

Diversidad de especies arbóreas en el bosque tropical húmedo del Caribe nicaragüense siete años después del huracán Juana

Íñigo Granzow-de la Cerda¹, Nelson Zamora², John Vandermeer² y Douglas Boucher³

¹Department of Biology, University of Michigan. Ann Arbor, MI 48109-1048. EE.UU.

²Instituto Nacional de Biodiversidad. Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.

³Department of Biology, Hood College. 401 Rosemont Avenue, Frederick, MD 21701-8575. EE.UU. y Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland. Gunter Hall, Frostburg, MD 21532. EE.UU.

Recibido 5-VIII-1996. Corregido 30-IV-1997. Aceptado 24-V-1997.

Abstract: The hypothesis that catastrophic disturbance causes an increase of tree species diversity was tested, using the case of Hurricane Joan (October of 1988) in the lowland tropical rain forest of the Caribbean coast of Nicaragua. Census were carried out every year on trees of more than 3.2 cm in breast height diameter existing in study plots, 1.17 ha overall, in six localities: four that had suffered from the hurricane and two out of its range, as a control. Species area curves were calculated for each locality. The data used for this study corresponds to that collected in March and May of 1996, 7 years after the hurricane. The species richness was directly correlated with the intensity of damage for all the localities. That of Bodega, on the Kukra River, suffered the most damage and has the maximum diversity (128 species in 0.3 ha), while those of Río Kurinwás, not affected by the hurricane, had the least of all (total of 85 species in 0.3 ha).

Key words: biodiversity, competitive exclusion, disturbance, forest regeneration, hurricane, Nicaragua, species-area curves, rain forest, species richness.

Un ecosistema tan complejo y diverso como el bosque tropical húmedo, lejos de encontrarse en una situación de equilibrio, está sometido a todo tipo de alteraciones que generan constantes cambios en él. Y entre otras cosas, en su composición de especies. En las últimas décadas se ha replanteado el efecto de las perturbaciones sobre las comunidades vegetales (Levin y Payne 1974, Connell 1978, Huston 1979, Vandermeer y Perfecto 1991, Boucher *et al.* 1996). Dicho efecto puede ir desde la extinción local de especies, en las extraordinariamente intensas, a ser inapreciable en las menos. ¿Y en las de intensidad intermedia? El estudio de estas últimas y el comportamiento de los ecosis-

temas sobre las que inciden ha proliferado en los últimos años (Miller 1982, Sousa 1984, Pickett y White 1985, Petraitis *et al.* 1989, Caswell y Cohen 1991). El equilibrio en un ecosistema consistiría en que ciertas especies pasen a dominar, excluyendo a las demás mediante un proceso de competencia. Es precisamente la incidencia de perturbaciones de cierta intensidad la que detiene este proceso de exclusión competitiva, y es función de su intensidad, así como de su frecuencia. Las perturbaciones catastróficas juegan un importante papel en la preservación de la biodiversidad al eliminar la dominancia de unas pocas especies (Vandermeer *et al.* 1996).

Los bosques tropicales húmedos no son una excepción. Están sometidos a perturbaciones de todo tipo, como deslizamientos, incendios, tormentas (Browne 1949, Wyatt-Smith 1954, Blumentstock 1958, Webb 1958, Wadsworth y Englerth 1959, Sauer 1962, Stoddart 1962). La región caribeña es de suma importancia bajo esta óptica, precisamente por la frecuencia de huracanes que a ella llegan (Wadsworth y Englerth 1959, Stoddart 1962, 1965, Crow 1980, Doyle 1981, Lugo *et al.* 1983, Thomson 1983, Vandermeer *et al.* 1990, 1990a, 1995, 1996, 1996a, Boucher *et al.* 1990, 1994, 1996, Walker *et al.* 1991, Yih *et al.* 1991, Walker y Neris 1993, Vandermeer 1994, 1996, 1996a, Ferguson *et al.* 1995).

En los últimos siete años hemos venido estudiando la regeneración del bosque de bajura en la costa caribeña de Nicaragua tras la llegada del huracán Juana en octubre de 1988. Ésta fue una tormenta de gran intensidad (categoría 4) que causó enorme daño en la costa atlántica (Cortés y Fonseca 1988, Vandermeer *et al.* 1990, 1990a, 1995, 1996a, Boucher *et al.* 1990, 1996, Yih *et al.* 1991, Boucher 1992, Vandermeer 1994, 1996). Los huracanes de tal intensidad son relativamente corrientes en esa costa. Probablemente cada cien años irrumpa uno en un determinado punto de la costa mesoamericana (Boucher 1992). Sin embargo ha sido éste uno de los pocos casos registrados en que una tormenta de tan gran intensidad haya impactado una región con tal diversidad florística como es el bosque tropical húmedo de tierras bajas, lo cual ofrece la oportunidad de verificar la teoría. Según ésta, los huracanes serían responsables de un aumento temporal del número de especies (Vandermeer *et al.* 1996, Vandermeer 1996). La riqueza de especies arbóreas resultante estaría por tanto directamente correlacionada con la intensidad de la tormenta en un determinado punto, es decir, con la magnitud del daño sufrido por el bosque.

Poco después del paso del huracán se observó que la pérdida de diversidad de árboles fue insignificante. Más bien lo que se dio fue la aparición de especies adicionales, por ejemplo pioneras y heliófilas, ausentes o escasas en un bosque maduro (Vandermeer *et al.* 1990, 1990a, 1995, Yih *et al.* 1991). En contra de las predicciones, se observó que el bosque, tras la devastación causada por el huracán, no quedó convertido en una inmensa área cubierta por

vegetación secundaria, sino que al contrario, comenzó un proceso de recuperación muy rápido siguiendo una pauta que se dio en llamar "regeneración directa" (Vandermeer *et al.* 1990, 1990a, Boucher *et al.* 1990, 1996, Yih *et al.* 1991). Los árboles que quedaron en pie —aunque desmochados o seriamente dañados— comenzaron a rebrotar a lo largo de sus troncos. Las ramas de los caídos y desarraigados tomaron dominancia, desarrollándose en grosor y adquiriendo verticalidad para finalmente separarse del tronco padre y hacerse un árbol independiente. Las plántulas y vástagos jóvenes del sotobosque, al desaparecer el dosel y recibir suficiente luz, tuvieron la oportunidad de desarrollarse rápidamente.

