

Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana

John Vandermeer

Department of Biology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA.

Nelson Zamora

Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

Katherine Yih

Centro de Investigaciones y Documentación de la Costa Atlántica, Managua, Nicaragua.

Douglas Boucher

Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies University of Maryland, 12908 Evanson St., Rockville MD 20853, USA.

(Rec. 28-IX-1989. Acep. 24-I-1990)

Abstract: We visited six sites in the Autonomous Region of the South Atlantic near Bluefields, Nicaragua, which had been dramatically damaged by Hurricane Joan in October of 1988. In a sampled area of 4000 m², we encountered 374 individuals of 77 species of trees of which 27.2 % had fallen and 53.2 were snapped. Almost all the individual that were standing had resprouted (94.5 %), as had the majority of the snapped trees, and, yet more surprisingly, the majority of the fallen trees (65.3 %) had also sprouted. A total of 37 species of seedlings were encountered in 40 subquadrats of 2m X 2m. Almost all of these species exits as adults in the larger quadrats or surrounding forest.

Our observations suggest a rejection of the common hypothesis that a catastrophic disturbance initiates secondary succession characterized by the domination of pioneer species. After damage of a hurricane of great magnitude, the process of recuperation of the forest appears to be characterized by "direct regeneration", rather than secondary succession, in such a way that the diversity of species is maintained equal to what it was before.

Key words: hurricane disturbance, secondary succession.

La importancia de los disturbios periódicos como fuerza organizadora de las comunidades naturales ha sido reconocida en la literatura ecológica (Miller 1982, Mooney and Gordon 1983, Sousa 1984 y Pickett and White 1985). Algunos ecosistemas son organizados por incendios periódicos (Mutch 1970, Mooney *et al.* 1981, Williamsom y Black 1981). En bosques, la caída de árboles crea claros en los cuales comienza un proceso de sucesión en pequeña escala. Se ha argumentado que este proceso posiblemente contribuye a la alta diversidad de las selvas tropicales (Hartshorn 1978, Ehrenfield 1980, Orians 1982, Denslow 1984 y Brokaw 1987). En el ecosistema de las intermareas los troncos de los árboles que llegan

flotando y golpean la costa causan disturbios que mantienen la alta diversidad que lo caracteriza (Dayton 1971, Underwood y Denley 1984). Los derrumbes ocasionales pueden crear un disturbio tan grande que la comunidad original tarda mucho en recuperarse (Flaccus 1959 y Garwood *et al.* 1979). Podrían citarse muchos otros ejemplos.

Se sabe que el daño catastrófico causado por los vientos determina ciertas características estructurales de los bosques en las zonas templadas, en particular el noreste de los Estados Unidos. Usando inventarios forestales anteriores, se ha determinado el patrón de daños y se ha argumentado que el daño ocasionado por vientos, probablemente huracanados, ha sido

importante en la estructuración de los bosques de los estados de Maine (Lorimer 1977) y Massachusetts (Spur 1956, Oliver y Stevens 1977) en el este de los Estados Unidos. Canham y Loucks (1984) y Dunn *et al.* (1983) argumentaron que el daño catastrófico ocasionado por vientos asociado con tormentas fue responsable de la estructura de los bosques del norte de Wisconsin, algo sugerido anteriormente por Stearns (1949).

Ya que los huracanes (tifones o ciclones) son más frecuentes en áreas tropicales, es de esperar que estos sean todavía más importantes en la organización de los bosques tropicales. Aunque hay algunos estudios cuantitativos del daño de huracanes en la vegetación de las áreas lluviosas, no selváticas, (*e.g.* plantaciones de palma de coco, matorrales de islas, vegetación de playas) (Blumenstock 1958, Blumenstock *et al.* 1961, Fosberg 1961, Saver 1962, Stoddart 1962, 1963, 1964 y Woodroffe 1983), y de bosques tropicales de islas (Lugo *et al.* 1983, Weaver 1986, 1989), nunca se ha hecho un estudio cuantitativo del daño a gran escala por vientos huracanados ni de su proceso de recuperación en la vegetación de una selva diversa de tierra continental.

La literatura extensa sobre 1) la dinámica de los claros de luz (Williamsom 1975, Hartshorn 1978, Ehrenfield 1980, Orians 1982, Denslow 1984 y Brokaw 1984), 2) los disturbios como una fuerza importante en la estructuración de las comunidades (Gómez-Pompa *et al.* 1972, Connel 1978, Huston 1979, Crow 1980 y Pickett y White 1985), y 3) el daño a la vegetación ocasionado por tormentas (Webb 1958, Wood 1970, Whitmore 1974 y Doyle 1981), sugiere sólidamente un conjunto de ideas poco controversiales. Mientras que los detalles varían según el autor, la estructura básica del argumento está relativamente bien aceptada. Un disturbio, usualmente la caída de un árbol, y ocasionalmente un evento catastrófico como un huracán o un derrumbe, inicia un proceso de sucesión en el cual la vegetación original es destruida localmente y ciertas especies pioneras colonizan al área, ésta vuelve a una condición similar a la original. Aunque hay una diversidad de opiniones sobre el proceso de recuperación (Whitmore 1974, Connel 1978, Hartshorn 1978, Huston 1979, Denslow 1980, 1985 y Brokaw 1985, 1985a), hay un acuerdo general de que el disturbio inicia un proceso de sucesión secundaria, (Figura 1) y que las especies pioneras, al menos

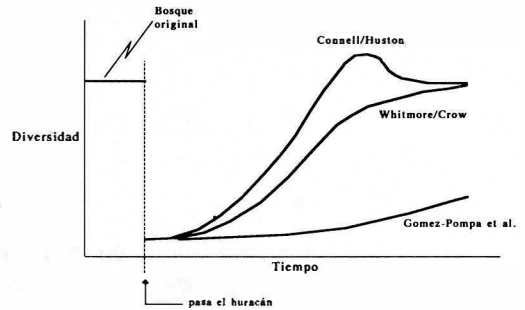


Fig. 1. Algunas hipótesis sobre la regeneración de diversidad después de un evento catastrófico.

por un tiempo, dominan al área afectada. A pesar de las diferencias de opiniones, hay una suposición consistente de que la diversidad de especies es reducida drásticamente después de un evento catastrófico (*e.g.* huracán).

Nosotros cuestionamos esta suposición. Basándonos en observaciones sobre la destrucción causada por el huracán Juana en Nicaragua, proponemos la hipótesis alternativa de la "regeneración directa". Esta hipótesis plantea que después del daño catastrófico ocasionado por un huracán, el proceso de recuperación está caracterizado por el crecimiento de especies del bosque primario, no de especies pioneras. Esta regeneración ocurre en forma de rebrotación epicórmica y de crecimiento de plántulas que están en el suelo antes del huracán. Esta nueva hipótesis es consistente con las observaciones de Putz y sus colaboradores (Putz *et al.* 1983; Putz y Brokaw 1989), y con las ideas de Feinsinger, a pesar de que Feinsinger presentó sus ideas en una forma jocosa (Feinsinger 1989).

