



LA DINÁMICA DEL BOSQUE DE MONTAÑA EN LA RESERVA FORESTAL DE FORTUNA, CHIRIQUÍ

James W. Dalling^{1,2}, Arturo Morris Valdés², Pedro Caballero Ruiz³, Kelly Andersen^{1,2}, y Benjamin Turner²

¹ Universidad de Illinois, Department of Plant Biology, 265 Morrill Hall, 505 S Goodwin Ave, Urbana, Illinois 61801, USA. E-mail: dalling@illinois.edu

² Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apartado 0843-03092, Panamá

³ Universidad Autónoma de Chiriquí, David

RESUMEN

Existe la expectativa que los cambios climáticos tendrán un efecto negativo especialmente en los bosques de montaña, donde las especies están distribuidas a lo largo de gradientes ambientales restringido y estrechos. Sin embargo, aún no existen datos de referencia o básicos sobre la distribución, tasas de crecimiento y mortalidad de los árboles de montaña que puedan ser usados para determinar la influencia de los cambios climáticos. Durante los últimos seis años se ha establecido una red de seis parcelas de una hectárea a través de un gradiente de lluvia y fertilidad de suelos en las reservas de Fortuna y Palo Seco. En el 2008, terminó la primera repetición del censo de las parcelas para obtener medidas de crecimiento y mortalidad de los árboles. Al mismo tiempo, se completó la identificación de 376 especies de árboles y arbustos dentro de las parcelas. Un análisis preliminar de los datos de la repetición del censo indica que las comunidades de árboles están fuertemente afectadas por las variables ambientales. Además del monitoreo de crecimiento y mortalidad, también se iniciaron mediciones de los componentes de hojarasca (hojas, flores, frutos, corteza, ramas) en cada parcela, y se completaron medidas sobre la disponibilidad de nutrientes y contenido de carbono en el suelo. El presente proyecto representa un consorcio modelo entre la investigación y la educación en el oeste de Panamá. A través del proyecto han participado 12 estudiantes de licenciatura de universidades en Panamá y se dio apoyo a las tesis de licenciatura de cinco estudiantes.

PALABRAS CLAVES

Cambio climático, bosque nublado, dinámica del bosque, distribución de especies, biomasa, hojarasca, gradientes ambientales, disponibilidad de nutrientes, precipitación.

ABSTRACT

Regional and global climate change is expected to have particularly strong effects on tropical montane forests where species are often distributed along narrow elevational or environmental gradients. Nonetheless, base-line data on the distribution, growth and survival of montane forest trees, which could be used to detect climate change effects do not exist. Over the last six years we have established a network of six one hectare permanent forest plots arrayed across a gradient of soil nutrient availability and rainfall in the Fortuna and Palo Seco Forest Reserves. In 2008 we recensused the plots to give the first measure of growth and survival. Concurrent with the recensus we have completed identification of 376 shrub and tree species in our plots. Preliminary analyses of these data indicate that the species composition is strongly constrained by environment variables. In addition to monitoring growth and survival, we have also initiated measurements of the major components of litterfall (leaves, branches, fruit and flowers) in each plot, and completed soil nutrient and soil carbon measurements as a means to assess temporal variation in forest productivity and carbon storage. This project represents a model partnership between research and education in the west of Panama. To date, 12 undergraduate students have worked on the project, and we have supported thesis research of five students.

KEYWORDS

Climate change, cloud forest, forest dynamics, species distribution, biomass, litterfall, environmental gradients, nutrient availability, rainfall.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de montaña son hábitats sometidos a grandes amenazas en el neotrópico (Kappelle & Brown, 2001). Aunque sólo representan cerca de un 1.2% del área de los bosques neotropicales, éstos albergan una cantidad casi similar de especies de plantas (Hendersen *et al.*, 1991, Bubb *et al.*, 2004), incluyendo comunidades con alta diversidad de plantas epífitas y hemi-epífitas. Además, en los bosques de montaña de Panamá y Costa Rica se encuentran la mitad de las especies endémicas de la región (D'Arcy, 1977). Pese a su gran diversidad y endemismo, nuestro conocimiento acerca de la ecología y

biogeografía de los bosques de montaña es muy limitado comparado con los bosques de tierras bajas. En consecuencia, nuestro entendimiento de cómo las comunidades de árboles responden a variaciones de las condiciones del suelo, las condiciones climáticas y las perturbaciones es limitado. La ausencia de esta información básica nos impide manejar y conservar los bosques de montaña, y sobre todo, predecir las consecuencias en un futuro de los efectos del cambio climático.

