



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

**Determinación y caracterización de tipos funcionales de
plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente
altitudinal y su relación con variables bioclimáticas**

por

Diego Fernando Bermeo Estrella

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de


Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Naturales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2010


Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:

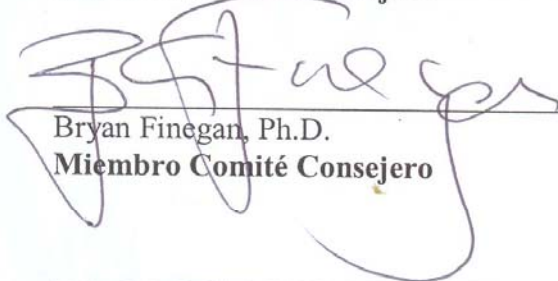


Diego Delgado, M.Sc.
Consejero Principal



Fernando Casanoves, Ph.D.

Miembro Comité Consejero



Bryan Finegan, Ph.D.

Miembro Comité Consejero

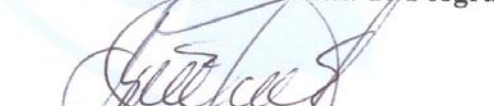
Sergio Velásquez, M.Sc.

Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.

Decano de la Escuela de Posgrado



Diego Fernando Bermeo Estrella

Candidato

DEDICATORIA

Dedicado este trabajo a un ser humano que no contempla lo imposible. Tengo una seria excusa: esta persona grandiosa es mi mejor amiga que tengo en el mundo y a quien le debo mi vida. Tengo otra excusa: esta excepcional persona puede comprender todo; hasta los libros para niños. Tengo una tercera excusa: esta grandiosa persona vive en Loja, donde es fuente de una líquida armonía. Si todas estas excusas no fueran suficientes, quiero dedicar este trabajo a un artífice silencioso en todo este tiempo.

A Marlene Estrella
MI MADRE

AGRADECIMIENTO

A la Organización de Estados Americanos (OEA) por la beca otorgada para la realización de los estudios de maestría, a través de su Plan Estratégico de Cooperación Solidaria para el Desarrollo Integral del Consejo Interamericano para el Desarrollo Integral (CIDI).

A Diego Delgado, mi consejero principal y amigo, por la paciencia, amabilidad y tiempo dedicado a este trabajo.

A Bryan Finegan, miembro del comité y amigo, por su aporte y sugerencias al documento final.

A Fernando Casanoves, por su apoyo en la parte estadística y su paciencia en la revisión detallada del documento final.

A mi madre, Marlene, hermanos, Alf, Dunia, Sandra, Vero, Silvana y mis sobrinas Gabi y Fernanda, que a pesar de no estar físicamente fueron mi fuente de inspiración y aliento de todos los días.

A Leo Coto (chipiscuilo mayor), por su valiosa amistad y confianza, a Vicente Erra y Edwin Pereira, que sin ustedes no hubiese sido posible la realización de este trabajo; a Hugo Brenes por el incondicional apoyo en el manejo y organización de las bases de datos. A Pablo Imbach por su apoyo en obtención de datos climáticos; a Sergio Vilchez por su talentoso apoyo en la parte estadística. A todos ustedes mi eterno agradecimiento.

A Iko, con quien conocí que la amistad es como un violín. Tal vez la música se para de vez en cuando, pero las cuerdas siguen intactas. Siempre serás uno de mis mejores amigos. Entres otras cosas, ¡porque sabes demasiado!.

A Carlos, Laura, Vanessa, Priscila, por haber compartido el mayor tiempo a mi lado, porque en su compañía las cosas malas se convierten en buenas, la tristeza se transforma en alegría y la soledad no existe.

A los inolvidables amigos de maestría (promoción 2008-2009), profesores, funcionarios, personal de mantenimiento y limpieza de CATIE, mis más sinceros agradecimientos por sus muestras de amistad.

“Y a toda la gente que estuvo alrededor desde el comienzo, algunos, siguen hasta hoy,
GRACIAS... TOTALES”

CONTENIDO

<i>DEDICATORIA</i>	3
<i>AGRADECIMIENTOS</i>	4
<i>CONTENIDO</i>	6
<i>RESUMEN</i>	7
<i>SUMMARY</i>	11
<i>ÍNDICE DE CUADROS</i>	13
<i>ÍNDICE DE FIGURAS</i>	15
<i>LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS</i>	16
<i>1</i> <i>Introducción</i>	17
<i>1.1</i> <i>Objetivos del estudio</i>	18
<i>1.1.1</i> <i>Objetivo general</i>	18
<i>1.1.2</i> <i>Objetivos específicos</i>	19
<i>1.2</i> <i>Hipótesis del estudio</i>	19
<i>1.3</i> <i>Bibliografía</i>	20
<i>2</i> <i>Artículo 1</i>	22
 Identificación de tipos funcionales de plantas (TFPs) relacionados con la altitud en bosques secundarios en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca (CBVC-T)	
<i>2.1</i> <i>Introducción</i>	22
<i>2.2</i> <i>Marco referencial</i>	24
<i>2.2.1</i> <i>Cambio climático y sus impactos en bosques naturales</i>	24
<i>2.2.2</i> <i>Diversidad funcional y su medida</i>	26
<i>2.2.3</i> <i>Rasgos funcionales y su relación ambiental</i>	29
<i>2.3</i> <i>Materiales y métodos</i>	31

2.3.1	<i>Área de estudio</i>	31
2.3.2	<i>Fases para el desarrollo del estudio</i>	33
2.3.2.1	<i>Muestreo de la vegetación en bosques y determinación de especies dominantes para la evaluación de rasgos funcionales</i>	33
2.3.2.2	<i>Selección de rasgos funcionales de especies dominantes relacionadas con impactos de cambio climático en comunidades vegetales</i>	37
2.3.2.3	<i>Medición de rasgos funcionales en especies dominantes relacionados con impactos de cambio climático en comunidades vegetales</i>	39
2.3.2.4	<i>Determinación de relaciones entre rasgos seleccionados</i>	42
2.3.2.5	<i>Identificación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs)</i>	42
2.3.2.6	<i>Tipos funcionales de planta y sus relación con la latitud</i>	43
2.3.2.7	<i>Índices de diversidad funcional y su relación con la altitud</i>	44
2.4	<i>Resultados</i>	44
2.4.1	<i>Rasgos funcionales</i>	45
2.4.2	<i>Tipos funcionales de plantas (TFPs)</i>	47
2.4.2.1	<i>Tipos funcionales de plantas relacionados con la altitud</i>	55
2.4.2.2	<i>Índices de diversidad funcional y su relación con la altitud</i>	58
2.4.2.3	<i>Media ponderada de la comunidad (MPC) en relación con la altitud</i>	60
2.5	<i>Discusión</i>	62
2.6	<i>Conclusiones</i>	69
2.7	<i>Bibliografía</i>	72
3	<i>Artículo 2</i>	84
3.1	<i>Introducción</i>	84

3.2	Marco referencial.....	87
3.2.1	<i>Factores ambientales a lo largo de gradientes ambientales.....</i>	87
3.2.2	<i>Factores que influyen en la distribución de especies.....</i>	88
3.2.3	<i>Relación rasgos funcionales con cambios en altitud.....</i>	90
3.2.4	<i>Cambio climático global.....</i>	92
3.2.5	<i>Impacto del cambio climático en ecosistemas.....</i>	93
3.2.6	<i>Impactos del cambio climático en la biodiversidad.....</i>	95
3.3	Materiales y métodos.....	97
3.3.1	<i>Área de estudio.....</i>	97
3.3.2	<i>Fases para el desarrollo del estudio.....</i>	99
3.3.3	<i>Identificación de tipos funcionales de plantas (TFPs).....</i>	99
3.3.4	<i>Compilación de variables ambientales (BIOs).....</i>	100
3.3.5	<i>Selección de TFPs, IDF y MPC relacionados con variables bioclimáticas.....</i>	101
3.4	Resultados.....	103
3.4.1	<i>Identificación de los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs).....</i>	103
3.4.2	<i>Compilación de variables bioclimáticas (BIOs).....</i>	104
3.4.3	<i>Selección de TFPs, IDF y MPC relacionados con variables bioclimáticas.....</i>	107
3.4.4	<i>Relación altitud con variables bioclimáticas.....</i>	109
3.5	Discusión.....	110
3.6	Conclusiones.....	116
3.7	Bibliografía.....	118