El huracán Juana azotó la costa caribeña de Nicaragua el 22 de octubre de 1988, sobre el paralelo 12, exactamente la latitud de la ciudad de Bluffields, donde sus vientos de más de 200 Km/hora, destruyeron más del 90 % de las casas. En el área aledaña existe el bosque tropical húmedo más grande de América Central. En 1971 el huracán Irene azotó la costa al sur del área afectada por Juana, indicando que los huracanes, aunque no son tan comunes como, en Las Antillas (Weaver 1989, Howard 1962, Tomblín 1981), son relativamente comunes en la región. Se puede estimar de los datos presentados por Weaver (1986) que un huracán toca la isla de Puerto Rico aproximadamente cada 17-18 años; mientras que Boucher (1989) estimó

que éstos tocan la costa caribeña de Nicaragua cada 101 años. En el caso del huracán Juana, aproximadamente 300,000 a 500,000 hectáreas de selva lluviosa fueron afectadas intensamente, entre Bluefields y Rama, extendiéndose unos 50 Km de la costa (Figura 2).

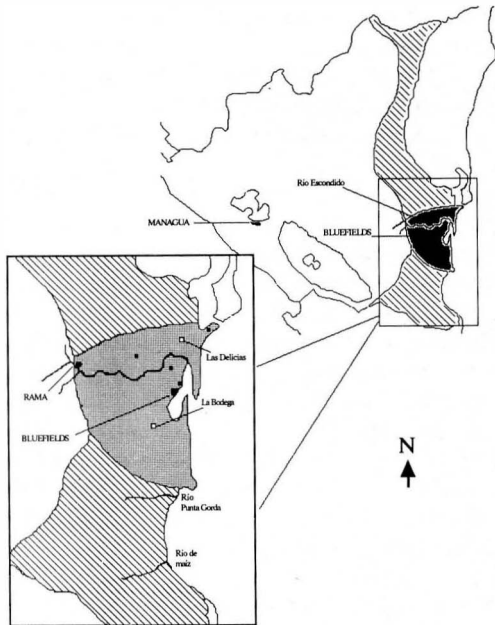


Fig. 2. Área del estudio: extensión aproximada del bosque tropical húmedo de tierras bajas (área con líneas diagonales), área del daño del huracán (área sombreada), y sitios donde se encuentran las parcelas de estudio (los cuadros negros indican los sitios donde solamente se obtuvieron datos cualitativos, el resto es la ubicación de las parcelas permanentes).

MATERIAL Y METODOS

A mediados de febrero de 1989, cuatro meses después del huracán, visitamos los siguientes seis sitios de la Región Autónoma del Atlántico Sur, cerca de Bluefields: 1) el bosque que colinda al sur con la plantación de palma africana (cerca de Kukra Hill), al norte con el río Nari y al oeste con el río Kama, 2) el bosque al sur del río Kukra abajo, 3) el pinar al sureste de Laguna de Perlas, 4) el bosque al este del Río Kama, frente al asentamiento Sam Brown, 5) un bosque pantanoso en Caño Negro cerca de Bluefields, y 6) los manglares de la desembocadura del Río Escondido, frente a Pesca Nica (Figura 2). En todos los sitios la observación fue cualitativa, mientras en los sitios 1 y 2 fue, además, cuantitativa.

En Las Delicias (Sitio 1) y La Bodega (Sitio 2) se hizo un censo periódico. Las Delicias está en el borde del área

dañada, mientras La Bodega está más al centro. En ambos sitios establecimos dos parcelas permanentes de 100 X 10 m, ubicadas de manera que incluyeran el bosque. Esperamos que los dos sitios representen el bosque de tierra firme de la cuenca del Río Escondido y Río Kukra, y que las dos parcelas permanentes dentro de cada sitio representen el bosque aledaño.

En cada parcela permanente se anotó para cada dicotiledónea de más de 5 cm de diámetro: la especie, la ubicación de la base dentro de la parcela, el diámetro, la altura, la condición (caído, truncado, en pie), y si tenía rebrotes o no. En diez subparcelas de 2 m X 2 m distribuidas regularmente a lo largo de cada transecto se identificaron y se contaron las plántulas de 1 m ó menos de altura. Para caracterizar el sotobosque, muestrearemos las monocotiledóneas en una subparcela de 100 m X 5 m, apuntando para cada individuo de más de 0.5 m: la especie (todas eran palmas), la ubicación, la altura, el número de tallos y si se encontraba viva o muerta.

RESULTADOS

Arboles. Nuestro censo confirmó varios informes anteriores en cuanto a la magnitud del daño. En el área muestreada, de 4000 m², se encontraron 374 individuos de 79 especies. De estos individuos, 27.2 % habían caído y 53.2 % estaban truncados, dejando solamente 19.5 % en pie con algunas ramas (Cuadro 1). El dosel se hallaba en el suelo, constituyendo una capa profunda e irregular.

Por otro lado, 288 de los 374 individuos (77 %) habían rebrotado a lo largo del fuste (Cuadro 1), probablemente como una reacción a la luz y/o la falta de agua (Blake 1983). Casi todos los individuos en pie habían rebrotado (94.5 %) así como la mayor parte de los truncados (76.4 %); y más sorprendente aún, los caídos en su mayoría (65.7 %) habían rebrotado (Cuadro 1).

También se observó una relación entre el diámetro del tronco y la supervivencia. La supervivencia fue más alta para los individuos de menos y mayor diámetro que para los de diámetro medio (Fig. 3). Podría ser que estos últimos no son lo suficientemente flexibles como para escapar al impacto del viento ni lo suficientemente gruesos para resistirlo.

En el cuadro 2 se presentan los datos por especies y sitio. Aunque los números absolutos son pequeños, se pueden ver diferencias entre las especies en cuanto a la supervivencia y resistencia al viento. De las 77 especies encontradas, solamente dos no tenían individuos con rebrote: *Vochysia ferruginea* y *V. hondurensis*, de manera que el 97 % de las especies encontradas en las parcelas sobrevivieron. Para

CUADRO 1

Condición de los árboles (dicotiledóneas, datos agrupados)

	Vivos	Muertos	No. Total	%
Desarraigados (caídos)	67 (65.6)*	35 (34.3)	102	27.2
Truncados	152 (76.3)	47 (23.6)	199	53.2
En pie	69 (94.5)	4 (5.4)	73	19.5
No. total	288	86	374	
% total	77.0	22.99		99.99

* Los números entre paréntesis corresponden a los % parciales de cada condición (caídos, etc.) indicando % de vivos o muertos.

