

# LA DIVERSIDAD DE ESPECIES DE ARBOLES Y LA ESTRUCTURA DE UN BOSQUE MUY HUMEDO PREMONTANO EN LA RESERVA BIOLÓGICA ALBERTO BRENES

Ingrid Wattenberg, Siegmund-Walter Breckle

Departamento de ecología, Universidad de Bielefeld, Apdo 100131, D-33501 Bielefeld, República Federal de Alemania.

Rodolfo Ortiz Vargas

Universidad de Costa Rica, Sede de Occidente.

## INTRODUCCION

La diversidad de árboles en el bosque húmedo tropical está bien documentada para diferentes lugares en Centroamérica [como La Selva/C.R. Península de Osa/C.R. (Hartshorn 1991) o Barra Colorado Island/Panamá]. También se encuentran inventarios de especies de árboles en bosques húmedos de montano hasta las 2600m en Volcán Barva/C.R. (Heaney & Proctor 1990). Perteneciendo al Orobioime I (Walter & Breckle 1983, 1991) el bosque presente se puede clasificar como bosque muy húmedo tropical de premontano según el sistema de Holdridge de las zonas de vida (Holdridge *et al.* 1971). Hasta ahora, se ha tipificado este tipo de bosque como bosque de transición (Burger 1991) donde se encuentra especies de ambos tipos de bosque. En este caso también existen especies en partes recién identificadas que solamente se encuentre en el bosque presente como *Ticodendron incognitum* (Gómez L. & Gómez 1989), *Plinia salticola* (Sprenger 1991) o *Pithecellobium brenesii* (Zamora). La lista preliminar de las especies de plantas presentes esta creciendo rapidamente (Gómez L. & Ortiz V. 1995) y esta dando a conocer la riqueza de especies de plantas. En esta zona de altitud se encuentra una gran cantidad de epifitas como característica de bosques montañosos (Hartshorn 1991) que promete por si misma una riqueza de especies de esta forma de vida.

Hasta ahora ha faltado la prueba de la diversidad arborescente por área. Las investigaciones presentes no sólo incluyen inventarios de especies de árboles de altitudes diferentes, y forman la base de investigaciones ecológicas relacionando los aspectos altitudinales y también

forman base de investigaciones siguientes de ecosistema en este lugar.

## MATERIALES Y METODOS

### Toma de datos

En el año 1991 se estableció una parcela permanente en una superficie de 1 ha. La parcela de investigación se ubica en el noreste de la Estación Biológica, por encima de la cuenca del Río Lorencito, entre los 910 y 950 mm de altura. La parcela fue elegida por su homogeneidad estructural con respecto a la vegetación, su forma depende de la topografía. Ella fue dividida en 25 subparcelas de 20 por 20 m (Fig. 1).

Todos los fustes incluyendo las palmas y los helechos arborescentes con el DAP (diámetro a la altura de pecho = 1.3 m) de por lo menos 10cm fueron marcados con placas de aluminio enumeradas, ubicadas en los 0.5 m más cercanos al suelo y fueron medidos en su diámetro y su altura. Algunos árboles fueron medidos por su superficie de la proyección del dosel. Entre los años 1991 y 1994 los árboles y palmas fueron identificados a nivel de especie.

### Análisis

Se contaron los fustes de la parcela entera y de las subparcelas. Se calculó la abundancia (A), densidad de troncos (D) y la frecuencia (F) de las especies. La abundancia significa la cantidad de troncos de cada especie, la densidad significa el porcentaje de una especie de todos los troncos contados. La frecuencia se calculó por la abundancia de una especie en las subparcelas.

Cuando una especie esta en todas las subparcelas, su frecuencia es de 100%. Por la cantidad de las subparcelas la frecuencia mínima es 4 % para la presencia en sólo una subparcela. Con los DAP se calculó la superficie de la sección del fuste (SSF) de cada especie y con la suma de la SSF se calculó el porcentaje de la SSF total. Con la SSF se puede estimar la superficie de la proyección del dosel

(SPD). Entre los logaritmos naturales de la SSF y la SPD existe una correlación significativa ( $r = 0.87$ ) con nivel de probabilidad 0.1 %. La diferencia del medio y de la suma de los datos tiene 3.6 % entre los datos medidos y los datos calculados por la SSF, la desviación standard de la diferencia tiene 9.67 con respecto a las diferencias reales entre las especies.

## RESULTADOS

### Generales

Se encontró la cantidad de 436 árboles con por lo menos 10 cm de DAP en la superficie de 1 ha, que se pueden distinguir 40 familias y 94 especies. Sólo 2 especies de una gran variedad de palmas alcanzaron el límite bajo del DAP. Los helechos arborescentes forman una gran parte de los fustes contados, juntamente con ellos se contó 519 troncos correspondiendo a 15.6 % de los troncos. La superficie de la sección de los fustes (SSF) tiene 42.94 m<sup>2</sup> en total, los helechos arborescentes contribuyen al total con solo 2.9 %.

