 1975). La especie mejor conocida es el mangle rojo, *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), cuyas raíces aéreas forman una formidable barrera contra la acción del mar abierto. Cuando alcanzan el sustrato, las raíces del mangle se desarrollan profusamente. Hasta un 50% del volumen de las raíces es espacio vacío (Gill & Tomlinson 1977), lo que facilita su aireación en el sustrato, constituido muchas veces por lodo anaeróbico (Scholander *et al.* 1955).

Las especies *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* (Avicenniaceae), *Pelliciera rhizophorae* (Theaceae), *Conocarpus erecta* y *Laguncularia racemosa* (estas dos últimas Combretaceae) se presentan, generalmente, en forma de fajas establecidas a lo largo de un gradiente de salinidad que se dirige tierra adentro desde el mar (Cintrón *et al.* 1978, Diego-Peez *et al.* 1993). Tradicionalmente, los ecólogos habían considerado esta zonación florística como un sistema de etapas sucesionales, pero Lugo (1980)

concluyó que no era así. Además, Rabinowitz (1978) encontró que las propiedades de diseminación de las semillas tienen una buena correlación con la distribución de los adultos en el gradiente.

### Bosques inundables

En las tierras bajas muy húmedas, los bosques inundables de agua dulce se encuentran “detrás” (tierra adentro) de los manglares, donde la salinidad no ejerce ninguna influencia sobre el sustrato, y a lo largo de grandes ríos con planicies de inundación (Worbes *et al.* 1992, Klinge *et al.* 1995, Worbes 1997). La frecuencia de las inundaciones, su profundidad y el período en que ocurren parecen ser factores importantes en la composición y dominancia de los bosques inundables (Budowski 1966, Holdridge *et al.* 1971, Prance 1979). Siempre se observa una menor riqueza de especies de árboles en las zonas inundables que en los sitios que se encuentran sobre suelos bien drenados (Lieberman *et al.* 1985, Balslev *et al.* 1987).

Al igual que los manglares, algunos bosques inundables también forman rodales puros, de una o unas pocas especies. Dos especies arbóreas características de los bosques inundables *Mora oleifera* (Caesalpiniaceae) y *Pterocarpus officinalis* (Fabaceae), también se presentan, ocasionalmente, dentro de los manglares. *Pterocarpus* puede formar rodales puros de árboles grandes, como ocurre en Corcovado, Costa Rica (Janzen 1978). Los bosques inundables de cativo (*Prioria copaifera*, Caesalpiniaceae) también son impresionantes por la gran abundancia de árboles grandes. Lamentablemente, casi todos los bosques de cativo han sido sobreexplotados (como en el Darién, en Panamá) para producir madera contraenchapada (Mayo Meléndez 1965). Parece que el cativo tiende a ser dominante en bosques que se encuentran sometidos a inundaciones estacionales considerables, pero donde, al mismo tiempo, se suceden períodos relativamente largos de drenaje adecuado. En la costa caribeña, el cativo se extiende desde Colombia hasta Nicaragua, pero en la costa Pacífica solo se encuentra en Panamá y en Colombia. Aún más

restringido en cuanto a su extensión es el oré (*Campnosperma panamensis*, Anacardiaceae), el cual forma rodales puros alrededor de la laguna de Chiriquí, en Bocas del Toro, Panamá (Holdridge & Budowski 1956) y a lo largo de las costas caribeñas de Costa Rica y Nicaragua.

Muchos de los bosques inundables de las llanuras costeras y de las grandes cuencas hidrográficas, como por ejemplo las del Orinoco y el Amazonas, se encuentran dominados por varias especies de palmeras (Kahn & Mejía 1990). Los pantanos de *Mauritia flexuosa* son los más llamativos porque se extienden por miles de kilómetros cuadrados (ONERN 1976). Los bosques inundables de *Mauritia* son relativamente abiertos (González 1987). *Raphia taedigera*, la palma con la hoja más grande del mundo vegetal (> 20 m de largo), domina las áreas inundables de la Amazonia, las llanuras transandinas y las de América Central; *Manicaria saccifera*, por su parte, es la palma que domina los pantanos interiores (Myers 1984).

Los bosques inundables más heterogéneos en cuanto a composición florística se encuentran más alejados del mar y a veces al borde mismo de los rodales puros antes mencionados. En muchos casos, las especies que dominan en estos rodales también se presentan en los bosques inundables, pero en menor abundancia. El bosque primario pantanoso de la Estación Biológica La Selva está dominado por *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) y *Carapa nicaragüensis* (Meliaceae). Una parcela permanente de inventario colocada en ese pantano arrojó 79 especies por hectárea (>10 cm d.a.p.), unas 20 especies menos que el promedio por hectárea del bosque primario adyacente (bosque de tierra firme). Varias especies arbóreas típicas de los bosques inundables también se presentan, pero en densidades mucho menores en tierra firme. En la Estación Biológica La Selva, la ausencia de una estación seca definida permite que especies como *Pentaclethra*, adaptadas a zonas pantanosas, crezcan también en las colinas. Otros casos, como la presencia de árboles de cativo en la Isla de Barro Colorado, son más difíciles de explicar (Croat 1978), aunque su presencia podría obedecer a que fueron sembrados allí por algún finquero hace muchas décadas.

La mayoría de las especies que dominan en los bosques inundables tienen semillas grandes y que flotan (McHargue & Hartshorn 1983, Janzen 1991) y es común encontrárselas en las playas marinas (Gunn & Dennis 1976). La gran reserva de nutrientes que contienen puede facilitar un rápido crecimiento a bajos niveles de luz y lograr un buen "anclaje" de la plántula y contribuir a que las primeras hojas se levanten rápidamente por encima del nivel del agua; además, permiten que las semillas toleren el daño mecánico sin perder su viabilidad (Harms & Dalling 1997).

Luego de analizar varias imágenes de satélite, Mertes *et al.* (1996) concluyeron que el área de inundación de la Amazonia oriental presenta una alta heterogeneidad en términos de tipos de bosque. Curiosamente, la frecuencia de nódulos en las raíces (presencia de microorganismos fijadores de nitrógeno; ver capítulo 18) es mayor en el bosque inundable que en tierra firme. Estos bosques ribereños o de galería tienen varias especies de árboles típicas de sitios no ribereños de ecosistemas más húmedos, como por ejemplo, *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae), *Luehea seemannii* (Tiliaceae) y *Scheelea rostrata* (Palmae). Por otra parte, algunas especies típicas de colinas secas, como *Bursera simaruba* (Burseraceae) y *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae), alcanzan, en los sitios ribereños, un tamaño hasta tres veces mayor.