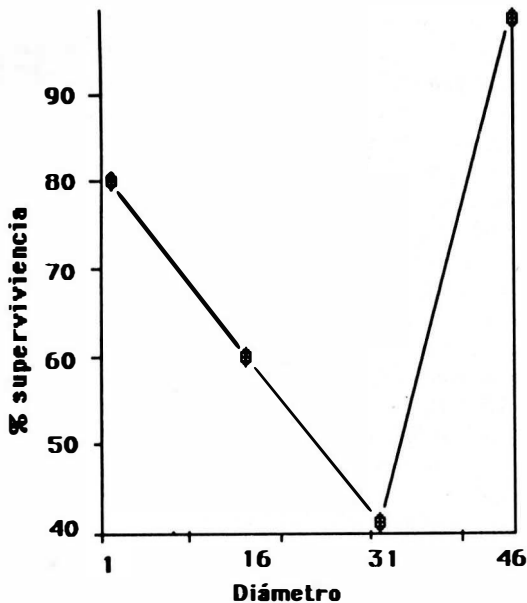


Fig. 3. Relación entre supervivencia (% de árboles sin daño o con rebrotes) y diámetro del tronco (las cuatro parcelas combinadas para todos los árboles dicotiledóneos).

cuatro especies (*Dipteryx panamensis*, *Brosimum guianensis*, *Guarea pterorachis*, y *Guarea kunthiana*), más de una tercera parte de los individuos encontrados no habían sido truncados ni tumbados (esto puede compararse con el total de árboles encontrado de los cuales menos de un 20 % no habían sido truncados ni tumbados). Todos los individuos de otras especies, en particular, *Dendropanax arboreus*,

Byrsonima crisper, *Otoba novagranatensis*, *Brosimum utile*, y *Pouteria* sp., estaban truncados o caídos. Tentativamente se puede concluir que algunas de las especies emergentes, que son comunes en la costa caribeña de América Central, son nada más que remanentes de huracanes (pero vea Clark y Clark 1988, sobre *Dipteryx panamensis*).

La composición de especies fue diferente en los dos sitios. En Las Delicias, *Galipea granulosa* y *Pseudolmedia spuria* fueron predominantes entre las 38 especies de árboles adultos encontrados en los transectos, mientras que en La Bodega *Vochysia ferruginea*, *Inga thibaudiana*, y *Qualia* sp. fueron predominantes en 59 especies. Un total de 20 especies aparecieron en los transectos de los dos sitios, 18 se encontraron únicamente en Las Delicias, y 39 únicamente en La Bodega. Las especies encontradas incluyeron las que típicamente habitan pantanos (e.g. *Carapa guianensis*, *Pterocarpus officinales*, *Pachira aquatica*), las que habitan suelos medianamente ó bien drenados (p.e. *Dendropanax arboreus*, *Cupania glabra*, *Inga thibaudiana*, *Proteum pittieri*, *Tetragastris panamensis*), y las que típicamente habitan pendientes bien drenadas (*Vochysia ferruginea*, *Dussia macrophyllata*, *Brosimum utile*). Esta diversidad sugiere que las parcelas atravesaron una gama de microhabitats diferentes. *Pentaclethra maculosa*, *Lecithis ampla*, *Hymenaea corboreal*, no estaban en las parcelas aunque sí cercanas a las mismas, al igual que *Ochroma* y *Cecropia* clásicos pioneros vistos en las zonas agrícolas aledañas al bosque. En el sitio La Bodega se encontraron otras especies conocidas de bosques secundarios en otras áreas (*Pouruma aspera* y *Miconia elata*).

Plántulas. En Cuadro 3 se presentan los resultados del muestreo de plántulas de hasta 1 m de altura. Se encontró un total de 37 especies en las 40 subparcelas de 2 x 2 m. Casi todas estas especies existen como adultos en los transectos o en el resto del bosque. Entre las excepciones se encontraba *Croton killipianus* (algodón), especie pionera, y *Zanthoxylum procerum*, especie de bosques secundarios en otros sitios. Otras especies típicas de los claros grandes, como *Cecropia*, y *Ochroma*, así como las herbáceas comunes *Heliconia*, *Piper*, y *Calathea* no se encontraron del todo, aunque se observaron en áreas agrícolas aledañas.

CUADRO 2

Arboles (dicotiledóneas): cantidad por especie, transecto y condición. Para cada especie se indica el número total de individuos (N); los truncados (T), los caídos (C), y los en pie (P); los vivos (con rebrotes) (V) y los muertos (M). Ojos, Zopilote, Colibrí, & Ernesto, refieren a los nombres arbitrarios de las parcelas

Nombre	Ojos						Las Delicias Zopilote						Colibrí						La Bodega Ernesto					
	N	T	C	P	V	M	N	T	C	P	V	M	N	T	C	P	V	M	N	T	C	P	V	M
<i>Andira inermis</i>													1	1	0	0	1	0						
<i>Apeiba</i>																								
<i>membranacea</i>							1	1	0	0	1	0	2	1	1	0	2	0						
<i>Ardisia</i> sp.													8	4	1	1	7	1	2	2	0	0	1	1
<i>Brosimum</i>																								
<i>guianense</i>	2	1	0	1	2	0	2	0	1	1	2	0	3	2	1	0	3	0	3	1	0	2	3	1
<i>B. actescens</i>	2	2	0	0	2	0																		
<i>B. utile</i>	1	1	0	0	0	1							4	1	3	0	2	2	1	1	0	0	1	0
<i>Byrsonima crispera</i>													4	1	3	0	1	3	5	2	3	0	3	2
<i>Carapa guianensis</i>													1	0	0	1	1	0						
<i>Casearia arborea</i>													4	1	2	1	4	0	4	3	0	1	4	0
<i>C. commersoniana</i>													1	1	0	0	1	0						
<i>C. sylvestris</i>													2		1	1	2	0						
<i>Cespedezia</i>																								
<i>macrophylla</i>																			3	0	1	1	2	1
<i>Chimarhis</i>																								
<i>parviflora</i>	1	1	0	0	1	0																		
<i>Chionanthus</i>																								
<i>panamensis</i>													1	1	0	0	1	0	2	0	2	0	2	0
<i>Chione</i>																								
<i>costaricensis</i>																			3	1	0	2	3	0
<i>Coccoloba</i>																								
<i>tuerkheimii</i>							1	0	0	1	1	0												
<i>Cordia bicolor</i>																			2	2	0	0	2	0
<i>Cupania glabra</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	3	1	2	0	3	0	4	3	0	1	3	1
<i>Dendropanax</i>																								
<i>arborescens</i>	5	5	0	0	5	0	1	0	1	0	1	0	4	3	0	0	4	0	3	3	0	0	2	1
<i>Dussia</i>																								
<i>macrophyllata</i>	2	1	1	0	2	0																		
<i>Dipteryx</i>																								
<i>panamensis</i>	5	4	0	1	5	0	2	0	0	2	2	0	1	0	0	1	1	0	2	1	0	1	2	0
<i>Ficus</i> sp.	1	0	1	0	1	0																		
<i>Galipea granulosa</i>	8	3	2	3	8	0	7	2	4	1	6	1												
<i>Guarea bullata</i>													2	1	0	1	1	1						
<i>G. glabra</i>	1	0	0	1	1	0																		
<i>G. kunthiana</i>	4	2	0	2	3	1	4	2	1	1	4	0	3	2	0	1	3	0						
<i>G. rhopalocarpa</i>	1	1	0	0	1	0							1	1	0	0	0	1						
<i>G. pterorhachis</i>							3	0	1	2	3	0							2	2	0	0	2	0
<i>Guarea</i> sp.	1	0	0	1	1	0																		
<i>Gutteria</i>																								
<i>diospyroides</i>																			1	1	0	0	1	0
<i>Guettarda</i> sp.																			1	0	0	1	1	0
<i>Hernandia</i>																								
<i>didymantha</i>													2	2	0	0	2	0						
<i>Hirtella triandra</i>							2	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Inga coruscans</i>	2	0	2	0	1	1																		
<i>I. peizifera</i>													1	0	1	0	1	0						
<i>I. thibaudiana</i>													12	7	4	0	8	4	6	5	0	1	5	1
<i>Laetia procera</i>	7	4	2	1	6	1																		
<i>Lacistema</i>																								
<i>aggregatum</i>													3	2	1	0	3	0						
<i>Licania hypoleuca</i>	1	1	0	0	1	0																		
<i>Lindackeria</i>																								
<i>laurino</i>	1	1	0	0	1	0																		
<i>Lonchocarpus</i>																								
<i>ferrugineus</i>																			1	0	1	0	1	0
<i>Lonchocarpus</i> sp.													1	1	0	0	1	0						
<i>Maranthes</i>																								
<i>panamensis</i>	3	3	0	0	3	0																		