En la actualidad el bosque está caracterizado por la presencia de dos doseles. El superior está constituido por los árboles que quedaron en pie, aunque truncados o desmochados, pero que posteriormente rebrotaron a una altura entre los 15 y 25 m. Este dosel es por tanto muy difuso y permite el paso de gran cantidad de luz. Por debajo de éste, a unos 10 m de altura, existe un segundo dosel, muy denso, probablemente tanto o más que el dosel superior en un bosque primario no perturbado. Este dosel está formado por los rebrotes de troncos caídos o de tocónes de árboles quebrados cerca de la base, por vástagos que sobrevivieron el huracán, y por nuevos individuos procedentes de semillas que tras el huracán llegaron al área mediante dispersión natural. Es precisamente en este dosel donde actualmente se está dando un intenso proceso de competencia: los árboles están creciendo rápidamente con sus copas bastante enmarañadas, "tratando" de sobrepasar unos a otros.

La densidad de árboles que forman este dosel es aproximadamente cuatro veces superior a la de antes del huracán. Tal densidad es insostenible y aproximadamente un 75% de los individuos probablemente morirá antes que este dosel bajo alcance los 25-30 m de altura —el nivel propio de un bosque maduro. Esta mortalidad, o "autorraneo", se debe a la fuertísima competencia que esperamos exista entre las entremezcladas copas de las diferentes especies.

Actualmente, al menos algunas localidades, muestran ya el inicio de la fase de autorraneo y se espera que en éstas se dé un incremento significativo en la mortalidad durante los próximos años —por efecto de la competencia entre

árboles vecinos— con la subsiguiente reducción en el número de árboles en el bosque. Esto permitirá que el dosel siga ganando altura hasta alcanzar la original (previa al huracán, alrededor de 30 m). Para entonces se espera que también el número de especies en el bosque sea aproximadamente el de antes del huracán.

MATERIALES Y MÉTODOS

Tras la irrupción del huracán Juana en la costa en octubre de 1988 se establecieron parcelas permanentes en el bosque devastado en dos localidades diferentes, una en febrero de 1989 en un lugar conocido como Bodega, al sur de la Bahía de Bluefields, sobre la margen derecha del Río Kukra, y la otra, un año más tarde, cerca de la Cooperativa Carlos Fonseca, sobre la margen izquierda del Río Kama, afluente del Río Escondido. En cada localidad se establecieron tres transectos de 100 x 10 m (por tanto abarcando un área de 3000 m² por localidad), distantes entre sí un máximo de 380 m. En 1994 se amplió el estudio a otras dos localidades, Loma de Mico, un bosque unos 5 km al este del Caño Malopí, afluente del Río Escondido, y separado de éste por una elevación, convertida en pastizal desde los años 50, que lleva ese nombre, y la otra cerca de la Cooperativa La Unión, situada al oeste de Caño Negro. En cada una de estas dos localidades se estableció una única parcela de 50 x 30 m (por tanto solo abarca un área de 1500 m²) y se procedió de idéntica manera. En marzo de 1996 se establecieron dos nuevas parcelas también de 50 x 30 m en un bosque primario no afectado por el huracán, sobre la margen izquierda del río Kurinwás, en una concesión maderera aún por explotar. Las dos parcelas, Kurinwás A y Kurinwás B, distan aproximadamente 1 km entre sí, y se analizaron separadamente (Fig. 1). Por tanto, el área censada fue de 2700 m² para Bodega, de 3000 m² para Fonseca y de 1500 m² para Loma de Mico, La Unión, y cada una de las parcelas de Kurinwás, o un total de 1.17 ha. La distancia entre las dos localidades más alejadas es de unos 120 km en latitud. Se censaron todos los árboles de 10 cm de circunferencia (3.2 cm de DAP, diámetro a la altura del pecho, 130 cm) o más incluidos en cada uno de los transectos o parcelas. Los árboles se marcaron con pintura y se clavaron placas de aluminio

numeradas. Se identificaron y mapearon, se midió su circunferencia, se registró su estado fenológico y se cuantificó la presencia de bejucos para cada pie de árbol. Las mediciones se realizaron todos los años desde su establecimiento, incorporando los individuos que alcanzaban los 3.2 cm de DAP y registrando los muertos. Los datos que se analizan para este estudio son los más recientes, correspondientes a marzo/mayo de 1996.

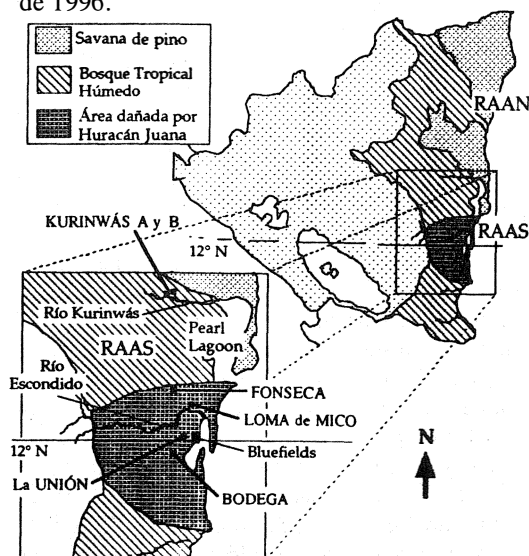


Fig. 1. Área de estudio en la costa Caribeña de Nicaragua. En el detalle de la Región Autónoma del Atlántico Sur (RAAS) se muestra el área afectada por el huracán Juana, con indicación de las localidades estudiadas.

