

Regeneración de bosques huracanados de Nicaragua (1988-2007)

Javier Ruiz^{1,2}

John Vandermeer¹

Iñigo Granzow de la Cerda³

Ivette Perfecto⁴

Douglas H. Boucher⁵

En este artículo se presenta una síntesis de los avances científicos alcanzados por un programa de investigación ecológica de larga duración que inició a raíz de los sucesos del huracán Juana, en octubre de 1988. Los daños causados por el huracán Juana al bosque de la Región Autónoma Atlántico Sur, crearon un laboratorio natural que nos ha permitido evaluar los procesos de regeneración de los ecosistemas biológicos de tierra firme. Esta comunicación presenta los principales resultados alcanzados durante el proceso de prueba de tres hipótesis: (1) la hipótesis de regeneración directa del bosque huracanado, (2) hipótesis de limitación de reclutamiento y (3) la hipótesis de fertilidad vegetal. Estas tres hipótesis se enfocan en comprender la regeneración de bosques huracanados. Aunque, nuestro grupo de investigación ha llegado a resultados meritorios en investigaciones acerca de los efectos negativos de la agricultura convencional en la regeneración del bosque y los efectos positivos de la agricultura ecológica, esos aspectos no son abordados en esta publicación por motivos de espacio disponible. Paralelamente, la contribución al fortalecimiento de las instituciones universitarias nicaragüenses ha sido una de los principales objetivos académicos. Por ello, a la par de las investigaciones se ha priorizado el desarrollo intelectual de estudiantes universitarios nicaragüenses, con énfasis en los estudiantes de las regiones autónomas de la Costa Caribe. La presente comunicación contribuye al proceso de popularización de las ciencias ecológicas y el fortalecimiento de las ciencias naturales en Nicaragua.

El huracán Juana

El 22 de octubre de 1988, el huracán Juana azotó a la ciudad de Bluefields con vientos sobrepasando los 200 km/hora (Yih *et al.* 1989). Esta tormenta fue de categoría cuatro, en una escala de cinco, según la clasificación de la escala Saffir-Simpson; la tormenta más intensa que hubiese tocado costas americanas hasta esa fecha. Aparte de las tragedias personales y de los cuantiosos daños materiales causados a la ciudad de Bluefields y sus alrededores (Cortez Domínguez y Fonseca López 1988), el Juana destruyó grandes áreas del bosque húmedo tropical. Los primeros monitoreos para determinar la envergadura del daño forestal fueron coordinados por IRENA (Instituto de Recursos Naturales) y CIDCA-UCA unos meses después del huracán (Boucher 1990). El daño se cuantificó en aproximadamente 500,000 ha de bosque húmedo tropical dañado (Yih *et al.* 1989) (Figura 1).

El área general de estudio es el espacio dañado por el huracán Juana en 1988. Los bosques investigados forman parte de bosque húmedo siempre verde de bajura según el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge (1992). La temperatura media anual es de 26°C, evaporación anual 1,332.4 mm (INDER 1991). La vegetación es característica de bosque húmedo tropical del tipo que se extiende desde Centro América, Belice y Panamá. Grandes áreas de pantano se pueden localizar en el área, así como inmensas sabanas de pino Caribe (*Pinus caribea*).

1. Department of Ecology and Evolutionary Biology. University of Michigan. Ann Arbor, MI 48105, USA.

2. Investigador Asociado. Centro de Investigación y Documentación de la Costa Atlántica. Universidad Centroamericana. Apartado Postal 69. Managua, Nicaragua.

3. Herbarium. University of Michigan. 3600 Varsity Drive. Ann Arbor, MI 48108-2287, USA.

4. 3541 Dana Building. School of Natural Resources and Environment. University of Michigan. Ann Arbor, MI 48109-1115, USA.

5. Union of Concerned Scientists, 1707 H Street, NW, Suite 600 Washington, DC 20006-3962, USA.



© ARCHIVO CIDCA

Iñigo Granzow, John Vandermeer e Ivette Perfecto, en trabajo de campo en bosques de la RAAS.

El estudio se realizó utilizando la metodología de transectos establecidos en cuatro sitios en el bosque huracanado de la Costa Atlántica de Nicaragua. Los sitios seleccionados son: Bodega (Lat. 11° 52' N., Long. 83° 58' W.), Unión (Lat. 12° 5' N. 83° 53' W.), Loma de Mico y Fonseca (Lat. 12° 16' N. 83° 53' W.) (Figural). El área total de estudio fue de aproximadamente 0.17 ha. Los datos de la investigación y publicaciones relevantes se encuentran disponibles en línea (Vandermeer 2007). Asimismo se realizaron guías ilustrativas para la identificación de las especies (Foster recursos en línea).

Resistencia al huracán por parte de muchas especies de árboles

Los resultados de los primeros monitoreos sugieren que independientemente de la alta envergadura del huracán Juana, los árboles de tallas diamétricas mayores resistieron en pie la tormenta. Por ejemplo, los grandes troncos de *Dipteryx oleifera*, un árbol localmente conocido como almendro, resistieron el paso del huracán. Los árboles de tallas diamétricas intermedias resistieron hasta cierta forma, debido a la flexibilidad de los troncos de algunas especies;

lo que les permitió amortiguar las fuerzas de los vientos. Los árboles de tallas pequeñas fueron doblados y muchos sobrevivieron al huracán (Vandermeer *et al.* 1990a).

