

## Composición florística y estructura de un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica

Alfredo Cascante M. y Armando Estrada Ch.

Departamento de Historia Natural, Museo Nacional de Costa Rica. Apdo. 749-1000 San José, Costa Rica. Fax (506) 233-7164; museohn@sol.racsa.co.cr

Recibido 15-XI-1999. Corregido 5-VII-2000. Aceptado 26-VII-2000.

**Abstract:** The floristic composition and structure of a premontane moist forest remnant were studied in the El Rodeo Protected Zone, Central Valley of Costa Rica. Three one-hectare plots were established in the non-disturbed forest, and all trees with a diameter at breast height (dbh) of 10 cm or greater were marked, measured and identified. The plots were located within a radius of 500 m from each other. A total of 106 tree species were recorded in the three plots. Average values: species richness 69.6 species ha<sup>-1</sup>, abundance 509 individuals ha<sup>-1</sup>, basal area 36.35 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. Total diversity was 3.54 (Shannon Index, H'), and the species similarity among the plots ranged between S=0.68 and 0.70 (Sørensen Similarity Index). Most tree species are represented by few individuals (five or less). There is a lack of emergent trees and arborescent palms in the forest canopy. According to the Familial Importance Value, Moraceae, followed by Fabaceae, Lauraceae, and Sapotaceae, largely dominates this forest. *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae) is the dominant species (Importance Value Index), accounting for 25% of all the marked trees in the plots, followed by *Clarisia racemosa* (Moraceae), *Heisteria concinna* (Olcaceae), and *Brosimum alicastrum* (Moraceae). The size class distributions were similar among plots, and in general followed the expected J-inverted shape. Differences in tree abundance, floristic composition, and spatial distribution of some species among the plots suggest heterogeneity of this ecosystem's arborescent vegetation. Moreover, it is an important natural reservoir for the conservation of rare and endangered tree species in a national level. Using these results as a baseline, this study should start a long term monitoring of the structure and composition of this very reduced and fragmented ecosystem.

**Key words:** Costa Rica, forest composition, forest ecology, forest structure, Moist Premontane Forest, tree diversity.

La caracterización local de la vegetación representa el primer paso hacia el entendimiento de la estructura y dinámica de un bosque, lo que a su vez es fundamental para comprender los diferentes aspectos ecológicos, incluyendo el manejo exitoso de los bosques tropicales (Bawa y McDade 1994). La información básica sobre los ecosistemas protegidos constituye una herramienta importante para la implementación de medidas adecuadas para su conservación efectiva y manejo en un largo plazo, espe-

cialmente en áreas reducidas o fragmentadas. No obstante, la continua reducción y fragmentación de los bosques por deforestación constituyen amenazas contra la integridad de los ecosistemas, de los cuales en su mayoría no se cuenta con información básica para revertir ese proceso.

Costa Rica cuenta con un importante sistema de parques nacionales y reservas biológicas que cubre el 11-12% de su territorio (Boza 1993, García Víquez 1996). A pesar de esto,

las áreas protegidas por el Estado no contemplan la mayoría de los ecosistemas existentes en el país. Según Powell *et al.* (1995), aproximadamente el 98% de las áreas estatales representan los ecosistemas de diez zonas de vida, con una predominancia de áreas protegidas en tierras altas (sobre 1 000 m) o en tierras bajas (menos de 100 m) y una representación pobre de sitios en elevación media. De acuerdo al sistema de clasificación de la vegetación por "Zonas de Vida", desarrollado por Holdridge (1967), en Costa Rica existen 23 de estas zonas de vida, incluyendo las transiciones mayores. En la actualidad gran parte del bosque representativo de algunas zonas de vida ha desaparecido por completo o se encuentra disperso en pequeños fragmentos (Sader y Joyce 1988, Powell *et al.* 1995), haciendo más difícil su protección y conservación.

El ecosistema del bosque húmedo premontano (BHP) constituye, después del bosque tropical seco, el tipo de bosque más alterado y reducido en Costa Rica. Estudios recientes indican que el BHP está representado por tan sólo el 1.75% (9 000 ha) de su cobertura original y existe una tendencia hacia su fragmentación (Sánchez-Azofeifa 1996, Anónimo 1998). La desaparición de este tipo de ecosistema se debe, principalmente, a su ubicación sobre una faja altitudinal con condiciones climáticas propicias para la agricultura y el asentamiento de poblaciones humanas. En Costa Rica el BHP está restringido a dos cuencas en la parte central del país: en el densamente poblado Valle Central, desde San José hasta Turrucares y en el Valle de San Ramón (Hartshorn 1983), y una pequeña fracción se encuentra protegido en algunas pocas zonas protectoras.

El objetivo principal de este trabajo es la caracterización de la vegetación arborescente de un remanente de BHP ubicado en el Valle Central de Costa Rica. Se describirá la composición florística y estructura de este ecosistema con el propósito de generar información descriptiva básica que sea de utilidad para el diseño y el seguimiento de medidas adecuadas para su protección y conservación futura.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Sitio de estudio:** La investigación se realizó en la reserva biológica propiedad de la Universidad para la Paz y que se ubica dentro de la Zona Protectora El Rodeo en el cantón de Mora, provincia de San José (coordenadas geográficas aproximadas: 9° 54' N – 84° 17' O, Hoja 3345 IV "Río Grande"), aproximadamente a 30 Km al noroeste de la capital. El clima de la zona es estacional, con una estación seca de diciembre a abril, seguida por una estación lluviosa. La temperatura promedio anual es de 23.4 °C y la precipitación promedio anual es de 2 467 mm de lluvia (Anónimo, sin fecha). La distribución de los diferentes tipos de hábitats en esta zona protectora es bastante variada, con fragmentos de bosque poco alterados principalmente sobre la ladera suroeste de la Fila Diamante (orientación NO-SE), y bordeando los principales ríos o quebradas, los cuales están rodeados a su vez por áreas de crecimiento secundario, pastizales y tierras de cultivos de hortalizas y café. Los suelos no poseen una fertilidad alta, son limoarcillosos de grano fino y están conformados por alfisoles, ultisoles y entisoles; estos suelos son de drenaje lento y son vulnerables a la erosión (Meza y Bonilla 1993, Ovares 1995). La topografía del terreno donde se ubica el bosque poco alterado es bastante irregular, con pendientes en la Fila Diamante entre 21-34 % y 7-21 % sobre las laderas suroeste y noroeste, respectivamente. Para una descripción más detallada de la zona consultar a Meza y Bonilla (1993), Ovares (1995) y Cascante y Estrada (1999).