Las cinco localidades (Fig. 1) tienen condiciones ecológicas muy distintas. Reflejan no solo la variabilidad geográfica propia de los bosques tropicales en sí, sino también el hecho de haber sufrido daños de distinta intensidad por el huracán. Dicho daño se estimó basándose en: 1) observaciones aéreas y sobre el terreno a los cuatro meses del huracán; 2) la proximidad de cada localidad a la trayectoria del ojo del Huracán Juana (Fig. 1), el cual pasó por la ciudad de Bluefields, siguiendo casi exactamente el paralelo 12° N (Cortés y Fonseca 1988); y 3) la proporción de árboles muertos a los 4 y 16 meses tras el paso del huracán para algunas de las localidades. Bodega, con sus 11° 52' N, 83° 58' W y 15 m s.n.m., se encuentra solamente a unos 14 km al sur de la trayectoria, con lo que presentó el daño más intenso. Loma de Mico, a 12° 13' N, 83° 50' W y 15 m, está ligeramente más alejada, a unos 23 km al norte de

la trayectoria. Fonseca, a $12^{\circ} 16' N$, $83^{\circ} 18' W$, está aún más al norte, a 30 km, y más tierra adentro, con lo que la intensidad del huracán estuvo más amortiguada. La Unión, a $12^{\circ} 05' N$, $83^{\circ} 52' W$ y 10 m, se encuentra 9 km al norte de la trayectoria, pero este bosque en particular queda a sotavento de una pequeña elevación al este, que en parte protegió esa parte del bosque de los vientos, y por tanto resultó menos dañada durante el huracán. Por último las dos parcelas de Kurinwás, próximas a los $12^{\circ} 52' N$, $84^{\circ} 00' W$ y entre 15 y 20 m de altitud, están situadas casi 100 km al norte de la trayectoria del centro del huracán; ambas consisten en bosque primario relativamente intacto (a no ser por algunas incursiones agrícolas de tumba y quema) que prácticamente no sufrieron el efecto del huracán.

Se tomaron todos los individuos marcados y mapeados para las parcelas de cada localidad, agrupándolos en bloques de 10 x 10 m. Se obtuvieron 30 bloques en Fonseca, 27 en Bodega (de los 30 originales, pues se tuvieron que eliminar los tres bloques del final de uno de los transectos por haber sido parcialmente destruidos por repetidas incursiones de incendios propagados desde el pantano colindante) y 15 en Loma de Mico, La Unión, y Kurinwás A y B, respectivamente. Se calculó el número de especies por área mediante adición secuencial de bloques de igual área (Palmer 1990, Condit *et al.* 1996), es decir en incrementos aleatorios de 100 m² usando un algoritmo de *bootstrap* (Stout y Vandermeer 1975) con 200 reiteraciones. Se generaron las curvas de especies/área para cada localidad.

Los testigos de los táxones estudiados se han depositado en los herbarios: HNMN (Managua), MICH e INB (Santo Domingo, Costa Rica).

RESULTADOS

El número de árboles censados entre marzo y mayo de 1996 fue de 1076 para Bodega (en 2700 m²), 1061 para Fonseca (en 3000 m²), 617 para Loma de Mico, 419 para La Unión, 232 para Kurinwás A, y 282 para Kurinwás B (en 1500 m² estas cuatro), arrojando un total de 3687 árboles de más de 3.2 cm de diámetro. Las correspondientes densidades en número de individuos por hectárea son: 3985 para Bodega,

3537 para Fonseca, 4113 para Loma de Mico, 2793 para La Unión, 1547 para Kurinwás A, y 1880 para Kurinwás B (Cuadro 1). Las densidades más bajas son con diferencia las de las dos parcelas de bosque no afectado por el huracán. El número de táxones presentes en cada una de las localidades es de: 128 en Bodega; 114 en Fonseca; 82 en Loma de Mico; 79 en La Unión; 40 en Kurinwás A, y 63 en Kurinwás B. Combinando todas las localidades el número de táxones es de 194, es decir, un promedio de 184 por hectárea. En el Cuadro 1 se da un estimado de la riqueza de especies/área para una extensión de 1500 m² y así poder comparar entre localidades con parcelas de distintos tamaños. Para Bodega y Fonseca se tomó el promedio de especies para un área correspondiente a 15 bloques de 100 m². Según este criterio, las localidades, en orden decreciente de riqueza de especies, son: Bodega, Fonseca, Loma de Mico, La Unión, Kurinwás B y Kurinwás A, si bien la diferencia entre Fonseca, Loma de Mico y La Unión no son significativas. Las especies que se reseñan en el Cuadro 1 son aquellas cuya abundancia relativa supera el 3% de los individuos para cada localidad. En la Figura 2 se muestran las curvas de especies/área de las seis localidades. En ellas se aprecia cómo Bodega es la localidad con mayor número de especies por área, mientras que las dos de Kurinwás, el bosque no afectado por el huracán, es la más pobre en especies.

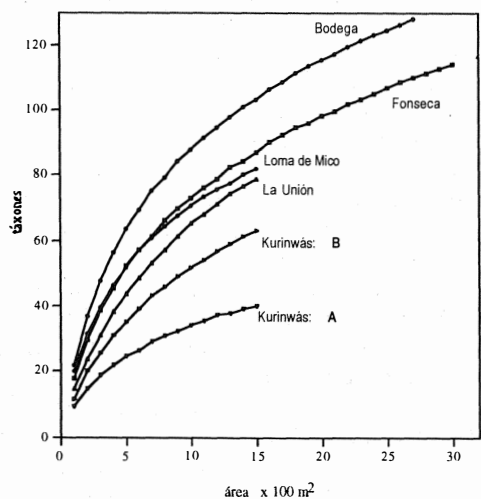


Fig. 2. Curvas de especies/área para las seis localidades de estudio.