Los daños del huracán fueron severos no sólo para el bosque sino también para la fauna. Durante los primeros monitoreos fue notoria la ausencia de aves, las cuales posiblemente migraron hacia el sur de Nicaragua previo a la tormenta. Posterior al huracán, muchas especies de aves fueron observadas, aunque el número de especies de aves de bosque interior fue menor en comparación a un bosque no huracanado en Costa Rica (Will 1991). Participantes de la primera expedición notaron mamíferos (por ejemplo perezosos -que viven en la copa del bosque) caminando sobre el dosel tumbado; mamíferos terrestres posiblemente sobrevivieron al huracán protegidos en sus madrigueras.

Prueba de la hipótesis de la regeneración directa

Las primeras observaciones del daño causado por el huracán dio lugar a la formulación de la hipótesis de “la regeneración directa” del bosque; en la cual se sugería que éste se regenerará directamente como “bosque

primario”, sin pasar etapas de sucesión de bosque pionero a secundario y finalmente a bosque primario (Boucher 1990; Vandermeer *et al.* 1990a; Yih *et al.* 1991). Esta hipótesis es importante por su interés ecológico, ya que propone que los disturbios periódicos juegan un papel importante en la estructuración de ecosistemas, así como también desde el punto de vista práctico, ya que según la misma, el tiempo necesario para la regeneración del bosque hasta su punto de aprovechamiento será más corto de lo esperado (Vandermeer *et al.* 1990b). Los resultados de los primeros monitoreos muestran que muchas especies rebrotaron a partir de los troncos caídos y de troncos que soportaron el huracán. Muchos árboles que presentaron daños severos a sus copas, no fueron suficientemente vigorosos para regenerar su copa y murieron. Esto se observó, varios años después del huracán, cuando se estimó que la hipótesis de la regeneración directa no estaba del todo aceptada (Boucher *et al.* 1996). El patrón de mortalidad masiva y retardada fue observado en otros bosques huracanados alrededor del globo (Figura 2). Varios años después del paso del huracán Juana, el bosque estaba haciendo algo variable e intermedio de regeneración secundaria, con muchos individuos de especies de crecimiento secundario (no típicas de bosque maduro) en algunos de los sitios de estudio (Boucher *et al.* 1994; Boucher *et al.* 1996).

El palo de mayo (Vochysia ferruginea)

La especie “palo de mayo” mostró un comportamiento excepcional ya que su regeneración fue a través de “regeneración avanzada”; es decir, a través de plántulas que se encontraban en el sotobosque previo al huracán (Boucher *et al.* 1994). Las tasas de crecimiento iniciales de estas especies fueron muy altas en comparación con todas las especies del bosque huracanado; ésta es la razón por la cual la especie se encuentra dominando el bosque huracanado en muchas áreas. Debido a que muchos árboles del “palo de mayo” alcanzaron sus tamaños máximos, sus tasas de crecimiento relativo han sido cada vez más lentas con el paso de los años. Actualmente, el “palo de mayo” se encuentra dominando en área basal del bosque huracanado en muchas localidades (Boucher 1997b). Evaluaciones de la demografía poblacional de *Vochysia ferruginea* muestran que los estadios más vulnerables son las plántulas; indicando la intrínseca importancia de la “regeneración avanzada” para *Vochysia ferruginea* (Boucher 1997a). Se estima que el “palo de mayo” continuará dominando el bosque huracanado (Ruiz 2000). Aunque fuegos de sotobosque asociados al fenómeno de Oscilación del Sur El Niño en 1999-2000 podían ocasionar un estado de desequilibrio poblacional si estos ocurrieran cada cuatro años (Ruiz y Chappell en preparación).

Papel de huracanes en la organización de bosques húmedos

La ecología de bosques húmedos tropicales se enfoca en responder la pregunta acerca de cómo pueden coexistir tantas especies de árboles en el mismo nicho ecológico. La idea es que especies con requerimientos medio ambientales muy similares, agua y luz por ejemplo, no pueden coexistir por mucho tiempo porque el mejor competidor excluirá al competidor inferior. Entonces, si todas las especies de bosques húmedos tropicales se encuentran compitiendo por los mismos recursos, ¿por qué son aún tan diversos? Esta pregunta ha generado más de setenta años de investigaciones tropicales, en este tiempo se han propuesto muchas hipótesis para responder dicha pregunta (Wright 2002). Una hipótesis clave propone que las perturbaciones naturales intermedias como los huracanes (el extremo máximo opuesto serían erupciones volcánicas), podrían reiniciar el proceso competitivo; de tal forma que las especies no alcanzarían el punto de exclusión competitiva (Connell 1978).

Las observaciones de la regeneración del bosque huracanado indicaron que existía una tendencia a encontrar menor biomasa vegetal (materia viva) en relación al número de especie vegetales por sitio. En sitios de alta densidad/diversidad, las especies de árboles se podrían encontrar compitiendo intensamente por las condiciones de espacio y luz creados por el huracán (Vandermeer 1996). Debido a la permanencia de la alta riqueza de especies de árboles en el bosque huracanado, la solución más plausible del modelo matemático propuesto por Vandermeer (1996), es en el cual las especies se encuentran coexistiendo en un equilibrio inestable -Figura 2 en el artículo de Vandermeer (1996). La acumulación de especies de árboles, con el tiempo se correlacionó positivamente con el nivel de daño al bosque huracanado (Vandermeer *et al.* 2000) (Figura 3). Estos resultados, en cambio, aportan evidencia en favor de la hipótesis de disturbios intermedios (Connell 1978).