**Las parcelas:** En un área del bosque poco alterado se ubicaron aleatoriamente y se delimitaron tres parcelas permanentes con forma cuadrada y de una hectárea de área (100 x 100 m) cada una, siguiendo la metodología propuesta por Dallmeier *et al.* (1992) para la implementación de parcelas para seguimiento de biodiversidad. La parcela número uno (870-890 m) y tres (780-800 m) se situaron sobre la ladera sur-oeste de la Fila Diamante, y la parcela número dos (830-850

m) se situó en la ladera noreste. Las parcelas se ubicaron en un radio no mayor de 500 m entre sí. Utilizando un clinómetro se midió la pendiente y se realizaron las respectivas correcciones por inclinación del terreno. Cada parcela se sub-dividió en 25 cuadrantes de 20 x 20 m y se utilizaron tubos plásticos de 1.5 m de altura clavados en el suelo para delimitar los vértices de dichos cuadrantes.

**Recolección y análisis de datos:** Durante los meses de mayo 1997 a marzo 1998 todos los árboles dentro de los cuadrantes con un "dap" (diámetro del tallo a 1.3 m de altura) mayor o igual a 10 cm fueron medidos con una cinta diamétrica, numerados y marcados utilizando placas de aluminio. A cada individuo se le asignó un número que indica la parcela, el cuadrante en que se ubica y un número consecutivo por cuadrante. La identificación de las especies se llevó a cabo en el Herbario Nacional de Costa Rica (CR), donde se depositaron los especímenes de referencia. A partir de los datos se obtuvo la siguiente información: **1-)** Número de especies, géneros y familias por parcela, **2-)** Número total de individuos por parcela y por especie, **3-)** Distribución por categoría de diámetros, **4-)** Área basal (m<sup>2</sup>) total, por parcela y por especie, **5-)** Abundancia relativa por especie, expresada como el número de individuos de cada especie con respecto al total, **6-)** Frecuencia relativa por especie, expresada como el número de cuadrantes (20 x 20 m) donde se presentó la especie con respecto al total de cuadrantes ocupados por todas las especies, **7-)** Dominancia relativa por especie, expresada como el área basal de cada especie con respecto al área basal total, y **8-)** el Índice de valor de importancia (IVI) para cada especie, calculado como la sumatoria de la densidad, la dominancia (en términos de área basal) y la frecuencia relativa por especie (Curtis y McIntosh 1951). El almacenamiento de los datos y los cálculos respectivos del IVI se realizaron por medio del programa *Biomon 3.2* (Comiskey y Mosher 1999).

Adicionalmente, se determinó la importancia ecológica en el nivel taxonómico de familia de acuerdo con el Índice de Importancia Fami-

liar o FIV, propuesto por Mori *et al.* (1983), el cual considera la diversidad, la densidad y la dominancia relativa de cada familia de plantas.

Las posibles diferencias en la composición arbórea entre las parcelas de estudio se determinaron comparando la diversidad (Índice de Shannon, H', Magurran 1988) y el número de especies compartidas (Índice de Similitud de Sørensen, S, Magurran 1988) entre las mismas.

El área mínima de muestreo necesaria para obtener la mayor riqueza de especies de árboles de este ecosistema se estimó estableciendo el incremento acumulativo en el número de especies en transectos de 0.20 ha, ubicados aleatoriamente en las parcelas de estudio, cada transecto midió 20 x 100 m y corresponde a una fila de cinco cuadrantes de una parcela.

## RESULTADOS

Los resultados generales de las tres parcelas se resumen en el Cuadro 1. En el Cuadro 2 se enumeran las diez familias de plantas de mayor importancia ecológica en el bosque estudiado de acuerdo con el Índice de Importancia Familiar (FIV) y en el Cuadro 3 se detallan las diez especies de árboles más relevantes de acuerdo con el Índice de Valor de Importancia (IVI).

**Composición florística:** Un total de 106 especies de árboles con un dap  $\geq$  10 cm se identificaron en las tres parcelas, representando a 40 familias y 83 géneros. Las leguminosas (Fabaceae) fueron el grupo de mayor diversidad con 12 especies, seguido por la familia Moraceae y Lauraceae, con diez y ocho especies respectivamente. Las moráceas, sin embargo, fueron la familia de árboles más importante en este ecosistema de acuerdo con el Índice de Importancia Familiar (Cuadro 2).

La diversidad de especies, de acuerdo con el Índice de Shannon (H'), fue similar entre las parcelas uno y tres, mientras que en la parcela dos se obtuvo la menor diversidad (Cuadro 1). La composición de especies entre las parcelas, de acuerdo con el Índice de Similitud de

Sørensen (S), fue entre 0.68-0.70 (Cuadro 1), muy similares entre sí aunque no tan alto como podría esperarse por la proximidad relativa entre las mismas (500 m entre sí).

El número de especies en cada parcela representa el 66.0% ( $\pm 2.0\%$ , desviación estándar)

del total. Un 39% del total de especies se hallaron consistentemente en las tres parcelas, mientras que entre el 12.5-14.4% de las especies se pueden considerar como "raras" debido a que se encontraron en una sola parcela en particular.

CUADRO 1

*Datos generales de las parcelas de estudio en un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica*

TABLE 1

*General data of the study plots in a premontane moist forest in the Central Valley of Costa Rica*

Características	Parcela			Total
	1	2	3	
Familias representadas	31	35	30	40
Géneros representados	61	59	58	83
Número de especies	73	67	69	106
Índice de diversidad (H')	3.398	2.925	3.455	3.543
(Var H') *	(0.003)	(0.005)	(0.003)	(0.001)
Número de individuos	562	485	480	509
dap promedio (cm)	29.3	27.5	30.7	29.2
Area basal (m <sup>2</sup> )	42.18	30.89	35.98	36.35
Índice de similitud (S) y especies compartidas:				
Parcela 1	—	0.70	0.68	N/A
Parcela 2	49	—	0.68	N/A
Parcela 3	48	46	—	N/A

\* Según Magurran (1988), valor promedio, N/A = no aplica

La curva de acumulación de especies (Fig. 1) indica que abarcando aproximadamente un área de 2.40 ha (12 transectos de 2000 m<sup>2</sup>) se alcanza un 85% del total de especies del estudio y que el aumento en la intensidad del muestreo no provee un aumento significativo en la riqueza de especies, sin embargo, la pendiente de la curva no llega a estabilizarse aún.