Se predice que los cambios climáticos van a tener efectos particularmente dramáticos en los bosques de montaña porque van a cambiar la elevación en la cual las nubes se forman (Foster, 2001). En Centroamérica, estos cambios ya están ocurriendo y son resultado de un calentamiento atmosférico en las zonas bajas debido a la tala del bosque para la agricultura (Pounds *et al.*, 1999, Ray *et al.*, 2006). Una segunda amenaza para los bosques de montaña resulta de los incrementos predichos en la deposición de nitrógeno atmosférico. Se piensa que en general el crecimiento de los árboles en bosques de montaña está limitado por el nitrógeno (Tanner *et al.*, 1998), y las especies de árboles están adaptadas para tolerar estos valores bajos de la fuente de nitrógeno. El uso creciente de fertilizantes, la quema de biomasa de combustible fósil aumentarán gradualmente la fuente de nitrógeno a los bosques durante el próximo siglo (Phoenix *et al.*, 1996) con efectos desconocidos en las comunidades de plantas.

En el bosque nuboso de Monteverde en Costa Rica, uno de los sitios más estudiados en Centroamérica, los bosques de montaña han empezado a mostrar en las últimas dos décadas disminuciones significativas en la frecuencia de precipitación y en la cobertura de nubes. Esta reducción en la cobertura de nubes ha sido relacionada con la extinción de anfibios de las tierras altas de Centroamérica, y con la reciente migración de aves de tierras bajas a bosques de montaña (Pounds *et al.*, 1999, 2006). Entender cómo las comunidades difieren en su respuesta a variaciones de nutrientes y regímenes de precipitación proveerá las primeras indicaciones de cómo las comunidades serán afectadas por futuros cambios climáticos y por lo tanto proveerá información crítica sobre cómo mitigar sus efectos.

Las comunidades de plantas de los bosques de montaña generalmente requieren de condiciones ambientales específicas a causa de los marcados gradientes de lluvias y neblina. A diferencia de las aves y los reptiles, los organismos sedentarios de crecimiento lento y de larga vida (árboles y epífitas) tienen una capacidad limitada para reaccionar a los cambios climáticos. Los cambios rápidos en las condiciones climáticas observadas en estos bosques durante las dos últimas décadas pueden por lo tanto tener impactos significativos en la diversidad y estructura de estos bosques. Sin embargo, no existe para Centroamérica ningún programa de monitoreo a larga escala de los bosques de montaña basado en estudios de poblaciones de árboles marcados; los dos libros más recientes que revisan el estado del conocimiento de los bosques de montaña neotropicales (Hamilton *et al.*, 1994, Kappelle & Brown, 2001) no contienen información sobre la dinámica de estos bosques (crecimiento y mortalidad) y carecen de información sobre los posibles factores que favorecen la distribución local y regional de estas especies de árboles.

La Reserva Forestal de Fortuna y el Bosque Protector de Palo Seco son extensiones inusualmente grandes de bosque nublado en Centro América. Estos sitios son áreas de prioridad para la investigación debido a su alta diversidad de árboles, y vegetación transitoria entre las tierras bajas y los elementos florísticos de los bosques de montaña (Gentry, 1995). El presente proyecto apoya la colección de información de biodiversidad fundamental (identificación de especies, distribución y dinámica en relación a parámetros climáticos y de suelos) con el objetivo de estimular las actividades de investigación en un sitio accesible a la comunidad académica del occidente de Panamá. La experiencia de otros sitios demuestra que los datos obtenidos en parcelas permanentes provee la base crítica sobre la cual una gran variedad de proyectos de investigación pueden surgir.