continúa...

Nombre	Ojos						Las Delicias Zopilote						Colibrí						La Hodega Ernesto					
	N	T	C	P	V	M	N	T	C	P	V	M	N	T	C	P	V	M	N	T	C	P	V	M
<i>Marila</i>																								
<i>plurocostata</i>	2	0	0	2	2	0																		
<i>Mabea montana</i>																								
<i>Miconia elata</i>													9	5	2	2	2	7	1	1	0	0	1	0
<i>Miconia</i> sp.													2	1	0	0	2	0	6	3	1	2	3	3
Myrtaceae							1	0	0	1	1	0							1	1	0	0	1	0
<i>Nectandra</i>																								
<i>salicifolia</i>	1	0	1	0	1	0												2	1	1	0	1	1	
<i>Ocotea</i> sp.																		1	1	0	0	1	0	
<i>Otoba</i>																								
<i>novagranatensis</i>	3	2	1	0	1	2	1	1	0	0	1	0	2	2	0	0	2	0	2	2	0	0	2	0
<i>Pachira aquatica</i>													3	2	0	0	2	0						
<i>Pithecellobium</i>																								
<i>macrademicum</i>													1	1	0	0	1	0						
<i>Pourouma aspera</i>													1	1	0	0	1	0						
<i>Pouteria</i> sp.	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	1	1	2	2	0	0	2	0	2	1	1	0	2	0
<i>Protium</i>																								
<i>aff. pittieri</i>	5	2	3	0	2	3	3	1	1	1	2	1	2	0	2	0	1	1	2	1	1	0	1	1
<i>P. schippii</i>													4	2	2	0	4	0						
<i>Pseudolmedia</i>																								
<i>spuria</i>	6	1	3	2	5	1	8	4	4	0	7	1	4	1	1	2	3	1	3	2	1	0	3	0
<i>Psychotria</i> sp.													1	0	0	1	1	0						
<i>Pterocarpus</i>																								
<i>officinalis</i>	2	0	1	1	2	0	1	0	0	1	1	0												
<i>Qualea</i> sp.																								
<i>Quassia amara</i>													2	0	0	2	2	0						
<i>Rovenia rosea</i>	1	1	0	0	1	0	2	1	0	1	2	0	2	2	0	0	0	2	1	0	1	0	0	1
<i>Rheedea acuminata</i>	4	2	1	1	1	3	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1						
<i>Rimorea</i> sp.							9	1	5	3	9	0	7	3	3	1	5	2	1	0	0	1	1	0
<i>Erythrochiton</i>																								
<i>incomparabilis</i>	1	1	0	0	1	0	2	1	0	1	2	0	2	2	0	0	0	2	1	0	1	0	0	1
<i>Saurauia</i> sp.																		1	0	0	1	1	0	
<i>Simaruba amara</i>																		2	1	1	0	1	1	
<i>Sloanea medusula</i>	1	1	0	0	1	0																		
<i>Spachea correa</i>													1	0	1	0	1	0						
<i>Tabernaemontana</i>																								
<i>arborea</i>	1	0	1	0	1	0																		
<i>Terminalia</i>																								
<i>amazonia</i>																		1	0	0	1	1	0	
<i>Tetragastris</i>																								
<i>panamensis</i>	2	2	0	0	2	0	9	5	2	2	9	0						3	2	1	0	2	1	
<i>Vismia</i>																								
<i>macrophylla</i>																		1	0	1	0	1	0	
<i>Vochysia</i>																								
<i>ferruginea</i>													0	5	5	0	0	10	7	5	1	1	0	7
<i>Vochysia</i>																								
<i>hondurensis</i>													1	0	1	0	0	1						
<i>Xylopia</i>																								
<i>sericophylla</i>													2	1	1	0	1	1	6	5	0	1	1	5
<i>X. panamensis</i>													1	1	0	0	1	0						
<i>Xylosma</i>																								
<i>intermedium</i>																		1	1	0	0	1	0	
Unknown	1	0	1	0	0	1																		

Plántulas (dicotiledóneas) encontradas en las 40 subparcelas. *N* indica el total de plántulas, *NS* el número de subparcelas en que se presentó la especie (la frecuencia), *C* la clasificación (de bosque primario [*p*] o secundario [*s*]), y sitio: Las Delicias (*d*), La Bodega (*b*), o ambos (2)

Nombre	N	NS	C	Sitio
<i>Brosimum guianense</i>	2	2	p	2
<i>Byrsonima crista</i>	40	13	p	b
<i>Chionanthus panamensis</i>	2	2	p	b
<i>Croton killipianus</i>	55	12	s	s
<i>Cupania glabra</i>	3	3	p	2
<i>Dendropanax arboreus</i>	1	1	p	b
<i>Dipteryx panamensis</i>	11	4	p	d
<i>Galipea granulosa</i>	30	12	0	d
<i>Hirtella americana</i>	2	2	p	d
<i>H. triandra</i>	1	1	p	d
<i>Inga densiflora</i>	9	5	p	b
<i>I. edulis</i>	3	1	p	d
<i>Inga</i> sp.	4	3	p	2
<i>I. thibaudiana</i>	2	1	p	b
<i>Lacistema aggregatum</i>	3	1	p	b
<i>Lacmellea panamensis</i>	3	2	p	d
<i>Miconia elata</i>	1	1	sd	
Myrtaceae	2	2	p	d
<i>Nectandra salicifolia</i>	6	4	p	2
<i>Ocotea</i> sp.	1	1	p	b
<i>Persea</i> sp.	1	1	p	d
<i>Pourouma aspera</i>	2	1	sd	
<i>Pouteria</i> sp.	1	1	p	d
<i>Protium</i> aff. <i>pittieri</i>	5	5	p	2
<i>P. costaricensis</i>	1	1	p	d
<i>P. ischippii</i>	1	1	p	b
<i>Pseudolmedia spuria</i>	24	12	p	2
<i>Pterocarpus officinalis</i>	24	5	p	d
<i>Ravenia rosea</i>	1	1	p	d
<i>Rheedia acuminata</i>	1	1	p	d
<i>Rinorea</i> sp.	1	1	p	d
<i>Simaruba amara</i>	5	1	p	d
<i>Tabebuia guayacan</i>	2	2	p	d
<i>Tetragastris panamensis</i>	2	2	p	d
<i>Vochysia ferruginea</i>	750	18	p	b
<i>Xylopia seriocophylla</i>	16	3	p	2
<i>Zanthoxylum procerum</i>	1	1	p	d

La especie más abundante fue *Vochysia ferruginea* con 750 individuos en 18 de las 20 subparcelas de La Bodega (Cuadro 4), seguida por *Croton killipianus* con 55; *Byrsonima crista* con 40; *Balipea granulosa* con 30; *Pseudolmedia spuria* y *Pterocarpus officinale* con 24. De las plántulas abundantes, únicamente *Croton killipianus* y *Pseudolmedia spuria* se presentaron en los dos sitios.