Fisonómicamente, el tipo de bosque presente en las parcelas de estudio se distingue por presentar tres estratos regularmente definidos. El estrato superior está constituido por

árboles de altura media, entre los 20—30 m, carente de individuos emergentes. Las palmas arborescentes están ausentes en este estrato. Algunas de las especies arbóreas típicas de este estrato son *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), *Cedrela odorata* (Meliaceae), *Clarisia racemosa* (Moraceae), *Cojoba arborea* (Fabaceae), *Ficus obtusifolia* (Moraceae), *Lafoensia puniceifolia* (Lythraceae), *Manilkara chicle* (Sapotaceae), *Sapindus saponaria* (Sapindaceae), *Tapirira mexicana* (Anacardiaceae), *Terminalia oblonga* (Combretaceae) y

*Zinoweiwia integerrima* (Celastraceae), entre otras.

El estrato intermedio es poco denso y se compone principalmente por individuos de *Allophylus psilospermus* (Sapindaceae), *Ardisia compressa* (Myrsinaceae), *Capparis cynophallophora* y *C. discolor* (Capparidaceae), *Croton schiedeianus* (Euphorbiaceae), *Cupania guatemalensis* (Sapindaceae), *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), *Garcinia intermedia* (Clusiaceae), *Guarea glabra* (Meliaceae), *Heisteria concinna* (Olacaceae), *Ocotea veraaguensis* (Lauraceae), *Pseudolmedia oxyphillaria* (Moraceae), *Sorocea trophoides* (Moraceae) y *Swartzia guatemalensis* (Fabaceae), entre otras.

El estrato inferior (sotobosque) es bastante abierto y poco denso, en el cual un grupo pequeño de palmas constituyen elementos comunes: *Chamaedorea costaricana*, que forma colonias densas, *C. tepejilote*, *C. macrospadix* y *Bactris glandulosa*. Otras especies arbustivas presentes son *Ardisia opegrapha* y *A. revoluta* (Myrsinaceae), *Coffea arabica* (Rubiaceae) –posiblemente escapada de los cultivos adyacentes a las zonas boscosas-, *Ocotea atirrensis* (Lauraceae), *Picram-*

*nia antidesma* (Simaroubaceae), *Piper artanthopse*, *P. curtispicum* y *P. marginatum* (Piperaceae), entre otras. También se presentan varias especies de helechos y aráceas terrestres, como *Adiantum* spp., *Anemia* spp, *Anthurium acutifolium*, *Dieffenbachia oerstedii* y *Spathiphyllum phrynifolium*, entre otros. Para una lista más detallada de especies en la zona consultar a Cascante y Estrada (1999).

La presencia de claros de bosque (ocasionados por la caída de árboles o ramas grandes de éstos) y en diferentes etapas de regeneración, se presentaron en las tres parcelas. Algunos abarcan áreas de hasta 200 m<sup>2</sup>. Los claros recientes están usualmente cubiertos por vegetación herbácea densa y enredaderas herbáceas. Los claros más viejos presentan especies arbóreas típicas de vegetación secundaria, como *Cecropia insignis* (Cecropiaceae), *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae), *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae), *Trema integerrima* (Ulmaceae), así como las especies arbustivas *Myriocarpa obovata* y *Urera baccifera* (Urticaceae). Una gramínea bambusoide, *Rhipidocladum racemiflorum* (Poaceae), que forma grupos densos, es habitual en los claros viejos.

## CUADRO 2

Valores del Índice de Importancia Familiar (FIV) para las diez familias de plantas de mayor importancia ecológica de un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica

TABLE 2

Familial Importance Value Index (FIV) for the ten ecologically most important plant families of a premontane moist forest in the Central Valley of Costa Rica

Familia	FIV	Número de especies	Número de individuos	Área basal (m <sup>2</sup> )
1 Moraceae	87.6	10	609	38.32
2 Fabaceae	27.8	12	114	9.00
3 Lauraceae	20.7	8	87	7.46
4 Sapotaceae	14.8	6	47	6.06
5 Anacardiaceae	14.5	3	57	7.90
6 Euphorbiaceae	11.8	4	69	3.47
7 Sapindaceae	10.2	5	40	2.91
8 Olacaceae	8.2	1	84	1.80
9 Clusiaceae	7.8	2	60	1.97
10 Meliaceae	9.3	4	51	2.17
Resto de familias	87.3	51	309	27.99
Totales	300.0	106	1 527	109.05

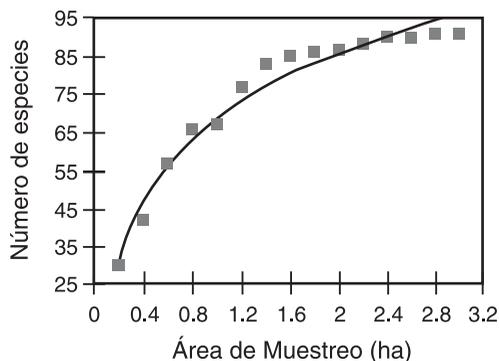


Fig. 1. Curva de acumulación de especies para intervalos de muestreo de 0.20 ha en un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica.

Fig. 1. Species accumulation curve for 0.20 ha sampling intervals in a premontane moist forest in the Central Valley of Costa Rica.

**Abundancia:** En promedio, el número de árboles por hectárea ( $\geq 10$  cm dap) en el área de estudio fue 509 ( $\pm 47$ , desviación estándar) y la parcela número uno presentó significativamente una mayor cantidad de individuos ( $\chi^2=8.3025$ , g.l.=2,  $p<0.01$ ) (Cuadro 1).

La familia de árboles más abundante fue Moraceae, la cual representa el 40% del total de individuos registrados, le siguen Fabaceae con 7.5% y Lauraceae con un 5.7% del total (Cuadro 2). El 46.8% restante del total de individuos se distribuye entre 37 familias más.