### Bosques perhúmedos

A los bosques perhúmedos de tierras bajas se les conoce normalmente como bosques pluviales tropicales (*sensu* Richards 1996). Estos bosques cubren grandes extensiones en las vertientes orientales de América Central, en la región transandina del Darién (en Panamá) y el Chocó (en Colombia) hasta Esmeraldas, Ecuador, y en las faldas orientales de la cordillera de los Andes. En términos generales, se puede decir que estos bosques contienen la mayor riqueza de especies de árboles de la región neotropical, con valores que oscilan entre 200 y 300 especies ( $\geq 10$  cm d.a.p.) por hectárea (Gentry 1988, Valencia *et al.* 1994). La variación florística entre los distintos tipos de bosque perhúmedo es muy grande, y depende del suelo y del drenaje del ambiente en

que se encuentren (Kalliola *et al.* 1993, Steege 1993, Duivenvoorden 1995, Duivenvoorden & Lips 1995). Las comunidades boscosas de tierra firme son las que presentan la mayor riqueza de especies arbóreas (Balslev *et al.* 1987, Duivenvoorden 1996). Las palmas son muy abundantes en los bosques perhúmedos de tierras bajas (Clark *et al.* 1995), algunas llegan al subdosel, otras son del sotobosque y varias son "enanitas" (< 1 m de altura). En la Estación Biológica La Selva, por ejemplo, siete especies de palmeras componen el 25.3% de los individuos ( $\geq 10$  cm d.a.p) que se observan en 12.4 ha de bosque primario (Lieberman *et al.* 1985). Moraes (1996), por su parte, indica que en Bolivia la diversidad más alta de palmeras se da entre 140 y 500 m.s.n.m. Algunas de las especies del dosel de estos bosques se comportan como caducifolias durante períodos breves (algunas semanas) caracterizados por la ausencia de lluvias; la caída de hojas provoca un ligero déficit de humedad en el suelo (Borchert 1994). *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) y *Tabebuia* spp. (Bignoniaceae), por ejemplo, se quedan sin hojas durante algunos meses, justo antes de la floración y la fructificación (Reich & Borchert 1982).

En los bosques perhúmedos de tierras bajas es común observar plantas tales como epífitas, hemiepífitas, lianas, trepadoras herbáceas y "matapalos" (*Ficus*) que dependen de un soporte externo para su crecimiento (ver capítulo 12). Las orquídeas, los helechos, las bromeliáceas y las gesneriáceas abundan, sobre todo, en las ramas de los árboles del dosel (Perry 1978), al igual que algunas cactáceas (*Epiphyllum*, *Rhipsalis*). Al parecer las cactáceas epífitas son más abundantes en las ramas de los árboles caducifolios que en las especies perennifolias (Andrade & Nobel 1997). Las lianas de las familias Apocynaceae, Bignoniaceae, Dilleniaceae, Hippocrateaceae y Marcgraviaceae son particularmente abundantes; las más grandes pueden llegar a tener entre 35 y 40 cm d.a.p., más de 100 m de largo y entrelazar las copas de los árboles. Por otra parte, abundan las trepadoras herbáceas de la familia Araceae, y muestran docenas de especies en los géneros *Anthurium*, *Monstera*, *Philodendron* y *Syngonium*.

Aunque algunos matapalos pertenecen al género *Clusia* (Clusiaceae), la mayoría son *Ficus* (Moraceae). Esta planta comienza su vida como una epífita cuyas raíces aéreas abrazan al árbol hospedero hasta formar una especie de andamio de raíces interconectadas. Una vez muerto el hospedero, el matapalo puede sobrevivir por muchos años como si fuera un árbol independiente. El mito popular de que el matapalo mata al árbol hospedero por "estrangulación" no ha sido confirmado; puede ser, sencillamente, que los árboles hospederos no toleren la sombra que proyecta la copa del matapalo.

### Bosques húmedos

Los bosques húmedos de tierras bajas son los más extensos de la región neotropical. Cubren la mayor parte de la cuenca amazónica y las tierras bajas de Centroamérica, y reciben una precipitación promedio anual entre 1 500 y 3 500 mm año<sup>-1</sup>. Aproximadamente la mitad de los árboles pierde las hojas durante la estación seca. Las orquídeas y las gesneriáceas epífitas son menos abundantes que en los bosques perhúmedos, pero las lianas son más abundantes (Holdridge *et al.* 1971, Putz & Mooney 1991).

La estacionalidad de las lluvias determina muchas pautas funcionales y procesos ecológicos que tienen lugar en los bosques húmedos, incluyendo las poblaciones de árboles (Condit *et al.* 1995, 1996a) y de fauna (Leigh *et al.* 1990; ver capítulo 14). Un fenómeno impresionante es la sincronía con que florecen las poblaciones de árboles durante la estación seca (cf. Janzen 1967). La floración en un árbol desprovisto de hojas facilita la búsqueda de comida a los polinizadores (por ejemplo, a las abejas grandes) (Janzen 1971, Baker *et al.* 1983, Bawa 1990). Borchert (1994) encontró que el déficit estacional de humedad es la principal causa de la floración en esta época (ver capítulo 17). En 1970, en la Isla de Barro Colorado una estación seca excepcionalmente "húmeda" alteró el ritmo normal de floración, el cual suele ocurrir al inicio de las lluvias. El resultado fue una reducción tres veces por debajo de lo normal en la disponibilidad de frutas, con una consecuente hambruna entre los frugívoros de la isla (Foster 1982).

rtenece a la familia *Ficus* y vive como un árbol de andamio. Muerto el árbol se revive por un árbol "matapalo" no tóxico, que vive a la sombra que

Las caobas son los árboles que cubren las tierras bajas y las tierras altas. Ciben una precipitación de 500 y 3 500 mm. La humedad de los bosques es alta. Las epífitas son abundantes (Condit *et al.* 1991).

La humedad determina la estructura ecológica de los bosques húmedos, (Condit *et al.* 1990; ver también la siguiente sección). La precipitación de las zonas bajas es alta (Lambert & Arnason 1978). La humedad de las zonas altas es alta (Lambert & Arnason 1978). La humedad de las zonas bajas es alta (Lambert & Arnason 1978). La humedad de las zonas altas es alta (Lambert & Arnason 1978).

Una de las especies de árboles más famosas de este tipo de bosque en la Amazonia es la castaña o nuez del Brasil (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), la cual tiene semillas grandes y muy cotizadas por los comerciantes. Debido a que los adultos de esta especie se encuentran distribuidos en forma agregada, se pensó que los indígenas podían haberla cultivado; sin embargo, al estudiar un rodal que no había sido explotado nunca, se llegó a la conclusión de que la alta densidad de los adultos era natural, y que la causa probable de la agregación podía ser el hábito que tiene el roedor *Dasyprocta leporina* de enterrar las semillas a unos pocos metros del árbol en fruto (Peres & Baider 1997). Otra especie comercialmente importante, la caoba (*Swietenia macrophylla*, Meliaceae), es por su parte más abundante en los bosques húmedos del norte de Mesoamérica y en el sur de la cuenca amazónica que en aquellos del trópico interior (Lamb 1966, Hartshorn *et al.* 1984). Se ha sugerido que este árbol podría necesitar de alguna perturbación grande, como la que causa un fuego, un huracán o un río al cambiar de cauce para regenerar en forma natural (Gullison *et al.* 1996, Snook 1996). La gran demanda que tiene la madera de caoba ha llevado a redoblar esfuerzos por controlar su comercio y reducir su explotación (Rodan *et al.* 1992).