Palmas. De las monocotiledóneas características del sotobosque, encontramos únicamente palmas (Cuadro 4). Se encontraron 15 espe-

cies, 12 en Las Delicias y 9 en La Bodega. La flora palmera es parecida a la de otros bosques de América Central; por ejemplo, 11 de las 15 especies se encuentran también en La Estación Biológica La Selva en Puerto Viejo de Sarapiquí, Costa Rica. Se evidenció el reconocido poder recuperativo de este grupo (Vandermeer *et al.* 1974, Bodley y Benson 1990 y Rich 1986): de un total de 297 individuos, solamente 18 habían muerto a pesar de que 181 fueron afectados por la caída de árboles y ramas. Obviamente estas cifras varían de especie a especie. Por ejemplo, *Geonoma congesta* es una palma colonial con cañas muy flexibles capaz de responder a daño con rebrotación de su meristemo cuando una de sus cañas toca el suelo, resultando en una tasa de mortalidad de menos de un 5 %. Por otro lado, *Welfia georgii* tiene un tiempo muy largo en la etapa juvenil pero su meristemo está debajo de la tierra (Vandermeer 1983, 1989) y por eso tiene un bajo riesgo de daño físico. La tasa de mortalidad de *W. georgii* fue 8 % a pesar de que su tasa de daño fue de 64 %.

Otras observaciones. La ausencia de aves fue una de las observaciones más notables de nuestra expedición al área afectada. En un período de dos semanas observamos menos de 30 y solamente una (el colibrí *Amazilla* sp.) en el bosque. La mayor parte de los pájaros fue observada en las áreas agrícolas o cerca de los ríos (Yih *et al.* 1989). Según los residentes locales, los pájaros murieron o fueron arrastrados por los vientos del huracán.

Nuestras observaciones de los insectos voladores y los murciélagos son más tentativas. Se observó un total de dos abejas de la familia Euglossinae y algunas libélulas; y algunos otros insectos voladores, ninguna abeja milapónina, ni moscas de la familia Tabanidae. Las dos excepciones obvias fueron las moscas de la familia Simuliidae y las mariposas, las cuales fueron abundantes. Con respecto a los murciélagos, observaciones durante el atardecer no revelaron su presencia, y dos árboles grandes solapados (*Vochysia ferruginea*) no contenían murciélagos.

Con respecto al suelo, esperábamos encontrar una gran erosión acentuada por la ausencia de docel, y posiblemente una pérdida de nutrientes, como ocurre frecuentemente en sistemas agrícolas en la región (Bormann *et al.* 1968, Vitousek y Melillo 1979, Webster y

CUADRO 4

Palmas del sotobosque encontradas en las parcelas permanentes. V indica vivo y M muerto

Sitio	Las Delicias				La Bodega				Sub-totales		Total
	Parcelas		Parcelas		Parcelas		Parcelas		V	M	
Condición	Ojo		Zopilote		Colibrí		Ernesto				
Nombre científico	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M	
<i>Asterogyne</i>			1	0					1	0	1
<i>Astrocaryum alatum</i>	4	0	3	1					7	1	8
<i>Bactris</i> sp	6	0	7	2	1	0	2	0	16	2	18
<i>Bactris</i> sp2					2	0	1	0	3	0	3
<i>Calypterygyne</i> sp.					24	2	3	0	27	2	29
<i>Chamaedorea</i> sp.	3	0							3	0	3
<i>Chrysochloa</i> sp.	8	0	1	0					9	0	9
<i>Euterpe</i> sp.	1	1			8	0	4	1	13	2	15
<i>Prestoea</i> sp.					1	0			1	0	1
<i>Geonoma congesta</i> *	47	1	44	3	27	2	15	0	133	6	139
<i>Reinhardtia latisepta</i>	2	0	2	0	28	2	5	0	37	2	39
<i>R. simplex</i>	1	0							1	0	1
<i>Socratea durissima</i>	0	1			1	0			1	1	2
<i>Welfia georgii</i>	12	0	7	1	2	1	4	0	25	2	27
Desconocido			2	0					2	0	2
Sub total	84	3	67	7	94	7	34	1	279	18	
Totales		87		74		101		35		297	297

* Otra especie, *G. ferruginia*, a veces puede ser identificada como *G. congesta*.

Patten 1979, Vitousek 1985 y Jordan 1987). En este caso nuestras observaciones no coincidieron con lo esperado, porque la cobertura de hojarasca creó algo similar a una copa natural, sobre el suelo. Cuatro meses después del huracán el agua de los ríos estaba clara. La distribución horizontal y vertical, parece ser equivalente, a la copa original desde el punto de vista de la protección del suelo. También parece que la descomposición de la hojarasca fue bastante lenta porque gran parte del material se encontraba sobre el suelo, hallándose muy seca.

DISCUSION

Los huracanes son fuerzas ecológicas importantes. Aunque su efecto ecológico es bien conocido en arrecifes de coral (Stoddart 1962, 1963, Ogg y Koslow 1978, Knowlton *et al.* 1981, Woodley *et al.* 1981 y Kaufman 1983) también es reconocido como una fuerza determinante en algunos bosques tropicales. Webb (1958), hablando de las selvas de Australia,

sugirió que los ciclones pueden jugar un gran papel en su estructuración y Wilson (1976) ofreció observaciones cualitativas (basadas en una tormenta de intensidad extraordinaria en 1975) que parecieron confirmar esta aceveración. Browne (1949) y Wyatt-Smith (1954), en su informe sobre selvas en Malaya evidentemente afectadas por tormentas, trataron los bosques afectados por ciclones como un suceso raro. Wood (1970) estudió un bosque devastado por tres huracanes recientes en Samoa del Oeste, pero no discutió su probable efecto ecológico a largo plazo. Doyle (1981), usando simulación por computadora, sugirió que los huracanes periódicos son responsables de muchas de las características estructurales de una selva en Puerto Rico, los que también está de acuerdo con observaciones previas (Wadsworth 1951, Wadsworth y Englerth 1959, Howard 1962). Weaver (1986 1989) recientemente ha recopilado información sobre los cambios en este bosque 49 años después del huracán San Cipriano. De igual manera, los daños a los bosques de

Dominicana fueron documentados por Lugo *et al.* (1983), y los efectos ocasionados a los bosques de Las Antillas fueron discutidos por Tomblin (1981). El análisis clásico de Whitmore (1974) afirma que los huracanes son una fuerza importante y hasta determinante en la estructuración de las selvas de las islas Solomón. Whitmore trabajó con la flora de una isla en un bosque sin muchas especies, similar a los bosques estudiados por Wadsworth (1951) y Wadsworth y Englerth (1959).