*Pseudolmedia oxyphyllaria* fue la especie más abundante en las tres parcelas y en el ámbito total representa el 24.5% de los árboles ( $x=124.6$  individuos  $ha^{-1}$ ), seguida por *Clarisia racemosa* (6.7% del total,  $x=34$  individuos  $ha^{-1}$ ) y *Heisteria concinna* (5.5% del total,  $x=28$  individuos  $ha^{-1}$ ), no obstante, estas dos últimas no siguen un patrón homogéneo de abundancia en las tres parcelas (Cuadro 3). La especie *C. racemosa* se mantuvo como la segunda especie más abundante en las parcelas uno y dos, mientras que en la tercera parcela lo fue *H. concinna* (Cuadro 3). En conjunto, estas tres especies constituyen más de la tercera parte (560 árboles) del total de individuos incluidos en las parcelas de estudio, las dos terceras par-

tes restantes (967 árboles) se distribuyen entre 103 especies más.

La cantidad de individuos por especie (Fig. 2) muestra que las especies presentes en este bosque, en un alto porcentaje (52%), están representadas por muy pocos individuos (menos de cinco), mientras que un porcentaje bajo (5.6%) del total lo constituyen las especies más abundantes ( $>80$  individuos).

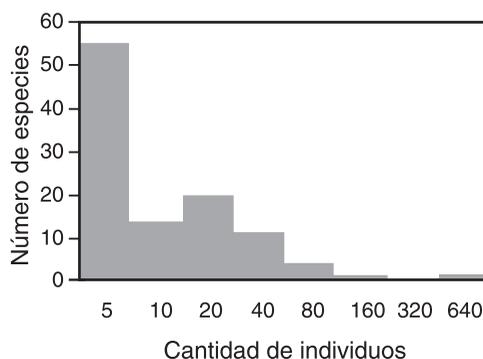


Fig. 2. Número de especies arbóreas según su abundancia en un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica.

Fig. 2. Tree species frequency according to abundance in a premontane moist forest in the Central Valley of Costa Rica.

**Frecuencia:** La frecuencia, medida como el número de cuadrantes donde se presenta una especie, está relacionada indirectamente a la distribución espacial de las mismas. Un valor alto de frecuencia relativa implica que la especie se encuentra presente en la mayoría de cuadrantes, es decir, que su distribución espacial tiende a ser homogénea. Las especies de mayor frecuencia relativa y por lo tanto, con una distribución espacial más homogénea, resultaron ser también, las especies más abundantes: *Pseudolmedia oxyphyllaria* estuvo presente en el 93% del total de cuadrantes, *Clarisia racemosa* en el 76% y *Heisteria concinna* en el 53%. A nivel de cada parcela el patrón de distribución particular de estas especies difirió del patrón general, no obstante *P. oxyphyllaria* se mantuvo como la más frecuente en las tres parcelas (Cuadro 3).

CUADRO 3

*Especies arbóreas principales (según el Índice de valor de importancia, IVI) en tres parcelas de 1.0 ha en un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica*

TABLE 3

*Relevant tree species (according to the Importance Value Index, IVI) in three one-hectare plots of a premontane moist forest in the Central Valley of Costa Rica*

Especies	Número de individuos	Área relativa	Densidad relativa	Dominancia relativa	Frecuencia	I.V.I.	
Total de las parcelas							
1	<i>Pseudolmedia oxyphillaria</i>	374	12.15	24.49	11.14	7.88	43.52
2	<i>Clarisia racemosa</i>	102	6.61	6.68	6.07	6.42	19.17
3	<i>Heisteria concinna</i>	84	1.80	5.50	1.66	4.50	11.66
4	<i>Brosimum alicastrum</i>	36	5.10	2.36	4.67	2.70	9.73
5	<i>Tapirira mexicana</i>	25	4.81	1.64	4.41	2.48	8.52
6	<i>Clarisia biflora</i>	38	2.95	2.49	2.70	3.15	8.34
7	<i>Nectandra</i> sp.1	34	2.34	2.23	2.15	2.93	7.30
8	<i>Sorocea trophoides</i>	47	0.99	3.08	0.92	3.04	7.03
9	<i>Manilkara chicle</i>	25	3.18	1.64	2.92	2.25	6.81
10	<i>Inga herrerai</i>	31	2.62	2.03	2.41	2.36	6.80
	96 spp. más	731	66.50	47.86	60.95	62.29	171.12
Total de las tres parcelas:		1 527	109.05	100.00	100.00	100.00	300.00
Parcela 1							
1	<i>Pseudolmedia oxyphillaria</i>	126	5.01	22.42	11.88	7.32	41.63
2	<i>Clarisia racemosa</i>	38	3.93	6.76	9.32	6.37	22.45
3	<i>Cinnamomum cinnamomifolium</i>	21	2.09	3.74	4.95	4.14	12.83
4	<i>Inga herrerai</i>	21	1.92	3.74	4.55	4.46	12.75
5	<i>Heisteria concinna</i>	27	0.56	4.80	1.32	4.78	10.90
6	<i>Garcinia intermedia</i>	30	0.61	5.34	1.46	3.82	10.62
7	<i>Nectandra</i> sp. 1	16	1.56	2.85	3.71	3.82	10.38
8	<i>Clarisia biflora</i>	16	1.52	2.85	3.61	3.18	9.64
9	<i>Tapirira mexicana</i>	11	1.80	1.96	4.27	3.18	9.42
10	<i>Sorocea trophoides</i>	25	0.50	4.45	1.19	3.50	9.14
	63 spp. más	231	22.68	41.09	53.74	55.43	150.24
Total Parcela 1:		562	42.18	100.00	100.00	100.00	300.00
Parcela 2							
1	<i>Pseudolmedia oxyphillaria</i>	166	4.69	34.23	15.18	9.06	58.46
2	<i>Clarisia racemosa</i>	42	1.86	8.66	6.02	9.06	23.73
3	<i>Terminalia oblonga</i>	13	3.57	2.68	11.55	4.33	18.56
4	<i>Ardisia compressa</i>	37	0.66	7.63	2.13	5.91	15.66
5	<i>Sapindus saponaria</i>	14	2.48	2.89	8.03	4.72	15.65
6	<i>Tapirira mexicana</i>	10	2.10	2.06	6.80	3.15	12.02
7	<i>Sorocea trophoides</i>	21	0.45	4.33	1.47	5.91	11.70
8	<i>Bravaisia integerrima</i>	11	2.17	2.27	7.02	1.97	11.26
9	<i>Amyris pinnata</i>	15	1.06	3.09	3.43	4.33	10.85
10	<i>Clarisia biflora</i>	14	0.85	2.89	2.75	4.33	9.97
	57 spp. más	142	11.00	29.27	35.62	47.23	112.14
Total Parcela 2:		485	30.89	100.00	100.00	100.00	300.00

continúa...