Prueba de la hipótesis de limitación de reclutamiento (Hubbell 1999; Hubbell y Foster 1986)

Otra hipótesis clave de regeneración de bosques húmedos tropicales es una variación a la hipótesis de disturbios intermedios y propone que disturbios intermedios como los “claros de luz” determinan el número y abundancia de especies de árboles húmedos tropicales. Un claro de luz se forma cuando un árbol cae en un bosque de copa cerrada. Este proceso crea un agujero en la copa del bosque por el cual se infiltra la luz hacia el sotobosque; creando así

condiciones apropiadas para la regeneración de plántulas. Después de la formación del claro de luz ocurre un proceso de sucesión vegetal que inicia con el arribo de semillas y culmina con el reemplazo del árbol caído por especies que colonizaron el área del claro de luz. La idea entonces fue que la regeneración hacia esos claros era un proceso netamente al azar donde la probabilidad de colonizar dicho claro es igual para todas las especies de árboles –el fundamento de la hipótesis de limitación de reclutamiento (Hubbell 1999; Hubbell y Foster 1986). De esta forma, la hipótesis de limitación de reclutamiento propone que la razón por la cual existen tantas especies vegetales en bosques húmedos es debido a un proceso de colonización de claros al azar (Hubbell 1999).

Nuestras observaciones iniciales de la regeneración del bosque huracanado sugieren que la regeneración fue caracterizada por el rebrote de troncos caídos y otros que resistieron el huracán en forma de troncos en pie. El tipo de regeneración fue de bosque maduro a bosque maduro, donde la colonización no fue al azar como lo hipotetizado sino por medio de una regeneración directa de la vegetación pre-existente. Debido a que el claro de luz formado por el huracán fue muy grande, las especies pioneras, las cuales por lo general no resistieron al huracán, no lograron colonizar hacia el centro de este “super-claro”. La regeneración fue a partir de la vegetación pre-existente (Vandermeer *et al.* 2000). Ferguson *et al.* (1995) han sugerido que al menos en uno de los sitios de estudio (Fonseca), especies pioneras del género *Cecropia sp.* presentaron una regeneración tardía debido a la ausencia de su hormiga mutualista del género *Azteca spp.*, estas hormigas evitan que enredaderas suban al árbol de *Cecropia sp.*

La regeneración del bosque huracanado

Los monitoreos de los primeros diez años de regeneración del bosque huracanado reportaron una densa copa del bosque a unos diez metros de altura y otra copa más difusa a unos 15-20 metros (Vandermeer *et al.* 1997). La copa difusa está compuesta por árboles que resistieron el huracán y la copa densa está compuesta por árboles que rebrotaron de troncos caídos o crecieron como plántulas después del huracán. En sitios donde la regeneración directa ocurrió con mayor grado, el bosque asemeja a un bosque maduro (por ejemplo Bodega). La razón de estos patrones de regeneración tan diferentes, es quizás debido a: (1) la larga distancia de la ubicación de algunos bosques al ojo del huracán (Vandermeer *et al.* 2000) y (2) a la presencia de una loma cercana al bosque en Unión, la cual podría haber reducido la intensidad del

huracán (Granzow-de-la-Cerda *et al.* 1997). Con el paso del tiempo se ha notado una competencia muy intensa. Por ejemplo, el bosque en Bodega se encuentra en una etapa de auto-raleo más intensa (etapa de regeneración de bosques caracterizada por alto número de individuos compitiendo). El bosque fue más dañado por el huracán y su regeneración es caracterizada por la gran abundancia del “palo de mayo”; aunque el bosque de Bodega presenta un alto número de especies. Diez y seis años después del huracán, la regeneración del bosque se caracterizaba por la presencia de dos copas. La primera copa difusa se encuentra a más de veinte metros de altura y está formada por árboles que resistieron al huracán. La segunda copa se encontraba a unos quince metros de altura promedio. Esta copa o dosel se encontraba aún muy densa y los árboles compitiendo intensamente por la luz (Vandermeer & Granzow-de-la-Cerda 2004). Debido al alto grado de competencia entre árboles por permanecer en esta densa copa la hemos denominado “copa de raleo” (Vandermeer 1996) (Figure 4).

Limitación de reclutamiento en la copa del bosque

Una extensión de la hipótesis de limitación de reclutamiento radica en la pregunta de si el reclutamiento de árboles hacia la copa de raleo del bosque es al azar o si depende de gremio de especies vegetales (grupo de especies con características similares). Si estuviéramos en presencia de gremios vegetales perdiendo la competencia en la “copa de raleo”, entonces habría evidencia en favor de la existencia de nichos ecológicos de especies vegetales. Puesto que habrían especies que competirían mejor que otras. Por el contrario, si la mortalidad de árboles en la copa en raleo es al azar, estos resultados aportarían evidencia en favor de la hipótesis de limitación de reclutamiento (Hubbell 1999). Los resultados preliminares indican que la mortalidad en la copa podría ser al azar (Vandermeer *et al.* en preparación). Similarmente, la evaluación de las tasas de crecimiento de los árboles en bosque sugieren que en general la mayoría de las especies parecen estar experimentando crecimientos en altura a tasas muy similares, con la marcada excepción del “palo de mayo” y especies pioneras (Vandermeer & Granzow-de-la-Cerda 2004). La evidencia hasta este momento es en favor de la hipótesis de limitación de reclutamiento.

Investigaciones de fertilidad vegetal 2000-2005

En muchos aspectos, los resultados de la regeneración del bosque huracanado fueron inesperados; puesto que la hipótesis de limitación de reclutamiento proponía que todas las especies se regenerarían independientemente de

su identidad (Hubbell 1999; Hubbell & Foster 1986). Con el avance científico de los últimos años se han formulado nuevas ideas que fortalecen el paradigma de la organización de bosques húmedos tropicales. Dichas ideas enfatizan la importancia que juegan las interacciones biológicas como la herbivoría, dispersión, enfermedades vegetales en la organización de la riqueza de especies vegetales (Vandermeer & Pascual 2005).