La especie con la SSF más grande es la Rubiaceae, *Elaeagia uxpanapensis*. Con sólo 13 individuos, ella tiene 12.18 m<sup>2</sup> de SSF correspondiendo a 28.4 % del total. Con solo 3 individuos *Ficus jimenesii* mide 5.13 m<sup>2</sup>, conteniendo 12 % del total. *Weinmannia pinnata* sigue contribuyendo (5.13 m<sup>2</sup>) con sólo 2 individuos. Estas tres especies disponen de los DAP más anchos, sus promedios tienen más de 1m. Al contrario la especie más abundante, la palma *Iriartea deltoidea*, contribuye con 66 individuos, 12.7 % de los fustes 2.44 m<sup>2</sup> correspondiendo a sólo 5.7 % de la SSF total.

Otro aspecto llamativo son los valores de abundancia: Mas de un tercio de las especies existen solamente con un individuo por parcela e indican que aquellas estan bien dispersadas. Los valores de frecuencia, indican la distribución de las especies mas abundantes. (Cuadro 1).

### Estratificación del dosel

Se midió una altura máxima de los árboles de 40 m pero solo 0.5 % de los árboles alcanzaron el estrato superior. El total de la SPD

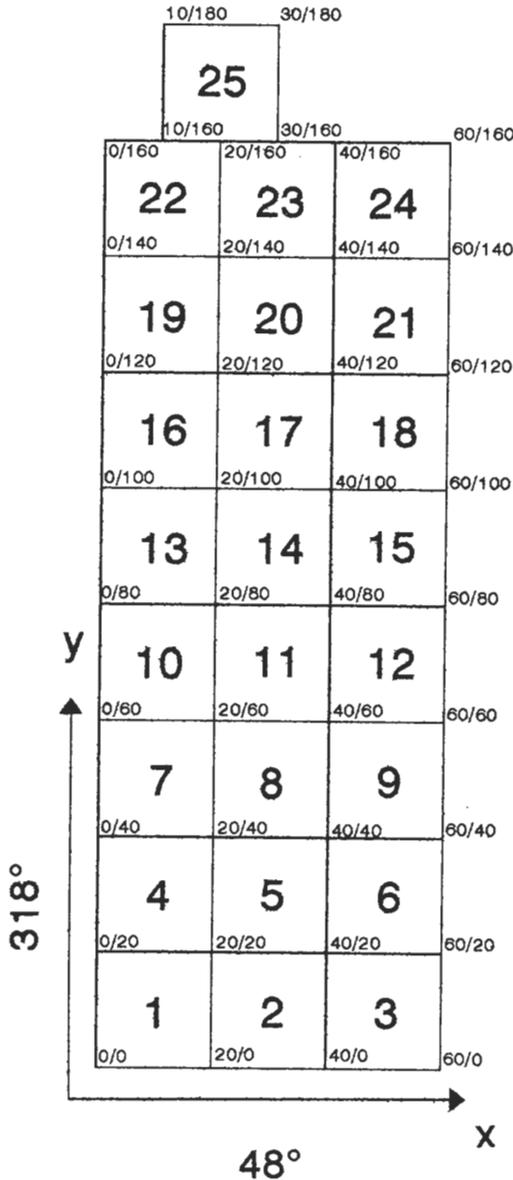


Fig. 1 Establecimiento de la parcela de investigación con las subparcelas. La superficie de la parcela mide en total 1 ha, las 25 subparcelas miden 400 m<sup>2</sup> cada una. Los números de los rincones forman las coordenadas de las subparcelas, los números centrales forman los números de las subparcelas. Las flechas indican la posición geográfica de la parcela.

**Cuadro 1:** Superficie de la sección de los troncos (SSF) en m<sup>2</sup> y su porcentaje del total, la abundancia absoluta (AA), la abundancia relativa de los troncos (AR), los diámetros a la altura de pecho (DAP) y la frecuencia de las especies de árboles > 10 cm de DAP en el área de investigación de la superficie de 1 ha. A significa el número de los troncos, D significa el porcentaje de los troncos del total. F representa la presencia de las especies en el porcentaje de las subparcelas. Las especies fueron apuntadas por su SST en orden descendente.