Cuadro 3 (continuación)...

Especies	Número de individuos	Área relativa	Densidad relativa	Dominancia relativa	Frecuencia	I.V.I.	
Parcela 3							
1	<i>Pseudolmedia oxyphillaria</i>	82	2.45	17.08	6.81	7.43	31.33
2	<i>Brosimum alicastrum</i>	31	4.23	6.46	11.75	5.88	24.09
3	<i>Heisteria concinna</i>	53	1.17	11.04	3.25	6.50	20.80
4	<i>Lafoensia puniceifolia</i>	6	3.29	1.25	9.14	1.86	12.25
5	<i>Clarisia racemosa</i>	22	0.82	4.58	2.29	4.33	11.21
6	<i>Croton schiedeanus</i>	25	0.45	5.21	1.25	3.72	10.17
7	<i>Manilkara chicle</i>	12	1.52	2.50	4.22	3.10	9.82
8	<i>Guarea cf. glabra</i>	14	0.86	2.92	2.39	3.72	9.02
9	<i>Cojoba arborea</i>	11	1.38	2.29	3.85	2.48	8.62
10	<i>Calophyllum brasiliense</i>	15	0.51	3.13	1.43	3.72	8.27
	59 spp. más	209	19.30	43.54	53.62	57.26	154.42
Total Parcela 3:		480	35.98	100.00	100.00	100.00	300.00

Varias especies mostraron una distribución espacial agregada, como lo sugiere su baja frecuencia relativa, y exceptuando a las especies raras que presentaron solo unos pocos individuos. Un ejemplo extremo lo representa la especie *Bravaisia integerrima* con once individuos distribuidos en cinco cuadrantes de la parcela dos y ausente en el resto de parcelas. La especie *Brosimum alicastrum* fue frecuente en la parcela tres, con 31 individuos en 18 cuadrantes, con cinco árboles en cinco cuadrantes de la parcela uno y ausente en la parcela dos; *Ardisia compressa* presentó 37 individuos en la parcela dos, tres en la parcela uno y un individuo en la parcela tres; otras especies con patrones similares fueron: *Cojoba arborea*, *Croton schiedeanus*, *Sorocea trophoides* y *Terminalia oblonga*.

**Dominancia:** El área basal promedio por hectárea para todos los individuos fue 36.35 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> ( $\pm 5.6$ , desviación estándar) y la parcela número uno presentó el valor mayor de área basal (Cuadro 1), debido posiblemente a la, también, mayor densidad de árboles.

La familia Moraceae posee la mayor área basal (Cuadro 2), conteniendo la tercera parte (38.32 m<sup>2</sup>) del total registrado. Las siguientes familias de plantas con mayor área basal fueron, Fabaceae (9.00 m<sup>2</sup>), Lauraceae (7.46 m<sup>2</sup>) y Sapotaceae (6.06 m<sup>2</sup>).

*Pseudolmedia oxyphillaria* fue la especie arbórea con la mayor área basal en las tres parcelas (11% del total), seguida por *Clarisia racemosa* (5,8%), *Lafoensia puniceifolia* (4,5%), *Brosimum alicastrum* (4,5%) y *Tapirira mexicana* (4,2%) (Cuadro 3). Cabe notar que, las dos primeras especies fueron también las especies con mayor densidad y frecuencia relativa, por lo que su dominancia se debe posiblemente a la mayor cantidad de individuos presentes. Por el contrario, algunas especies mostraron valores relativamente altos de área basal y densidades relativas bajas, debido a que están representadas por pocos individuos de tallos gruesos. Tal es el caso de: *L. puniceifolia* con once individuos registrados y un dap promedio (0.74  $\pm$  0.23 m), por encima del promedio general (0.29 m); similar caso presenta *Bravaisia integerrima* la cual está representada por once individuos con un dap promedio de 0.521  $\pm$  0.28 m.

**Distribución diamétrica:** La distribución general y por parcela de los individuos en las diferentes clases diamétricas muestra la forma característica de J-invertida (Fig. 3). Los valores obtenidos en cada categoría fueron similares entre las tres parcelas ( $\chi^2=23.98$ , g.l.=18, 0.25 > p > 0.10). La clase diamétrica menor (10-19.9 cm) contiene a la mayoría de árboles marcados, entre el 52-58% del total de individuos de cada

parcela. En el nivel de especie, este patrón se presenta principalmente en aquellas que tuvieron una abundancia alta, por ejemplo: *Pseudolmedia oxyphillaria*; mientras que en otras especies, especialmente aquellas de baja densidad o raras, los individuos se ubican en el extremo derecho de la curva y pocos o ninguno en las categorías diamétricas inferiores, como el caso de *Bravaisia integerrima*, *Chrysophyllum brenesii*, *Hauya lucida*, *Lafoensia puniceifolia*, *Manilkara chicle* y *Zinoweiwia integerrima*.

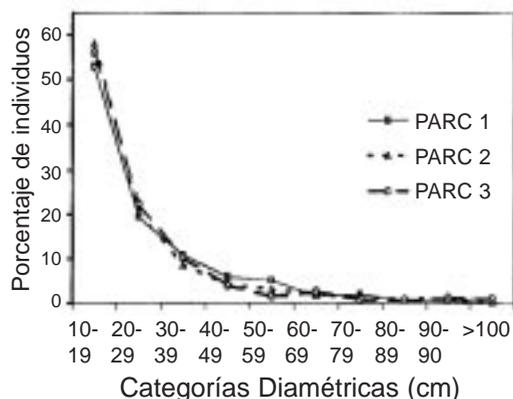


Fig. 3. Distribución de árboles de acuerdo a categorías diamétricas y por parcela de estudio en un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica.

Fig. 3. Tree distribution according to stem diameter categories and study plots in a premontane moist forest in the Central Valley of Costa Rica.