RESUMEN

Los bosques ocupan un amplio rango de condiciones ambientales determinado por la variación ambiental en temperatura, agua, luz y suelos. Entre estos factores que varían desde tierras bajas a bosques tropicales montanos, la disminución de la temperatura del aire y el aumento de la nubosidad con aumento en altitud, son probablemente en última instancia los responsables de limitar el crecimiento y distribución de los bosques. En este sentido, la identificación de Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) basados en rasgos funcionales, proporcionan un poderoso enfoque para el entendimiento de la respuesta de la vegetación a factores ambientales y su distribución en un gradiente altitudinal. La presente investigación identificó como las especies se agrupan funcionalmente de acuerdo a un conjunto de siete rasgos funcionales clave (Área foliar-AF, Área específica foliar-AFE, Contenido foliar de materia seca-CFMS, Fuerza física de las hojas-FFH, Densidad de madera-DM, Contenido foliar de nitrógeno-N y Contenido foliar de fósforo-P) y su comportamiento frente a la altitud y, de este modo, contribuir el entendimiento de cómo reaccionan ante cambios en un grupo de variables bioclimáticas. En un primera parte a partir del análisis multivariado se establecieron las relaciones entre rasgos funcionales y sus procesos ecológicos en el ecosistema de estos bosques secundarios, donde se identificaron seis TFPs y uno a priori (FFP7) para 106 especies, los cuales se denominaron como adquisitivos (TFP2, TFP3, TFP5), conservativos (TFP1, TFP4) y mixto (TFP6). También se midió diversidad funcional a través de 13 índices entre multi-rasgo y mono-rasgo y la Media Ponderada de la Comunidad (MPC) ponderados por el número de individuos (N) y área basal (G), y su relación con altitud. Los resultados mostraron que tan solo tres índices- dos mono-rasgo (FRO Y FDvar) y uno multi-rasgo (FDiv) resultaron significativos con la altitud, y las MPC de AF, AFE, CFMS, DM y N son los rasgos funcionales que predominan en las comunidades de los TFPs descritos. Se discutieron las características funcionales de los TFPs en base a sus rasgos que comparten, su aporte a los procesos de ciclado de nutrientes, adaptabilidad al medio natural, las posibles implicaciones en la variación de caracteres funcionales con un aumento en la altitud, y la asociación entre índices de diversidad funcional y MPC con la altitud. En la segunda parte se evaluó como los TFPs, índices de diversidad funcional (IDF) y MPC se encuentran relacionados con factores ambientales, a través de 19 variables bioclimáticas y entender cómo reaccionan estos tipos funcionales, IDF y MPC ante cambios potenciales en el clima. Se encontró que los TFP6 y

TFP5 estuvieron más asociados a variables de precipitación y que los IDF y MPC de los rasgos se encuentran más asociados a variables de temperatura. Los resultados mostraron que la consistente relación lineal entre estos TFPs, IDF y MPC y variables bioclimáticas, muestra que estas comunidades de plantas se verán más afectadas en el futuro probablemente, por una baja capacidad de tolerar cambios en su ambiente o por una respuesta tardía en términos de cambios evolutivos o adaptaciones fisiológicas, que eventualmente pueden condicionar a un cambio en la capacidad de regeneración, reproducción, supervivencia individual, densidad de las especies y en una reducción en el rango del valor del rasgo y, finalmente, en un descenso en diversidad funcional en estas comunidades de plantas.

Palabras clave: altitud, rasgos funcionales, tipos funcionales de planta, índices de diversidad funcional, media ponderada de la comunidad.

SUMMARY

Forests cover a wide range of environmental conditions determined by environmental variation in temperature, water, light and soil. Among these factors ranging from lowlands to tropical mountain forest, the decrease in air temperature and the increase of cloud cover with an increase in altitude are probably ultimately responsible for limiting the growth and distribution of forests. In this regard, the identification of Plant Functional Types (PFTs) based on functional traits, provided a powerful approach to understanding the response of vegetation to environmental factors and their distribution in an altitudinal gradient. This research identified how species are grouped by their function according to a set of seven key functional traits (leaf area- FA, specific leaf area- SLA, leaf dry matter content-LDMC, Physical strength leaf-FSL, density Wood-DW, leaf nitrogen content-N, leaf content of phosphorus-P) and their response to altitude and, thus, helping to understand how they react to changes in a group of bioclimatic variables. First of all and through a multivariate analysis, the relationship between functional traits and ecological processes in the ecosystem of these secondary forests were established and six TFPs and one a priori (FFP7) were identified for 106 species, and which were named as acquisitive (PFT2, PFT3, PFT5), conservative (PFT1, PFT4) and mixed (PFT6). Functional diversity was also measured through 13 indices among multi- and single-trait and the Community Weighed Mean (CWM) calculated by the number of individuals (N) and basal area (G), and its relationship with altitude. The results showed that only three traits, two single- (FRO and FDvar) and one multi-trait (FDiv) were significant with altitude, and the FA, SLA, LDMC, DW and N CWMs are the functional features that dominate the described TFPs communities. The functional characteristics of the PFTs based on their shared features, their contribution to nutrient cycling processes, adaptability to the environment, the possible implications of the variation in functional traits with increasing altitude, and the associations between indices of functional diversity and CWM with altitude were discussed. The second part evaluated how TFPs, functional diversity indices (FDI) and CWM are related to environmental factors, across 19 bioclimatic variables and tried to understand how these functional types, FDI and CWM, react to potential changes in climate. It was found that PFT5 and PFT6 were more associated with precipitation variables and that the IDF and CWM

features are more closely associated with temperature variables. The results showed that the consistent linear relationship between these PFTs, IDF and CWM and bioclimatic variables, show that these plant communities will probably be mostly affected in the future by a low ability to tolerate changes in their environment or in a delayed response terms of evolutionary changes or physiological adaptations, which may eventually determine a change in the capacity for regeneration, reproduction, individual survival, density of species and a reduction in the range of the value of the trait and, finally, a decrease in diversity functional in these plant communities.

Key words: altitude, functional traits, plant functional traits, indices of functional diversity, community weighed mean.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Ubicación y tipos de bosques de las 38 parcelas de muestreo.....	35
Cuadro 2. Estadística descriptiva para los siete rasgos funcionales evaluados	44
Cuadro 3. Correlaciones de Pearson para los rasgos funcionales medidos en las 38 parcelas de muestreo en el CBVC-T.....	46
Cuadro 4. Especies agrupadas dentro de cada TFP.....	47
Cuadro 5. Valores promedio más error estándar de los rasgos calculados de acuerdo a los valores mostrados por las especies dentro de cada grupo y MANOVA de Análisis de la Varianza (Lawley-Hotelling).....	48
Cuadro 6. Funciones discriminantes con datos estandarizadas con varianzas comunes calculados para seis tipos funcionales de plantas.....	51
Cuadro 7. Tabla de clasificación cruzada para los seis TFP. Los valores representan el número de individuos clasificados en cada TFP.....	51
Cuadro 8. Autovalores y proporción de la variabilidad total explicada por cada componente.....	52
Cuadro 9. Autovectores y dirección de la variabilidad.....	52
Cuadro 10. Modelos de regresión lineal de la abundancia relativa (%) versus altitud para los distintos TFP que resultaron significativos.....	55
Cuadro 11. Correlación de Pearson para los índices de DF considerando número de individuos y área basal para 106 especies.....	58
Cuadro 12. Modelos de regresión lineal para los índices de DF en función de la altitud (ALT) considerando número de individuos y área basal.....	59
Cuadro 13. Correlación de Pearson para las medias ponderadas de la comunidad (MPC) considerando número de individuos y área basal	60

Cuadro 14. Modelos de regresión lineal para las MPC en función de altitud (ALT) considerando número de individuos y área basal.....	61
Cuadro 15. Cuadro de interpretación para 19 variables bioclimáticas utilizadas en modelos de relación lineal.....	99
Cuadro 16. Estadística descriptiva de cada variable bioclimática para 38 parcelas de muestreo.....	104
Cuadro 17. Modelos de regresión lineal de valores relativos (%) de TFP, IDF y MPC versus variables bioclimáticas para los distintos TFPs, IDF y MPC que resultaron significativos.....	107
Cuadro 18. Tabla resumen de las relaciones encontradas entre TFP, IDF, MPC y BIOS en los modelos de regresión lineal que resultaron significativos.....	108
Cuadro 19. Correlación de Spearman para las 19 variables bioclimáticas asociadas con altitud.....	109

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las 38 parcelas de muestreo en el CBVC-T.....	35
Figura 2. Dendrograma basado en el método de Ward, distancia Euclídea, con 106 especies a partir de rasgos foliares (AFE, AF, CFMS, FFH, N y P) y de tallo (DM).....	47
Figura 3. Representación de observaciones multivariadas en seis grupos en el espacio discriminante conformado por los ejes canónicos 1 y 2 del ADC.....	50
Figura 4. Representación de la variabilidad total explicada por cada componente en base a los rasgos funcionales y TFPs.....	54
Figura 5. Correlaciones entre grupos funcionales y altitud. (a) Tipo funcional seis ponderado por número de individuos (NTFP6-), (b) Tipo funcional uno ponderado por área basal (GTFP1), (c) Tipo funcional seis ponderado por área basal (GTFP6), (d) Tipo funcional uno ponderado por número de especies (STFP1).....	55
Figura 6. Frecuencias acumuladas por cada TFPs ponderados por a) número de individuo (N), b) área basal (G) y, c) número de especies (S) por rango altitudinal.....	57
Figura 7. Dendrograma basado en el método de Ward, distancia Euclídea, con 106 especies a partir de rasgos foliares (AFE, AF, CFMS, FFH, N y P) y de tallo (DM).....	102
Figura 8. Dendrograma basado en el método Promedio linkage distancia Pearson, para 19 variables bioclimáticas.....	105

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

ACCVC: Área de Conservación de la Cordillera Volcánica Central

AF: área foliar

AFE: área específica foliar

BIOs: variables bioclimáticas

CBVC-T: Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca

CFMS: contenido foliar de materia seca

DF: Diversidad funcional

DM: densidad de madera

FAD1: Atributo de diversidad funcional

FD: Diversidad funcional

FDvar: Divergencia funcional

FDis: Dispersión funcional

FDiv: Divergencia funcional

FEve: equidad funcional

FFH: fuerza física de las hojas

FGR: Riqueza de Grupos Funcionales

FRic: riqueza funcional

G: área basal

INBio: Instituto Nacional de Biodiversidad

IND: índices de diversidad funcional

MPC: media ponderada de la comunidad

N: concentración de nitrógeno foliar

N: número de individuos

P: concentración de fósforo foliar

Rao: entropía cuadrática

RF: rasgos funcionales

TFPs: Tipos funcionales de plantas

wFD: índice de diversidad funcional ponderado

1 INTRODUCCIÓN

La sinergia entre cambio climático y fragmentación del hábitat son los aspectos de mayor amenaza para la biodiversidad. Una clara señal de que el cambio ya está en marcha se presenta en las especies, que no sólo deberán encontrar un hábitat adecuado en el futuro, si no que diversos taxones experimentarán diferentes rangos de movimiento, y las plantas son probablemente las que más lentamente se desplazaran (Lovejoy y Hannah 2005).