Se cree que la civilización maya que floreció en los bosques húmedos de las tierras bajas de Belice, Guatemala, Honduras y México favoreció el establecimiento de árboles útiles, como la caoba, el zapote (*Manilkara zapota*, Sapotaceae) y el ramón (*Brosimum alicastrum*, Moraceae; Lundell 1933; Lambert & Arnason 1978). Esta civilización desapareció alrededor del año 900 D.C. (Deevey *et al.* 1979, Turner & Harrison 1983), al mismo tiempo que una prolongada sequía afectaba la península de Yucatán (Hodell *et al.* 1995). Por tanto, los bosques donde habitaron los mayas han permanecido abandonados por más de mil años, y es probable que debido a la sucesión, en la actualidad presenten una composición y una estructura similares a las que tuvieron originalmente (ver capítulo 5).

## Bosques subhúmedos

Aunque en la región neotropical existen grandes áreas de bosques subhúmedos de tierras bajas, estos no son tan dominantes como en las regiones tropicales de África y Asia. Además, los sitios en que sí hubo grandes extensiones de este tipo de bosque —las islas del mar Caribe, el este de Brasil y la costa pacífica de Mesoamérica— fueron seriamente deforestados (Murphy & Lugo 1995). La precipitación anual no suele superar los 1 500 mm, pero el factor ecológico que determina la presencia de estos bosques es una estación seca pronunciada. Debido a la larga historia de pastoreo extensivo e incendios frecuentes a que han estado sometidos, y dado que el régimen estacional de precipitación los hace aptos para muchos cultivos comerciales, casi todos los bosques subhúmedos han sido destruidos o se encuentran muy degradados —el bosque de Guánica en Puerto Rico constituye tal vez una excepción (Murphy *et al.* 1995)—. En comparación con los bosques húmedos y perhúmedos, estos bosques muestran una menor riqueza de especies de árboles (Bullock *et al.* 1995), el dosel superior es caducifolio, relativamente abierto y no supera los 20 m de altura (Bullock & Solís-Magallanes 1990). El estrato arbustivo suele ser denso y espinoso; las lianas delgadas, comunes; las epífitas, escasas. En el extremo norte de distribución de los bosques neotropicales (Cuba, Española, Guatemala y México), y a lo largo de un gradiente de humedad crece un mosaico de especies compuesto por matorral xerofítico (chaparral), bosque de pino, bosque de encino-pino, bosque mesófilo de montaña y bosque (sub)tropical subcaducifolio (Puig & Bracho 1987). Los bosques siempreverdes y con doseles más altos se presentan a lo largo de los cursos de los ríos (Felfili 1995, 1997).

En contraste con los rodales monoespecíficos que se observan en las zonas pantanosas de agua dulce, los rodales puros que crecen en las tierras bajas subhúmedas tienen, por lo general, una causa edáfica, como podría ser la presencia de ceniza riolítica o arcilla montmorilonítica. En el noroeste de Costa Rica, especies como el calabazo (*Crescentia alata*, Bignoniaceae),

*Erythrina fusca* (Fabaceae), el palo verde (*Parkinsonia aculeata*, Caesalpinaceae) y el encino (*Quercus oleoides*, Fagaceae) tienden a formar rodales casi puros (Holdridge *et al.* 1971). El *Quercus oleoides* es el único encino de tierras bajas que crece en la región neotropical y, aún así, presenta poblaciones muy aisladas entre Costa Rica y México (Montoya Maquín 1966). Otro ejemplo muy interesante lo constituyen los rodales puros de *Celaenodendron mexicanum* (Euphorbiaceae) que crecen cerca de Chamela, en México (Martijena & Bullock 1994). A pesar de que se sabe que todos estos rodales crecen en suelos muy particulares, no está claro cuáles son los factores que realmente favorecen la dominancia de tales especies de árboles (Mueller-Dombois 1990).

## Montañas bajas

Para propósitos de este capítulo, se definen como montañas bajas aquellas que tienen entre 500 y 2 000 m de elevación, lo que, obviamente, es un límite arbitrario. La flora tropical de tierras bajas se encuentra bien representada por lo menos hasta los 1 500 de elevación (Gentry 1995). Por encima de esta altura, la riqueza de especies arbóreas disminuye en forma notoria (Hartshorn & Peralta 1988, Lieberman *et al.* 1996). La vegetación boscosa de las montañas de Mesoamérica es distinta a la de los Andes tropicales (Gentry 1995). Por ejemplo, las familias Pinaceae (*Pinus*) y Fagaceae (*Quercus*) son muy comunes en Centro América, mientras que en los Andes tropicales no hay pinos, y el género *Quercus* llega solo hasta Colombia. Además, en la parte norte de Mesoamérica crecen varios géneros arbóreos típicos de los bosques templados, entre ellos *Abies* (Pinaceae), *Alnus*, *Carpinus* (Betulaceae), *Cornus* (Cornaceae), *Nyssa* (Nyssaceae), *Ostrya* (Betulaceae), *Platanus* (Platanaceae) y *Ulmus* (Ulmaceae).

### Bosques subhúmedos de montaña baja

Los bosques subhúmedos de montaña baja crecen en las faldas de sotavento y en los valles y mesetas que se encuentran protegidos de las lluvias orográficas; sin embargo, son pocos los

bosques naturales de este tipo que han sobrevivido a la presencia humana. Estos bosques son relativamente abiertos y presentan un dosel bajo. Por lo general muestran una gran abundancia de árboles y arbustos espinosos, especialmente de la familia Mimosaceae (Miranda & Hernández 1963). En el norte de Centroamérica es común encontrar coníferas (Holdridge 1956, 1957a,b), sobre todo *Pinus maximinoi*, *P. oocarpa* y *P. tecunumanii* (Farjon & Styles 1997). En las Antillas Mayores, *Pinus cubensis* y *P. occidentalis* dominan, respectivamente, en las islas de Cuba y Española (Farjon & Styles 1997).

En la zona sur de Mesoamérica y en América del Sur, los bosques subhúmedos de montaña baja crecen en los valles protegidos y en las faldas occidentales de las montañas, pero alcanzan su mayor extensión en el escudo de Brasil y Bolivia. El famoso "cerrado", un bosque bajo y abierto que crece sobre suelos ácidos y ricos en aluminio, es típico del escudo de Brasil (Eiten 1972, Bicudo *et al.* 1996). En un suelo "típico", los bosques subhúmedos de montaña baja suelen ser altos (hasta 40 m), más o menos abiertos y con el dosel parcialmente caducifolio en el verano. Debido a su accesibilidad y clima agradable, muchos de estos bosques han sido convertidos en campos agrícolas y pastizales (Hartshorn *et al.* 1982, Heckadon 1983).

### Bosques húmedos de montaña baja

Los bosques húmedos de montaña baja son bastante extensos en la región neotropical y, debido a la heterogeneidad fisiográfica, de suelos y de regímenes de precipitación, varían mucho en cuanto a su fisionomía y composición florística. En ocasiones se les encuentra rodeando "bolsones áridos" en los valles secos (Ricardi 1996). En el norte de Mesoamérica existe un verdadero mosaico de bosques de pino en las faldas superiores de las montañas y de bosques latifoliados en los valles. Los bosques de pino crecen en suelos poco fértiles y por lo general se observa el predominio de *Pinus oocarpa*. En la Sierra Madre Oriental de México, estos bosques, conocidos como bosques caducifolios (Miranda

& Hernández 1963), muestran una mezcla de géneros de la zona templada (mencionados antes) y del trópico, entre ellos, *Alchornea* (Euphorbiaceae), *Beilschmiedia* y *Phoebe* (Lauraceae) y *Brunellia* (Brunelliaceae; Pennington & Sarukhán 1968, Campos Villanueva & Villaseñor 1995). Allí, sobre suelos fértiles crece uno de los bosques montanos más impresionantes de la región neotropical, debido a la gran altura de árboles como *Ulmus mexicana* (> 50 m). En estos bosques abundan los árboles grandes, de las familias Lauraceae y Sapotaceae, los cuales ofrecen frutos muy atractivos para las aves (p.ej., quetzales, tucanes) y los mamíferos, respectivamente. También se encuentran especies de las familias Juglandaceae, Proteaceae y Podocarpaceae, la última de las cuales es una familia de coníferas originaria del hemisferio sur.