Avanzado el proceso de regeneración del bosque post-huracán Juana se ha agregado un nuevo componente al estudio de la regeneración de especies del bosque húmedo tropical. El foco de este nuevo estudio es evaluar las interacciones biológica y los factores medio ambientales que determinan el reclutamiento de plántulas y la dinámica poblacional de bosques húmedos tropicales. El objetivo general es determinar si el patrón de dispersión y sobrevivencia de árboles es al azar o si depende de las interacciones entre agentes dispersores de sus semillas, o condiciones medio ambientales como la luz. La hipótesis de limitación de reclutamiento es la hipótesis nula al considerar que el reclutamiento de plantas es al azar. La hipótesis alternativa es la hipótesis de Janzen-Connell (Connell 1971; Janzen 1970) la cual propone que la distribución del reclutamiento de plantas está determinado por la dispersión de semillas y la ocurrencia de enfermedades o herbívoros en relación al árbol adulto. De esta forma, la sobrevivencia de plántulas se incrementaría a mayor distancia de los árboles co-específicos más cercanos. En síntesis, Janzen y Connell plantean que producto de los procesos de depredación y dispersión muchas especies de bosque húmedo tropical pueden coexistir a baja densidad y con largas distancias entre sus individuos adultos. Los resultados iniciales de este estudio presentan evidencia en favor de la hipótesis de Janzen-Connell (Boucher et al. 2003; Guillén 2006; Martínez 2006). Por ejemplo, para la población de almendro, *D. oleifera*, en Unión, la sobrevivencia de plántulas se incrementa con la distancia al árbol adulto más cercano (Ruiz & Boucher en preparación) (Figura 5). Aunque se ha notado que ambas hipótesis podrían ser operativas, con mayor o menor intensidad en Unión y Bodega (Ruiz en preparación).

Perturbación y regeneración de bosques de pantano (1992-1997)

El huracán Juana dañó severamente cerca de 100,000 ha de bosques de pantano. Durante la estación seca de 1999, cerca de 90,000 ha de bosque de pantano se quemaron producto de incendios forestales (Urquhart 1997). El

daño causado por el huracán Juana al bosque de pantano se caracterizó por la defoliación de extensas áreas de bosques de la palma yolillo (*Raphia taedigera*) en las laderas de los ríos. Muchas palmas perdieron sus hojas a consecuencia del huracán; algunas con hojas dañadas comunicando o formando parte de la hojarasca. Durante los fuegos asociados a la temporada seca post-huracán Juana, muchos pantanos de yolillos fueron quemados. Los fuegos no se adentraron en el bosque húmedo de tierra firme porque la hojarasca y el suelo se mantuvieron relativamente húmedos. La regeneración de los bosques de pantano se caracterizó por una colonización del helecho *Blechnum serrulatum*, él cual aprovechó las condiciones de plena luz para ganarle la competencia a la vegetación típica de pantanos de orillas de ríos (predominada por los yolillos). En resumen, los efectos del huracán Juana sobre los bosques de pantanos fueron severos, específicamente porque la regeneración de los pantanos inundados fue, hasta cierta forma, dominada por el helecho *B. serrulatum*. La dinámica de regeneración los pantanos semi-inundados no fue drásticamente alterada en años posteriores al huracán.

Conclusiones

Las pautas de regeneración del bosque huracanado han sido inesperadas desde muchos aspectos. Primero, la regeneración directa del bosque; la mortalidad tardía de árboles que resistieron el huracán, la aparente competición al azar en la copa del bosque y el crecimiento rápido y alta abundancia del “palo de mayo”. Los bosques de pantano huracanados y quemados fueron, hasta cierto punto, dominados por un helecho competidor y no por la vegetación típica previa al huracán. El papel de las interacciones biológicas en la regeneración de especies de árboles en el bosque huracanado sugiere que agentes de dispersión, depredadores, son importantes para la demografía de especies de árboles.

Recomendaciones

Los daños del huracán Félix a los bosques de tierra firme de la Región Autónoma Atlántico Norte de Nicaragua en septiembre de 2007 han creado la oportunidad para realizar comparaciones entre las pautas de regeneraciones de bosques huracanados en las dos Regiones Autónomas. El huracán Félix ha creado el contexto para la colaboración científica entre diferentes recintos universitarios y Centros de Investigación en Nicaragua.

Durante casi dos décadas de investigaciones, los avances intelectuales al sistema universitario regional generados

e incentivados a través de la realización de nuestros cursos teóricos y de campo han sido un componente importante en el área técnica de instituciones locales. Pensamos que existe la capacidad técnica regional para realizar investigaciones paralelas en las cuales se estudien conjuntamente la regeneración de dos bosques huracanados a través del hermanamientos entre instituciones regionales, nacionales e internacionales. Siendo el objetivo general el mejorar nuestra comprensión de sistemas ecológicos para su aprovechamiento sostenible.