Se establecieron seis parcelas en la reserva de Fortuna y en el Bosque Protector Palo Seco en las cuales todos los árboles > 10 cm de diámetro (DAP), y una muestra de árboles > 1 cm DAP fueron marcados, mapeados e identificados. La localización de estas parcelas fue elegida para representar comunidades de plantas presentes en las contrastantes condiciones ambientales a través de la división continental, pero a la vez manteniendo una elevación relativamente

constante (800-1300 m s.n.m.). Aquí, presentamos algunos resultados preliminares que hemos obtenidos sobre la diversidad de árboles en Fortuna.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento de parcelas de investigación

En el mes de Julio de 2003, se establecieron seis parcelas de una hectárea en la Reserva Forestal de Fortuna y en el Bosque Protector Palo Seco (Fig. 1). Cada parcela midió 100 m de largo x 100 m de ancho, dividido en 25 cuadrantes de 20 m x 20 m. En tres de las parcelas todos los árboles, arbustos y palmas mayores e iguales a 10 mm de DAP están enumerados con placas de aluminio, mapeados, medidos e identificados hasta especie; en las tres parcelas restantes se midieron todos los árboles >100 mm de DAP. En el mes de Julio de 2008, cinco años después del primer censo se midieron todos los árboles nuevamente (incluyendo individuos nuevos). Los árboles grandes que presentan contrafuertes o raíces fúlcreas a 1.30 m se le midió el diámetro arriba, donde el tronco es cilíndrico y de no poder hacer la medida se hizo la medida con la ayuda de una escalera y se anotó la altura en que se tomó.

Medición de condiciones ambientales en la Reserva de Fortuna

Se midió la lluvia utilizando pluviómetros colocadas en el centro de un claro grande al lado de cada parcela. Cada colector estaba construido de una botella de soda gaseosa de 2 L cortada en la mitad y conectada con una manguera a un colector de 25 L. Cada dos semanas se vaciaron los colectores y se midió la humedad del aire utilizando un psicrómetro. Además se analizaron los datos de lluvia recolectados durante los últimos diez años por el Instituto Smithsonian en el centro de investigación Jorge Arauz, cerca de la parcela Samudio.

Se midió la disponibilidad de nutrientes en el suelo (NH_4 , NO_3 , P, Ca, K, Mg), pH y la densidad del suelo en quince puntos de cada parcela. Se tomaron las muestras en los 10 cm de la superficie del suelo donde se encuentra la mayor densidad de raíces. Se analizaron las muestras en el laboratorio de suelos en el Instituto Smithsonian en Panamá (para más detalles ver Andersen *et al.*, 2009).