#### Bosques perhúmedos de montaña baja

Estos bosques predominan en la vertiente oriental de las cordilleras y serranías; es decir, reciben nubes cargadas de humedad. Cuando las cadenas montañosas tienen una orientación más o menos perpendicular a los vientos alisios se presentan los famosos bosques nublados o nubosos (Hamilton *et al.* 1995, Webster 1995), cosa que ocurre no solamente en la región caribeña, sino también en los Andes. Tal es el caso de las "yungas" y de las "ceja de selva" (Vogelmann 1973, Cruz & Erazo Peña 1977, Reyna Vásquez 1979, Dixmude 1994, Monedero & González 1994, Hietz & Hietz-Seifert 1995, Rzedowski 1996). Estos bosques pueden crecer también en el lado occidental de algunos volcanes y cordilleras, como ocurre en la cordillera de Talamanca, entre Costa Rica y Panamá (Kappelle 1996).

Los bosques perhúmedos de montaña baja tienen un dosel bien desarrollado—entre 30-45 m de alto—, con árboles emergentes que pueden alcanzar hasta 55 m de altura. Ejemplos de este tipo de árboles en Centroamérica son: *Quercus copeyensis*, *Q. costaricensis*, *Ulmus mexicana* y *Pinus pseudostrobus*. En la Sierra Negra de Honduras, Vogel (1954) encontró un individuo de esta última especie que medía 231 cm de d.a.p. y tenía una altura de 60 m. En este tipo de bosques,

los árboles del dosel están cargados de epífitas (Ingram & Nadkarni 1993, Bohlman *et al.* 1995), los tallos y las ramas se encuentran cubiertos de musgos, y abundan las especies de arbustos y de árboles epifíticos o hemiepifíticos.

En las cordilleras tropicales, la pronunciada variación que, en función de la elevación, se observa en la estructura y en la fisonomía del bosque, así como en su composición florística ha sido objeto de estudio desde décadas atrás (Shreve 1914, Beard 1949). En Costa Rica, un estudio de la estructura y de la composición del bosque realizado a lo largo de un gradiente altitudinal de 2 500 m, entre la Estación Biológica La Selva (100 m de elevación) y el volcán Barva (2 600 m de elevación), demostró que el dosel alcanzaba su máxima altura a unos 300 m, y la mínima altura en la cima de la montaña (Lieberman *et al.* 1996). La diversidad florística alcanzó su punto máximo a los 300 m y disminuyó conforme aumentaba la elevación. Los árboles dicotiledóneos dominaron a lo largo del gradiente (78% de los tallos mostraba un d.a.p. > 10 cm); el resto estaba conformado por palmeras (15%), helechos arborescentes (5.2%), lianas (1.5%) y hemiepifitas (0.4%). En las tierras bajas se observaron pocos helechos arborescentes, pero estos fueron mucho más comunes por encima de los 750 m de elevación. Las lianas abundaron en la bajura, pero estuvieron ausentes más allá de los 1 000 m de elevación.

La gran cantidad de musgos y epífitas de color pardo-verduzco le da un toque llamativo a los bosques perhúmedos de montaña baja, sobre todo cuando se les ve desde el aire. Igualmente notorios son los arbustos epifitos de la familia Ericaceae (*Cavendishia*, *Gaultheria*, *Gonocalyx*, *Macleania*, *Psammisia* y *Satyria*). La abundancia de epífitas hace que el peso de las copas de los árboles aumente mucho; por eso, la ruptura de ramas es un fenómeno común y produce, además, frecuentes aperturas en el dosel (Lawton & Dryer 1980). Algunas especies de árboles tienen raíces que crecen en sus ramas y de esa forma aprovechan la riqueza de nutrientes presente en la materia orgánica proveniente de las epífitas (Nadkarni 1984, Lesica & Antibus 1991).

## Montañas altas

Usamos como límite inferior para "montañas altas" los 2 000 m de elevación, porque en los valles protegidos (como el de Dota, en Costa Rica) y en los valles interandinos de Colombia, la flora de bosque tropical de elevaciones bajas y medias puede alcanzar esa altura. Las montañas altas son de clima templado y presentan temperaturas nocturnas bastante frías. La combinación de temperatura baja y humedad alta determina la presencia de un bosque húmedo o uno perhúmedo.

### Bosques húmedos y perhúmedos de montaña alta

Normalmente, el dosel de los bosques de montaña alta se encuentra dominado por géneros holárticos (*Pinus*, *Quercus* y *Lauraceae*), mientras que el sotobosque contiene una mezcla de elementos holárticos y neotropicales (Luna-Vega *et al.* 1989, Quintana-Ascencio & González-Espinosa 1993). Las montañas altas de Guatemala son el centro de diversidad, a nivel neotropical, de las coníferas: *Abies*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Taxodium* y *Taxus* (Holdridge 1957a,b; 1975b; Veblen 1976) y solo el género *Podocarpus*, que se observa en los bosques andinos, es originario del sur. En el hemisferio occidental, el género *Pinus* presenta 47 especies, de las cuales 23 son de Mesoamérica (Farjon & Styles 1997). En el norte de Centroamérica, donde los suelos son poco fértiles, se observa claramente el dominio de las coníferas, entre ellas *Cupressus lusitanica*, *Juniperus standleyi*, *Pinus ayacahuite* y *P. hartwegii*, en los bosques húmedos de montaña alta (Holdridge 1956, Veblen 1976). Por lo general estos bosques son abiertos y se encuentran muy expuestos al pastoreo y a los incendios. Los bosques perhúmedos de montaña alta también presentan coníferas como *Abies guatemalensis*, *A. religiosa*, *Pinus hartwegii*, *P. pseudostrobus* y *Podocarpus oleifolius* mezcladas con *Quercus* spp. (Holdridge 1956, Veblen 1976, Velásquez 1994). Las montañas altas del norte de Centroamérica tienen una gran riqueza de robles (*Quercus*), los cuales son un componente

florístico importante hasta los Andes colombianos (Kappelle 1996). En la cordillera de Talamanca —entre Costa Rica y Panamá—, las especies de árboles muestran, en general, una mayor afinidad florística con Colombia que con México (Kappelle *et al.* 1992).

### Bosques subhúmedos de montaña alta

Aunque probablemente existieron bosques subhúmedos de montaña alta en los Andes tropicales, casi toda la vegetación natural de esta región desapareció hace siglos. Los únicos remanentes son, tal vez, algunos pequeños rodales de *Polylepis* (*Rosaceae*), árboles que crecen en la cordillera de los Andes a elevaciones de hasta 4 000 m (Kessler 1995, Romoleroux 1995). No hay duda de que estos son los bosques que crecen a mayor elevación en el mundo. Los árboles de *Polylepis* son de porte pequeño y tronco retorcido y presentan una alta mortalidad de ramas y tallos, sobre todo cerca de la orilla del rodal. Actualmente, estos rodales subsisten en las faldas rocosas, donde encuentran una protección natural contra los incendios, y donde la temperatura del suelo es, probablemente, más alta que en un sitio expuesto.