Agradecimientos

La realización de esta investigación ha sido posible gracias al financiamiento de la Fundación Nacional de Ciencia de los Estados Unidos a través de becas a John Vandermeer, Iñigo Granzow de la Cerda y Douglas

Boucher; el Centro Internacional para la Investigación y el Desarrollo de Canadá (IDRC) a través de una beca al CIDCA-UCA. Curso teóricos han sido coordinados gracias a la colaboración entre la Universidad de Michigan, CIDCA/UCA, Universidades de las Regiones Autónomas del Atlántico de Nicaragua (URACCAN) y Hood College. La realización de los cursos de campo y teóricos no hubiera sido posible sin la colaboración de muchas investigadoras voluntarias e investigadores voluntarios asociados a Proyecto Biodiversidad de URACCAN y CIDCA-UCA. Agradecimientos especiales a Lic. Cherryl Ingram Flóres (Proyecto Biodiversidad de URACCAN), Lic. Ana Lidia Sandoval Pérez (Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Recinto Morelia) e Ing. Yelda Ruiz Aguilar (Universidad Centroamericana, Managua) por comentarios a versiones iniciales de este artículo.



© ARCHIVO CIDCA

Estudiantes universitarios costeños participantes en la investigación sobre bosques huracanados en la RAAS:

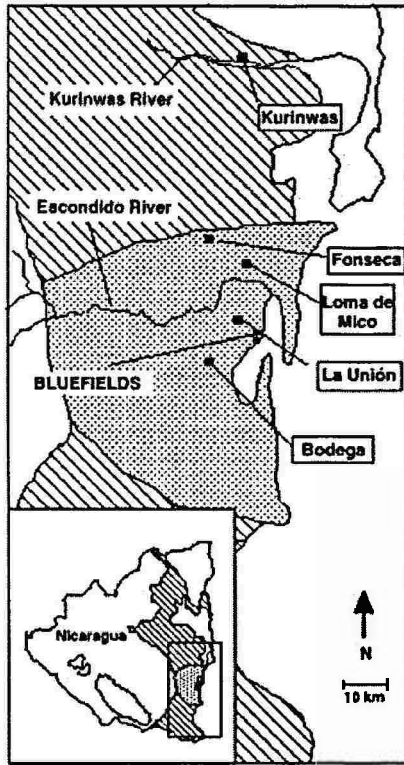


Figura 1. Mapa del sitio de estudio. El área sombreada al centro del rectángulo es aproximadamente el área dañada por el huracán Juana en 1988. El área a rayas corresponde aproximadamente con la distribución natural de bosques húmedos tropicales localizadas en las Regiones Autónomas.

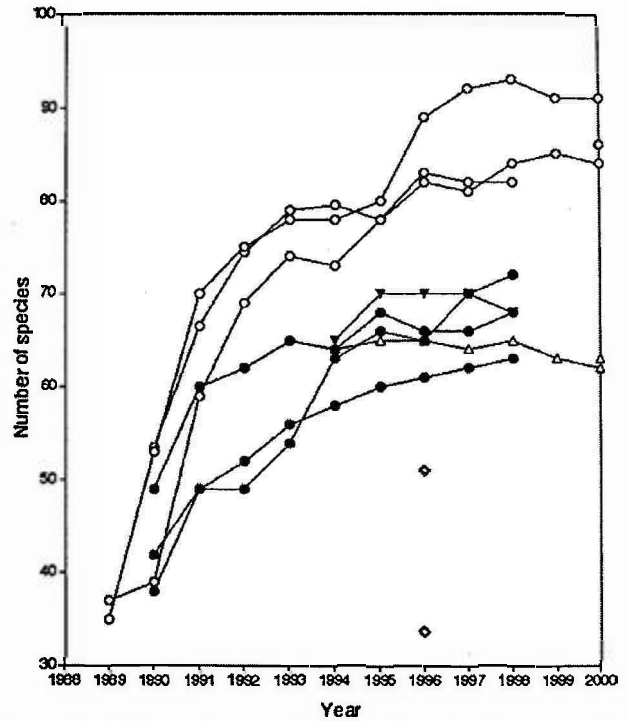


Figura 3. Número de especies durante cada año de estudio. La riqueza estimada de especies esta basada en el muestreo de 0.1 ha e incluye individuos de > 10 centímetros en circunferencia. Los círculos vacíos representan, Bodega, círculos llenos, Fonseca, triángulos vacíos, Unión, triángulos llenos, Loma de Mico, diamantes vacíos, Kurinwás. Los dos sitios en Kurinwás solamente fueron muestreados una vez.