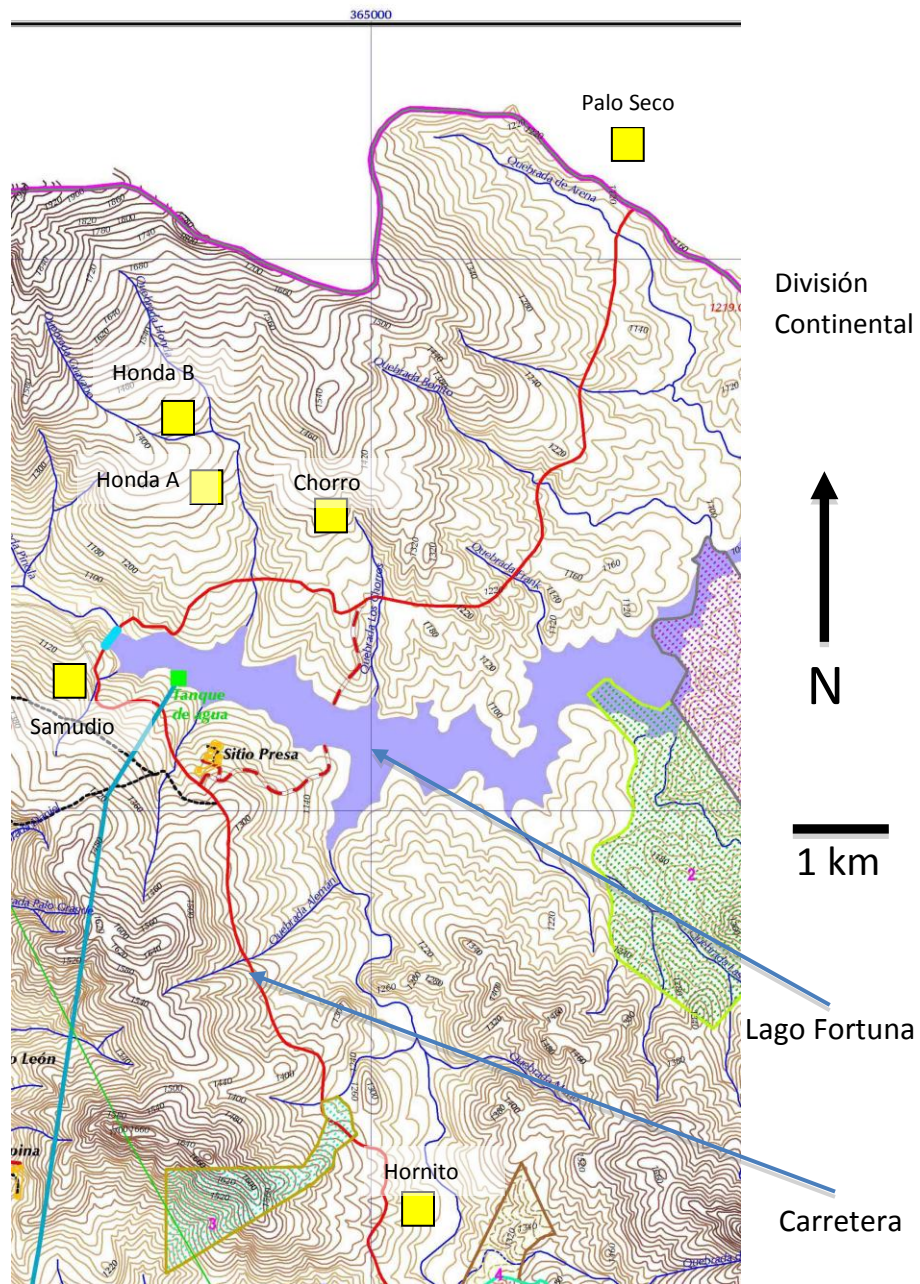


Fig. 1. Ubicación de las seis parcelas (cuadrados amarillos) en la reserva de Fortuna. La parcela de Palo Seco se encuentra en el lado norte de la división continental dentro del Bosque Protector Palo Seco.

Para medir la disponibilidad de luz se utilizaron dos métodos: i) una medida de la luz roja: roja lejano utilizando un medidor R:FR (Skye Instruments SKR 100, UK), y ii) una medida de la abertura del dosel utilizando una cámara digital (Nikon Coolpix 900) con un lente hemisférico. Las imágenes digitales fueron analizadas utilizando el programa Gap Light Analyzer (<http://www.ecostudies.org/gla/>). Las medidas fueron tomadas en los mismos lugares del muestreo de nutrientes bajo condiciones nubladas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad de plantas

Se encontró una gran variación en la diversidad de especies presente en las parcelas de Fortuna. Notablemente, la diversidad incrementó desde el sitio menos fértil (Chorro; 61 especies) hasta el más fértil (Palo Seco, 153 especies; Cuadro 1). La diversidad de especies encontradas en Palo Seco es mayor que en otros sitios de Panamá, sino a 350 m.s.n.m. en bosque húmedo de Kuna Yala (191 especies, R. Paredes, datos sin publicar). Las parcelas de menor diversidad y fertilidad (Chorro y Honda 'B') también mostraron una dominancia por algunas especies. La parcela de Chorro se caracteriza como un bosque de palmas: tres especies de palmas (*Euterpe precatoria*, *Colpothrinax aphanopetala* y *Wettinia quinaria*) representan 50 % de todos los individuos en la parcela). En contraste, la parcela de Honda 'B', menos que 1 km de Chorro, esta dominado por individuos de *Oreomunnea mexicana* (Juglandaceae), representando 36 % de individuos, y con una presencia much menor de palmas (<5 % de los individuos; Fig. 2).

Condiciones ambientales

Las parcelas de Chorro y Honda B (con menor diversidad de árboles) son notablemente bajas en nitrógeno (Cuadro 1). Los suelos de estas parcelas son blancos y arenosos, y son producto de actividad volcánica que ha depositado una capa de toba riolítica encima de un suelo antiguo (Fig. 3). En las parcelas de Honda A y B, la capa riolítica tiene una profundidad de 1 m, mientras en la parcela de Chorro encontramos que se extendió por lo menos 2 m. En Chorro, también existe una capa de suelo orgánico generalmente de <10 cm de profundidad donde se encuentra la mayoría de la biomasa de raíces.