### Páramo

Aunque no se puede decir que este tipo de vegetación sea estrictamente bosque, el páramo es tan exclusivo de la montaña alta neotropical que merece algunos comentarios. El páramo crece por encima del límite superior que alcanzan los bosques en las regiones húmedas y se le encuentra desde el centro del Ecuador hasta la cordillera de Talamanca (Costa Rica) (Vuilleumier & Monasterio 1986, Balslev & Luteyn 1992). Florísticamente está conformado por densos grupos de arbustos, como *Chusquea subtesselata* (*Poaceae*), *Hypericum* spp. (*Hypericaceae*) y *Vaccinium* spp. (*Ericaceae*) y por aisladas apariciones de árboles emergentes, como *Clusia* (*Clusiaceae*). Al comparar la flora de los páramos de Guatemala y Costa Rica, Islebe y Kappelle (1994) notaron que la primera tiene más afinidad florística con el norte, mientras que en la segunda predominan los elementos neotropicales.

Lo más llamativo del páramo andino es la abundancia de "rosetas gigantes" del género *Espeletia* (Compositae), las cuales pueden formar rodales muy densos y crecer a elevaciones superiores a los 4 000 m. La mayoría de las especies de *Espeletia* no tienen ramas y pueden alcanzar hasta 3 m de altura. La copa está conformada por una roseta de hojas muy peludas y agrupadas, la cual sirve para proteger a la única yema de crecimiento terminal contra las bajas temperaturas (Rundel *et al.* 1994). Algunas de las especies son colonizadoras agresivas y bajan desde el páramo hasta aquellas zonas en donde el bosque ha sido talado o quemado.

## Algunos temas para investigaciones futuras

A pesar de la abundancia y extensión de los bosques neotropicales, es imprescindible protegerlos, cuidar su biodiversidad y los servicios ecológicos que prestan. Casi todos los países del neotrópico han desarrollado sistemas nacionales de áreas protegidas, tales como parques nacionales y reservas afines; sin embargo, existe una gran presión por explotar los recursos naturales, tanto renovables como no renovables, contenidos en esas áreas. La carencia de fondos para proteger y administrar los parques y reservas es prácticamente una constante en todos los países. Las amenazas que se ciernen sobre las áreas protegidas aumentan día con día y es preciso buscarles respuestas, tanto en el ámbito local, como en el nacional e internacional.

No hay duda de que los bosques que no están protegidos van a sucumbir ante el avance del "desarrollo". Su única esperanza es encontrar alguna forma de utilizarlos sin destruirlos; pero ese reto demanda investigación, y no investigación al estilo tradicional, es decir, la que lleva a cabo un científico que trabaja por años intentando resolver preguntas aisladas. Es imprescindible llevar a cabo investigación de tipo interdisciplinario sobre la mejor forma de utilizar y manejar los bosques neotropicales. Los equipos científicos multidisciplinarios deben estar conformados cuando menos por economistas, sociólogos y ecólogos.

Los inventarios que se han realizado en los bosques neotropicales hasta el momento no son adecuados: han tendido a centrarse en unos cuantos sitios específicos y han carecido de la apropiada cobertura de áreas geográficas (ver capítulo 4). Evidentemente, si no conocemos lo que tenemos, no podremos ni protegerlo ni manejarlo en forma adecuada. Es necesario, entonces, realizar un inventario completo de los bosques neotropicales y cubrir desde el nivel regional hasta el nivel local. Obviamente, los esfuerzos que se lleven a cabo en sitios específicos pueden y deben ser más intensivos. Un inventario intensivo, en un sitio determinado y a largo plazo, no solo aporta información valiosa para ese sitio, sino que contribuye a nutrir los esfuerzos que se realizan a escala nacional y regional.

Otra recomendación importante que surge de este capítulo es la clara necesidad de contar con una clasificación moderna y detallada de los bosques neotropicales. Muchas de los sistemas de clasificación global o regional (p.ej., Olson & Dinerstein 1998) no tienen utilidad a nivel local. Por su parte, otros sistemas de clasificación, muy propios de una determinada nación, resultan difíciles de utilizar cuando se quieren hacer comparaciones a nivel regional. En vista de la gran resistencia que han debido enfrentar los intentos por diseñar un sistema comprensivo para clasificar la vegetación, un paso relevante hacia esa meta sería una compilación de descripciones básicas (con fotografías) de los principales tipos de bosque neotropical y la inclusión de sus nombres (y códigos) en cada uno de los sistemas de clasificación existentes.

## Literatura citada

- Andrade, J. L. & P.S. Nobel. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29: 261-270.
- Baker, H., K. Bawa, G. Frankie, & P. Opler. 1983. Reproductive biology of plants in tropical rain forests. Pp. 183-215 *en* F. Golley, editor. *Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function*. Ecosystems of the World 14A, Elsevier, The Netherlands.
- Balslev, H. & J. Luteyn. 1992. *Páramo: An Andean Ecosystem Under Human Influence*. Academic Press, UK.

- Balslev, H., J. Luteyn, B. Ollgaard, & L. Holm-Nielsen. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica* 92: 37-57.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- Beard, J. S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25: 127-158.
- Beard, J. S. 1949. The Natural Vegetation of the Windward and Leeward Islands. Oxford Forestry Memoirs no. 21, UK.
- Bicudo, L., O. Cesar, & R. Monteiro. 1996. Florística comparativa de uma área de cerrado no município de Botucatu, SP (Brasil). *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39: 685-691.
- Bohman, S., T. Matelson, & N. Nadkarni. 1995. Moisture and temperature patterns of canopy humus and forest floor soil of a montane cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 27: 13-19.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Boucher, D. & M. Mallona. 1997. Recovery of the rain forest tree *Vochysia ferruginea* over 5 years following Hurricane Joan in Nicaragua: A preliminary population projection matrix. *Forest Ecology and Management* 91: 195-204.
- Brown, A. 1995. Fitogeografía y conservación de las selva de montaña del noroeste de Argentina. Pp. 663-672 *en* S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, USA.
- Budowski, G. 1966. Los bosques de los trópicos húmedos de América. *Turrialba* 16: 278-285.
- Bullock S. H. & J. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees in a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22: 22-35.
- Bullock, S. H., H.A. Mooney, & E. Medina, editores. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, UK.
- Campos-Villanueva, A. & J. Villaseñor. 1995. Estudio florístico de la porción central del Municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 95-120.
- Cañadas Cruz, L. 1983. El Mapa Bioclimático y Ecológico del Ecuador. Banco Central, Quito, Ecuador.
- Chapman, V. J. 1975. Mangrove biogeography. Pp. 3-22 *en* G. Walsh, S. Snedaker, & H. Teas, editores. *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves*. University of Florida Institute of Food and Agricultural Sciences, Gainesville, USA.
- Churchill, S., H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. 1995. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, USA.
- Cintrón, G., A. E. Lugo, D. Pool, & G. Morris. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica* 10: 110-121.
- Clark, D. A., D. B. Clark, M. Sandoval, & M. V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- Clark, D. B. 1998. Deciphering landscape mosaics of neotropical trees: GIS and systematic sampling provide new views of tropical rainforest diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 18-33.
- Clark, D. B., D.A. Clark, & J. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Clinebell, R., O. Phillips, A. Gentry, N. Stark, & H. Zuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90.
- Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439.
- Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1996a. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7: 405-416.
- Condit, R., S. P. Hubbell, J. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster, & P. Ashton. 1996b. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84: 549-562.
- Croat, T. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, USA.
- Cruz, G. & M. Erazo Peña. 1977. Análisis de la vegetación del bosque nebuloso "La Tigra" (Reserva Forestal San Juancito). *Ceiba* 21: 19-60.
- Davis, T. & P. Richards. 1933-34. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest, Parts I and II. *Journal of Ecology* 21: 350-384 y 22: 106-155.
- De la Cruz, J. 1976. Mapa de Zonas de Vida de Guatemala. INAFOR, Ciudad de Guatemala, Guatemala.
- Deevey, E., D. Rice, P. Rice, H. Vaughan, M. Brenner, & M. Flannery. 1979. Mayan urbanism: Impact on a tropical karst environment. *Science* 206: 298-306.
- Dickinson, R. 1989. Implications of tropical deforestation for climate: A comparison of model and observational descriptions on surface energy and hydrological