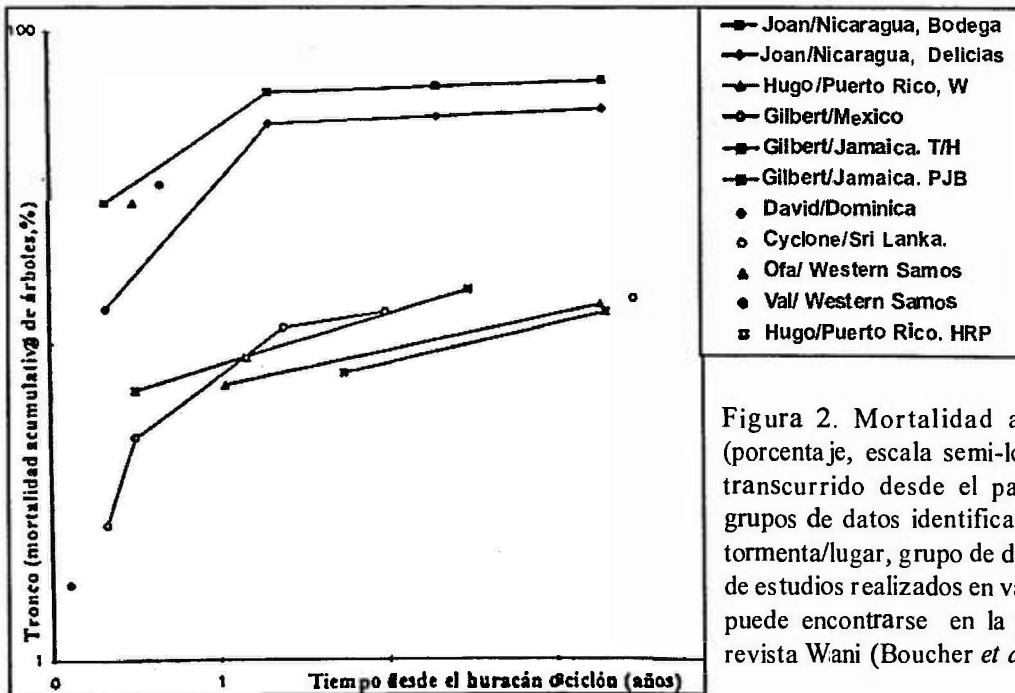


Figura 2. Mortalidad acumulativa de árboles (porcentaje, escala semi-logarítmica) contra tiempo transcurrido desde el paso del huracán, para 11 grupos de datos identificados por los nombres de la tormenta/lugar, grupo de datos. La fuentes provienen de estudios realizados en varios continentes, el listado puede encontrarse en la publicación original en la revista Wani (Boucher *et al.* 1996).

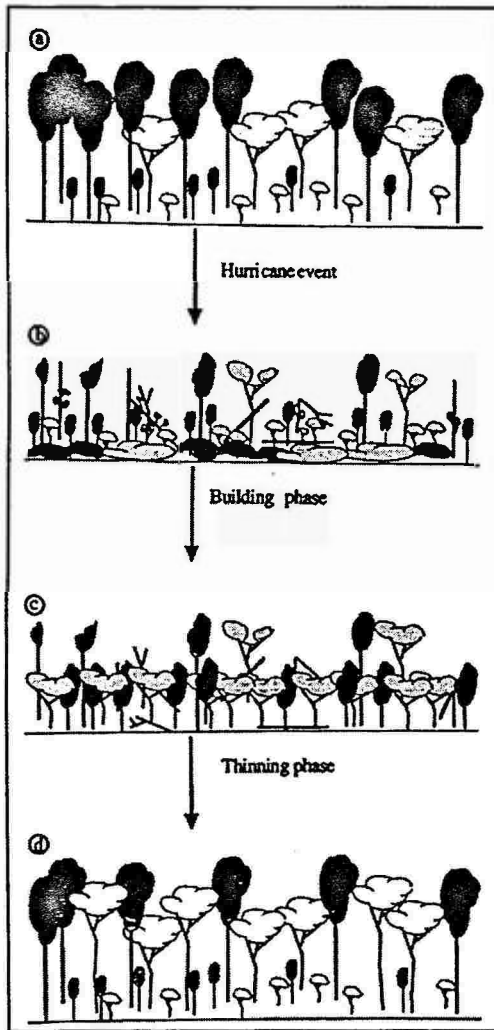


Figure 4. Modelo esquemático de la sucesión del bosque post-huracán Juana. a. El bosque maduro, previo al disturbio presenta dos especies de árboles de dosel indicadas por colores blanco y negro (en el caso real habrían aproximadamente 240 especies). b. El bosque después del huracán, la copa original se encuentra en el suelo del bosque, el daño físico a la estructura del bosque es enorme, pero el proceso de reclutamiento ha empezado a través de vástagos y rebrotes. c. El final del periodo de reclutamiento se caracteriza por una copa densa, mucho más baja altura que la copa original. Este es el estadio en el cual se observa una competencia intensa por persistir en la copa, y es la etapa en la cual la densidad poblacional incrementará o retardará el proceso de competición a largo plazo. d. El bosque maduro podría, o no, contener la misma mixtura de especies a como el bosque original. En dicho caso, las dos especies en el diagrama exhibirán una reducción en sus densidades relativas.

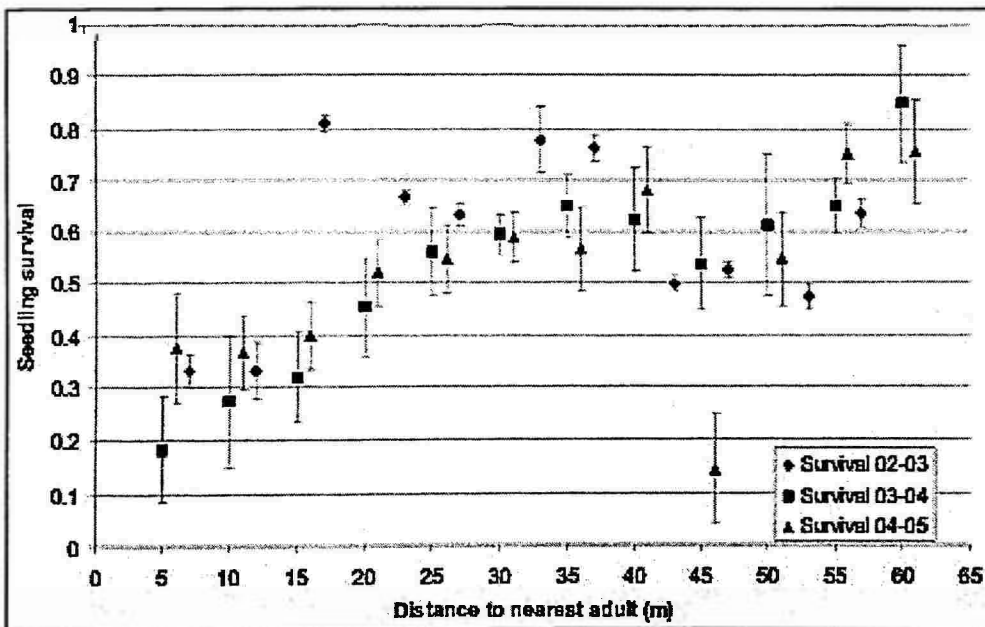


Figure 5. Media ponderada de la sobrevivencia de plántulas de *D. oleifera* en una parcela de 6 hectáreas en Unión. Todos los individuos plántulas dentro del área fueron identificados y marcados con una placa de aluminio (aproximadamente 4,000 individuos). Las barras representan el error estándar de las medias ponderadas en relación al árbol adulto más cercano por intervalo de distancia. Otros parámetros básicos de demografía poblacional fueron medido de 2002 a 2005.