Para las comunidades vegetales, su distribución está determinada por diferentes factores ambientales como las características del suelo y el clima; siendo este último el principal responsable (Berry et ál. 2003, Zunino y Zullini 2003). Cuando alguno de dichos factores cambia, en especial las condiciones climáticas, la estructura y composición de los ecosistemas también pueden sufrir modificaciones. La respuesta por parte de las plantas y animales depende de la intensidad y velocidad del cambio en las condiciones climáticas, si el cambio es paulatino y con poca intensidad, es probable que gran parte de las especies logre evolucionar y sus descendencias se adapten a las nuevas condiciones ambientales. Sin embargo, si el cambio se produce con gran intensidad y en período relativamente corto, un bajo porcentaje de la biodiversidad logra adaptarse a esos cambios, lo que produce la extinción de las especies con baja capacidad de amortiguamiento (Gómez et ál. 2007).

A consecuencia de estos eventos extremos, se han creado herramientas para la simulación de impactos que los cambios en el clima podrían ocasionar a los ecosistemas y por consecuencia a las actividades humanas. Para estimar las condiciones futuras del clima con base en las nuevas concentraciones de los GEI se han desarrollado diferentes modelos que simulan los cambios en las variables climáticas como por ejemplo la temperatura, precipitación, evaporación, etc. (Magaña et ál. 2000). A partir de la aplicación de estos modelos de variación climática se obtienen las variables base para realizar simulaciones a futuro del comportamiento de especies y ecosistemas.

Derivado de la magnitud y de la cronología de los impactos se esperan respuestas variadas que dependerán de la tasa de variación climática, potencial de adaptación y aspectos de distribución. En el caso de la distribución de especies a lo largo de gradientes altitudinales se esperan movimientos hacia las partes altas en búsqueda de temperaturas más bajas (Parmesan 2005). Para las especies que habitan en las cimas de montaña estarían sujetas a una mayor probabilidad de la extinción local por no tener la opción a moverse en altitud; y las de elevaciones bajas se restringen a áreas pequeñas y dentro de sub-poblaciones fragmentadas, ya que fueron desplazadas hasta las montañas (Shugart 1998). Por estas razones se considera que mantener y fortalecer los corredores como medio de conectividad es una alternativa para minimizar los efectos del aislamiento, mantener desplazamientos migratorios tradicionales entre áreas geográficas diferentes, recolonización de hábitats mediante una mayor dispersión e inmigración (Bennett 2004) y la capacidad de adaptación de las especies a variaciones climáticas, principalmente entre hábitats que presten las condiciones apropiadas para facilitar los movimientos altitudinales. Por su parte, Forman (1991) menciona que las redes de enlaces en el paisaje constituyen la vía para la redistribución de poblaciones y como hábitat para especies con capacidad limitada de dispersión, bajo una categoría de cambio climático.

Con base en lo expuesto, y la poca información de la respuesta de las comunidades vegetales a los cambios ambientales en su hábitat, el presente estudio pretende contribuir al conocimiento científico sobre los cambios proyectados a nivel de tipos funcionales de plantas (TFPs) relacionado a su patrón de distribución según el gradiente altitudinal, sobre todo, la necesidad entender los efectos de las variaciones climáticas en la adaptación y vulnerabilidad de especies arbóreas, dentro del Corredor Biológico Volcánica Central – Talamanca (CBVC-T).

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Identificar y caracterizar tipos funcionales de plantas (TFPs) dentro de un gradiente altitudinal y establecer su relación con factores ambientales.

1.1.2 Objetivos específicos

Determinar para especies vegetales dominantes dentro de un gradiente altitudinal los valores de rasgos funcionales relacionados con variaciones en las condiciones climáticas.

Identificar y caracterizar TFPs de acuerdo a su respuesta a variaciones climáticas utilizando rasgos foliares y de tallo.

Determinar la relación de TFP, índices de diversidad funcional (IDF) y medias ponderadas de la comunidad (MPC) de rasgos funcionales con respecto a variables bioclimáticas y el gradiente altitudinal.

1.2 Hipótesis del estudio

Los rasgos foliares y de tallo agrupan especies en TFPs que muestran respuestas similares a condiciones ambientales.

Existen relaciones entre TFPs, índices de diversidad funcional y medias ponderadas de la comunidad con la elevación y con variables bioclimáticas en la zona de estudio.

1.3. Bibliografía

- Bennet, A. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Trad. JM Blanch. San José, CR, UICN. 276 p.
- Berry, PM; Dawson, TP; Harrison, PA; Pearson, RG; Butt, N. 2003. The sensitivity and vulnerability of terrestrial habitats and species in Britain and Ireland to climate change. *Journal Nature Conservancy* 11:15 - 24.
- Cavieres, LA; Badano, EI; Sierra-Almeida, A; Gómez-Gonzalez, S; Molina-Montenegro, MA. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytology* 169:59-69.
- Filella, I; Peñuelas, J. 1999. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. *Plant Ecology* 145: 157-165.
- Forman, RT. 1991. Landscape corridors: from theoretical foundations to public policy. Pp. 71-84.
- Gómez, JD; Monterroso, AI; Tinoco, JA. 2007. Distribución de cedro rojo (*Cedrela odorata* L) en el estado de Hidalgo, bajo condiciones actuales y escenarios de cambio climático. *Madera y Bosques* 13(2):29-49.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2007. Cambio climático 2007: Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Eds. Pachauri, RK; Reisinger, A. 104 p.
- Körner, C. 2003. *Plant Alpine Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín. 349 p.
- Lovejoy, T; Hannah, L. 2005. *Global Climate change and biodiversity*. Michigan, USA, Yale University Press. 401p.
- Magaña, V; Conde, C; Sánchez, O; Gay, C. 2000. Evaluación de escenarios regionales de clima actual y de cambio climático futuro para México. En: Gay, C. Ed. 2003. México: Una visión hacia el siglo XXI. Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP. 18 p.
- Parmesan, C. 2005. Biotic Response: Range and Abundance Changes. *In: Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. Climate Change and Biodiversity*. Michigan, USA, Yale University Press. Pp 45-55.

- Rundel, P; Smith, A; Meinzer, F. 1994. Tropical Alpine Environments. Cambridge University Press, UK.
- Shuggart, H. 1998. Terrestrial Ecosystems in changing environments. United Kingdom, Cambridge University Press. p. 344. Fuente original: Smith, T.M; Shugart, H; Bonan, G.B; Smith, B. 1992. Modeling the potential response of vegetation to global climate change. Advances in Ecological Research 22:93-116.
- Zunino, M; Zullini, A. 2003. Biogeografía, la dimensión espacial de la evolución. Primera Edicion. Fondo de Cultura Económica. México DF. 359 p.

2 ARTICULO I

Identificación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal

2.1. Introducción

Las amenazas a la conservación de especies han sido a la fecha principalmente por efecto de la pérdida de hábitats o la fragmentación, provocadas en su mayoría por procesos de deforestación, sumado al desafío que representa el cambio climático provocado por un aumento en las concentraciones de gases de efecto invernadero en la atmósfera, que se espera tengan efectos significativos en el clima mundial en los próximos decenios y siglos (Hughes 2000). Los impactos a nivel de ecosistemas se espera ocurran por cambios rápidos y sistemáticos en los parámetros climáticos, en especial temperatura y precipitación, que en sistemas de montaña pueden darse sobre distancias muy cortas (Becker y Bugmann, 1999, Díaz et ál. 2003, Beniston 2003). A nivel de comunidades vegetales este cambio se prevé provocará el desplazamiento de la vegetación típica de zonas bajas hacia áreas más altas (Beniston 2003), impactos significativos en la distribución y abundancia de especies debido a la migración (Pearson y Dawson 2003, Walther et ál. 2002, Midgley et ál. 2002) y efectos en los procesos del establecimiento, crecimiento y reproducción de poblaciones por alteraciones de hábitat (Willian et ál. 2005).