CUADRO 1

Número de individuos de DAP ≥ 3.2 cm para las especies con abundancia relativa superior al 3% en cada una de las seis localidades de estudio. Los números en negrita indican aquellos táxones cuya abundancia supera el 10%.

Bodega *			Fonseca			Loma de Mico		
taxon	núm. indiv.en 2700 m ²	% abund. relat.	taxon	núm. indiv.en 3000 m ²	% abund. relat.	taxon	núm. indiv.en 1500 m ²	% abund. relat.
<i>Vochysia ferruginea</i> Mart. VOCHYS.	95	8.8	<i>Croton smithianus</i> Croizat EUPHORB.	98	9.2	<i>Miconia prasina</i> Triana MELAST.	77	12.5
<i>Miconia prasina</i> Triana MELAST.	70	6.5	<i>Miconia prasina</i> Triana MELAST.	66	6.2	<i>Astrocaryum alatum</i> Loomis AREC.	74	12.0
<i>Cupania glabra</i> Sw. SAPIND.	58	5.4	<i>Cupania glabra</i> Sw. SAPIND.	64	6.0	<i>Guettarda combsii</i> Urb. RUB.	63	10.2
<i>Croton smithianus</i> Croizat EUPHORB.	54	5.0	<i>Vochysia ferruginea</i> Mart. VOCHYS.	62	5.8	<i>Cupania glabra</i> Sw. SAPIND.	31	5.0
<i>Rinorea squamata</i> S.F. Blake VIOL.	54	5.0	<i>Goethalsia meiantha</i> Burret TIL.	54	5.1	<i>Vochysia ferruginea</i> Mart. VOCHYS.	26	4.2
<i>Qualea paraensis</i> Ducke VOCHYS.	42	3.9	<i>Astrocaryum alatum</i> Loomis AREC.	47	4.4	<i>Guatteria recurvisepala</i> R.E. Fries ANNON.	24	3.9
<i>Isertia haenkeana</i> DC. RUB.	34	3.2	<i>Galipea granulosa</i> J.A. Kallunki RUT.	46	4.3	<i>Inga cocleensis</i> Pittier MIMOS.	21	3.4
			<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol. MOR.	39	3.7	<i>Isertia haenkeana</i> DC. RUB.	20	3.2
			<i>Rinorea squamata</i> S.F. Blake VIOL.	38	3.6	<i>Hirtella guatemalensis</i> Standley CHRYSOB.	19	3.1
			<i>Isertia haenkeana</i> DC. RUB.	38	3.6			
			<i>Guatteria recurvisepala</i> R.E. Fries ANNON.	33	3.1			
Nº total indiv. ≥ 3.2 cm DAP: en 2700 m ²	1076			1061			617	
densidad, indiv./ ha:	3985.1			3536.7			4113.3	
núm. de táxones: en 1500 m ²	103.4 †			87.1 †			82	
en 3000 m ²	128 *			114			—	
táxones/indiv. en la localidad	0.119			0.107			0.133	

* El total del área en Bodega es en realidad de 2700 m², pues los últimos 30 m de uno de los transectos de 100 x 10 m quedaron afectados por incendios.

† Los valores para número de táxones en Bodega y Fonseca resultan de la suma del promedio de 200 combinaciones, tomadas al azar, de 15 bloques de 100 m² cada uno.

CUADRO 1 (cont.)

Número de individuos de DAP ≥ 3.2 cm para las especies con abundancia relativa superior al 3% en cada una de las seis localidades de estudio. Los números en negrita indican aquellos táxones cuya abundancia supera el 10%.

La Unión			Kurinvás - A			Kurinvás - B		
taxon	núm. indiv. en 1500 m ²	% abund. relat.	taxon	núm. indiv. en 1500 m ²	% abund. relat.	taxon	núm. indiv. en 1500 m ²	% abund. relat.
<i>Dendropanax arboreus</i> Decne. & Planch.	84	20.0	<i>Faramaea occidentalis</i> A. Rich.	54	23.3	<i>Rinorea squamata</i> S.F. Blake	39	13.8
ARAL.			RUB.			VIOL.		
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	37	8.8	<i>Rinorea squamata</i> S.F. Blake	30	12.9	<i>Galipea granulosa</i> J.A. Kallunki	35	12.4
MOR.			VIOL.			RUT.		
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	27	6.4	<i>Zygia</i> sp.	22	9.5	<i>Christiana africana</i> DC.	20	7.1
EUPHORB.			MIMOS.			TIL.		
<i>Casearia arborea</i> Urb.	26	6.2	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) B. Hammel	21	9.1	<i>Mabea occidentalis</i> Benth.	19	6.7
FLACOURT.			CLUS.			EUPHORB.		
<i>Piper auritum</i> H. B. & K.	24	5.7	<i>Malouetia guatemalensis</i> (Müll.Arg.) Standl.	13	5.6	<i>Tetragastris panamensis</i> Kuntze	19	6.7
PIPER.			APOCYN.			BURS.		
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	22	5.3	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.	10	4.3	<i>Amaioua corymbosa</i> H. B. & K.	17	6.0
FLACOURT.			RUB.			RUB.		
<i>Gutteria diospyroides</i> Baill.	20	4.8	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	8	3.4	<i>Hirtella guatemalensis</i> Standley	11	3.9
ANNON.			CAESALP.			CHRYSOB.		
<i>Lacistema aggregatum</i> Rusby	18	4.3						
FLACOURT.								
Nº total indiv. ≥ 3.2 cm DAP:	419			232			282	
densidad, indiv./ ha:	2793.3			1546.7			1880	
núm. de táxones:								
en 1500 m ²	79			40			63	
en 3000 m ²	—			—			—	
táxones/indiv. en la localidad	0.188			0.172			0.223	

Total individuos: 3687

Total táxones: 194 en las 6 localidades (= 1.17 ha) o bien, 184 táxones/ha

* El total del área en Bodega es en realidad de 2700 m², pues los últimos 30 m de uno de los transectos de 100 x 10 m quedaron afectados por incendios.