Apéndice

Resultados académicos. La contribución al desarrollo de las ciencias ecológicas en Nicaragua a partir de esta investigación ha sido muy fructífera. Durante los monitoreos de campo, estudiantes han aprendido técnicas de medición forestal, planteamiento de hipótesis y ejecución de proyectos individuales de investigación. Cerca de 15 estudiantes han realizado sus tesis de pregrado, maestría o doctorado en los sitios de estudio. Cerca de 250 estudiantes nicaragüenses han tomado un curso teórico impartido por docentes de nuestro grupo de investigación previo al curso de campo. La realización de esta investigación es el resultado de una colaboración multi-institucional (Tabla 1).

Tabla 1. Actividades realizadas en la gestión de fondos y gestión académica.

Período	Actividades realizadas
1988	Los primeros monitoreos fueron organizados por CIDCA-UCA e IRENA con la participación de investigadores nacionales y extranjeros.
1989- 1995	Expediciones para evaluar la regeneración del bosque fueron financiadas por la Fundación Nacional de Ciencias de Estados Unidos con varias becas de investigación a John Vandermeer e Iñigo Granzow de la Cerda. Logística de campo a cargo de investigadores de CIDCA-UCA y Universidad de Michigan.
1996 - 1999	El Centro Internacional para la Investigación y el Desarrollo (IDRC) otorga una beca al CIDCA-UCA mediante la cual se patrocinarían: (1) pre-cursos teórico previo a la toma de los datos de campo del bosque huracanado, (2) becas de investigación a estudiantes universitarios e (3) investigación científica por parte del área de biodiversidad de CIDCA.
1997	CIDCA-UCA es galardonado con el premio " <i>Semper Viren</i> " otorgado por el Gobierno Central de Nicaragua, por los estudios de la regeneración del bosque huracanado.
1997	La Fundación Nacional de Ciencia de los Estados Unidos otorga una beca de investigación a John Vandermeer para realizar estudios de dinámica de regeneración de bosques post-agricultura.
2000	Biodiversidad-CIDCA se enfoca en iniciativas de desarrollo comunitario. Un grupo de estudiantes retomó la idea de organizar cursos teóricos y se fundó el Proyecto Biodiversidad. La idea fue que con el tiempo estudiantes que habían cursado el pre-curso teórico y curso de campo se encargarían de la gestión de fondos y de organización de los mismos.
2000 - 2004	La Fundación Nacional de Ciencia otorgó una beca para instituciones pequeñas a Douglas H. Boucher, catedrático de Hood College. Con esta beca se priorizarían tres componentes fundamentales: (1) el precurso y curso de campo, (2) investigaciones de campo, (3) el intercambio académico entre estudiantes de las regiones autónomas y de Hood Collage y (4) el desarrollo de la infraestructura.
2001 - 2007	Cursos de campo son organizados en coordinación con Proyecto Biodiversidad-URACCAN, CIDCA-UCA, Hood Collage y La Universidad de Michigan.

Bibliografía

- Boucher, D. H. 1990. "Growing back after hurricanes: catastrophes may be critical to rain forest dynamics." *Bioscience* 40: 163-166.
- 1997a. General patterns of age-by-stage distribution. *Journal of Ecology* 85: 235-240.
- Boucher, D. H., J. Ruiz, C. Ingram. 2003. Dispersal limitation of recruitment in three tropical rain forest trees from southeastern Nicaragua. Póster presentado durante la reunión anual de la Asociación de Biología Tropical (ATB). Aberdeen University, Scotland.
- Boucher, H. D. 1997b. "Crecimiento del palo de mayo (*Vochysia ferruginea*) en el bosque huracanado de Nicaragua." *WANI* 12: 16-20.
- Boucher, H. D., J. Vandermeer, M. A. Mallona, N. Zamora, I. Perfecto. 1994. "Resistance and resilience in a directly regenerating rainforest: Nicaraguan trees of the *Vochysiaceae* after hurricane Joan." *Journal of Forest Ecology* 68: 127-136.
- Boucher, H. D., J. Vandermeer, M. A. Mallona, N. Zamora, I. Perfecto, I. Granzow de la Cerda. 1996. "Mortalidad masiva y retardada después del huracán Juana." *WANI* 19: 38-42.
- Connell, J. H. 1971. On the roles of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Population, Oosterbeek, 1970 (eds. P. J. Den Boer and G. R. Grandwell)(Center of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.): pp. 298-312.
- 1978. "Diversity in tropical rain forest and coral reefs." *Science* 199: 1302-1310.
- Cortez Domínguez, G., R. Fonseca López. 1988. *El Ojo Maldito*. Editorial Nueva Nicaragua. Managua, Nicaragua: 251 pp.
- Ferguson, B. G., H. D. Boucher, M. A. Mallona, N. Zamora, I. Perfecto, I. Granzow de la Cerda. 1995. "Recruitment and decay of a pulse of *Cecropia* in Nicaraguan rain forest damaged by Hurricane Joan: Relation to mutualism with Azteca ants." *Biotropica* 27: 455-460.
- Foster, R. B. Recursos en línea. Tropical Plant Guides. <http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/>.
- Granzow de la Cerda, I., N. Zamora, J. H. Vandermeer, D. H. Boucher. 1997. "Biodiversidad de especies arbóreas en el bosque tropical húmedo del Caribe Nicaragüense siete años después del huracán Juana." *Revista de Biología Tropical* (Costa Rica) 45(4): 1409-1419.
- Guillén, D. 2006. Dispersión de semillas de *Dipteryx oleifera* por mamíferos en un bosque húmedo tropical de la Región Autónoma de la Costa Caribe de Nicaragua. Tesis de Pregrado. Universidad de las Regiones Autónomas del Atlántico de Nicaragua (URACCAN): pp 62.
- Holdridge, L. R. 1992. *Ecología basada en zona de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica.
- Hubbell, S. P. 1999. "Tropical tree richness and resource-based niches." *Science* 285: 1459a.
- Hubbell, S. P., R. B. Foster 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical forest tree communities. *Community Ecology* (eds. J. Diamond & T. J. Case). Harper & Row, New York: pp. 314-329.
- Janzen, D. H. 1970. "Herbivores and the number of tree species in tropical forest." *The American Naturalist* 104: 501-528.