Nuestras observaciones implican una incertidumbre con respecto a la hipótesis común de que un disturbio catastrófico, como un huracán, iniciará una sucesión secundaria. Observamos lo siguiente: 1) el daño a los árboles del bosque y el proceso aparente de recuperación, 2) el patrón del establecimiento de plántulas, 3) la condición de la flora palmar del sotobosque y 4) las observaciones generales con respecto a la flora, fauna y algunos procesos generales.

Nuestro censo de los árboles reveló que el bosque fue afectado significativamente, con más árboles truncados que caídos. Estos resultados concuerdan en sus aspectos generales con estudios previos. Bates (1929), trabajando en Puerto Rico, reportó más árboles truncados que caídos por causa de huracanes. Según la hipótesis de Bates, algunos árboles sobreviven los vientos porque sus hojas se caen al principio de los vientos fuertes. Putz *et al.* (1983), trabajando en Panamá, informaron que la quiebra es más común que el desarraigo (75 % de los árboles dañados estaban truncados en vez de caídos, en comparación con 66 % en la investigación nuestra). La literatura revisada por Putz *et al.* indica lo mismo, independientemente del origen del daño (procesos normales o tormentas).

A pesar del daño, el proceso de recuperación estaba en marcha como rebrote de la mayoría de los individuos de casi todas las especies. No se sabe qué porcentaje de esta recuperación sería exitosa. La práctica forestal de manejo de rebrotes (Blake 1983) sugiere que los árboles truncados que están rebrotando cerca del extremo superior sobrevivirán relativamente bien, como en los estudios de Putz *et al.* (1983) y Putz y Brokaw (1989) en los cuales el rebrote fue común, especialmente entre individuos más pequeños y las especies de madera blanda. Un total de 51 % de los árboles truncados y 6 % de los caídos rebrotaron en dichos estudios con

76.5 % y 66 % respectivamente en el nuestro. La probabilidad de los árboles caídos sobrevivan es menor que la de los truncados, aunque Bauer (1964) anotó la formación de "líneas de árboles" (tree lines) que resultaron de rebrotes de los troncos de árboles caídos para al menos tres especies (una de Guinea Británica y dos de Nigeria).

La literatura ecológica nos sugiere que el sotobosque, cuatro meses después del huracán, debería ser un jardín de especies pioneras, como *Cecropia*, *Ochroma*, *Heliconia*, *Calathea*, *Piper*, etc. Está bien documentado que el banco de semillas en el suelo de selvas tropicales contiene muchas de especies pioneras (Cheke *et al.* 1979, Hopkins y Graham 1983, Ng 1983 y Putz y Appanah 1987), y ya que cuatro meses son suficiente lluvia han pasado entre la fecha del huracán y al de nuestra expedición, esperábamos que los mecanismos normales de dispersión y la germinación de semillas hubieran creado una abundancia de especies pioneras, a la manera de un claro de luz muy grande en el que la sucesión secundaria hubiera empezado normalmente.

Nuestras observaciones fueron muy evidentes a estas expectativas. Como escribimos antes, caso todas las especies encontradas como plántulas fueron del bosque primario. Tres factores podrían explicar el predominio de especies del bosque primario. Primero, muchas de las plántulas seguramente ya existían en el sotobosque antes del huracán. Herwitz (1981) mantiene que la composición florística de especies del bosque primario en un claro en regeneración se determina por las semillas que germinan antes de la caída de árboles. Segundo, la situación del bosque afectado por el huracán se diferencia de los claros producidos por otras causas con respecto a la distribución de la materia orgánica en el suelo. Los claros de luz, aunque sean grandes, están caracterizados por un área en que el suelo está expuesto directamente a la luz, con poca cobertura de hojarasca (el área del tronco del árbol caído), y otra área con mucho más hojarasca (el área con la copa del árbol caído) (Oriens 1982). En contraste, el efecto del huracán fue depositar el dosel en el suelo, dejando una capa de materia orgánica profunda en toda el área afectada en vez de dejar algunas áreas relativamente limpias. Por lo tanto, es posible que el microambiente al nivel del suelo, no cambiara lo suficiente como para

provocar la germinación de semillas de especies pioneras. Tercero, la ausencia de aves, anotada arriba, indudablemente afecta la dispersión de semillas de muchas especies pioneras, frecuentemente dispersadas por pájaros (Howe y Smallwood 1982) o murciélagos (*e.g.* *Cecropia*, *Heliconia*, *Calathea*, *Piper*).

Generalmente nuestras observaciones parecen estar de acuerdo con los trabajos de Wadsworth (1951) y Weaver (1986 1989) en el bosque de Luquillo en Puerto Rico, el cual fue tocado por huracanes en 1929, 1931 y 1932. Sus parcelas permanentes fueron establecidas en 1946 y se volvieron a medir en 1981. En la descripción original de Wadsworth (1951) sobre los recursos forestales de Luquillo, el efecto de los huracanes está especificado solamente en un párrafo. Claramente se reconoce la importancia de éstos, pero no se mencionan los huracanes de 1928, 31, 32 específicamente. La mayor parte de la descripción es dedicada a los bosques, lo cual sugiere que en los 14 y 15 años anteriores a 1945 cualquier daño hecho por los huracanes se había vuelto inconspicuo.

El cuadro general de recuperación propuesto en la presente obra está en conformidad con los trabajos de Wadsworth (1951) del bosque de Luquillo. En las parcelas establecidas en 1946 en el bosque tipo "colorado" solamente 68 de los 3,376 tallos eran de *Cecropia peltata* y 18 eran de *Didymopanax morototoni*, las dos especies indicadas por Weaver (1989) como especies de árboles pioneras. Aunque es cierto que la densidad de estas dos especies declinó durante el período de 1946—1981, no es cierto que estas especies dominaran el bosque afectado como se esperaría en un claro gigante. Un hecho impresionante es que las especies que dominaron el bosque en 1946 permanecieron como tales en el censo de 1981. La regeneración de este bosque parece haber sido directa, como proponemos que ocurre en el bosque en Nicaragua.

La presencia de palmas en el bosque tropical húmedo es considerada como una indicación de la ausencia de perturbación o intervención durante muchos años (Budowski 1963). De nuestras observaciones fue evidente que la flora palmar del sotobosque, aunque afectada significativamente, no fue alterada de forma permanente. La gran mayoría de los individuos todavía estaban vivos. Aunque los rebotes epicórmicos no son una estrategia posible para las monoco-

iledóneas, las especies de palmas parecen estar bien adaptadas para sobrevivir el daño físico (Vandermeer *et al.* 1974, Bodley y Benson 1980 y Rich 1986).