No.	Especie de árboles	Familia	SSF m <sup>2</sup>	SST %	AA N	AR %	DAP cm	F %
1	<i>Elaeagia uxpanapensis</i> Lorence ined.	Rubiaceae	12,18	28,4	13	2,5	101,6	40
2	<i>Ficus jimenesis</i> Standley	Moraceae	5,13	12,0	3	0,6	139,0	12
3	<i>Weinmannia pinnata</i> L.	Cunoniaceae	3,17	7,4	2	0,4	137,0	8
4	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz Lopez & Pavón	Arecaceae	2,44	5,7	66	12,7	21,2	92
5	<i>Guarea glabra</i> M. Vahl	Meliaceae	2,33	5,4	15	2,9	37,3	44
6	<i>Sapium oligoneurum</i> Schumann & Pittier	Euphorbiaceae	2,09	4,9	6	1,2	60,3	24
7	<i>Sloanea jaginea</i> Standley	Elaeocarpaceae	1,22	2,8	13	2,5	29,0	40
8	<i>Cupania macrophylla</i> A. Rich.	Sapindaceae	0,85	2,0	12	2,2	27,3	36
9	<i>Povedadaphne quadriporata</i> W.Burger	Lauraceae	0,66	1,5	2	0,4	55,0	4
10	<i>Clethra mexicana</i> A. DC.	Clethraceae	0,65	1,5	9	1,7	28,4	20
11	<i>Hernandia stenura</i> Standley	Hernandiaceae	0,62	1,5	6	1,2	30,5	20
12	<i>Ruagea glabra</i> Triana & Planchon	Meliaceae	0,57	1,3	7	1,3	30,0	20
13	<i>Alchornea</i> sp.	Euphorbiaceae	0,56	1,3	6	1,2	32,2	16
14	<i>Inga leonis</i> Zamora	Mimosaceae	0,53	1,2	17	3,3	19,5	44
15	<i>Plinia salticola</i> Mc Vaugh	Myrtaceae	0,49	1,1	40	7,7	12,3	72
16	<i>Brosimum costaricanum</i> Liebm.	Moraceae	0,42	1,0	9	1,7	23,9	28
17	<i>Calatola costaricensis</i> Standley	Icacinaceae	0,40	1,0	11	2,3	21,6	32
18	<i>Perrottetia longistylis</i> Rose	Celastraceae	0,38	0,9	6	1,2	21,0	12
19	<i>Mortoniendron anisophyllum</i> (Standley) Standley & Steyerf.	Tiliaceae	0,37	0,9	5	1,0	30,4	20
20	<i>Cocoloba tuerkheimii</i> J.D. Smith	Poligonaceae	0,35	0,8	1	0,2	67,0	4
21	<i>Inga barbourii</i> Standley	Mimosaceae	0,34	0,8	6	1,2	25,7	24
22	<i>Pterocarpus hayesii</i> Hemsley	Papilionaceae	0,33	0,8	2	0,4	45,0	8
23	<i>Lonchocarpus pentaphyllus</i> (Poiret) DC.	Papilionaceae	0,32	0,7	8	1,5	19,8	32
24	<i>Conostegia micrantha</i> Standley	Melastomataceae	0,31	0,2	8	1,5	11,0	32
25	<i>Pseudelmedia oxyphyllaria</i> J. D. Smith	Moraceae	0,29	0,7	10	1,9	18,1	28
26	<i>Cordia lucidula</i> J.M. Johnston	Boraginaceae	0,27	0,1	5	1,0	12,4	20
27	<i>Protium costaricense</i> (Rose) Engl.	Burseraceae	0,27	0,6	8	1,5	19,9	20
28	<i>Licania hypoleuca</i> Benth.	Chrysobalanaceae	0,27	0,6	1	0,2	59,0	4
29	<i>Ficus costaricana</i> (Liebm.) Miq.	Moraceae	0,26	0,6	1	0,2	58,0	4
30	<i>Marlieria mesoamericana</i> P.E. Sanchez	Myrtaceae	0,26	0,6	4	0,8	24,0	16
31	<i>Coussapoa parviceps</i> Standley	Cecropiaceae	0,23	0,5	1	0,2	54,0	4
32	<i>Hyeronima oblonga</i> (Tul.) Muell. Arg.	Euphorbiaceae	0,21	0,5	3	0,6	28,7	12
33	<i>Euterpe macrospadix</i> Oersted	Arecaceae	0,18	0,4	6	1,2	19,3	24
34	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	Moraceae	0,17	0,4	7	1,3	16,9	24
35	<i>Cecropia insignis</i> Liebm.	Cecropiaceae	0,16	0,4	2	0,4	27,5	8
36	<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	0,13	0,3	1	0,2	40,0	4
37	<i>Alchornea glandulosa</i> Poeppig var. <i>pittieri</i> (Pax) Pax	Euphorbiaceae	0,10	0,2	3	0,6	20,0	8
38	<i>Alfaroa costaricensis</i> Standley	Juglandaceae	0,10	0,2	2	0,4	23,5	8
39	<i>Ocotea insularis</i> (Meissner) Mez	Lauraceae	0,10	0,2	4	0,8	17,5	12
40	<i>Naucleopsis naga</i> Pittier	Moraceae	0,09	0,2	2	0,4	23,0	8
41	<i>Eugenia valerii</i> Standley	Myrtaceae	0,09	0,2	3	0,6	18,7	12
42	<i>Erythrina gibbosa</i> Cuf.	Papilionaceae	0,09	0,2	5	1,0	14,8	16
43	<i>Cestrum scandens</i> Vahl	Solanaceae	0,09	0,2	8	1,5	12,1	16
44	<i>Heliocarpus apendiculatus</i> Turcz.	Tiliaceae	0,09	0,2	3	0,6	19,0	8
45	<i>Pachira aquatica</i> Aublet	Bombacaceae	0,08	0,2	3	0,6	17,3	12
46	<i>Tetrorchidium europhyllum</i> Standley	Euphorbiaceae	0,08	0,2	1	0,2	31,0	4
47	<i>Sorocea trophoides</i> W.Burger	Moraceae	0,08	0,2	2	0,4	22,0	8
48	<i>Otoba novogranatensis</i> Mold.	Myristicaceae	0,08	0,2	3	0,6	17,3	12
49	<i>Elaeagia auriculata</i> Hemsley	Rubiaceae	0,08	0,2	5	1,0	13,8	16
50	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) Don	Staphyllaceae	0,08	0,2	2	0,4	20,5	8
51	<i>Hasseltia floribunda</i> Kunth.	Flacourtiaceae	0,07	0,2	1	0,2	30,0	4
52	<i>Guettarda crispiflora</i> M. Vahl	Rubiaceae	0,07	0,2	1	0,2	30,0	4
53	<i>Meliosma vernicosa</i> (Liebm.) Griseb.	Sabiaceae	0,07	0,2	1	0,2	29,0	4