† Los valores para número de táxones en Bodega y Fonseca resultan de la suma del promedio de 200 combinaciones, tomadas al azar, de 15 bloques de 100 m² cada uno.

En las Figs. 3 y 4 se muestran las curvas para cada uno de los transectos de Bodega y Fonseca, respectivamente, junto con la curva para los tres transectos combinados. En la Figura 5 lo mismo para Kurinwás con sus dos parcelas.

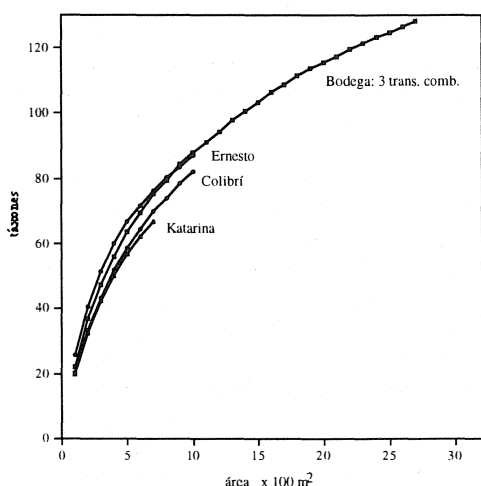


Fig. 3. Curvas de especies/área para Bodega. Se representan las curvas para cada

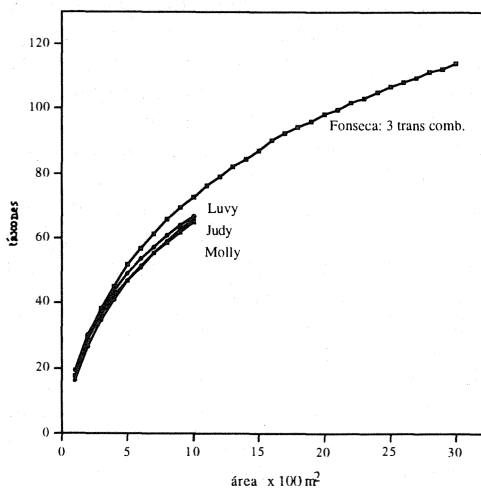


Fig. 4. Curvas de especies/área para Fonseca. Se representan las curvas para cada uno de los tres transectos ("Judy", "Luvy" y "Molly") por separado y la combinación de los tres.

Puede observarse como tanto para Bodega (Fig. 3) como Fonseca (Fig. 4) no existen diferencias significativas entre las curvas para cada transecto por separado ni con la de los tres

combinados. Sin embargo las curvas de las dos parcelas de Kurinwás por separado difieren ostensiblemente entre sí (Fig. 5).

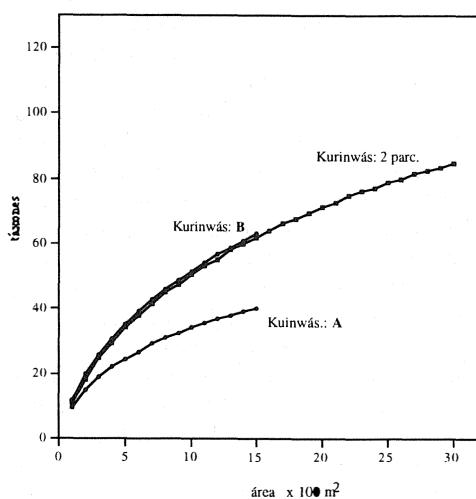


Fig. 5. Curvas de especies/área para Kurinwás. Se representan las curvas de cada una de las dos parcelas (A y B) por separado y la combinación de las dos.

DISCUSIÓN

Tal como muestran las curvas de especies/área, puede observarse que éstas siguen en trayectoria ascendente, al menos en cinco de las seis localidades, por tanto aún estamos lejos de alcanzar el punto en que podemos estimar la riqueza en especies para cualquiera de las localidades. El número de especies que hallamos es relativamente alto, a pesar que hemos sido conservadores a la hora de segregar táxones. En Bodega se encuentra la mayor riqueza de especies, con 128 táxones en algo más de 1/4 de hectárea. No obstante, el método de adición secuencial (y aleatoria) de cuadrados de igual área se considera que sobreestima la riqueza de especies con respecto al de cuadrados encajados de área progresivamente superior (Palmer 1990, Condit *et al.* 1996).

Existe cierta disparidad en la riqueza de especies entre las diferentes localidades pero puede observarse la correlación entre ésta y la intensidad del daño causado por el huracán (estimado a partir de la distancia de cada localidad al centro de su trayectoria y de la mortalidad de árboles a los cuatro meses del huracán para Bo-