Como se indicó anteriormente, la ausencia de pájaros fue extraordinario. La dinámica del bosque debió ser afectado por este hecho. Muchos pájaros son dispersadores de semillas; y la ausencia de *Cecropia*, *Heliconia*, y *Calathea* pudo deberse a la ausencia de aquellos. El futuro del bosque podría verse afectado por la tasa de colonización de los pájaros.

CONCLUSIONES

Sugerimos que después del daño de un huracán de gran magnitud, el proceso de recuperación del bosque es caracterizado por "regeneración directa", en vez de sucesión secundaria, de tal manera que la diversidad de especies se mantiene igual que antes. La regeneración directa ocurre mediante la rebrotación de árboles dañados, por el crecimiento de plántulas de especies del bosque primario, y por la recuperación directa de componentes principales del sotobosque; todo esto sin la intervención de una comunidad de especies pioneras.

Advertimos el carácter de hipótesis de tal aseveración, que, de acuerdo con los datos actuales no sabemos si los del futuro la rechazarán o la apoyarán. Es posible que muchos árboles que están rebrotando mueran eventualmente (Roth y Hepting 1943, Blake 1983). También existe la posibilidad de que las plántulas de árboles del bosque primario sean ahogadas por el rápido crecimiento de enredaderas, como sucede frecuentemente en claros de luz grandes de bosques primarios (Vandermeer *et al.* 1974, Uhl 1982). Otra posibilidad es que las especies pioneras colonicen el área cuando los pájaros regresen (Schemske y Brokaw 1981), y que las áreas densas de *Cecropia*, *Heliconia*, y especies similares, ahoguen las plántulas, generando una sucesión secundaria típica pero en mayor escala. Todas estas posibilidades son imaginables y hasta ahora no tenemos mucha base para hacer una predicción informada sobre lo que va a pasar (para una indicación de las diversas posibilidades, ver Bazzaz y Pickett 1980). Será necesario continuar realizando censos del área de forma periódica para saber con seguridad cuál será el futuro de esta extensión del bosque.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Ernesto Lemus, Jesús Mendoza, y varios campesinos nicaragüenses más. A Jorge Brooks, uno de los organizadores de la expedición y a Galio Gurdían del Centro de Investigaciones y Documentación de la Costa Atlántica por el apoyo logístico. Ivette Perfecto leyó el manuscrito y ofreció comentarios muy útiles. D. Janos, H. Howe, T. Flemming, B. Sanford, J. Denslow, I. Perfecto, C. Canham, G. Budowski, D. Clark y W. Wagner, ofrecieron ayuda en discusiones antes y después de la expedición.

RESUMEN

Visitamos seis sitios de la Región Autónoma del Atlántico Sur, cerca de Bluefields, Nicaragua, zona que fue drásticamente afectada por el huracán Juana en octubre de 1988. En un área de 400 m², se encontraron 374 individuos (79 especies de árboles) de los cuales 27.2 % habían caído y 53.2 % estaban truncados. El 94.5 % de los individuos en pie habían rebrotado, así como el 76.4 % de los truncados; y el 65.7 % de los caídos. Se encontró un total de 37 especies de plántulas en 40 subparcelas de 2 m x 2 m. Casi todas estas especies existen como adultos en los transectos o en el resto del bosque.

Nuestros datos sugieren que después del daño de un huracán de gran magnitud, el proceso de recuperación del bosque es caracterizado por "regeneración directa", en vez de sucesión secundaria, como tradicionalmente se cree; de tal manera que la diversidad de especies se mantiene igual que antes.

REFERENCIAS

- Bates, C. Z. 1929. Efectos del huracán del 13 de septiembre en distintos árboles. *Rev. Agric. Puerto Rico* 23:113-117.
- Bauer, G. N. The ecological basis of Rainforest Management. Ministry of Conservation, New South Wales, Australia.
- Bazzaz, F.A. & S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:287-310.
- Blake, T.J. 1983. Coppice systems for short-rotation intensive forestry: the influence of cultural, seasonal and plant factors. *Aust. Forest Res.* 13:279-291.
- Blumenstock, David I. 1958. Typhoon effects at Jaluit atoll in the Marshall islands. *Nature* 182:1267-1269.
- Blumenstock, D.I., F.R. Fosberg & C. Johnson. 1961. The re-survey of typhoon effects on Jauluit atoll in the Marshall islands. *Nature* 189:618-620.
- Bodley, J.H. & F.C. Benson. 1989. Stilt-root walking by an Iriartoid palm in the Peruvian Amazon. *Biotropica* 12:67-71.
- Borman, F.H., G.E. Likens, d.E. Fisher, & R.S. Pierce. 1968. Nutrient loss accelerated by clear-cutting of a forest ecosystem. *Science* 159:882-884.
- Boucher, D.H. 1989. Frecuencia de perturbación de la selva de la costa Atlántica nicaragüense por huracanes: una vez en el siglo. *Habitat (Managua)* en prensa.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In Pickett, S.T.A. & P.S. White. (eds.). *Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Nueva York.
- Brokaw, N.V.L. 1985a. Gap-phase regeneration in tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J. Ecol.* 75:9-19.
- Canham, C.D. & O.L. Loucks. 1984. Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. *Ecology* 65:803-809.
- Cheke, A.S., W. Nanakorn & C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotropica* 11:88-95.
- Clark, D.B. & D.A. Clark. 1988. Population ecology and habitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19:236-244.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- 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.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41:351-389.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12:47-55 (suplemento).
- Denslow, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species, p. 307-323. In S.T.A. Pickett, & P.S. White. (eds.). *Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Nueva York.