54	<i>Ocotea</i> sp.	Lauraceae	0,06	0,1	1	0,2	28,0	4
55	<i>Helicostylis towarensis</i> (Klotzsch & Karsten) C.C. Berg	Moraceae	0,06	0,1	5	1,0	12,0	20
56	<i>Neea popenoei</i> P.Allen	Nyctaginaceae	0,06	0,1	1	0,2	27,0	4
57	<i>Chimarrhis parviflora</i> Standley	Rubiaceae	0,06	0,1	2	0,4	18,0	8
58	<i>Pouteria austin-smithii</i> (Standley) Cronq.	Sapotaceae	0,06	0,2	4	0,8	13,8	16
59	<i>Hirtella triandra</i> Sw.	Chrysobalanaceae	0,05	0,1	1	0,2	26,0	4
60	<i>Ocotea babosa</i> Allen	Lauraceae	0,05	0,1	2	0,4	17,5	8
61	<i>Conostegia setifera</i> Standley	Melastomataceae	0,05	0,1	4	0,8	12,3	12
62	<i>Xylosma hispidula</i> Standley	Flacourtiaceae	0,05	0,1	1	0,2	24,0	4
63	<i>Billia colombiana</i> Planch. et Lindl.	Hippocastanaceae	0,05	0,1	1	0,2	26,0	4
64	<i>Erythroxyllum macrophyllum</i> Cav.	Erythroxylaceae	0,04	0,1	2	0,4	15,5	4
65	<i>Miconia brenesii</i> Standley	Melastomataceae	0,04	0,1	3	0,6	13,7	12
66	<i>Virola guatemalensis</i> (Hemsley) Warb.	Myristicaceae	0,04	0,1	2	0,4	15,0	8
67	<i>Neea</i> sp.	Nyctaginaceae	0,04	0,1	2	0,4	15,5	8
68	<i>Allophyllum psilospermus</i> Radlk.	Sapindaceae	0,04	0,1	3	0,6	13,0	8
69	<i>Xylopia bocatorena</i> Schery	Annonaceae	0,03	0,1	1	0,2	18,0	4
70	<i>Dichapetalum donnell-smithii</i> Engl.	Dichapetalaceae	0,03	0,1	1	0,2	19,0	4
71	<i>Salacia petenensis</i> Lundell	Hippocrateaceae	0,03	0,1	1	0,2	20,0	4
72	<i>Miconia theaezans</i> Bonpl. Cogn.	Melastomataceae	0,03	0,1	1	0,2	21,0	4
73	<i>Inga punctata</i> Willd.	Mimosaceae	0,03	0,1	2	0,4	14,5	8
74	<i>Pithecellobium brenesii</i> Standley	Mimosaceae	0,03	0,1	3	0,6	11,7	12
75	<i>Cupania glabra</i> S.W.	Sapindaceae	0,03	0,1	1	0,2	21,0	4
76	<i>Licania kallunkii</i> Prance	Chrysobalanaceae	0,02	<0,1	1	0,2	14,0	4
77	<i>Ocotea gomezii</i> W. Burger	Lauraceae	0,02	0,1	2	0,4	12,5	4
78	<i>Ocotea tenera</i> Mez & J.D. Smith ex Mez	Lauraceae	0,02	0,1	2	0,4	12,0	8
79	<i>Ocotea whitei</i> Woodson	Lauraceae	0,02	<0,1	1	0,2	15,0	4
80	<i>Conostegia</i> sp.	Melastomataceae	0,02	<0,1	2	0,4	10,5	8
81	<i>Randia calycosa</i> Standley	Rubiaceae	0,02	0,1	2	0,4	12,5	8
82	<i>Bunchosia veluticarpa</i> W.R. Anderson ined.	Malpigiaceae	*0,02	0,1	1	0,2	17,0	4
83	<i>Guarea rhopalocarpa</i> Radlk.	Meliaceae	0,02	<0,1	1	0,2	15,0	4
84	<i>Maquira costaricana</i> (Standley) C.C. Berg	Moraceae	0,02	0,1	1	0,2	16,0	4
85	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Euphorbiaceae	0,01	<0,1	1	0,2	11,0	4
86	<i>Eschweilera neei</i> S Mori	Lecythydaceae	0,01	<0,1	1	0,2	10,0	4
87	<i>Conostegia oerstediana</i> O. Berg ex Triana	Melastomataceae	0,01	<0,1	1	0,2	12,0	4
88	<i>Clidemia densiflora</i> (Standley) Gleason	Melastomataceae	0,01	<0,1	1	0,2	13,0	4
89	<i>Inga oerstediana</i> Benth. ex Seemann	Mimosaceae	0,01	<0,1	1	0,2	11,0	4
90	<i>Ardisia</i> sp.	Myrsinaceae	0,01	<0,1	1	0,2	10,0	4
91	<i>Eugenia austin-smithii</i> Standley	Myrtaceae	0,01	<0,1	1	0,2	11,0	4
92	<i>Neea amplifolia</i> J.D.Smith	Nyctaginaceae	0,01	<0,1	1	0,2	13,0	4
93	<i>Coussarea caroliniana</i> Standley	Rubiaceae	0,01	<0,1	1	0,2	11,0	4
94	<i>Hybanthus guanacastensis</i> Standley	Violaceae	0,01	<0,1	1	0,2	11,0	4
Especies de árboles total			41,67	97,1	436	84,4	25,1	100
Helechos arborescentes			1,27	2,9	83	15,6	13,5	92
Individuos total			42,94	100	519	100	23,2	100