- balance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 324: 423-431.
- Diego-Peez, N., R. Maria Fonseca, L. Lozada-Pérez, & F. Lorea-Hernández. 1993. Vegetación de las lagunas costeras y zonas inundables del Estado de Guerrero, México. *Brenesia* 39/40: 7-28.
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Dixmude, A. de. 1994. Un patrimoine naturel assez peu connu: la forêt de brouillards, ou forêt subtropicales de montagne. *Tropicultura* 12: 68-74.
- Duivenvoorden, J. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio* 120: 91-113.
- Duivenvoorden, J. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica* 28: 142-158.
- Duivenvoorden, J. & J. Lips. 1995. A Land-Ecological Study of Soils, Vegetation, and Plant Diversity in Colombian Amazonia. *Tropenbos Series* 12, Wageningen, Holanda.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-241.
- Espinal, L. & E. Montenegro. 1963. Formaciones Vegetales de Colombia: Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi," Bogotá, Colombia.
- Ewel, J. J. & J. Whitmore. 1973. The Ecological Life Zones of Puerto Rico and the U.S. Virgin Islands. USDA Forest Service. Research Paper ITF-18.
- Ewel, J. J., A. Madriz, & J. Tosi, Jr. 1976. Zonas de Vida de Venezuela: Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico. MAC, Caracas, Venezuela.
- Farjon, A. & B. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica Monograph* 75, New York Botanical Garden, USA.
- Felfili, J. 1995. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetatio* 117: 1-15.
- Felfili, J. 1997. Dynamics of the natural regeneration in the Gama gallery forest in central Brazil. *Forest Ecology and Management* 91: 235-245.
- Foster, R. B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-212 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Smithsonian Institution Press, USA.
- Gentry, A. H. 1988. Tree species richness of upper Amazon forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85: 156-159.
- Gentry, A. H. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and upper and central Amazonia. Pp. 141-157 *en* A. H. Gentry, editor. *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, USA.
- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103-126 *en* S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, USA.
- Gentry, A. H. & C. Dodson. 1987a. Contributions of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- Gentry, A. H. & Dodson, C. 1987b. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Gill A. & B. Tomlinson. 1977. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). The adult root system. *Biotropica* 9: 145-155.
- González, V. 1987. Los Morichales de los Llanos Orientales. Ediciones Corpoven, Caracas, Venezuela.
- González, L., M. Ramírez, & R. Peralta. 1983. Estudio Ecológico y Dendrológico: Zonas de Vida y Vegetación. ACIDI-COHDEFOR, Tegucigalpa, Honduras.
- Gullison, R., S. Panfil, J. Strouse, & S. P. Hubbell. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes forest, Beni, Bolivia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 9-34.
- Gunn, C. & J. Dennis. 1976. World guide to tropical drift seeds and fruits. Quadrangle, USA.
- Hamilton, L., J. Juvik, & F. Scatena. editores. 1995. *Tropical Montane Cloud Forests*. *Ecological Studies* 110. Springer-Verlag, USA.
- Harms, K. & J. Dalling. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* 13: 617-621.
- Hartshorn, G. S. 1977. Criterios para la Clasificación de Bosques y la Determinación del Uso Potencial de Tierras en Paraguay. FAO, Informe Técnico no. 8, Asunción, Paraguay.
- Hartshorn G. S. 1991. Plantas. Pp. 119-160 *en* D. H. Janzen, editor. *Historia Natural de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Hartshorn, G. S. 1992. Possible effects of global warming on the biological diversity of tropical forests. Pp. 137-146 *en* R. Peters & T. Lovejoy, editores. *Global Warming and Biological Diversity*. Yale University Press, USA.
- Hartshorn, G. S. 1998. Tropical and subtropical vegetation of Meso-America. Pp. 366-390 *en* M. G. Barbour & W.