dega y Fonseca). Esto confirma nuestra hipótesis sobre el efecto favorable que las perturbaciones catastróficas tienen sobre el incremento inicial de la diversidad (Vandermeer *et al.* 1990a, 1995, 1996, Yih *et al.* 1991). Se ha tomado en consideración el hecho que en Bodega y Fonseca los datos provienen de transectos que se hallan a cierta distancia entre sí, pudiendo reflejar, por un lado diferencias en forma del área muestreada —transectos de 100 x 10 m, más alargados que las parcelas de Loma de Mico, La Unión y Kurinwás— (Condit *et al.* 1996), así como diferencias en la diversidad β , por encontrarse las áreas separadas en Bodega y Fonseca, o contiguas en parcelas únicas de 50 x 30 m de las demás localidades. Para verificar esto es por lo que se analizan las curvas de especie/área para cada uno de los transectos de que constan Bodega y Fonseca (Figs. 3 y 4). Éstas muestran que en ambos casos las curvas individuales para transectos de 1000 m² difieren poco entre sí, al igual que de la curva para los tres transectos combinados en cada localidad. Por otro lado, cada transecto de 1000 m² (el tercero de solo 700 m²) de Bodega contiene 87, 82 y 67 especies, respectivamente (67 y 64% los dos primeros del total de 128 en Bodega); los de Fonseca 65, 66 y 67 (57-58% del total de 114 en Fonseca). Cuando se consideran las parcelas de 1500 m² de Loma de Mico y La Unión como tres transectos contiguos de 500 m² cada uno, se cuentan 50, 50 y 52 especies (61- 63% del total de 82 para Loma de Mico); y 39, 41 y 46 (49- 58% del total de 79 para La Unión). Esto muestra que si la diversidad β (debida a que los transectos, están separados unos 200 m entre sí en Bodega y Fonseca) pudiera hacer sobreestimar la riqueza de especies con respecto a las otras localidades, lo hace de forma insignificante, ya que la heterogeneidad existente dentro de las parcelas de Loma de Mico y La Unión es igualmente elevada.

El caso de Kurinwás (fuera del área dañada por el huracán) es muy diferente. Las dos parcelas (A y B) distan casi un kilómetro entre sí, y la composición florística de ambas es muy diferente. Analizadas las curvas de especie/área para ambas se observó también una gran disparidad entre ellas (Fig. 5). Esto ratifica que, en el uno de los tres transectos (“Colibrí”, “Ernesto” y “Katarina”) por separado y la combinación de los tres. caso de Kurinwás, es adecuado nuestro criterio de analizar las dos parcelas por separa-

do (al contrario que los transectos de Bodega y Fonseca).

Trancurridos siete años desde la llegada del huracán, una vez superada la etapa de construcción (Boucher *et al.* 1994, 1996, Vandermeer *et al.* 1995, 1996), podemos hacernos una mejor idea del curso que seguirá el bosque en su desarrollo y cómo intervienen las fuerzas que lo conforman —concretamente, la competencia. Es posible que en lugares como Bodega el bosque se encuentre ahora en su máximo en cuanto a riqueza de especies. Bodega es la localidad que con mayor intensidad sufrió el efecto del huracán. Además de los datos meteorológicos (Cortés y Fonseca 1988), contamos con los censos correspondientes a los meses que siguieron al huracán (Vandermeer *et al.* 1990, Yih *et al.* 1991) y la comparación de mortalidades tras el huracán entre Bodega (28% a los 4 meses y 64% a los 16) y una localidad abandonada en 1993, Delicias (13% a los 4 meses y 51% a los 16), más distante de la trayectoria del ojo del huracán, 13 km al este y a la misma latitud que Fonseca (Boucher *et al.* 1996), y también algo más distante que Loma de Mico. Bodega está por tanto en un estadio más “atrasado” en el proceso regenerativo; es decir, en las etapas de reconstrucción, probablemente aún a varios años de la etapa de autorraleo en que será la competencia entre especies la que actuará, reduciendo no solo el número de individuos, sino también el de especies. Kurinwás es un ejemplo del tipo de bosque que eventualmente llegaría a ser. Como era de esperar en un bosque no perturbado (al menos por bastantes años), la densidad en número de individuos en Kurinwás es de un 40% a un 50% la de Bodega y Fonseca siete años después del huracán, y la riqueza de especies entre un 40% y un 60% la de Bodega.

En Bodega ninguna especie tiene una abundancia relativa que alcance el 10%. La de mayor número de individuos es *Vochysia ferruginea*, con un 8.8%, una especie que no rebrotó, y que sin ser “pionera” es de crecimiento muy rápido (Yih *et al.* 1991, Vandermeer *et al.* 1991, 1996a), siendo su abundancia clara consecuencia de la acción del huracán. La siguiente especie más abundante es *Miconia prasina*, una heliófila, con un 6.85%, seguida de *Cupania glabra* y *Rinorea squamata*, dos especies propias de sotobosque maduro, y *Croton smithianus*, una pionera. Las tres justo llegan al 5% de abundancia relativa. Fonseca, Loma de Mi-

co y La Unión tienen una riqueza de especies significativamente menor (87, 82 y 79 especies en 1500 m², respectivamente). Estas localidades fueron menos dañadas por el huracán, por encontrarse las dos primeras a 30 y 23 km, respectivamente al norte de la trayectoria seguida por el ojo del huracán. Las especies más abundantes son, respectivamente, *C. smithianus* en Fonseca, con un 9.8% de abundancia relativa, y *M. prasina* y la palma *Astrocaryum alatum* en Loma de Mico, ambas en torno al 12%. En Fonseca otras dos especies, *M. prasina* y *C. glabra*, llegan al 6%, mientras en Loma de Mico *Guettarda combsii*, otra pionera, tiene una abundancia relativa del 10.2%. Lo más característico de La Unión, por otro lado, es la muy alta abundancia relativa (20%) de *Dendropanax arboreus*, una especie propia de bosque maduro. Esto es algo sin precedente en ninguna de las localidades afectadas por el huracán. Le sigue *Cecropia obtusifolia*, una pionera, con casi un 9%, y detrás *Hyeronima alchorneoides* con un 6.4% y *Casearia arborea* con un 6.2%, ambas especies propias de bosque maduro. Por último, las características del bosque de Kurinwás son las típicas de un bosque primario que no ha sufrido perturbación a gran escala: el dosel a unos 30 m de altura, con claros que se van cerrando, y un sotobosque ralo. La densidad de árboles es con diferencia la más baja de todas las localidades, pero, con sus 85 especies entre las dos parcelas, comprada con las 128 de Bodega y las 114 de Fonseca para el mismo área, también es pobre en especies. Las especies más abundantes en Kurinwás son propias de bosque maduro, en concreto las de sotobosque, tolerantes a la falta de luz. Tres especies superan el 12% de abundancia relativa (Cuadro 1): *Faramea occidentalis*, con un 23.3% en la parcela A, seguido de *R. squamata*, alrededor del 13% tanto en la parcela A como B, y *Galipea granulosa*, con el 12.4% en parcela B. La parcela A puede considerarse dominada por *F. occidentalis*. La correlación entre intensidad de la perturbación y diversidad de especies confirma por tanto nuestras observaciones anteriores con respecto a tasas de crecimiento (Vandermeer *et al.* 1996a).