estimada tiene 10508 m<sup>2</sup>, correspondiendo a 105 % ± 3.6 %. La altura mínima de los fustes con el DAP <sup>3</sup> 10 cm tuvo 2.5 m y aproximadamente 10 % de los fustes formaron la categoría más baja correspondiendo a una SPD de 6 % dependiendo del límite bajo del DAP de 10 cm. No se encontraron estratos definidos del dosel en las alturas variadas pero si densidades de proyección distintas. Hasta los 30 m de altura las copas se extienden en cada estrato por lo menos con 12 % del total. La proyección más densa se encontró entre 5 y 20 m de altura con valores mucho más altos que el promedio de 12.5 %, del mismo modo se encontró casi 75 % de los árboles en estas categorías de altura. El porcentaje más alto de la SPD se encontró entre 15-20 m con 23.6 % que fue constituido por 19.5 % de los troncos. El porcentaje más alto de los troncos de 32 % se encontró entre las 5 y 10 m de altura y constituyen solo 21 % de la SPD. El porcentaje de los árboles baja conforme la altura sube, mientras que la densidad de proyección no tiene una tendencia tan distinta hasta las 20 m (Fig. 2).

### Distribución horizontal

Los árboles no están distribuidos en forma homogénea en la parcela ni por cantidad ni por la SSF. El porcentaje de los fustes oscila entre 3 y 6% por subparcela con un promedio de 4 %. Los valores pertenecientes a la SSF oscilan entre 1 % y 10 % de la SSF total y no corresponden con el porcentaje de los troncos. Los valores de la SSF más llamativos se encontraron en las subparcelas 5, 18 y 25, donde el porcentaje medio de los fustes constituyen casi 10 % de la SSF en cada caso. En contraste el porcentaje más alto de los troncos en la subparcela 8 constituye sólo 3.2 % de la SSF. Las subparcelas 11, 15, 17, 20 y 24 contienen pocos troncos con una SSF baja (Fig. 3).

## DISCUSIÓN

El inventario de las especies arbóreas en la superficie de una hectárea presenta una diversidad de especies de árboles bastante alta. Las 94 especies estudiadas corresponden a especies de bosques húmedos de zonas bajas de Costa Rica (Lieberman & Lieberman 1987) mientras se observó en general

una relación inversa entre altitud y número de especies (Flenley 1979, Jacobs 1981, Lamprecht 1986, Heaney & Proctor 1991). Otros elementos, además de la altura influirían también en el número de especies. P.ej. alta precipitación y su distribución regular durante el año corresponde con números de especies altos (Gentry 1982) como se encuentra en el lugar presente con precipitaciones medias hasta las 4000 mm por año sin temporada completamente seca. La influencia de la fertilidad de los suelos a la diversidad es contradictoria (Gentry 1988b, Huston 1980) pero la disponibilidad nutritiva media de los adosoles de este lugar no se presenta como elemento limitante como lo hizo constar Burger (1980).

Wattenberg y Breckle (1995) ya mencionaron, que la superficie de una hectárea no es suficiente para coger la alta diversidad adecuadamente, como se ve en Fig. 4. El número creciente de especies al adicionar las últimas subparcelas dejan pronosticar números de especies más altas con el límite bajo de DAP. La parte alta de especies muy dispersas con sólo un individuo por hectárea sostiene esta suposición.

La vacilante distribución horizontal de los números y de los SSF de los fustes indica alta heterogeneidad del bosque. Fases diferentes de la sucesión se turnan periódicamente lo que supone una alta dinámica del bosque. En comparación con otros lugares el bosque presente sugiere un número de fustes semejantes pero el valor de la SSF es superior a los otros. Esto indica la presencia de más árboles con un DAP mayor. Los valores de la SPD total y de los estratos distintos comprueban la observación anterior de un bosque sin estratos definidos y más o menos denso. Fases con SPD múltiples y fases con claros en el dosel se cambian periódicamente. El estrato más bajo se representa más denso de lo que se ve en Fig. 3 porque no se incluyó la mayoría de árboles en esta categoría de altura con un DAP menos de 10cm.

La altura del dosel más o menos cerrado de los 30 m hasta los 35 m de altura se encuentra en concordancia con características de bosques húmedos tropicales de premontano igual como el alto porcentaje de las palmas y los helechos arbóreas (Hartshorn 1991, Bernhardt 1991, Lamprecht 1986). Revisiones más detalladas sobre la distribución y estructura de los árboles tropicales se hizo en Wattenberg & Breckle (1995).