Recientemente, la necesidad de establecer las respuestas de la vegetación a cambios potenciales climáticos y las variaciones en las funciones de los ecosistemas terrestres ha hecho que conceptos de ecología funcional de plantas sean aplicados en estudios en comunidades naturales (Lavorel y Garnier 2002). El enfoque de ecología funcional se basa en que ciertos caracteres del fenotipo de un organismo –llamados rasgos funcionales- influyen, y a su vez responden, a los procesos ecosistémicos (Petchey y Gaston 2006). Un rasgo otorga información de la función que desempeña una especie en el ecosistema, y de su respuesta ante un determinado factor ambiental (Lavorel y Garnier 2002). Las plantas responden a los cambios en las condiciones climáticas variando en su distribución y abundancia; estos cambios

en las poblaciones de especies, y por tanto en los rasgos que contienen, ocasionan impactos en el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz et ál. 2002).

Con este enfoque se reduce la dificultad que encierra el análisis de las respuestas de la vegetación a los cambios ambientales utilizando el enfoque taxonómico, debido a la enorme complejidad de especies -y sus respuestas individuales- que se encuentra en comunidades naturales (Díaz et ál. 2002).

En vista del reconocimiento que en los últimos tiempos han tenido los bosques en la provisión de servicios ecosistémicos muchos estudios buscan clasificar especies dentro de grupos que se relacionan directamente según sus rasgos para describir la estructura y funcionamiento de ecosistemas (Deckers et ál. 2004, Gitay y Noble 1997).

Autores como Smith et ál. (1997), Aguiar et ál. (1996), Díaz y Cabido (2001) y Woodward y Cramer (1996) argumentan que la dinámica de los ecosistemas puede ser estudiada por el agrupamiento de especies vegetales en un número limitado de grupos con funcionamiento similar independientemente de su filogenia (o tipos funcionales de plantas, TFPs). Condit et ál. (1996), Chapin et ál. (1996), Leishman y Westoby (1992) y Gitay y Noble (1997), proponen a los TFPs como una alternativa ecológica a las tradicionales entidades taxonómicas, en su eficacia para evaluar el probable impacto de potenciales cambios ambientales. Los TFPs pueden ser definidos como el conjunto de plantas que exhiben similar respuesta a condiciones ambientales y producen similar efecto en los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido 1997); donde la función de las plantas es descrita a través de sus rasgos (Semenova y van der Maarel 2000). De acuerdo con esta perspectiva, la definición de grupos funcionales puede permitir identificar la tolerancia a variaciones climáticas a nivel de grandes grupos de especies (Gómez et ál. 2008).

A través de investigaciones sobre diversidad funcional se han desarrollado protocolos para la medición de rasgos en un número grande de especies (Cornelissen et ál. 2003), y se han construido bases de datos estandarizadas. También se han propuesto análisis para la exploración de asociaciones rasgos-rasgos y rasgos-ambiente (Keddy 1992, Leishman y Westoby 1992, Grime et ál. 1996). Estos estudios se han centrado en determinar la dinámica

de la vegetación a diferentes intensidades de perturbación (Kleyer 1999, Noble y Gitay 1996), en gradientes climáticos (Woodway y Cramer 1996, Díaz y Cabido 1997), y en describir patrones de organización de la comunidad (Chapin et ál. 1996). Los análisis de las relaciones rasgos-factores ambientales, y la identificación de TFPs proporcionan un herramienta valiosa para la comprensión de la respuesta de la vegetación frente a condiciones cambiantes (Louault et ál. 2005).

Utilizando el enfoque de diversidad funcional, el presente trabajo pretende determinar las relaciones y/o asociaciones entre rasgos e identificar y caracterizar tipos funcionales de plantas dentro de un gradiente altitudinal en bosques secundarios del Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, en Costa Rica, agrupados de acuerdo a un conjunto de rasgos foliares y de tallo relacionados con su respuesta a variaciones climáticas. El estudio permitió además evaluar la variabilidad de los rasgos dentro de cada grupo funcional de acuerdo al gradiente altitudinal que se observa en el corredor, y proporcionar información que aporte para la modelación de cambios futuros en la vegetación. Además, se pretende contribuir a definir estrategias de protección y manejo de aquellos TFPs menos tolerantes a las perturbaciones del clima futuro.

2.2 Marco referencial

2.2.1 Cambio climático y sus impactos en bosques naturales

El Informe de Cambio Climático del IPCC (2007) sobre escenarios de emisiones, proyecta un aumento de las emisiones mundiales de gases efecto invernadero (GEI) entre un 25% y 90% de CO₂ entre el año 2000 y 2030, una de las tasas más altas reportadas en los últimos 10.000 años. Este aumento según Parmesan y Yohe (2003), constituye una de las fuerzas que moldean los sistemas naturales a nivel global y que actualmente representa una fuerte amenaza para la biodiversidad. Para Fischlin et ál. (2007), los impactos del cambio climático sobre la biodiversidad ya están siendo observados en un amplio rango de ecosistemas, entre ellos el bosques tropical.

Desde mediados de la década de 1970, todas las regiones de bosque tropical lluvioso han experimentado un fuerte calentamiento en una tasa media de $0,26 \pm 0,05$ °C por década,

de forma simultánea con un aumento global de la temperatura atribuido al efecto invernadero antropogénico (Malhi y Wright 2004). Aunque estos bosques han demostrado elasticidad a cambios climáticos en el pasado, los fragmentados y degradados bosques actuales son más vulnerables (Noss 2001).

En este contexto, aumentos de CO₂ y cambios en los patrones de temperatura y precipitación causará distintos efectos en los ecosistemas forestales, haciendo que algunos se contraigan, mientras otros se expandan. En conjunto, esto indica que muchas áreas, especialmente los hábitats a lo largo de gradientes ambientales, serán sometidos a cambios en poblaciones que no puedan adaptarse o trasladarse con cambios en el clima, incluso algunos se enfrentarían a la extinción (Biringier 2003). En ecosistemas de bosque, taxones y procesos ecológicos los impactos por efecto de cambio climático incluyen cambios en la distribución de las especies, fenología, interacciones ecológicas, composición y dinámica de las comunidades vegetales (Willian et ál. 2003) y traslado de hábitat para muchas especies a elevaciones más altas o altitudes altas (WWF 2003).

Los bosques de niebla también se verán afectados, en particular, cambios en la formación de nubes y alteración de la actual dinámica de los bosques que incluye pérdida de biodiversidad, cambios altitudinales en la distribución de especies y posterior reorganización de las comunidades y el marchitamiento o muerte de epífitas, generando un efecto en cascada sobre la vida en estos bosques (Foster 2001). Un sitio en particular, Monteverde, Costa Rica, ya parece estar experimentando una reducción en la formación de nubes (Pounds 1999). Estos cambios biológicos y climáticos observados sugieren que el calentamiento de la atmosfera ha elevado el nivel promedio de las nubes orográficas, con lo cual los bosques de Monteverde perciben cada vez menos lluvia horizontal y lloviznas (Pounds 1999).

En términos generales, los cambios actuales y futuros provocados por el calentamiento global actúan sobre diferentes aspectos de los sistemas naturales, tales como: i) las interacciones funcionales entre especies; ii) la distribución espacial y temporal; iii) la diversidad genética; y, iv) los procesos ecosistémicos, entre otros. La elasticidad de los ecosistemas frente a estos cambios depende significativamente del potencial de migración y

dispersión de las especies y poblaciones, su diversidad y viabilidad genética, y su tolerancia a los cambios en el clima (Kappelle et ál. 1999).

En este contexto, los bosques contribuyen potencialmente al cambio climático global gracias a su influencia sobre el ciclo global del carbono (C) porque almacenan grandes cantidades en la vegetación y el suelo (Brown 1997). Los bosques secundarios no son la excepción, pues se convierten en potenciales sumideros de carbono (Berti 2001), debido a que la tasa de productividad primaria neta es sobrepasada por la respiración de la planta (Brown 1997). Son definidos como aquella tierra con vegetación leñosa de carácter sucesional secundaria que se desarrolla una vez que la vegetación original fue eliminada totalmente como consecuencia de las actividades humanas (CNCF 1999, Finegan 1992).

Diversos estudios han demostrado el potencial de los bosques secundarios como productores de bienes y servicios ambientales (De la Sala 2002), y su enorme valor en la protección y conservación de la biodiversidad vegetal. Son importantes como fuente de madera o leña, protección de la erosión, refugios de biodiversidad de plantas en paisajes fragmentados, sumideros de carbono, proveedores locales de plantas medicinales, promueven la recuperación de las propiedades físicas y químicas del suelo y proveen hábitat para organismos que no sobreviven en tierras agrícolas (Berti 2001, Guariguata y Ostertag 2000, Aide et ál. 1996). Dada su rápida sucesión, estos bosques desempeñan funciones reguladoras decisivas (ECO 1997).

2.2.2 Diversidad funcional y su medida

En la actualidad muchos trabajos se han focalizado en comprender cuales son los componentes principalmente importantes de la biodiversidad, poniendo principal atención en diversidad funcional (DF), como un enfoque que ayuda a explicar y predecir la función de los organismos en los ecosistemas (Petchey y Gaston 1996) y determinar procesos ecosistémicos. Es de importancia ecológica porque está, es el componente de la diversidad que influye en la dinámica de los ecosistemas, estabilidad, productividad, balance de nutrientes, y otros aspectos del funcionamiento del ecosistema (Tilman 2001).