Es interesante el hecho de ser Loma de Mico la localidad con mayor densidad de árboles, a pesar de estar dominada por *A. alatum*, una palma de poca estatura y frondes anchas y poco divididas —a la cual consideramos heliófila da-

da su amplitud de hábitats, desde borde de bosque, bosque secundario, hasta bosque maduro— que forma un dosel bajo muy denso. Por otro lado, la menor riqueza de especies entre las que sufrieron el huracán se da en La Unión. Esto posiblemente se deba a que, en primer lugar, el bosque de tierra firme constituye una isla, rodeada de pantano, pastos y el mismo río, Caño Negro, al SE. En segundo lugar, este bosque se encuentra protegido, a sotavento de una pequeña elevación de unos 30 m, entre la parcela y el río, la cual probablemente redujera la intensidad de las ráfagas más fuertes del huracán. Es cierto que la parcela de estudio en esta localidad no se estableció hasta 1994, con lo cual no pudimos cuantificar en su momento la intensidad del daño que causara el huracán. El aspecto más peculiar de esta parcela es la dominancia en número de individuos de *D. arboreus*. Ésta es una especie propia de bosque maduro, común en la mayoría nuestras localidades, pero en ninguna de las afectadas por el huracán, especie alguna alcanza la abundancia relativa de *D. arboreus* en La Unión (20%). Podría decirse que este bosque está francamente dominado por *D. arboreus*, sin que ninguna otra se le aproxime en abundancia. No obstante, a pesar de su 6.4% de abundancia relativa, *H. alchorneoides* constituye gran parte del dosel difuso alto remanente de antes del huracán. Los individuos de *H. alchorneoides* toleraron relativamente bien el huracán, y aunque algunos fueron tumbados, a juzgar por los que aún quedan en pie, esta especie debió ser al menos co-dominante antes del huracán. Esta es por tanto la especie dominante en cuanto a biomasa y cobertura, debido a la alta proporción de árboles de gran porte, los cuales probablemente hayan estado proporcionando mayor cobertura al sotobosque que en otras localidades. El hecho de existir dicha cubierta algo más cerrada puede explicar también la menor densidad de individuos en esta localidad, ya que la mayoría de los individuos actuales provienen de vástagos que se desarrollaron después que quedara destruido el dosel. La combinación de estos factores: aislamiento, protección del huracán, co-dominancia de *H. alchorneoides*, hace de La Unión un bosque atípico de entre los que consideramos dañados por el huracán. No obstante, en La Unión no faltan los pioneros como *C. obtusifolia* y *Piper auritum* (8.9 y 5.7% de abundancia relativa, respectivamente). Esto último

también confirma nuestra hipótesis de que es precisamente la perturbación la que detiene el proceso de exclusión competitiva por la que ciertas especies (en este caso *D. arboreus*, y tal vez *H. alchorenooides*) acaban dominando la comunidad, en última instancia reduciendo la diversidad por extinción de otras (Vandermeer 1996, Vandermeer *et al.* 1996).

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo fue posible gracias a dos becas de la Fundación Nacional de Ciencia (NSF) de los EE.UU., números DSR-8971768 y DEB-9524061, a John Vandermeer. Ésta es una contribución del Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, Universidad de Maryland. Agradecemos la ayuda brindada por el Centro de Investigación y Documentación de la Costa Atlántica en Bluefields y a todo su personal, así como la inestimable ayuda de alumnos y colegas participantes en las diferentes ediciones de los cursos campo organizados por CIDCA y la Universidad de Michigan en la recolección de datos, especialmente a Fátima Obregón e Ivette Perfecto. A Milton Castrillo, Ray Garth y Ernesto Lemos agradecemos su ayuda con las identificaciones y a Andy Kaufmann el diseño del programa que ejecutó el algoritmo.

RESUMEN

Se prueba la hipótesis acerca del efecto que las perturbaciones catastróficas tienen sobre el incremento en diversidad de especies arbóreas usando el caso del Huracán Juana, de 1988, en el bosque tropical húmedo de tierras bajas de la costa caribeña de Nicaragua. Se censaron todos los árboles de más de 3.2 cm de DAP existentes en parcelas de estudio que suman un total de 1.17 distribuidas en seis localidades: cuatro que sufrieron el huracán y dos fuera del área de impacto. Se calcularon las curvas de especies/área para cada localidad. La riqueza de especies resultó estar directamente correlacionada con la intensidad del daño para todas las localidades. La de Bodega, en el Río Kukra, fue la que sufrió mayor daño, y tiene la máxima diversidad (128 especies en 0.3 ha), mientras que las del Río Kurinwás, no afectadas por el huracán, presentan la mínima de todas (total de 85 especies en 0.3 ha).