Fig.2. Imágenes de las parcelas de investigación. (a) Chorro (árbol de *Colpothrinax aphenopetala*), (b) Honda A (árbol de *Oreomunnea mexicana*), (c) Honda B, (d) Hornito, (e) Palo Seco, (f) Samudio. Fotos: Arturo Morris/Jim Dalling.

Cuadro 1. Datos preliminares sobre el número de árboles y especies >10 cm en cinco parcelas de 1 ha (no incluimos datos sobre la parcela Hornito donde hace falta terminar la identificación de especies). Características del suelo según Andersen et al. (2009). ¹Nitrogeno inorgánico (NH₄ + NO₃); ²CEC capacidad de intercambio catiónico.

Parcela	Chorro	Honda 'B'	Samudio	Honda 'A'	Palo Seco
Árboles/ha (>10 cm DAP)	904	1022	767	823	643
Especies/ha (>10 cm DAP)	61	87	135	145	153
Densidad de suelo (g cm ⁻³)	0.08	0.13	0.35	0.11	0.45
pH	3.91	3.63	4.12	4.63	5.08
N ¹ (g cm ⁻³)	0.63	0.80	1.42	3.40	2.90
P	2.74	4.10	0.76	1.70	3.91
CEC ² (%)	53.3	37.5	63.7	61.4	50.2



Fig. 3. (a) Perfil del suelo, Parcela de Chorro.



Fig. 3. b) Perfil del suelo, Parcela de Hornito.

Fig. 3. Dos ejemplos del perfil del suelo en la Reserva Forestal Fortuna. En Hornito (b), donde el suelo se ha desarrollado de una base granítica, existe una abundancia de material orgánico en todo el perfil. En Chorro (a), el material blanco es un depósito de tupa riolítica (arenosa y bajo en nutrientes). La capa de suelo orgánico es delgada (<10 cm de profundidad). Los perfiles de suelo son utilizados para investigar disponibilidad de nutrientes y distribución de carbono en el suelo, y para la identificación del material geológico. Fotos: Jim Dalling.

Además de las diferencias en fertilidad de suelo, también existe una gran variación en la cantidad y estacionalidad de la precipitación (Cuadro 2, Figura 4). En 2008 la parcela Honda A recibió 11.9 m de precipitación, entre los valores mayores encontrados en el mundo. Sin embargo, a menos de 3 km desde Honda A, las parcelas de Samudio y Chorro recibieron menos que la mitad de la precipitación (5.2 – 5.9 m). Quizás más importante que la cantidad de precipitación total recibida durante el año es la distribución de precipitación durante el año. Los datos obtenidos muestran que hay una estación seca (entre enero y marzo) marcada en la parcela Hornito ubicado en el extremo sur de la Reserva Fortuna (Fig. 4). Al contrario, en la parcela Palo Seco, ubicada en la pendiente del Caribe, no existe un periodo seco (todos las meses recibieron más de 100 mm de lluvia).

Cuadro 2. Ubicación de las parcelas de investigación y características de temperatura, luz y precipitación. Medidas de luz son promedios por cada parcela con el error estándar (Andersen *et al.*, 2009). Medidas de precipitación son para el año 2008.

Parcelas	Chorro	Honda A	Honda B	Samudio	Palo Seco	Hornito
Substrato	Toba riolítica	Toba riolítica	Toba riolítica	Andesita	Andesita	Granítico
Suelo superficial	orgánico	orgánico	orgánico	mineral	mineral	orgánico
Latitud (N)	8°44'58"	8°45'40"	8°45'26"	8°43'52"	8°46'43"	8°40'26"
Longitud (W)	82°13'46"	82°14'22"	82°14'37"	82°14'53"	82°11'53"	82°12'51"
Elevación (m)	1100	1155	1241	1215	878	1330
Temperatura (°C)	20.5	20.2	19.7	19.8	21.8	19.2
Precipitación anual (mm)	5239	11906	9532	5411	7148	6496
<i>Condiciones de luz</i>						
Luz roja: roja lejano	0.5±0.03	0.38±0.03	0.34±0.03	0.53±0.02	0.27±0.03	0.26±0.03
Apertura del dosel (%)	6.3±0.34	4.31±0.25	5.77±0.25	6.27±0.29	4.85±0.19	5.31±0.24