La diversidad funcional es definida por Petchey et ál. (2004) como los componentes de la biodiversidad que influyen en cómo un ecosistema opera o funciona. Incluye dos componentes: a) la riqueza funcional, a menudo medida como el número de tipos funcionales de plantas (TFPs) que son definidos como el conjunto de especies que comparten rasgos biológicos y juegan un papel similar en los procesos de los ecosistemas; y b) la composición funcional, expresada comúnmente como la presencia o ausencia de TFPs (Díaz y Cabido 2001).

Esta diversidad funcional como un sub-conjunto de la diversidad biológica, se mide por los valores y rangos de los rasgos, para las especies presentes en un ecosistema, de los rasgos de los organismos que influyen en uno o más aspectos en el funcionamiento de un ecosistema (Tilman 2001) ó como la extensión de la variación del rasgo funcional entre las especies en una comunidad (Bello et ál. 2006). Por rasgo se entiende cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológicos mensurables a nivel individual para todo organismo, sin referencia ambiental o cualquier otro nivel de organización (Violle et ál. 2007). Son importantes porque influyen fuertemente en la función de los ecosistemas y están relacionados entre la estructura de la vegetación y procesos ecosistémicos, y la respuesta de la vegetación a cambios de uso de la tierra en la actualidad (Díaz et ál. 1997). Los rasgos funcionales de plantas son considerados como un reflejo de las adaptaciones a una variación en el entorno físico e intercambio (eco fisiológico y/o evolutivo) en una planta (Lavorel et ál. 2007).

En la actualidad, muchos autores consideran que la función del ecosistema no depende del número de especies, sino en los rasgos funcionales de las especies presentes (composición) (Mason et ál. 2003). Esta función se ha medido indirectamente con el uso de rasgos simples que son indicativos de las características funcionales (por ejemplo, el área foliar específica), resultando generalmente en la utilización de un set de rasgos.

Dos conjuntos con una cantidad similar de especies pueden ser funcionalmente diversos dependiendo de cuán similares o diferentes son los rasgos de las especies entre las especies en las comunidades. El rango de los rasgos se refiere a la diferencia entre valores extremos de un rasgo funcional, por ejemplo: el rango de tamaño foliar, altura de dosel, o profundidades de enraizamiento por diferentes plantas en un ecosistema (Díaz y Cabido 2001).

En muchos casos, rasgos importantes en una determinada función del ecosistema puede ser compartida entre múltiples especies (Naeem y Wright 2003). Dado esta redundancia de distribución de rasgos, los esfuerzos han llevado a clasificar las especies con características similares en grupos funcionales.

Estos beneficios de clasificar plantas en grupos funcionales pueden ser vistos como estrategias de vida de las plantas ya que representan diferentes maneras de aprovechar de manera segura el carbono durante el crecimiento vegetativo, adquieren, usan y conservar los recursos (Saldaña et ál. 2008). También son utilizados para simplificar la complejidad florística en modelos de vegetación global, para monitorear los efectos del cambio global o manejo en la distribución de la vegetación, procesos ecosistémicos y divisiones arbitrarias de espacios relativamente continuo de rasgo (Lavorel et ál. 2007, Díaz y Cabido 2001). Adicionalmente, identificación de TFPs basados en rasgos funcionales de fácil medición (suaves), proporcionan un poderoso enfoque para el entendimiento de la respuesta de la vegetación a factores ambientales (Louault et ál. 2005).

Estas similitudes se basan en el hecho de que tienden a compartir un conjunto de rasgos funcionales clave (Cornelissen et ál. 2003). Pueden ser vistos desde dos diferentes ángulos: tipos funcionales respuesta (grupos de especies con similar respuesta a un factor ambiental particular tal como disponibilidad de recursos, perturbación o CO²) y tipos funcionales efecto (especies con un efecto similar en uno o varias funciones del ecosistema como productividad primaria, ciclado de nutrientes y transferencia trófica (Walker et ál. 1999, Lavorel y Garnier 2002). Su clasificación depende del proceso de los ecosistemas o factor ambiental de interés (Díaz y Cabido 2002).

En un intento por medir diversidad funcional, muchos autores han propuesto índices de diversidad funcional, definidos como el número de diferentes grupos funcionales, también llamados grupos de diversidad funcional (Bengtsson 1998, Tilman 2001). Existen alrededor de 18 índices diversidad funcional clasificados en multivariados y univariados (Casanoves et ál. 2008), muchos de ellos incluyen una clasificación a priori de los rasgos y número grupos funcionales. Entre los más conocidos están el propuesto por Walker et ál. (1999), *FAD1-Atributo de diversidad funcional*, que se define como el número de diferentes combinaciones

de los rasgos que ocurren en la comunidad, que debe ser igual o menor que el número de especies; el *FD-Diversidad funcional*: distancias entre especies a lo largo de clasificaciones jerárquicas (Petchey y Gaston 2002); *FDvar-Divergencia funcional*: variación en los valores de los rasgos de las especies presentes en un sitio, ponderada por su abundancia (Mason et al. 2003); *FGR- Riqueza de Grupos Funcionales*: medida basada en TFPs y ampliamente utilizada por autores como Díaz y Cabido (1997), Grime et ál. (1997), Díaz et ál. (2001) y *MPC-Media Ponderada de la Comunidad*: se expresa como el valor agregado de un rasgo a nivel de la comunidad o suma de los valores de un rasgo de las especies en estudio, ponderada por la abundancia u otro parámetro de ponderación (Violle et ál. 2007). Este último permite entender el funcionamiento de los ecosistemas en base a cómo se comporta un rasgo tal como el AFE o DM, pues toma en cuenta la estructura de la comunidad, utilizando parámetros de ponderación como la abundancia o el área basal de cada especie (Violle et ál. 2007).

2.2.3 Rasgos funcionales y su relación ambiental

Lavorel y Garnier (2002) y Flynn et ál. (2009), afirman que los rasgos funcionales otorgan información de la función que las especies desempeñan en el ecosistema y su respuesta ante un determinado factor ambiental y los impactos ecológicos de su pérdida. Las características funcionales de las especies son muy difíciles de evaluar de forma directa, sobre todo cuando se trata de un gran número de especies (Mason et ál. 2003). Sin embargo, la mayoría de trabajos realizados en diversidad funcional han medido la función indirectamente con el uso de rasgos simples que son indicativos de las características funcionales, por ejemplo: el área foliar específica se relaciona con la estrategia de recolección de luz y se ha visto como un indicador de adaptación ambiental (Garnier et ál. 2001). Juntos, el AFE y el contenido foliar de materia seca (CFMS) reflejan un intercambio en el funcionamiento de la planta entre una rápida producción de biomasa y una eficiente conservación de nutrientes; la densidad de madera es un rasgo que está correlacionado con el contenido de carbono y con numerosas propiedades morfológicas, mecánicas, fisiológicas y ecológicas (Chave et ál. 2006).

Por su parte, tasas de crecimiento relativo, tamaño, y capacidad de persistir después de una perturbación son rasgos claves que definen la estrategia adaptativa de las plantas (Chapin et ál. 1996). Una alta tasa de crecimiento relativo requiere altas tasas (por unidad de masa de tejido) de absorción de nutrientes, fotosíntesis, pérdida de agua y una área foliar grande. Un tamaño grande, permite a las plantas dominar recursos de luz, y se asocia con cantidades grandes de absorción de nutrientes, fotosíntesis, y transpiración de tejidos. Juntos, estos rasgos determinan muchos procesos ecológicos con claras consecuencias en los ecosistemas y global (Chapin et ál. 1996). Otro eje general de los rasgos de plantas está asociado con la respuesta a perturbaciones; estos son cruciales en la predicción de cambios transitorios en distribución de la vegetación en respuesta a cambios ambientales globales (Chapin et ál. 1996). A escala global, rasgos foliares tales como área foliar específica, vida de la hoja, concentración de N foliar, capacidad fotosintética por unidad de masa foliar y tasas de respiración están correlacionadas entre sí (Wright et ál. 2004) y están asociados con el ciclado rápido de nutrientes a nivel de ecosistemas (por ejemplo: alta productividad, rápida descomposición de la hojarasca) (Quétier et ál. 2007).

La supervivencia de las plantas en los bosques está asociado a sus características ecológicas, las cuales pueden ser resumidas en términos de dos estrategias: adquisitiva y conservativa (Díaz et ál. 2004). Especies adquisitivas se caracterizan por ser pioneras, con una tasa de crecimiento relativamente rápida (Thiffault et ál. 2006), adquisición rápida de recursos (tipo adquisitivo), y rasgos asociados a una alta AFE, bajo CFMS, hojas grandes, delgadas, suaves, ricas en nutrientes (Cingolani et ál. 2007, Pazos et ál. 2007, Kühner y Kleyer 2008, Tecco et ál. 1998, Ansquer et ál. 2008) y baja concentración de lignina (Pazos et ál. 2007); altos contenidos de N foliar y baja densidad de madera (Tecco et ál. 1998), elementos clave de un síndrome adquisitivo de uso, retención y liberación de recursos (Díaz et ál. 2004).