REFERENCIAS

- Blumenstock, D. I. 1958. Typhoon effects at Jaluit atoll in the Marshall islands. *Nature* 182: 1267-1269.
- Boucher, D. 1992. En la Costa, ¿un huracán cada siglo? *Wani (Managua)* 12: 32-34.
- Boucher, D., J. H. Vandermeer, M. A. Mallona, N. Zamora & I. Perfecto. 1994. Resistance and resilience in a directly regenerating rainforest: Nicaraguan trees of the Vochysiaceae after hurricane Joan. *Forest Ecol. and Managment* 68: 127-136.
- Boucher, D., J. H. Vandermeer, M. A. Mallona, N. Zamora, I. Perfecto & I. Granzow-de la Cerda. 1996. Mortalidad masiva y retardada de árboles después del huracán Juana. *Wani (Managua)* 19: 38-42.
- Boucher, D., J. H. Vandermeer, K. Yih & N. Zamora. 1990. Contrasting hurricane damage in tropical rainforest and pine forest. *Ecology* 71: 2022-2024.
- Browne, F. G. 1949. Storm forest in Kelantan. *Malayan Forester* 12: 28-33.
- Caswell, H. & J.E. Cohen. 1991. Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition, and heterogeneity. In J. Kolasa (ed.) *Ecological Heterogeneity*, pp. 97-122. Springer-Verlag, Nueva York.
- Condit, R., S.P. Hubbell, J.V. Lafrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. Foster & P.S. Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *J. Ecol.* 84: 549-562.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cortés Domínguez, G. & R. Fonseca López. 1988. *El Ojo Maldito*. Nueva Nicaragua. Managua. 254 pp.
- Crow, T. R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12: 42-55.
- Doyle, T. W. 1981. The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest: An application of a tropical forest succession model. In West, D. C., H. H. Shugart, and D. B. Botkin. (eds.) *Forest Succession: Concepts and Applications*. pp. 56- 73. Springer-Verlag, Berlín.
- Ferguson, B., D.H. Boucher, M. Pizzi & C. Rivera. 1995. Recruitment and decay of a pulse of *Cecropia* in Nicaraguan rain forest damaged by hurricane Joan: relation to mutualism with *Azteca* ants. *Biotropica* 27: 455-460.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.

- Levin, S.A. & R.T. Payne. 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 71: 277-1947.
- Lugo, A. E., M. Applefield, D.J. Pool, & R.B. McDonald. 1983. The impact of Hurricane David on forests of Dominica. *Can. J. For. Res.* 13: 201-211.
- Miller, T. E. 1982. Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *Am. Nat.* 120: 533-536.
- Palmer, M.W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.
- Petraitis, P.S., R.A. Latham & R.A. Niesenbaum. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *Quart. Rev. Biol.* 64: 393-418.
- Pickett, S. T. A. & P. S. White. (ed.) 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press. Nueva York. 472 pp.
- Sauer, J.D. 1962. Effects of recent tropical cyclones on the coastal vegetation of Mauritius. *J. Ecol.* 50: 275-290.
- Stoddart, D. R. 1962. Catastrophic storm effects on the British Honduras reefs and cays. *Nature* 196: 512-515.
- Stoddart, D. R. 1965. Re-survey of hurricane effects on the British Honduras reefs and cays. *Nature* 207: 589-592.
- Stout, J. & J. Vandermeer. 1975. Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *Am. Nat.* 109: 263-280.
- Thompson, D. A. 1983. Effects of Hurricane Allen on some Jamaican forests. *Commonw. For. Rev.* 62: 107-115.
- Vandermeer, J. H. 1994. Effects of Hurricane Joan on the palm understory of the Caribbean coast rainforest of Nicaragua. *Principes* 38: 182-189.
- Vandermeer, J. H. 1996. Disturbance and neutral competition theory in rain forest dynamics. *Ecol. Modell.* 85: 99-111.
- Vandermeer, J. H., D. Boucher, I. Perfecto & I. Granzow-de la Cerda. 1996. Theory of periodic disturbance and preservation of species diversity: evidence from the rain forest in Nicaragua subsequent to hurricane Joan. *Biotropica* (en prensa).
- Vandermeer, J. H., D. Boucher, I. Perfecto, D. Roth, T. Will & K. Yih. 1990. El bosque devastado de Bluefields. *Wani (Managua)* 8: 60-73.
- Vandermeer, J.H., I. Granzow-de la Cerda & D.H. Boucher. 1996a. Contrasting post-hurricane growth rates of eighteen tree species from the Caribbean lowlands of Nicaragua. *Biotropica* 28 (en prensa).
- Vandermeer, J. H., M. A. Mallona, D. Boucher, I. Perfecto & K. Yih. 1995. Three years of ingrowth following catastrophic hurricane damage on the Caribbean Coast of Nicaragua: evidence in support of the direct regeneration hypothesis. *J. Trop. Ecol.* 11: 465-471.
- Vandermeer, J. H. & I. Perfecto. 1991. Los bosques del Caribe de Nicaragua tres años después del huracán Juana. *Wani (Managua)* 11: 79-102.
- Vandermeer, J. H., N. Zamora, K. Yih & D. Boucher. 1990a. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. *Rev. Biol. Trop.* 38: 347-359.
- Wadsworth, F. H. 1951. Forest management in the Luquillo mountains. *Caribbean Forester* 12: 93-114.
- Walker, L. R., N.V.L. Brokaw, D.J. Lodge & R.B. Waide (eds.) 1991. Ecosystem, plant, and animal responses to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23: 313-521.
- Walker, L. R. & L. E. Neri. 1993. Posthurricane seed rain dynamics in Puerto Rico. *Biotropica* 25: 408-418.
- Webb, L. J. 1958. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain forests, north Queensland. *Australian J. Bot.* 6: 220-228.
- Wyatt-Smith, J. 1954. Storm forest in Kelantan. *Malayan Forester* 17: 5-11.
- Yih, K., D. H. Boucher, N. Zamora & J. H. Vandermeer. 1991. Recovery of the rain forest of southeastern Nicaragua after destruction by Hurricane Joan. *Biotropica* 23: 106-113.