Al comparar los datos de precipitación de 2007-8 recolectados en las seis parcelas de Fortuna con los datos de precipitación recolectados en la estación científica Jorge Arauz (~1 km al sur de la parcela de Samudio) entre 1997-2008 (Fig. 5). Según los datos colectados en Jorge Arauz, el año 2008 no fue especialmente lluvioso, lo que sugiere que el promedio de precipitación en Honda A podría sobrepasar 10 m por año. Aunque no existe un patrón en la cantidad de precipitación total recibida durante la última década, pero existe la tendencia hacia una proporción mayor de días sin lluvia (Fig. 6). Hay que esperar para ver si el mismo patrón se muestra durante los próximos años. Sin embargo, esta tendencia es consistente con un análisis de los datos de precipitación en el bosque de montaña de Monteverde, Costa Rica (1500 m sem).

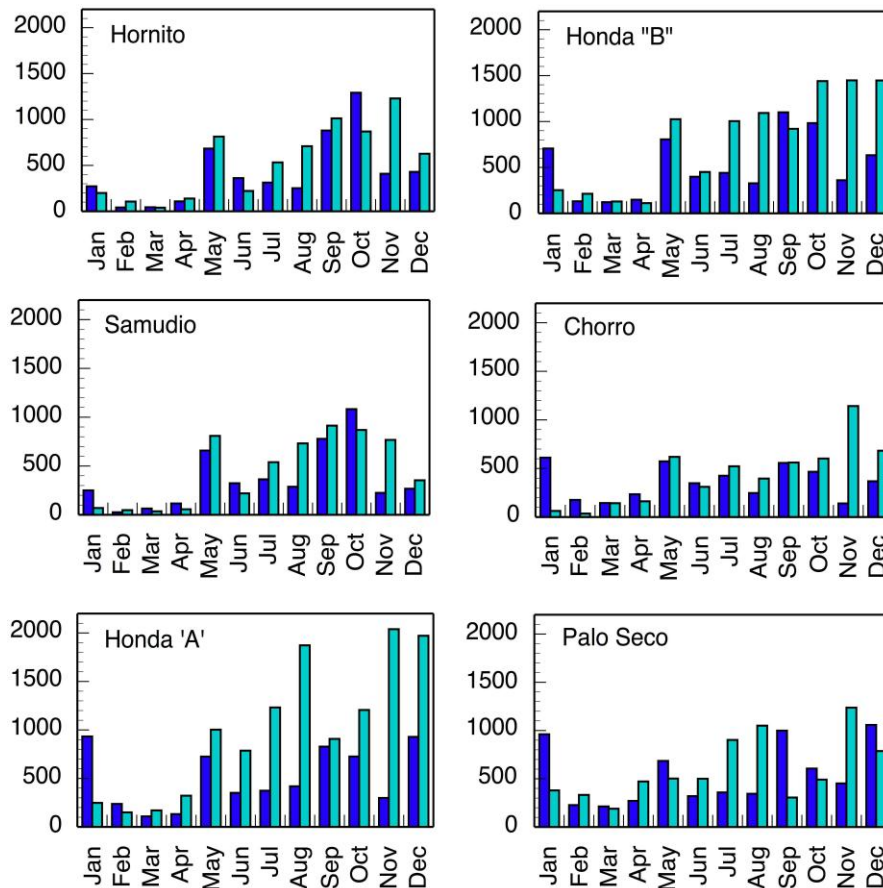


Fig. 4. Distribución de lluvia mensual en cada parcela en 2007 (barras azul oscuro) y 2008 (barras azul claro).

En Monteverde se ha notado que el número de días sin lluvia ha incrementado desde <35 días/año entre 1975-80, hasta >125 días/año entre 1993-98 (Pounds *et al.*, 1999). En Costa Rica se ha relacionado cambios en el régimen de precipitación con un incremento en la altura en que se forman las nubes, como consecuencia de un incremento en la temperatura de la superficie del mar y posiblemente, conversión de bosque a agricultura en las tierras bajas (Pounds *et al.*, 1999, Still *et al.*, 1999).

En contraste a la precipitación, las condiciones de luz no varían tanto entre las parcelas (Cuadro 2). Los sitios con la mayor apertura del bosque, y proporción de luz directa (valores mayores de luz roja: luz roja lejano) son de la parcela Samudio (donde hay mayor frecuencia de claros) y Chorro (donde el dosel es más abierto y dominado por palmas).