Especies conservativas, son de sucesión tardía y crecimiento lento (Thiffault, et ál. 2006), conservan recursos (tipo retención) (Díaz et ál. 2004), poseen AFE baja, alta DM, hojas duras y pequeñas y bajo contenido de nutrientes (Kühner y Kleyer 2008, Tecco et ál. 1998). Ambas especies tanto conservativas como adquisitivas pueden coexistir en el mismo sitio, mostrando nichos similares a procesos de cambios en el ambiente y perturbación (Kühner y Kleyer 2008).

2.3. Materiales y métodos

2.3.1 Área de estudio

El Corredor Biológico Volcánica Central – Talamanca (CBVC-T) se encuentra en Costa Rica entre las coordenadas CRTM (Costa Rica Transverse Mercator) X= 517421 – 569101 Longitud y Y= 1115350 – 1075990 Latitud (Canet 2008), provincia de Cartago, cantón Turrialba. Forma parte de la estrategia de conectividad del Área de Conservación de la Cordillera Volcánica Central (ACCVC), iniciativa elaborada en el año 2000 como una propuesta participativa entre las comunidades de Turrialba, Jiménez y el Proyecto de Corredor Biológico Mesoamericano (ACCVC 2000). El objetivo principal del corredor es: “restablecer y mantener la conectividad biológica entre las reservas de biósfera Cordillera Volcánica Central y La Amistad, mejorando la calidad ambiental del entorno y contribuyendo así, a elevar la calidad de vida de las personas que se encuentran en este corredor biológico” (Canet 2008).

Con una extensión de 114.451,46 ha, el CBVC-T presenta siete zonas de vida y cuatro transiciones distribuidas en cuatro pisos altitudinales: Basal, Premontano, Montano bajo y Montano. La zona de vida mejor representada corresponde al Bosque muy húmedo Premontano (bmh-P) y el Bosque muy húmedo Montano bajo (bmh-Mb). El tipo de cobertura predominante en este corredor es el bosque natural con un 52%, principalmente secundario, seguido por pasto arbolado (24%) y en menor porcentaje el café (8%) (Canet 2008). Su topografía se caracteriza por terrenos en su mayoría fuertemente ondulados, con pendientes entre 30 y 60% y con un rango altitudinal que va desde los 339 msnm en el distrito de Peralta hasta los 3340 msnm en el Volcán Turrialba. Sus suelos son de los órdenes Entisoles, Inceptisoles y Ultisoles, de relieves pronunciados y fuertes pendientes; son suelos derivados de cenizas volcánicas, profundos, de buena permeabilidad, ricos en materia orgánica y fértiles (Canet 2008).

Presenta una variedad climática influenciada por el sistema de vientos alisios que incursionan por la vertiente del Caribe y que aportan el total de humedad que se distribuye en

toda la Cordillera Volcánica Central. Presenta precipitaciones que oscilan entre los 2500 mm hacia el pacífico y 5500 mm en el sector atlántico, con una humedad relativa del 88,1 % (Canet 2008). Entre los meses de mayo y diciembre se concentran los índices más altos de precipitación, siendo diciembre el mes más lluvioso del año; por otro lado hay cuatro meses secos (de enero a abril) en donde marzo se reporta como el mes más seco del año (Brenes 1976, Rodríguez et ál. 2002, Canet 2008). En cuanto a la temperatura, el promedio anual registrado es de 21,8 °C con máximas de 27,5 °C y mínimas de 18 °C (Canet 2008). Los meses más cálidos se dan entre abril y octubre, mientras que los meses más fríos corresponden a diciembre, enero y febrero (Canet 2008).

Como parte de los esfuerzos para la conservación y sostenibilidad del corredor, Murrieta (2006) realizó la identificación y caracterización de tipos de bosque natural, como parte de una propuesta de red de conectividad estructural ecológica para el corredor. Identificó 5 tipos de bosques: nombrados como de *Clarisia biflora*, *Ocotea nicaragüenses* y *Rollinia pittieri* (Bosque 1); *Vismia macrophylla*, *Vochisia allenii* y *Miconia punctata* (Bosque 2); *Hampea appendiculata*, *Cecropia obtusifolia* y *Conostegia rufescens* (Bosque 3), *Croton draco*, *Citharexylum caudatum* y *Cecropia peltata* (Bosque 4) y *Croton shiedeanus*, *Alfaroa costaricensis* y *Abarema idiopoda* (Bosque 5).

El corredor cuenta con un Comité de Gestión integrado por representantes de la Asociación de Productores Orgánicos (APOT), junto con otros socios estratégicos como el CATIE, el ICE y el MINAET. Estas organizaciones se encargan de promover la investigación, generar conocimiento y acciones para el manejo de recursos naturales y promover la educación ambiental en las comunidades del corredor (Canet 2008).

2.3.2 Fases para el desarrollo del estudio

El presente estudio se divide en las siguientes fases:

- a) Muestreo de la vegetación en bosques y determinación de especies dominantes para la evaluación de rasgos funcionales

- b) Selección de rasgos funcionales en especies dominantes relacionados con impactos del cambio climático en comunidades vegetales
- c) Medición de rasgos funcionales en especies dominantes relacionados con impactos del cambio climático en comunidades vegetales
- d) Identificación y caracterización de tipos funcionales de plantas

A continuación se detalla cada una de estas.

2.3.2.1 Muestreo de la vegetación en bosques y determinación de especies dominantes para la evaluación de rasgos funcionales

Murrieta (2006) con base en dos categorías de suelo y tres rangos de pendiente de sitio, definió seis estratos de altura sobre el nivel del mar y ubicó en cada uno de ellos parcelas. Las parcelas se ubicaron desde los 669 msnm hasta los 1739 msnm. En total estableció 29 parcelas de 50 m x 50 m en bosques secundarios con edades de 20 a 25 años, y nueve parcelas en bosques primarios. Dentro de las parcelas identificó y midió el dap de todos los individuos de árboles mayores a 20 cm de dap y de palmas mayores a 10 cm de dap. La parcela de 50 m x 50 m fue dividida en una parcela de 20 m x 50 m (0.1 ha) donde evaluó el dap e identificó a nivel de especie todo individuo mayor a 10 cm de dap, incluyendo árboles, palmas y helechos. Con la información reunida para ambos tamaños de parcela Murrieta identificó y caracterizó tipos de bosque natural. En total encontró cinco distintos tipos de bosque distribuidos en relación a variables físico- ambientales como: pendiente, suelos y zonas de vida. Toda la información de las parcelas se encuentra en la base de datos del Programa Producción y Conservación en Bosques del CATIE.

Para esta investigación se utilizó la información del estudio de Murrieta generada dentro de las parcelas temporales de 20 m x 50 m de bosque secundario (29 en total), considerando los datos de la vegetación ≥ 10 cm de dap. Dado que en el estudio de Murrieta sólo se logró ubicar parcelas hasta 1739 msnm, y considerando que en el corredor existe bosque más allá de este punto que podría contener comunidades distintas no identificadas en su estudio, se decidió ubicar nueve parcelas permanentes de muestreo adicionales, de 50 m x 50 m, en bosques

secundarios arriba de los 1800 msnm hasta los 2900 msnm y medir en ellas toda la vegetación ≥ 10 cm de dap, incluyendo árboles, palmas y helechos. Esto con el fin de contrastar tipos funcionales de plantas presentes en estos bosques dentro del gradiente altitudinal que existe en el corredor.

Previo al muestreo de la vegetación se realizó una ubicación de parches de bosques secundarios arriba de los 1800 msnm, priorizando áreas mayores de 5 ha y que no estuvieran dominados por *Alnus acuminata*, una especie pionera en estos sitios y que tiende a establecerse en zonas de deslizamientos. De igual manera se consideró la edad del bosque, que fuera entre 20 a 25 años de edad, información que se obtuvo a partir de conversaciones sostenidas con los propietarios de las fincas.

Las nueve parcelas fueron instaladas y evaluadas considerando criterios estándares para medición de parcelas permanentes (por ejemplo Camacho 2000) y que fueron seguidos también por Murrieta. La identificación de las especies en las parcelas de muestreo para la presente investigación, estuvo a cargo del parataxónomo Vicente Herra, funcionario del CATIE, y de Nelson Zamora, curador del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). En total se tiene para esta investigación información de la vegetación en 38 parcelas. Los datos de las parcelas de 20 m x 50 m de Murrieta en cuanto a densidad y área basal por especie fueron extrapolados a un tamaño de parcela de 50 m x 50 m con el propósito de tener uniformizada la información. La ubicación de las parcelas dentro del CBVC-T puede observarse en la Figura 1, y los datos de coordenadas geográficas, edad de los bosques y elevación sobre el nivel del mar pueden observarse en el Cuadro 1.