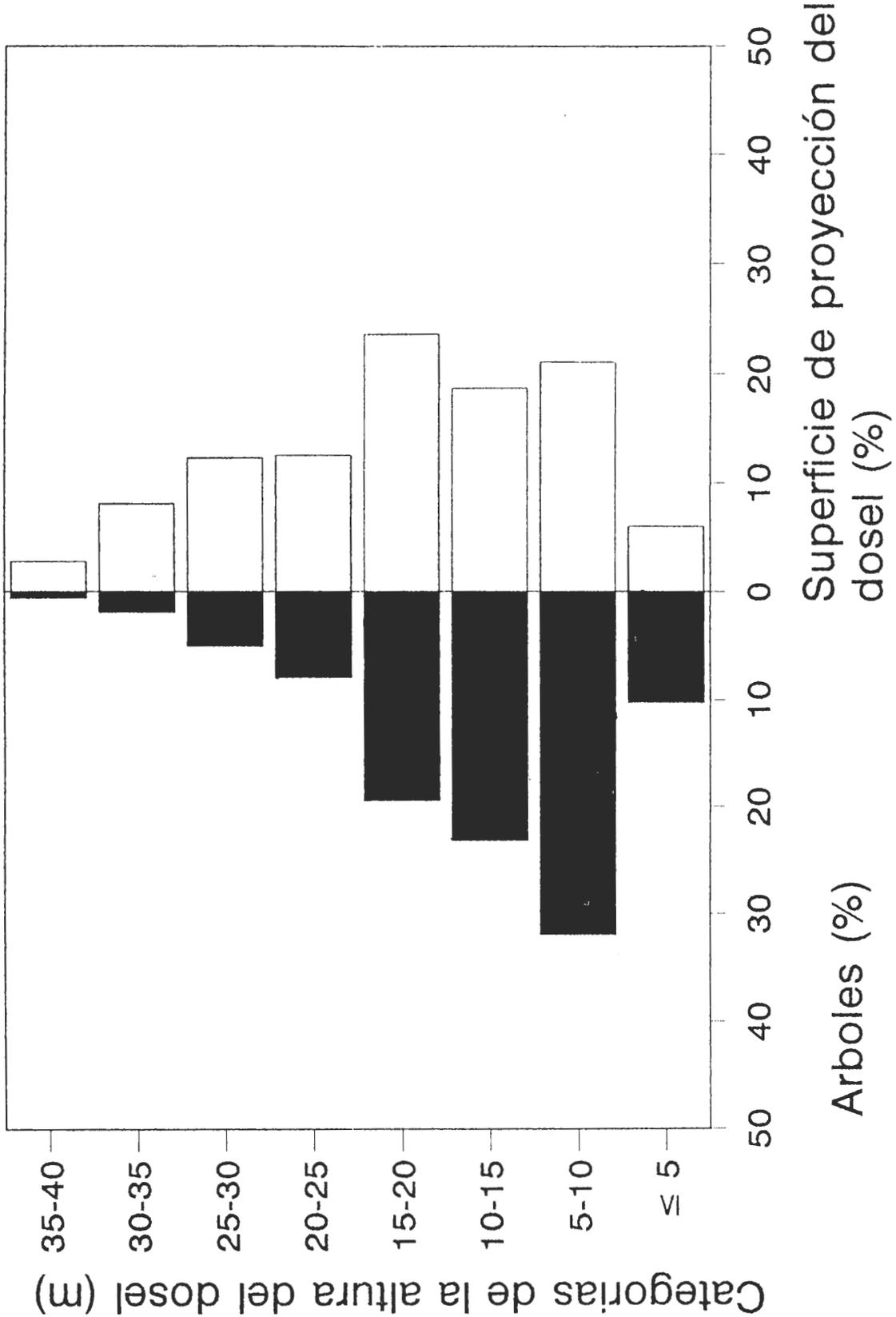


Fig. 2 El porcentaje de los fustes y el porcentaje de la superficie de proyección del dosel en comparación, repartida por las categorías de altura del dosel graduadas. Las líneas rayadas indican los promedios.