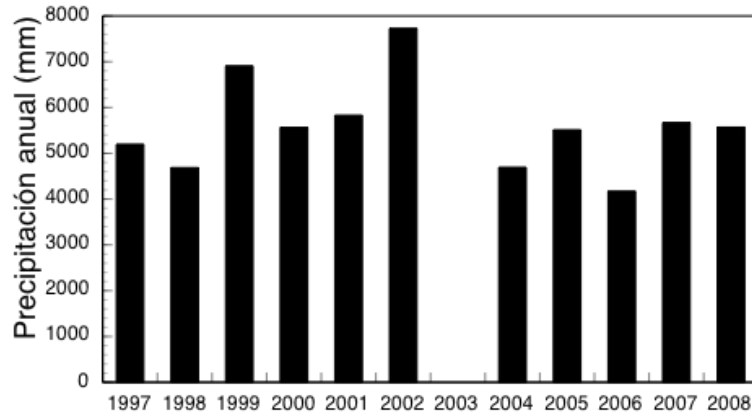


Fig. 5. Datos de precipitación anual en la Estación Científica Jorge Arauz, Reserva Forestal Fortuna (1100 m s.n.m). No hay datos para el año 2003. Datos: Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.

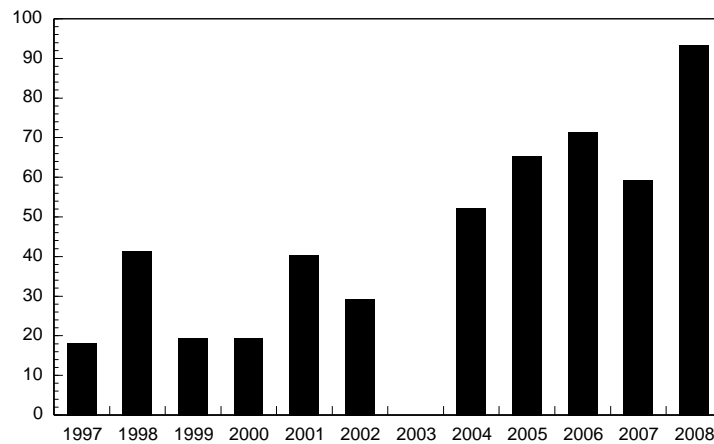


Fig. 6. El número de días por año que no hubo ninguna precipitación en la Estación Científica Jorge Arauz, Reserva Forestal Fortuna (1100 m s.n.m). No hay datos para el año 2003. Datos: Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.

Desarrollo de conexiones entre educación, investigación, y conservación

Los datos de las parcelas proveen información básica sobre la identidad, distribución y abundancia de las especies de plantas en Fortuna, y la dinámica de poblaciones a través del tiempo. Estos datos son una base para desarrollar un programa de investigación en ecología y conservación. Por ejemplo, durante los últimos cinco años, estos datos han impulsado tres proyectos nuevos en Fortuna: i) un estudio a largo plazo sobre las consecuencias en el incremento de la deposición de nitrógeno en el funcionamiento del ecosistema (Dra. Marife Corre, Univ. Gottingen), ii) un estudio de tesis de doctorado sobre la importancia de la neblina en el uso de agua de las bromelias (Dra. Mónica Mejía, Univ. Cambridge), iii) un estudio de tesis de doctorado sobre la ecología y la fisiología de palmas (Dra. Kelly Andersen, Univ. Illinois).

Las parcelas permanentes también sirven como una herramienta para la educación. El presente proyecto ha ayudado a fomentar la relación existente entre la Universidad de Illinois y la Universidad Autónoma de Chiriquí (UNACHI). En marzo del 2007 y 2008, Prof. Dalling y Prof. Caballero organizaron un curso de ecología de campo para estudiantes de licenciatura de la UNACHI y Universidad de Panamá utilizando las instalaciones de ENEL Fortuna y con financiamiento de SENACYT y ENEL Fortuna. Los estudiantes adquirieron experiencia en formular hipótesis, realizar una investigación, analizar los datos y escribirlos para su publicación en una revista científica. Información sobre la distribución de especies y las condiciones ambientales en las parcelas ayudó a los estudiantes a diseñar estudios para comparar procesos biológicos como dispersión de semillas, herbivoría, y características morfológicas de plantas en diferentes áreas de la reserva.