## DISCUSIÓN

El Bosque Húmedo Premontano (BHP) constituye uno de los ecosistemas más reducidos y fragmentados en Costa Rica y, a pesar de esto, los estudios que proporcionen información descriptiva apropiada para mejorar el conocimiento de este ecosistema son pocos. Estos estudios han contemplado aspectos generales de la flora (Fournier *et al.* 1985, Gutiérrez-Espeleta & Mize 1993, Cascante & Estrada, 1999), de regeneración natural (Di Stefano *et al.* 1996) y de conservación (Chaverri P. 1979, Fournier 1998).

El presente estudio sobre la composición y estructura de un remanente de BHP en el Valle Central indica que este tipo de bosque tiene una diversidad promedio de árboles ( $\geq 10$  cm dap) de 69.6 especies  $\text{ha}^{-1}$ , no obstante, parece variar entre las parcelas analizadas. En términos taxonómicos, la familia Fabaceae es la más diversa, característica que comparte con otros bosques del país: La Selva (Hartshorn y Hammel 1994), norte de la Península de Osa (Thomsen 1997), Zona Protectora La Cangreja (Acosta 1998) y Bribri-Talamanca (Valverde 1998). La familia de plantas, ecológicamente, más importante en este BHP es Moraceae y la especie arbórea más relevante es *Pseudolmedia oxyphillaria* (Moraceae). Para un sitio similar en altitud ubicado en la Reserva Biológica Alberto Brenes (provincia de Alajuela), pero con mayor precipitación anual (4 000 mm, bosque muy húmedo premontano), Wattenberg *et al.* (1996) encontraron una diversidad de 94 especies  $\text{ha}^{-1}$ , como especie más abundante la palma arborecente *Iriartea deltoidea* (Arecaceae) y la especie de mayor área basal fue *Elaegia uxpanapensis* (Rubiaceae).

Resultados de estudios en otros sitios del país con características disímiles de altitud o de precipitación, sugieren que la diversidad de especies del BHP de la zona de El Rodeo es similar a la encontrada en localidades que poseen una estacionalidad marcada en las lluvias. En el bosque seco del Parque Nacional Santa Rosa (Guanacaste) se informa de 56 especies  $\text{ha}^{-1}$  (Burnham 1997), mientras que en lugares del país con mayor precipitación, como en la Estación Biológica La Selva en el Caribe, o el Parque Nacional Corcovado en las tierras bajas del Pacífico sur, es posible hallar más de 100 especies  $\text{ha}^{-1}$  (Hartshorn 1983, Lieberman *et al.* 1985, Thomsen 1997). Lo anterior parece coincidir con lo expresado por Gentry (1982, 1988), en cuanto a que particularmente en el Neotrópico, la riqueza de especies está correlacionada con la intensidad y distribución de la precipitación anual total.

Las diferencias en la diversidad de especies ( $H'$ ) y en el número de especies compartidas entre las parcelas estudiadas (Cuadro 1)

sugieren, en general, una distribución heterogénea de las especies arborescentes en este BHP, aún en una escala pequeña considerando la distancia en que se ubicó una parcela con respecto a las otras (radio de 500 m). Igual tendencia sugiere la curva de acumulación de especies (Fig. 1) al presentar un aumento gradual en su pendiente sin llegar a estabilizarse (Palmer 1990). Adicionalmente, más del 50% del total de las especies de árboles encontradas poseen muy pocos individuos (menos de cinco) (Fig. 2) y cuya distribución espacial agregada aumenta la diversidad Beta de este ecosistema. Probablemente, factores micro-ambientales o en pequeña escala, tales como diferencias en la composición del suelo, en la topografía del terreno o de altitud entre los sitios de muestreo (ie. Lieberman *et al.* 1985) podrían estar determinando la heterogeneidad observada en la distribución de las especies.

La abundancia de árboles por hectárea (Cuadro 1) en el BHP estudiado se encuentra dentro del ámbito informado para bosques más lluviosos en diferentes sitios de Costa Rica y otras áreas en el Neotrópico. Por ejemplo: 436 árboles  $ha^{-1}$  en la Reserva Biológica Alberto Brenes (Wattenberg *et al.* 1996); 395 a 529 árboles  $ha^{-1}$  en la Estación Biológica La Selva (bosque muy húmedo tropical: Heredia, Costa Rica) (Lieberman y Lieberman 1987, Lieberman *et al.* 1990); 482 a 553 árboles  $ha^{-1}$  cerca de Rincón, Península de Osa (bosque muy húmedo tropical: Puntarenas, Costa Rica) (Thomsen 1997); 512 árboles  $ha^{-1}$  en la Isla Barro Colorado en Panamá (Lang y Knight 1983); y 491 a 504 árboles  $ha^{-1}$  en la región Kwakwani en Guyana (Comiskey *et al.* 1994). Contrariamente, el BHP estudiado parece tener una densidad de árboles mayor que sitios más secos en el país. En el Parque Nacional Santa Rosa (Guanacaste) se informa de 354 árboles  $ha^{-1}$  (Burnham 1997) y de 260.8 individuos  $ha^{-1}$  en Bagaces (Guanacaste) (Hubbell 1979, citado por Lieberman y Lieberman 1994).

La dominancia, en términos de área basal promedio por hectárea, obtenida para este ecosistema del BHP (Cuadro 1) se asemeja a la informada para bosques lluviosos de tierras ba-

jas, pero es menor que aquella de sitios de altitud intermedia o mayor. Para un bosque muy húmedo premontano a similar altitud (900-1000 m, Reserva Biol. Alberto Brenes) la dominancia fue mayor ( $41.7 m^2 ha^{-1}$ , Wattenberg *et al.* 1996). En los bosques montanos la dominancia es mayor, con valores entre  $36.7$  y  $52.0 m^2 ha^{-1}$  (Orozco 1991, Blaser & Camacho 1991), hasta  $64.7 m^2 ha^{-1}$  (Kappelle 1996), todos en bosques dominados por *Quercus* spp. Mientras que, en los pisos altitudinales inferiores al BHP la dominancia, como área basal, parece estar influenciada por la precipitación. En los bosques más secos al noroeste del país se informa de valores de  $12.7$  y  $19.8 m^2 ha^{-1}$  en el Parque Nacional Palo Verde (Hartshorn 1983). Contrariamente, sitios de mayor precipitación de tierras bajas en ambas costas muestran una dominancia mayor. En varios puntos en la Estación Biológica La Selva, se informa entre  $23.1-33.9 m^2 ha^{-1}$  (Hartshorn y Hammel 1994), en la zona de Bribri – Talamanca entre  $37.2$  y  $39.6 m^2 ha^{-1}$  (Valverde 1998), y al norte de la Península de Osa entre  $32.5-39.5 m^2 ha^{-1}$  (Thomsen 1997).