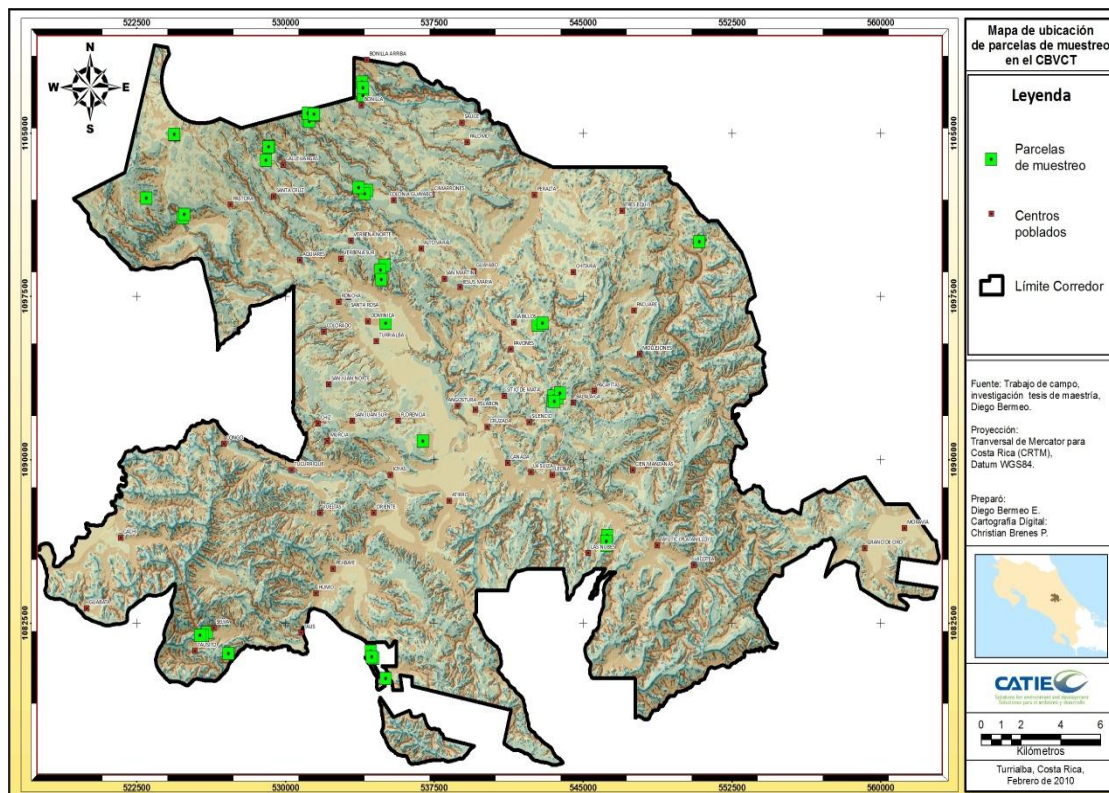


Figura 1. Ubicación de las 38 parcelas de muestreo en el CBVC-T.

Cuadro 1. Ubicación y tipos de bosques de las 38 parcelas de muestreo.

Tipo de bosque	Ubicación	Parcela	GPS		Altura (msnm)	Edad (años)
			X	y		
S	Sector las Sabras	1	529223	1104382	1850	25-30
S	Sector las Sabras	2	529044	1103752	1992	25-30
S	Sector las Sabras	3	531159	1105590	2025	25-30
S	Sector las Sabras	4	531221	1105534	1834	25-30
S	Sector las Sabras	5	531155	1105912	1965	25-30
S	Sector Torito	6	531467	1105821	1864	25-30
S	Sector la Central	7	523004	1102009	2770	25-30
S	Sector la Central	8	524414	1104920	2685	25-30
S	Sector la Central	9	524411	1104923	2575	25-30
S	Finca Florencia Industrial	10	535071	1096255	713	25-30
S	Finca Florencia Industrial	11	536943	1090837	693	25-30
S	RPVS La Marta	12	534319	1081205	793	25-30
S	RPVS La Marta	13	534460	1080871	808	25-30
S	RPVS La Marta	14	534377	1080929	854	25-30
S	Finca Tuís	16	546234	1086505	753	25-30
S	Finca Tuís	17	546185	1086061	1012	25-30

S	Finca Jabillos	19	542742	1096161	921	25-30
S	Finca Jabillos	20	542969	1096255	890	25-30
S	Finca Pacuare	22	529185	1104355	1856	25-30
S	Finca Pacuare	23	529183	1104364	1854	25-30
S	Finca Pacuare	24	531461	1105856	1842	25-30
S	Finca La Selva	26	526075	1082064	1229	25-30
S	Finca La Selva	27	525863	1081936	1237	25-30
S	Finca La Selva	28	525724	1081921	1238	25-30
S	Finca La Isabel	30	535019	1098926	1195	25-30
S	Finca La Isabel	31	534806	1098709	1190	25-30
S	Finca La Isabel	32	534847	1098270	1212	25-30
S	Finca Balalaica	33	543483	1092681	1221	25-30
S	Finca Balalaica	34	543747	1092856	1238	25-30
S	Finca Balalaica	35	543530	1092923	1229	25-30
S	Finca Balalaica	36	543855	1093045	1237	25-30
S	Finca Torito	38	533892	1107329	1856	25-30
S	Finca Torito	39	533936	1106714	1864	25-30
S	Finca Pastora	41	524842	1101107	1992	25-30
S	Finca Pastora	42	524919	1101249	2025	25-30
S	M.N Guayabo	43	534152	1102350	1131	25-30
S	M.N Guayabo	44	534026	1102206	1111	25-30
S	M.N Guayabo	45	533709	1102496	1167	25-30

S: bosques secundario.

2.3.2.2 Selección de rasgos funcionales de especies dominantes relacionadas con impactos de cambio climático en comunidades vegetales

Un total de siete rasgos fueron seleccionados para su medición en las 106 especies identificadas como dominantes en los bosques secundarios del corredor. Estos rasgos son el área foliar (AF, mm²), área foliar específica (AFE, mm² mg⁻¹), el contenido foliar de materia seca (CFMS, mg g⁻¹), la concentración de nitrógeno foliar (N, mg g⁻¹), la concentración de fósforo foliar (P, mg g⁻¹), la fuerza física de las hojas (FFH, N mm⁻¹), y la densidad de madera (DM, g cm⁻³). Se considera que estos rasgos están potencialmente relacionados con las respuestas de las comunidades vegetales a alteraciones climáticas (Cornelissen et ál. 2003).

El AFE y el AF se tienen como variables morfológicas indicadoras de adaptaciones al ambiente y están correlacionadas con la tasa fotosintética (Kitajima 1996) y esta positivamente

correlacionado con el contenido nitrógeno y fósforo foliar por unidad de peso foliar (Cavelier 1986). A su vez, la tasa fotosintética está estrechamente ligada con el crecimiento de las plantas y su capacidad para la fijación de carbono. Es buen indicador de estrategias de uso de recursos de las plantas (Wilson et ál. 1999, Vendramini et ál. 2002) y de la tasa relativa de crecimiento (Lambers y Poorter 1992, Reich et ál. 1992). El CFMS está relacionado a la densidad promedio de los tejidos de las hojas (Cornelissen et ál. 2003), y juntos el AFE y el CFMS reflejan un intercambio fundamental entre el funcionamiento de la planta y una rápida producción de biomasa (dado por una alta AFE y baja CFMS) y una eficiente conservación de nutrientes (cuando el AFE es baja y el CFMS es alto) en las especies.

La fuerza física o tensil de las hojas (FFH) es un indicador de la relación de carbono invertido en la protección estructural de tejidos fotosintéticos (Cornelissen et ál. 2003). El nitrógeno y fósforo, juntos, son elementos vitales para el funcionamiento fotosintético de las hojas. El N por unidad de peso está altamente correlacionado con tasas máximas de fotosíntesis en un amplio rango de especies (Field y Money 1986). La proporción de N foliar y P foliar contenido en la biomasa de las plantas es un indicador del funcionamiento y de la limitación de nutrientes a nivel de la comunidad (Han et ál. 2005).

La densidad de madera (DM) está correlacionada con el contenido de carbono e influye directamente sobre la acumulación y flujos de carbono (Fearnside 1997, Wiemann y Williamson 2002). Comúnmente está relacionada a la tasa de crecimiento, debido a que las especies que invierten menos en estructuras leñosas por unidad de volumen, y por lo tanto producen maderas suaves, pueden crecer y responder rápidamente a incrementos en niveles de iluminación, como los que ocurren cuando se forman claros en el bosque (Verburg y van Eijk-Bos 2003) y, con la defensa de las especies contra daños mecánicos y ataque de patógenos y herbívoros (Cornelissen et ál. 2003). También se asocia con las condiciones climáticas que prevalecen en la región donde los individuos crecen (Barajas-Morales et ál. 1987), por ejemplo, una alta densidad de madera se encuentra a menudo en ambientes con baja radiación solar, presencia de factores que generan estrés en las plantas (viento, bajas temperaturas, abundancia de hongos descomponedores de madera) y baja fertilidad del suelo (Chave et ál. 2006). La densidad de madera está inversamente relacionada a la tasa de crecimiento del tallo, la tasa de mortalidad y el tiempo de reproducción (Swenson y Enquist 2007).