La oportunidad de colaborar con estudiantes de licenciatura en Fortuna en los censos ha proveído la oportunidad de darles apoyo en sus tesis de investigación. Dos estudiantes, David Navarro y Leidys Rodríguez han completado sus tesis de licenciatura estudiando los patrones de distribución de helechos en las parcelas durante la repetición de los censos de las parcelas. Otro estudiante se encuentra completando sus tesis de licenciatura monitoreando la caída de hojarasca en las diferentes parcelas.

Finalmente, se resalta la importancia de mantener programas permanentes de investigación y educación como herramientas críticas para el manejo y la conservación de las áreas protegidas en Panamá. Por ejemplo, datos de crecimiento y biomasa del bosque en las parcelas proveerá información sobre el almacenamiento y captación de carbono, esta información puede ser valiosa para futuros créditos de carbono bajo los posibles acuerdos de cambio climático.

Datos de la distribución de los taxa y los diferentes tipos de bosque en Fortuna han sido valiosos para aconsejar en la colocación de torres de transmisión de energía a través de la reserva, de esta manera se minimizo los efectos sobre la biodiversidad. Se espera que en el futuro, esta investigación ayude a entender y mitigar los efectos del cambio climático en las comunidades del bosque de Fortuna.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo de los estudiantes de la Universidad Autónoma de Chiriquí, y de la Universidad de Panamá: Antonio Aguilar, David Brassfield, Blexein Contreras, Evelyn Sanchez, Leidys Rodríguez, David Navarro, Nelly Ramos, Rodolfo Rojas, Tania Romero, Didimo Ureña, Carmen Velásquez y Kiria Serrano por su dedicación trabajando en condiciones difíciles para coleccionar los datos reportados aquí. Además agradecemos mucho la ayuda en el campo de los Señores Evidelio García, Fernando García, Carlos Espinosa, Salomón Aguilar, Mónica Mejía, Marcos Ríos y el apoyo de la empresa ENEL-Fortuna para subsidiar los gastos de alojamiento en la Reserva Forestal Fortuna.

REFERENCIAS

Andersen, KM., BL. Turner & JW. Dalling. 2009, 'Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests', *Journal of Biogeography*, doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02192.x

Bubb, P., I. May, L. Miles & J. Sayer. 2004. *Cloud forest agenda*. UNEP-WCMC, Cambridge, UK.

D'Arcy, WG. 1977. Endangered landscapes in Panama: the threat to plant species. En: *Extinction is forever* (Prance y Elias, ed), New York Botanic Garden, USA.

Foster, P. 2001. Potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth Science Review* 55:73-106.

Gentry, AH. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. En: *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forests* (Churchill et al., ed), New York Botanic Garden, USA.

Hamilton, L.S., J.D. Juvik & F.N. Scatena. 2004. Tropical Montane Cloud Forests. Springer. Berlin 407 pages.

Henderson, A., S.P. Churchill & J. Luteyn. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 229:44-45.

Kappelle, M. & AD. Brown. 2001. '*Bosques nublados del neotrópico*'. Edit. INBIO, Costa Rica.

Phoenix, GK., WK. Hicks, S. Cinderby & JCI. Kuylenstierna, *et al.*, 2006, 'Atmospheric N deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts' *Global Change Biology*, vol. 12, pp. 470-476.

Pounds, JA., Fogden, MPL, & Campbell, JH 1999, 'Biological response to climate change on a tropical mountain'. *Nature*, vol. 398, pp. 611-615.

Pounds, JA, Bustamante, MR, Coloma, LA, Consuegra, JA *et al.*, 2006, 'Widespread amphibian from epidemic disease driven by global warming'. *Nature*, vol. 439, pp.161-167.

Ray, DK, Nair, U, Lawton, RO, Welch, RM, & Pielke, RA 2006, 'Impact of land use on Costa Rican montane cloud forests' *Journal of Geophysical Research*, vol. 111, pp.102-10.

Still, CJ, Foster, PN, & Schneider, SH 1999, 'Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests'. *Nature*, vol. 398, pp. 608-610.

Tanner, EVJ, Vitousek, PM, & Cuevas, E. 1998, 'Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains'. *Ecology*, vol. 79: 10-22

Recibido febrero de 2010, aceptado marzo de 2010.