En resumen, la composición florística del BHP de la zona de El Rodeo, en términos de diversidad de especies es mayor a la informada para bosques en pisos altitudinales superiores, pero menor que en sitios de mayor precipitación, sean éstos de altitud media o de tierras bajas. No obstante, la diversidad de este BHP podría aumentar al incrementar el área de muestreo dada la heterogeneidad en la distribución espacial de sus especies.

En cuanto a la estructura del BHP estudiado, en términos de abundancia de árboles y área basal por hectárea, es similar o está dentro del ámbito informado para otros ecosistemas del país; sin embargo, no es posible comparar o igualar simultáneamente ambos parámetros con alguno de los tipos de bosques antes mencionados. Cabe mencionar que, la baja densidad o inclusive ausencia de algunas especies con potencial forestal en una u otra parcela podría atribuirse a algún posible impacto humano, aunque no reciente, debido a que no se observó evidencia de alteración o intervención en

el bosque, por ejemplo la presencia de "toco-nes", árboles caídos aserrados o cualquier indicio de explotación forestal selectiva en los sitios de muestreo.

La particularidad de este ecosistema se basa en la importancia relativa de sus componentes florísticos en el nivel de familia como en el específico, con la predominancia de árboles de la familia Moraceae y de la especie *Pseudolmedia oxyphyllaria*, respectivamente. Adicionalmente, en este ecosistema el conjunto de especies presentes comparte tanto elementos de bosques secos como de bosques lluviosos de tierras bajas en el país, entre ellos: *Astronium graveolens*, *Bravaisia integerrima*, *Calophyllum brasiliense*, *Calycophyllum candidissimum*, *Exostema mexicana*, *Brosimum alicastrum*, *B. costaricanum*, *Manilkara chicle*, *Ocotea veraguensis* y *Terminalia oblonga*.

Aparte de lo anterior, es importante resaltar la presencia en este BHP de especies arbóreas raras, con patrones de distribución restringidos o endémicas para el país, por ejemplo: *Acacia glomerata*, *Hauya lucida* o *Inga herre- rae*; así como especies amenazadas o en peligro de extinción, tales como: *Astronium gra- veolens*, *Cedrela salvadorensis*, *Myroxylon bal- samum* o *Sideroxylon capiri*, que hacen de este ecosistema un reservorio importante para la conservación de la biodiversidad en el nivel nacional y que justifica su seguimiento a largo plazo. Cabe señalar en este tipo de investiga- ciones la necesidad de utilizar protocolos ade- cuados y de uso común para la recolección y presentación de los datos que permitan hacer comparaciones fácil y confiablemente, para en- riquecer los resultados y mejorar los esfuerzos nacionales de conservación.

#### AGRADECIMIENTOS

A los funcionarios administrativos de la Universidad para La Paz por facilitarnos la realización de este trabajo en su propiedad. A Hernán Gómez, Javier Solano, Rafael Chacón y Eduardo Volio por su ayuda en el trabajo de campo. A James Comiskey por sus comenta-

rios y sugerencias a un manuscrito previo. A cuatro revisores anónimos por sus valiosos aportes y comentarios. Este trabajo es una contribución del Departamento de Historia Natural del Museo Nacional de Costa Rica.

#### RESUMEN

Se estudió la estructura y composición florística de un remanente de bosque húmedo premontano (BHP) en la Zona Protectora El Rodeo, Valle Central de Costa Rica. Se establecieron tres parcelas permanentes (1 ha. cada una) en el bosque no alterado y se marcaron, midieron e identificaron todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (dap)  $\geq 10$  cm. Las parcelas se ubicaron en un área de 500 m de radio. Se encontró un total de 106 especies, con un promedio de 69.6 especies  $ha^{-1}$  y 509 individuos  $ha^{-1}$ , el área basal promedio 36.35  $m^2 ha^{-1}$ . La diversidad fue  $H' = 3.54$  (Índice de Shannon) y las especies compartidas entre las parcelas  $S = 0.68-0.70$  (Índice de Similitud de Sørensen). El 52% de las especies estuvieron representadas por pocos individuos (cinco o menos). No se encontró árboles emergentes o palmas arborescentes. La familia Moraceae es la más importante, seguida de Fabaceae, Lauraceae y Sapotaceae (Índice de Importancia Familiar, FIV). *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae) es la especie dominante (Índice de Valor de Importancia, IVI) y constituye el 25% del total de individuos; seguida por *Clarisia racemosa* (Moraceae), *Heisteria concinna* (Olacaceae) y *Brosimum alicastrum* (Moraceae) como especies más relevantes. La distribución por categorías diamétricas fue similar en las tres parcelas y en general presentó la característica forma de J-invertida. Diferencias en cuanto a la abundancia de árboles, composición florística y distribución espacial de algunas especies entre las parcelas de estudio evidencian la heterogeneidad de la vegetación de este ecosistema. Además, la zona constituye un reservorio natural importante para la conservación de algunas especies raras o amenazadas en el nivel nacional. Utilizando los resultados de este trabajo como punto de partida, se pretende iniciar el seguimiento a largo plazo de los posibles cambios en la estructura y composición del bosque de este ecosistema, el cual se encuentra muy reducido y fragmentado en Costa Rica.

#### REFERENCIAS

- Acosta V., L. G. 1998. Análisis de la composición florística y estructura para la vegetación del piso basal de la zona protectora La Cangreja, Mastatal de Puriscal. Informe de Práctica de Especialidad. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 69 p.