- D. Billings, editores. North American Terrestrial Vegetation. Cambridge University Press, USA.
- Hartshorn, G. S. & R. Peralta. 1988. Preliminary description of primary forests along the La Selva - Volcán Barva altitudinal transect, Costa Rica. Pp. 281-295 en F. Almeda & C. Pringle, editores. Tropical Rainforests: Diversity and Conservation. California Academy of Sciences, USA.
- Hartshorn, G. S., L. Hartshorn, A. Atmetlla, L. Gómez, A. Mata, L. Mata, R. Morales, R. Ocampo, D. Pool, C. Quesada, C. Solera, R. Solórzano, G. Stiles, J. Tosi, Jr., A. Umaña, C. Villalobos, & R. Wells. 1982. Perfil Ambiental de Costa Rica: Estudio de Campo. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Hartshorn, G. S., L. Nicolait, L. Hartshorn, G. Bevier, R. Brightman, J. Cal, A. Cawitch, W. Davidson, R. DuBois, C. Dyer, J. Gibson, W. Hawley, J. Leonard, R. Nicolait, D. Weyer, H. White, & C. Wright. 1984. Belize Country Environmental Profile: A Field Study. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Heckadon Moreno, S. 1983. Cuando se acaban los montes: los campesinos santeños y la colonización de Tonosí. Smithsonian Tropical Research Institute y Universidad de Panamá, Panamá.
- Henderson, A., S. Churchill, & J. Luteyn. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 351: 21-22.
- Hietz, P. & U. Hietz-Seifert. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, México. *Journal of Vegetation Science* 6: 719-728.
- Hodell, D., J. Curtis, & M. Brenner. 1995. Possible role of climate in the collapse of the Classic Maya civilization. *Nature* 375: 391-394.
- Holdridge, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
- Holdridge, L. R. 1956. Middle America. Pp.183-200 en S. Haden-Guest, J. Wright, & E. Teclaff, editores. A World Geography of Forest Resources. Ronald Press, USA.
- Holdridge, L. R. 1957a. The vegetation of mainland Middle America. Proceedings of the Eighth Pacific Science Congress IV: 148-161.
- Holdridge, L. R. 1957b. Pine and other conifers. Pp. 332-338 en Tropical Silviculture. FAO, Roma, Italia.
- Holdridge, L. R. 1969. Estudio ecológico de los bosques de la región oriental del Paraguay. FAO, Asunción, Paraguay.
- Holdridge, L. R. 1972a. Ecological differences between the tropical and subtropical regions. Memorias del Simposio del Primer Congreso Latinoamericano y Quinto de México de Botánica, Sociedad Botánica de México.
- Holdridge, L. R. 1972b. Life Zones in Haiti. OEA, Washington D.C., USA.
- Holdridge, L. R. 1975a. Zonas de Vida de El Salvador. PNUD/FAO/ELS/73/004, no. 6, San Salvador, El Salvador.
- Holdridge, L. R. 1975b. Las Coníferas de Guatemala. PNUD/FAO/FO:DP/GUA/72/006, no. 1, Ciudad de Guatemala, Guatemala.
- Holdridge, L. R. 1982. Ecología Basada en Zonas de Vida. IICA, San José, Costa Rica.
- Holdridge, L. R. & G. Budowski. 1956. Report of an ecological survey of the Republic of Panama. *Caribbean Forester* 17: 92-110.
- Holdridge, L. R., W. Grenke, W. Hatheway, T. Liang, & J. Tosi, Jr. 1971. Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study. Pergamon Press, USA.
- Hueck, K. & P. Seibert. 1972. Mapa de la Vegetación de América del Sur. Gustav Fischer Verlag, Alemania.
- Ingram, S. & N. Nadkarni. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25: 370-383.
- Islebe, G. & M. Kappelle. 1994. A phytogeographical comparison between subalpine forests of Guatemala and Costa Rica. *Feddes Repertorium* 105: 73-87.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
- Janzen, D. H. 1978. Description of a *Pterocarpus officinalis* (Leguminosae) monoculture in Corcovado National Park, Costa Rica. *Brenesia* 14-15: 305-309.
- Janzen, D. H. 1991. *Mora megistosperma* (Leguminosae, Alcornoque, Mora). Pp. 283-284 en D. H. Janzen, editor. Historia Natural de Costa Rica. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Johnston, M. & M. Gillman. 1995. Tree population studies in low-diversity forests, Guyana. Floristic composition and stand structure. *Biodiversity and Conservation* 4: 339-362.
- Kahn, F. & K. Mejía. 1990. Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazon. *Forest Ecology and Management* 33: 169-179.
- Kalliola, R., M. Puhakka & W. Danjoy, editores. 1993. Amazonia peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino. ONERN, Lima, Perú.
- Kappelle, M., A. Cleef, & A. Chaverri. 1992. Phytogeography of Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. *Journal of Biogeography* 19: 299-315.
- Kappelle, M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica.

- Kessler, M. 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forests in Bolivia. Pp. 281-294 *en* S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, USA.
- Klinge, H., J. Adis, & M. Worbes. 1995. The vegetation of a seasonal varzea forest in the lower Solimoes river, Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica* 25: 201-220.
- Kuchler, A. & J. Montoya-Maquín. 1971. The UNESCO classification of vegetation: some tests in the tropics. *Turrialba* 21: 98-109.
- Lamb, F. 1966. Mahogany of Tropical America: its ecology and management. University of Michigan Press, USA.
- Lambert, J. & T. Arnason. 1978. Distribution of vegetation on Maya ruins and its relationship to ancient land-use at Lamanai, Belize. *Turrialba* 28: 33-41.
- Lawton, R. O. & V. Dryer. 1980. The vegetation of the Monteverde Cloud Forest Reserve. *Brenesia* 18: 101-116.
- Leigh, E.G., Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. 1990. *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.
- Lieberman, M., D. Lieberman, G. S. Hartshorn, & R. Peralta. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, & G. S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Lesica, P. & R. Antibus. 1991. Canopy soils and epiphyte richness. *National Geographic Research and Exploration* 7: 156-165.
- Lot-Helgueras, A., C. Vásques-Yanes, & L. Menéndez. 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf of Mexico. Pp. 52-61 *en* G. Walsh, S. Snedaker, & H. Teas, editores. *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves*, University of Florida Institute of Food and Agricultural Sciences, USA.
- Lugo, A. E. 1980. Mangrove ecosystems: successional or steady state? *Biotropica* 12: 65-72.
- Lugo, A. E. & S. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 39-64.
- Luna-Vega, I., L. Almeida-Leñero, & J. Llorente-Bousquets. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilán, estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 59: 63-87.
- Lundell, C. 1933. The agriculture of the Maya. *Southwest Review* 19: 65-77.
- Martijena, N. & S. Bullock. 1994. Monospecific dominance of a tropical deciduous forest in México. *Journal of Biogeography* 21: 63-74.
- Mayo Meléndez, E. 1965. Algunas características ecológicas de los bosques inundables de Darién, Panamá, con miras a su posible utilización. *Turrialba* 15: 336-347.
- McHargue, L. & G. S. Hartshorn. 1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. *Turrialba* 33: 399-404.
- Mertes, L., D. Daniel, J. Melack, B. Nelson, L. Martinelli, & B. Forsberg. 1996. Spatial patterns of hydrology, geomorphology, and vegetation on the floodplain of the Amazon River in Brazil from a remote sensing perspective. *Geomorphology* 13: 215-232.
- Miranda, F. & X. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Monedero, C. & V. González. 1994. Analisis cuantitativo de la estructura arborea en una selva nublada tropical del ramal interior de la Cordillera de La Costa (Loma de Hierro, Venezuela). I: Características estructurales generales de la comunidad. *Acta Biológica Venezolánica* 15: 51-62.
- Montoya Maquín, J. 1966. Notas fitogeográficas sobre el *Quercus oleoides* Cham. *Schlect. Turrialba* 16: 57-66.
- Moraes R., M. 1996. Diversity and distribution of palms in Bolivia. *Principes* 40: 75-85.
- Mueller-Dombois, D. 1990. Monodominant rain forests. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 372.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley, USA.
- Murphy, P. G. & A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9-34 *en* S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina, editores. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, USA.
- Murphy, P. G., A. E. Lugo, P. G. Murphy, & D. Nepstad. 1995. The dry forests of Puerto Rico's south coast. Pp. 178-209 *en* A. E. Lugo & C. Lowe, editores. *Tropical Forests: Management and Ecology*. Springer-Verlag, USA.
- Myers, R. 1984. Growth form, growth characteristics, and phenology of *Raphia taedigera* in Costa Rican palm swamps. *Principes* 28: 64-72.
- Nadkarni, N. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* 16: 249-256.
- OEA. 1967. Reconocimiento y evaluación de los recursos naturales de la República Dominicana: estudio para su desarrollo y planificación. OEA, Washington D. C., USA.
- Oliveira-Filho, A., N. Curi, E. Vilela, & D. Carvalho. 1997. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora (Jena)* 192: 47-64.
- Olson, D. & E. Dinerstein. 1998. The global 200: A representation approach to conserving the Earth's most

- biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* 12: 502-515.
- ONERN. 1976. Inventario, Evaluación e Integración de los Recursos Naturales de la Zona Iquitos, Nauta, Requena y Colonia Angamos. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales, Lima, Peru.
- Pennington, T. & J. Sarukhán. 1968. Arboles Tropicales de México. INIF, México.
- Peres, C. & C. Baider. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 595-616.
- Perry, D. 1978. Factors influencing arboreal epiphytic phytosociology in Central America. *Biotropica* 10: 235-237.
- Phillips, O., P. Hall, A. Gentry, S. Sawyer, & R. Vásquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 2805-2809.
- Pires, J. & G. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. Pp. 109-145 en G. Prance & T. Lovejoy, editores. Amazonia. Pergamon Press, UK.
- Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman, & P. Nuñez V. 1999. Tree species distributions in an upper amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Pool, D., S. Snedaker, & A. E. Lugo. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. *Biotropica* 9: 195-212.
- Post, W., J. Pastor, P. Zinke, & A. Stangenberger. 1985. Global patterns of soil nitrogen storage. *Nature* 317: 613-618.
- Prance, G. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31: 26-38.
- Prance, G. 1989. American tropical forests. Pp. 99-132 en H. Lieth & M. Werger, editores. Tropical Rain Forest Ecosystems. Ecosystems of the World 14B, Elsevier Science Publishers, Amsterdam, Holanda.
- Puig, H. & R. Bracho. 1987. El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología, México, D.F., México.
- Putz, F.E. & H. A. Mooney. 1991. The Biology of Vines. Cambridge University Press, USA.
- Quintana-Ascencio, P. & M. González-Espinosa. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino, los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica de México* 21: 43-57.
- Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10: 47-57.
- Raven, P. & D. Axelrod. 1975. History of the flora and fauna of Latin America. *American Scientist* 63: 420-429.
- Reich, P. & R. Borchert. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63: 294-299.
- Reyna Vásquez, M. 1979. Vegetación arbórea del bosque nebuloso de Montecristo. Tesis, Universidad de El Salvador, San Salvador.
- Ricardi, M. 1996. Algunas consideraciones sobre la flora xerofítica de la región de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Plantula* 1: 167-170.
- Richards, P. W. 1996. The Tropical Rainforest. Cambridge University Press, USA.
- Rodan, B., A. Newton, & A. Verissimo. 1992. Mahogany conservation: status and policy initiatives. *Environmental Conservation* 19: 331-342.
- Romoleroux, K. 1995. Rosaceae in the high Andes of Ecuador. Pp. 407-413 en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, USA.
- Rundel, P.W., A. P. Smith, & F. C. Meinzer. 1994. Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function. Cambridge University Press, USA.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México.
- Rzedowski, J. 1996. Analisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 25-44.
- Salati, E. & P. Vose. 1984. Amazon basin: a system in equilibrium. *Science* 225: 129-138.
- Salo, J., R. Kalliola, I. Hakkinen, Y. Makinen, P. Niemela, M. Puhakka, & P.D. Coley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forests. *Nature* 322: 254-258.
- Sawyer, J. & A. Lindsay. 1964. The Holdridge bioclimatic formations of the eastern and central United States. *Indiana Academy of Science Proceedings* 73: 105-112.
- Scholander, P., L. Van Dam, & S. Scholander. 1955. Gas exchange in the roots of mangroves. *American Journal of Botany* 42: 92-98.
- Shimwell, D. 1971. The description and classification of vegetation. University of Washington Press, USA.
- Shreve, F. 1914. A montane rain-forest: a contribution to the physiological plant geography of Jamaica. Carnegie Institution, no. 199, Washington D.C., USA.
- Snook, L. 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King): Grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 35-46.
- Standley, P. 1937. Flora of Costa Rica. Field Museum of Natural History, Chicago, USA.

- Steege, H. ter. 1993. Patterns in Tropical Rain Forest in Guyana. Tropenbos Series 3, Wageningen, Holanda.
- Steege, H. ter, V. Jetten, A. Polak, & M. Werger. 1993. Tropical rain forest types and soil factors in a watershed area in Guyana. *Journal of Vegetation Science* 4: 705-716.
- Stevenson, D. 1928. Types of forest growth in British Honduras. *Tropical Woods* 14: 20-25.
- Tosi, J., Jr. 1969. Mapa Ecológico de Costa Rica. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Tosi, J., Jr. 1971. Zonas de Vida: una base ecológica para investigaciones silvícolas e inventarización forestal en la República de Panamá. FAO/FO:SF/PAN/6, no. 2, Panamá.
- Tosi, J., Jr. 1983. Provisional Life Zone Map of Brazil. Institute of Tropical Forestry. Río Piedras, Puerto Rico.
- Tosi, J., Jr. & G. S. Hartshorn. 1978. Mapa Ecológico de El Salvador. MAG, San Salvador, El Salvador.
- Tosi, J., Jr., O. Unzueta, L. R. Holdridge, & A. González. 1975. Mapa Ecológico de Bolivia. MACA, La Paz, Bolivia.
- Turner, B., II. & P. Harrison. 1983. Pulltrouser Swamp: Ancient Maya Habitat, Agriculture, and Settlement in Northern Belize. University of Texas Press, USA.
- Udvardy, M. 1975. A Classification of the Biogeographical Provinces of the World. UICN Occasional Paper No. 18. Morges, Suiza.
- Uhl, C. & P. G. Murphy. 1981. Composition, structure, and regeneration of a tierra firme forest in the Amazon Basin of Venezuela. *Tropical Ecology* 22: 219-237.
- Unzueta Q. O. 1975. Memoria Explicativa: Mapa Ecológico de Bolivia. MACA, La Paz, Bolivia.
- Valencia, R., H. Balslev, & G. Paz y Miño. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28.
- Vandermeer, J., D. Boucher, I. Perfecto, & I. Cerda. 1996. A theory of disturbance and species diversity: evidence from Nicaragua after Hurricane Joan. *Biotropica* 28: 600-613.
- Veblen, T. 1976. The urgent need for forest conservation in highland Guatemala. *Biological Conservation* 9: 141-154.
- Velásquez, A. 1994. Multivariate analysis of the vegetation of the volcanoes Tláloc and Pelado, México. *Journal of Vegetation Science* 5: 263-270.
- Vogel, F. 1954. Los bosques de Honduras. *Ceiba* 4: 85-121.
- Vogelmann, H. 1973. Fog precipitation in the cloud forests of eastern Mexico. *BioScience* 23: 96-100.
- Vuilleumier, F. & M. Monasterio. 1986. High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, USA.
- Walter H. 1971. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation. Oliver & Boyd, Escocia.
- Webster, P. 1987. The elementary monsoon. Pp. 3-32 *en* J. Fein & P. Stephens, editores. *Monsoons*. John Wiley & Sons, USA.
- Webster, G. 1995. The panorama of neotropical cloud forests. Pp. 53-77 *en* S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn, editores. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, USA.
- Witsberger, D., D. Current, & E. Archer. 1982. Arboles del Parque Deininger. Ministerio de Educación, San Salvador, El Salvador.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. Pp. 223-265 *en* W. Junk, editor. *The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Ecological Studies 126. Springer-Verlag, USA.
- Worbes, M., H. Klinge, J. Revilla, & C. Martius. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 3: 552-564.
- WRI 1994. World Resources 1994-95: A Guide to the Global Environment. Oxford University Press, USA.