- Martínez, L. 2006. Influencia de la herbivoría foliar en la mortalidad y establecimiento de *Dipteryx oleifera* (Benth.) y *Vochysia ferruginea* (Mart.) en dos bosques huracanados de la R.A.A.S, Nicaragua. Tesis de Pregrado. Universidad de las Regiones Autónomas del Atlántico de Nicaragua (URACCAN): pp. 58.
- Ruiz, J. 2000. "Regeneración de *Vochysia ferruginea* (Palo de Mayo) un árbol de bosque húmedo huracanado e incendiado de Nicaragua: Un modelo de transición matricial." *WANI* 28: 48-60.
- . En preparación. Prueba de las hipótesis de Janzen-Connell y Limitación de Reclutamiento en el marco de la organización de bosques húmedos tropicales. En preparación para WANI (Managua, Nicaragua). pp. 12.
- Ruiz, J., H. D. Boucher. En preparación. Seedling recruitment distribution of *Dipteryx oleifera* (Benth.) correlates with bat roosting palms further from seed source. En preparación para revista *Plant Ecology*. pp. 12.
- Ruiz, J., and M. Chappell. En preparación. Unstability in tree demography after forest fire during El Niño 1999-2000: A markovian matrix model for *Vochysia ferruginea*. En preparación para *Journal of Ecology*: pp. 11.
- Urquhart, G. R. J. 1997. Disturbance and regeneration of swamp forest in Nicaragua: Evidence from ecology and paleoecology. A thesis submitted in partial fulfillment for the degree of Doctor of Philosophy (Biology): pp. 231.
- Vandermeer, J. 1996. "Disturbance and neutral competition theory in rain forest dynamics." *Ecological Modelling* 85: 99-111.
- 2007. Vandermeer Lab. www.sitemaker.umich.edu/jvander/home.
- Vandermeer, J., H. D. Boucher, I. Granzow de la Cerda. 1997. "Contrasting growth rate patterns in eighteen tree species from a post-hurricane forest in Nicaragua." *Biotropica* 29: 151-161.
- Vandermeer, J., H. D. Boucher, I. Perfecto, L. Roth, T. Will, K. Yih. 1990a. "El bosque devastado de Bluefields." *WANI* 60-73
- Vandermeer, J., I. Granzow de la Cerda. 2004. "Height dynamics of the thinning canopy of a tropical rain forest: 14 years of succession in a post-hurricane forest in Nicaragua." *Forest Ecology and Management* 199: 125-135.
- Vandermeer, J., I. Granzow de la Cerda, H. D. Boucher, I. Perfecto, J. Ruiz. En preparación. Tree mortality in a thinning phase-canopy of a Nicaraguan hurricane forest. En preparación para revista *Ecology*. pp. 12.
- Vandermeer, J., M. Pascual 2005. "Competitive coexistence through intermediate polyphagy." *Ecological Complexity* 3(1): 37-43.
- Vandermeer, J. H., I. Granzow de la-Cerda, D. H. Boucher, I. Perfecto, J. Ruiz. 2000. "Hurricane disturbance and tropical tree species diversity." *Science* 290: 788 -791.
- Vandermeer, J. H., N. Zamora, K. Yih, D. H. Boucher. 1990b. "Regeneración inicial en una selva tropical en la Costa Caribeña de Nicaragua después del huracán Juana." *Revista Biología Tropical (Costa Rica)* 38: 347-359.
- Will, T. 1991. "Bird of a severely hurricaned-damaged Atlantic Coast Rain Forest in Nicaragua." *Biotropica* 23(4a): 497-507.
- Wright, S. J. 2002. "Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence." *Oecologia* 130: 1-14.
- Yih, K., D. H. Boucher, J. H. Vandermeer, N. Zamora. 1991. "Recovery of the rainforest of southeastern Nicaragua after destruction by hurricane Joan." *Biotropica* 23: 106-113.
- Yih, K., H. D. Boucher, J. Vandermeer. 1989. *Efectos ecologicos del huracan joan en el bosque tropical humedo del sureste de nicaraga. A los cuatro meses: posibilidades de regeneracion del bosque y recomendaciones*. Reporte Interno. Centro de Investigaciones y Documentación de la Costa Atlántica. pp. 29.