- 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, p. 56-73. In D.C. West, H. Shugart & D.B. Botkin. (eds.). *Forest Succession: Concepts and Applications*. Springer-Verlag, Berlín.
- Dunn, C.P., G.R. Guntenspergen & J.R. Dorney. 1983. Catastrophic wind disturbance in an old-growth hemlock-hardwood forest, Wisconsin. *Can. J. Bot.* 61:211-217.
- Ehrenfeld, J.G. 1980. Understorey response to canopy gaps of varying size in mature oak forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 107:29-41.
- Feinsinger, P. 1989. A framework for comparative dynamics: the GAP-SNAP-DRAP-SAP-NAP-CRAP model. *Bull. Ecol. Soc. America* 70:25-27.
- Fosberg, F.R. 1961. VIII. Flora and vegetation. 1961. A report on typhoon effects upon Jaluit Atoll. *Atoll Res. Bull* 75:51-68.
- Garwood, N.C., D.P. Janos & N. Brokaw. 1979. Earthquake-caused landslides; a major disturbance to tropical forests. *Science* 205:297-299.
- Gifford, J.C. 1905. The Luquillo Forest Reserve, Porto Rico. *USDA Bureau of Forestry, Bull.* 54.
- Gomez-Pompa, A., C. Vásquez-Yanes & S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. *Science* 177:762-765.
- Hartshorn, Gary S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics, *In* P.B. Tomlinson & M.H. Zimmerman (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Herwitz, S.R. 1981. Regeneration of selected tropical tree species in Corcovado National park, Costa Rica. *University of California Pubs. in Geography*, vol. 24.
- Hemond, J.F., W.A. Niering & R.H. Goodwin. 1983. Two decades of vegetation change in the Connecticut Arboretum Natural Area. *Bull. Torrey Bot. Club* 110:184-194.
- Hopkins, M.S. & A.W. Graham. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. *Biotropica* 15:90-99.
- Howard, R.A. 1962. Volcanism and vegetation in the Lesser Antilles. *J. Arnold Arbor.* 43:279-311.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-218.
- Jordan, C.F. 1987. Shifting Cultivation, p. *In* C.F. Jordan (ed.) *Amazonian Rain Forests: Ecosystem disturbance and recovery*. Springer-Verlag, Berlín.
- Kaufman, L.S. 1983. Effects of Hurricane Allen on reef fish assemblages near Discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs* 2:43-47.
- Knowlton, N., J.C. Lang, M.C. Rooney & P. Clifford. 1981. Evidence for delayed mortality in hurricane-damaged Jamaican staghorn corals. *Nature* 294:251-252.
- Lorimer, C.G. 1977. The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. *Ecology* 58:139-148.
- Lugo, A.E., M. Applefield, D.J. Pool & R.B. McDonald. 1983. The impact of Hurricane David on the 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.
- Mooney, H.A. & M. Gordon (eds.). 1983. *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín 292 p.
- Mooney, H.A., T.M. Bonnicksen, N.L. Christensen, J.E. Lotan & W.A. Reiners (eds.). 1981. *Fire Regimes and Ecosystem Properties*. USDA. For. Ser. Gen. Tech. Rep. WO-26, 594p.
- Mutch, R.W. 1970. Wildland fires and ecosystems — a hypothesis. *Ecology* 51:1046-1051.
- Ng, F.S.P. 1983. Ecological principles of tropical lowland rain forest conservation. *In* S.L. Stott, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.). *Tropical Rainforest: Ecology and Management*. Blackwell, Londres.
- Ogg, J.G. & J.A. Koslow. 1978. The impact of Typhoon Pamela (1976) on Guam's coral reefs and beaches. *Pac. Sci.* 32:105-118.
- Oliver, C.D. & E.P. Stephens. 1977. Reconstruction of a mixed-species forest in central New England. *Ecology* 58:562-572.
- Orians, G.H. 1982. The influence of tree falls in tropical forests on tree species richness. *Trop. Ecol.* 23:255-279.
- Pickett, S.T.A. & P.S. White. (eds.). 1985. *Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Nueva York. 472 p.
- Putz, F.E. & S. Appanah. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica* 19:326-33.
- Putz, F.E., P.D. Coley, K. Lu, A. Montalvo & A. Aiello. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Can. J. For. Res.* 13:1011-1020.
- Putz, F.E. & N.V.L. Brokaw. 1989. Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 70:508-512.

- Rich, P. 1986. Mechanical architecture of arborescent rain forest palms. *Principes*, 30:117-131.
- Richards, P. & B. Williamson. 1975. Treefalls and patterns of understory species in wet lowland tropical forest. *Ecology* 56:1226-1229.
- Roth, E.R. & G. H. Hepting. 1943. Origin and development of oak stump sprouts as affecting their likelihood to decay. *J. Forestry* 41:27-36.
- Sauer, J.D. 1962. Effects of recent tropical cyclones on the coastal vegetation of Mauritius. *J. Ecol.* 50:275-290.
- Shemske, D.W. & N. Brokaw. 1981. Treefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62:938-945.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1984. 15:352-391.
- Spurr, S.H. 1956. Natural restocking of forest following the 1938 hurricane in central New England. *Ecology* 37:113-119.
- Stearns, F.W. 1949. Ninety years change in a northern hardwood forest in Wisconsin. *Ecology* 30:350-358.
- Stoddart, D.R. 1962. Catastrophic storm effects on the British Honduras reefs and cays. *Nature* 196:512-515.
- Stoddart, D.R. 1963. Effects of Hurricane Hattie on the British Honduras reefs and cays, October 30-31, 1961. *Atoll Res. Bull.* 95:113-119.
- Stoddart, D.R. 1965. Re-survey of hurricane effects on the British Honduras reefs and cays. *Nature* 207:589-592.
- Tomblin, J. 1981. Earthquakes, volcanoes and hurricanes: a review of natural hazards and vulnerability in the West Indies. *Ambio* 10:340-345.
- Uhl, C. 1982. Tree dynamics in a species rich tierra firme forest in Amazonia, Venezuela. *Acta Cient. Venezolana* 33:72-77.
- Underwood, A.J. & E.J. Denley. 1984. Paradigms, explanations and generalizations in models for structure of intertidal communities on rocky shores. In D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Ambele & A.B. Thistle. (eds.). 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Vandermeer, J.H. 1983. *Welfia georgii*, p. 346-348. In D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vandermeer, J.H. 1989. Crecimiento y supervivencia de plántulas de *Welfia georgii* en un bosque lluvioso en la Costa Atlántica de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* (en prensa).
- Vandermeer, J.H., J. Stout & G. Miller. 1974. Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima* and *Iriartea gigantea* under various conditions in a natural rainforest in Costa Rica. *Principes* 18:148-154.
- Vitousek, P.M. 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics, p. 325-333. In S.T.A. Pickett & P.S. White. (eds.). 1985. *Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Vitousek, P.M. & J.M. Melillo. 1979. Nitrate losses from disturbance forest: Patterns and mechanisms. *For. Sci.* 25:605-619.
- Wadsworth F.H. 1951. forest management in Luquillo mountains. *Carib. For.* 12:38-51.
- Weaver, P.L. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forest of the Luquillo mountains of Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 22:53-70.
- Webb, J.L. 1958. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rainforests, North Queensland. *Austral. J. Bot.* 6:220-228.
- Ewbsater, J.R. & B.C. Patten. 1979. Effects of watershed perturbations on stream potassium and calcium dynamics. *Ecol. Mon.* 49:51-72.
- Whitmore, T.C. 1974. Change with time and the role of cyclones in tropical rainforest of Kolombangara, Solomon Islands. *Common. For. Inst. Paper* 46:1-18.
- Williamson, G.B. & E.M Black. 1981. High temperature of forest fires under pines as a selective advantage over oaks. *Nature* 293:463-644.
- Wood, T.W.W. 1970. Wind damage in the forest of Western Samoa. *Malay. For.* 33:92-99.
- Woodley, J.D., E.A. Chornesky, P.A.Clifford, J.B.C. Jackson & L.S. Kaufman. 1981. Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science* 214:749-755.
- Woodroffe, C.D. 1983. The impact of Cyclone Isaac on the coasts of Tonga. *Pacif. Sci.* 37:181-210.
- Wyatt-Smith, J. 1984. Storm forest in Kelantan. *Malay. For.* 175-11.
- Yih, K., D.H. Boucher, N. Zamora & J.H. Vandermeer. 1989. Direct regeneration of Nicaraguan rainforest after destruction by Hurricane Joan. *Interciencia* (in review).