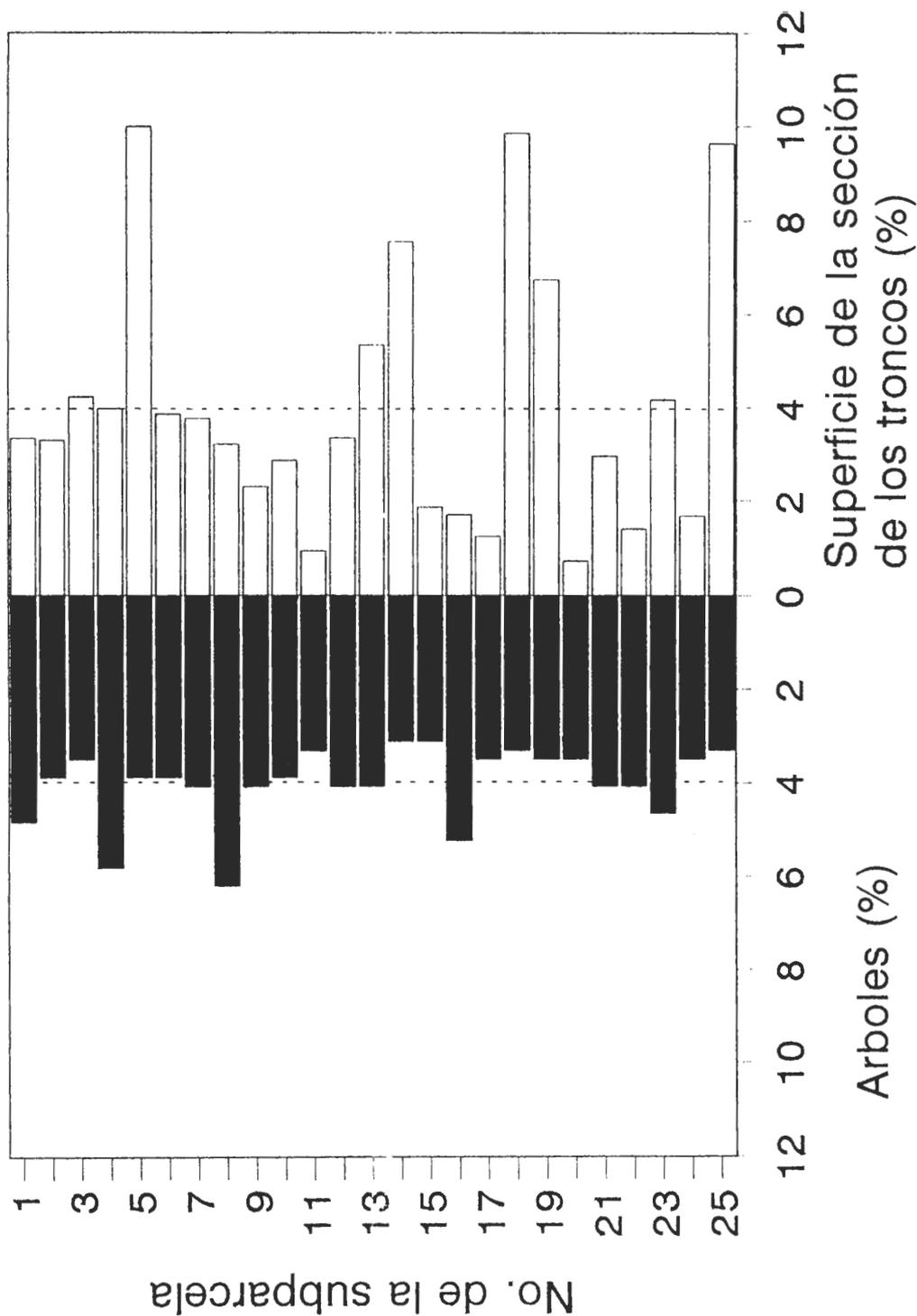
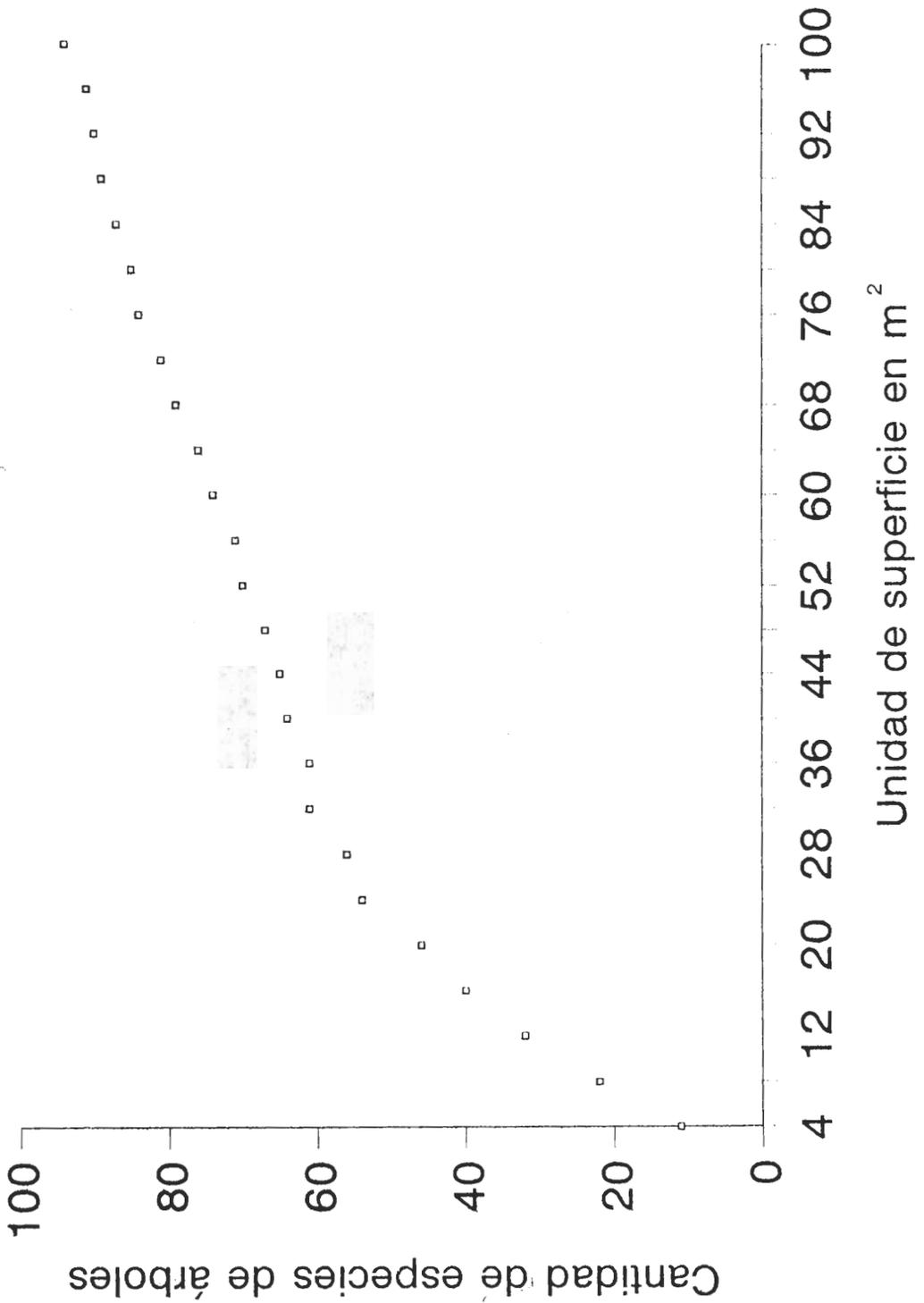