- Anónimo. Sin fecha. Datos de precipitación mensual de la estación Villa Colón (1968-1991) y Temperatura mensual de la estación Lornesa, Santa Ana (1961-1987). Oficina de Información y Comercialización, Instituto Meteorológico Nacional, San José, Costa Rica.
- Anónimo. 1998. Estudio de Cobertura Boscosa Actual (1996/97) y de Cambio de Cobertura para el Período entre 1986/87 y 1996/97 para Costa Rica.. Estudio presentado al Fondo Nacional de Financiamiento Forestal (FONAFIFO), Centro Científico Tropical (CCT) y Centro de Investigaciones para el Desarrollo Sostenible de la Universidad de Costa Rica (CIEDES), San José, Costa Rica. 31 p.
- Bawa, K. S. & L. McDade. 1994. The plant community: composition, dynamics, and life-history processes – Commentary, p.68. *In* L. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Blazer, J. & M. Camacho. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de robles (*Quercus* spp.) del piso montano en Costa Rica. Colección Silvicultural y Manejo de Bosques Naturales No.1. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza-CATIE, Turrialba, Costa Rica. 67 p.
- Boza, M. A. 1993. Conservation in action: past, present, and future of the National Parks System of Costa Rica. *Conserv. Biol.* 7: 239-247.
- Burnham, R. J. 1997. Stand characteristics and leaf litter composition of a dry forest hectare in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica* 29: 384-395.
- Cascante M., A. & A. Estrada Ch. 1999. Lista con anotaciones de la flora vascular de la Zona Protectora El Rodeo, Costa Rica (un bosque húmedo premontano del Valle Central). *Brenesia* 51: 1-44.
- Chaverri P., A. 1979. Análisis de un Sistema de Reservas Biológicas Privadas en Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica-CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Comiskey, J. A. & R. Mosher. 1999. BioMon for Windows Suite. Version 2. Biodiversity Monitoring Software. Smithsonian Institution & Center for Geographic Sciences, Washington DC.
- Comiskey, J. A., G. Aymard & F. Dallmeier. 1994. Structure and composition of lowland mixed forest in the Kwakwani region of Guyana. *Biollania* 10: 13-28.
- Curtis, J. T. & R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- Dallmeier, F., M. Kabel & R. Rice. 1992. Methods for long-term biodiversity inventory plots in protected tropical forest, p.11-46. *In* F. Dallmeier (ed.). *Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment and inventory of permanent plots*. MAB Digest 11. UNESCO, Paris, Francia.
- Di Stefano, J., V. Nielsen, J. Hoomans & L. A. Fournier. 1996. Regeneración de vegetación arbórea en una pequeña reserva forestal urbana del Premontano Húmedo en Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 575-580.
- Fournier, L. A. 1998. Fragmentos de bosque y corredores biológicos, p.117-130. *In* Memoria de Simposio de Conservación del Bosque en Costa Rica. Heredia, Costa Rica, 30-31 octubre de 1997. Academia Nacional de Ciencias, San José, Costa Rica.
- Fournier, L. A., E. Flores & D. I. Rivera. 1985. Flora Arborecente del Valle Central de Costa Rica. San José, Costa Rica. Jiménez & Tanzi, San José, Costa Rica. 149 p.
- García Viquez, R. 1996. Propuesta Técnica de Ordenamiento Territorial con fines de Conservación de Biodiversidad: Proyecto GRUAS. Ministerio del Ambiente y Energía de Costa Rica, MINAE, Sistema Nacional de Áreas de Conservación, SINAC. WCS Working Paper No. 10. San José, Costa Rica. 114 p.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Garden* 75: 1-34.
- Gutiérrez-Espeleta, E. E. & C. W. Mize. 1993. A quantitative model for relating species and tropical forest sites: a synecological study. *Rev. Biol. Trop.* 41: 7-21.
- Hartshorn, G. S. 1983. Plants: introduction, p. 118-157. *In* D. H. Janzen (ed.). *Costa Rica Natural History*. The University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Hartshorn, G.S. & B. E. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns, p.73-89. *In* L. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 216 p.

- Kappelle, M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo. 1 ed. Instituto Nacional de Biodiversidad – Universidad de Ámsterdam, Heredia, Costa Rica. 336 p.
- Lang, G. E. & D. E. Knighth. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64: 1075-1080.
- Lieberman, D. & M. Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1962-1982). *J. Trop. Ecol.* 3: 347-358.
- Lieberman, M. & D. Lieberman. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees, p.117. In L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Lieberman, M., D. Lieberman, G. S. Hartshorn & R. Peralta. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *J. Ecol.* 73: 505-516.
- Lieberman, D., G. S. Hartshorn, M. Lieberman & R. Peralta. 1990. Forest Dynamics of La Selva Biological Station, 1969-1985, p. 509-521. In A. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforest*. Yale University, New Haven, Connecticut.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University, New Jersey. 179 p.
- Meza, T. & A. Bonilla. 1993. *Áreas Naturales Protegidas de Costa Rica*. 1 ed. Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 320 p.
- Mori, S. A., B. M. Boom, A. M. De Carvalho & T. S. Dos Santos. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an eastern Brazilian wet forest forest. *Biotropica* 15: 68-70.
- Orozco, L. 1991. Estudio ecológico y de estructura horizontal de seis comunidades boscosas de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Colección Silvicultural y Manejo de Bosques Naturales No.2. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza-CA-TIE, Turrialba, Costa Rica. 33 p.
- Ovares, I. (ed.). 1995. *El Rodeo: a forest for humanity*. University for Peace, Communications Department, San José, Costa Rica. 32 p.
- Palmer, M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.
- Powell, G. V. N., R. D. Bjork, M. Rodríguez & J. Barbo-rak. 1995. Life Zones at Risk: gap analysis in Costa Rica. *Wild Earth (Winter)*: 46-51.
- Sader, S. A. & A. T. Joyce. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica, 1940 to 1983. *Biotropica* 20: 11-19.
- Sánchez-Azofeifa, G. A. 1996. *Assessing Land Use/Cover Change in Costa Rica*. Ph. D. Dissertation. University of New Hampshire, New Hampshire. 181 p.
- Thomsen, K. 1997. Potential of non-timber forest products in tropical rain forest in Costa Rica. Ph. D. Tesis. Faculty of Natural Sciences, University of Copenhagen.
- Valverde B., O. 1998. Estructura forestal y patrones florísticos de dos bosques tropicales húmedos de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Brenesia* 49/50: 39-60.
- Wattenberg, I., S. W. Breckle & R. Ortiz Vargas. 1996. La diversidad de especies de árboles y la estructura de un bosque muy húmedo premontano en la Reserva Biológica Alberto Brenes. *Rev. Pensamiento Actual (Costa Rica)* 2: 11-19.