Fig. 3 El porcentaje de los árboles y el porcentaje de la superficie de los troncos en comparación, repartida por las subparcelas. Las líneas rayadas indican los promedios.



**Fig.4** Número de especies de árboles > 10 cm de DAP por unidad de superficie según Wattenberg & Brekle 1995. El número de especies sube al adiciónamiento de las subparcelas (N=25).

## AGRADECIMIENTOS

Queremos dar las gracias a la Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) y la E. u. H. Walter-Stiftung por apoyo de financiamiento, a Víctor Mora, Hugo Pérez Z., Gerardo Rivera, Astrid Sprenger y Markus Voigt por su colaboración en el campo, y a Jorge Gómez L., Víctor Mora y los colaboradores del Herbario Nacional de Costa Rica por su ayuda en identificar los árboles. La investigación presente forma parte de la realización de las necesidades para el grado de Dr. rer. nat de I.W. bajo la supervisión de Prof. Dr. S.-W. Breckle de la Universidad de Bielefeld.

## BIBLIOGRAFÍA

- BERNHARDT, K.G. 1991. Die Waldformationen in Costa Rica. *Natur und Museum* 121:289-301.
- BURGER, W.C. 1980. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica? *Brenesia* 17: 371-388.
- BURGER, W.C. 1991. Biological Station: Reserva Forestal de San Ramón. Memoria de Investigación, Reserva Forestal de San Ramón. Seria Catedra Universitaria. Sede de occidente.
- FLENLEY, J. 1979. The Equatorial rain forest: a geological history. University of Hull and Canberra. Butterworths.
- GENTRY, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- GENTRY, A.H. 1988b. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- GÓMEZ LAURITO, J. & L.D. GOMEZ 1989. *Ticodendron*, a new tree from Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 1148-1151.
- GÓMEZ LAURITO, J., & R. ORTIZ V. 1991. Lista preliminar de plantas de la Reserva Forestal de San Ramón. Memoria de Investigación, Reserva Forestal de San Ramón. Seria Catedra Universitaria. Sede de Occidente.
- HARTSHORN, G.H. 1991. Plantas. pp. 119-353. *IN: Janzen, D.H. Historia Natural de Costa Rica.* San José, Costa Rica.
- HEANEY, A. & J. PROCTOR 1990. Preliminary studies on forest structures and floristics on Volcán Barva, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 6: 307-320.
- HOLDRIDGE, L.R., GRENKE, W.C., HATHEWAY, W.H., LIANG, T. & J.A. TOSI Jr. 1971. Forest environments in tropical life zones. A pilot study.
- HUSTON, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography* 7, 147-157
- JACOBS, M. 1987. The Tropical Rain Forest. A First Encounter. Berlin Heidelberg.
- LAMPRECHT, H. 1986. Waldbau in den Tropen. Hamburg.
- LIEBERMAN, D. & M. LIEBERMAN. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982), *J. Trop. Ecol.* 3: 347-358.
- ORTIZ VARGAS, R. 1991b. Memoria de Investigación, Reserva Forestal de San Ramón. Serie Cátedra Universitaria. Sede de Occidente.
- SPRENGER, A. 1992. Populationsökologische Untersuchung von *Plinia salticola* (Myrtaceae) im prämontanen Regenwald der Cordillera de Tilarán (Costa Rica). Diplomarbeit, Universität Bielefeld.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE 1983. Ökologie der Erde. Band 1: Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. Stuttgart.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE 1991. Ökologie der Erde. Band 2 (2. Aufl.): Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. Stuttgart.
- WATTENBERG, I., & BRECKLE, S.-W. 1995. Tree species diversity of a premontane rain forest in the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Ecotropica* 1, en prensa.
- ZAMORA, N. Tratamiento de la Familia Mimosaceae (Fabales) de Costa Rica. *Brenesia* 36:63-149