2.3.2.3. Medición de rasgos funcionales en especies dominantes relacionados con impactos de cambio climático en comunidades vegetales

El proceso de determinación de los valores de los rasgos seleccionados para las 106 especies consideradas como dominantes en los bosques en estudio se hizo a partir de los siguientes pasos:

a) Primero se hizo una revisión de la base de datos del programa de Producción y Conservación en Bosques que tiene información de rasgos de especies en parcelas permanentes en bosques húmedos primarios de la zona norte de Costa Rica, generada a partir de las investigaciones de Salgado (2006) y Fernández (2007). Los valores de los rasgos en esta base de datos fueron obtenidos mediante mediciones directas de las especies en campo siguiendo los protocolos de Garnier et ál. (2001) y Cornelissen et ál. (2003) y a través de revisión de literatura. Del total de 106 especies seleccionadas en este estudio, se encontró información de los rasgos para 19 especies.

b) Para las 87 especies restantes se procedió a hacer mediciones de rasgos en campo. Se midió a un número de cinco individuos por especie los rasgos AF, AFE, CFMS, FFH, DM, P y N. Los métodos de muestreo y las categorías de asignación de los rasgos funcionales se basaron en los protocolos propuestos por Garnier et ál. (2001) y Cornelissen et ál. (2003), y los adaptados por el Proyecto Diversus. A continuación se describen las metodologías utilizadas para la medición de rasgos en campo. Un caso especial se presentó con las dos especies de helecho *Shaeropteris brunei* y *Alsophila cf. erinacea* en cuanto al rasgo de DM. El valor de DM para estas especies fue estimado restando un 20% al valor de DM más bajo registrado en este estudio.

- **Área foliar y área foliar específica**

Para la evaluación de estos rasgos se siguió el protocolo estándar para la toma de muestras foliares de Garnier et ál. (2001). Se seleccionaron cinco individuos por especie en toda la zona de estudio y se cosechó material de hojas totalmente expandidas, bien iluminadas y sin daños de herbívoros o patógenos. Las muestras fueron tomadas 2-3 horas después de la

salida del sol y 3-4 horas antes de la puesta del sol, de las partes altas de las copas donde los individuos tienen su máxima exposición a la luz, para esto se utilizaron extensiones telescópicas y una tijera podadora. Posteriormente se almacenaron las hojas en bolsas de papel, selladas y codificadas.

El área foliar (AF) se calculó de la siguiente manera: de cada individuo muestreado se tomaron cinco hojas al azar, sanas y sin daños por herbívoros. Las hojas fueron escaneadas frescas, utilizando un Scanner Canon Lide 100 2400PPP a una resolución de 600 dpi. Para el caso de las especies que tienen una estructura foliar muy grande que excedían la ventana del área de medida, estas se dividieron en secciones más pequeñas y se sumaron sus fracciones (Cornelissen et ál. 2003). El valor de AF se obtuvo mediante el procesamiento de las imágenes digitales de las hojas con el programa *Leaf Area Measurement Program Software* (Unidad de Ecología Comparativa de la Universidad de Sheffield, 2005).

Para el caso del área foliar específica (AFE), definida como la razón entre el área foliar y el peso seco de la hoja (Hunt 1990), lo que hizo fue secar al horno a 65° C durante 48 horas cada muestra de hoja a la que se midió el área foliar y posteriormente pesar en balanza analítica. El valor de AFE por especie se calculó dividiendo el promedio del área foliar en mm² de las cinco hojas por individuo entre el promedio del peso seco en mg.

- **Contenido foliar de materia seca**

Es la relación del peso seco de la hoja dividida entre su peso fresco. Se siguió exactamente el mismo procedimiento para el cálculo del AFE en cuanto a la recolección de hojas. Las hojas frescas fueron pesadas en balanza analítica, posteriormente secadas al horno a 65° C durante 48 horas y pesadas (Garnier et ál. 2001).

- **Fuerza física o tensil de las hojas**

Se colectó para cada uno de los cinco individuos de la especie seleccionadas una hoja sana pero completamente expandida a la que se le cortó un fragmento o sección de hoja de 1 cm de ancho por 4 cm de largo, de forma longitudinal y en la dirección de la nervadura

(Cornelissen et ál. 2003). Las secciones fueron sometidas a tracción en un *Tearing Apparatus* en la que se registró la máxima fuerza en Newtons (N mm^{-1}) que resiste el fragmento de hoja en el momento de su ruptura, un método descrito por Hendry y Grime (1993). Las hojas pequeñas fueron medidas en forma completa.

- **Nitrógeno y fósforo foliar**

Se hizo una muestra compuesta de las hojas de los cinco individuos muestreados de cada especie, de aproximadamente 1 kg de materia fresca después de haber retirado todos los pecíolos y raquis (Cornelissen et ál. 2003). Posteriormente se secó al horno a 65°C durante 48 horas; la materia seca resultante se molió para análisis en laboratorio. El análisis de nitrógeno se realizó por el método de combustión total, en equipo autoanalizador ThermoFinnigan FlashEA 1112. La evaluación de fósforo total se realizó por el método de digestión seca (previa incineración del material a 550°C por 4 horas, para posteriormente disolver las cenizas con HCl 1+1); la determinación fue por el método colorímetro (Cornelissen et ál. 2003) con molibdato de amonio y cloruro de estannoso, y finalmente su lectura se realizó en el Espectrofotómetro UV/V. Todo el procesamiento se llevó a cabo en el Laboratorio de suelos del CATIE.

- **Densidad específica del tallo y/o madera**

Se colectó material de un mínimo de tres plantas individuales ≥ 10 cm dap, cuyos tallos fueron barrenados a 1.3 m de altura a partir del suelo (Chave 2005) con barreno de 6.2 mm, con el cual se obtuvieron muestras de 10 a 17 cm de largo. Las muestras cilíndricas de madera fueron colocadas en pajillas plásticas, selladas en ambos extremos y marcadas con un código identificador. Se registró su diámetro en tres puntos diferentes (extremos y centro) con un calibrador Vernier digital 6"/100 mm, evitando hacer presión sobre la muestra de madera.

El volumen fue calculado con el método dimensional (Chave 2005). Posteriormente las muestras se secaron al horno a una temperatura de 80°C por 48 horas y se pesaron en balanza analítica.

2.3.2.4 Determinación de relaciones entre rasgos seleccionados

Se realizó un análisis de correlación de Pearson tomando el conjunto de datos de los rasgos estimados para las 106 especies. El propósito de este análisis fue obtener una medida de la magnitud y dirección de la asociación o covariación de cada par de variables (rasgos) y poder identificar, a partir de estas relaciones, agrupamientos de especies de acuerdo a estrategias ecológicas relacionadas con el aprovechamiento y asignación de recursos, denominadas como conservativas y adquisitivas (Díaz et ál. 2004)

2.3.2.5 Identificación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs)

Mediante análisis multivariado, a partir de una matriz de objetos (especies) y atributos (rasgos), se determinó cómo se agrupan las especies estudiadas según los rasgos funcionales que comparten (lo que se conoce como tipos funcionales de plantas, TFPs). Para ello se empleó un análisis de conglomerados utilizando el método de Ward y la distancia Euclídea con variables estandarizadas, de modo que muestren una distribución normal. Esta técnica permite agrupar objetos de acuerdo a sus similitudes descritos por un conjunto de valores de varias variables, donde el objetivo principal es identificar el agrupamiento natural de las observaciones (InfoStat 2004). Para el proceso de identificación de TFPs se excluyeron las dos especies de helechos arborescentes, debido a que presentaban valores muy bajos de densidad de madera y muy altos de área foliar. Esto hacía que los estimadores de los valores de rasgos por grupo funcional se vieran fuertemente influenciados por estos valores extremos y por consiguiente se afectarían las comparaciones entre TFPs. Para los objetivos del resto del trabajo, los helechos fueron tratados como TFP *a priori*.

Los tipos funcionales de plantas identificados (TFPs) fueron luego sometidos a un análisis de varianza multivariado (MANOVA), la prueba estadística de Wilks y la prueba de vectores medios de Hotelling (α 0.05), permitiendo así comprobar si difieren en cuanto a los valores de los rasgos mostrados.

Para corroborar los resultados obtenidos del MANOVA, se utilizó un análisis discriminante (AD) y de componentes principales (ACP). El AD describe las relaciones entre dos o más grupos (en este caso los TFPs) de manera tal que las diferencias entre ellos se hagan

evidentes (Balzarini et ál. 2008). Además, permite establecer la relación entre rasgos y TFPs, a fin de determinar qué rasgos son los que tienen más peso discriminante en la diferenciación de los TFPs, y poder representar sus observaciones en un espacio donde las diferencias entre TFPs sean maximizadas. El ACP permite observar la interdependencia de las variables con la construcción de ejes artificiales (componentes principales) que permiten obtener una óptima gráfica para la interpretación de la variabilidad y asociación entre los datos de rasgos (Balzarini et ál. 2008). Se utilizó la función discriminante estandarizada por las varianzas comunes para el caso del AD y un diagrama de dispersión de los dos primeros ejes establecidos en el ACP, con el objeto de visualizar e identificar mejor las asociaciones entre grupos y rasgos en un mismo espacio. Para todos estos análisis se utilizó el programa InfoStat (Di Rienzo et ál. 2008).

2.3.2.6 Tipos funcionales de plantas y su relación con la altitud

Para conocer la relación entre los TFPs y la altitud, se siguieron los siguientes pasos:

1. Los TFPs se ponderaron por el número de individuos (N), área basal (G) y número de especies (S) para las 38 parcelas de muestreo¹,
2. Los TFP ponderados se sometieron a un análisis de correlación de Pearson con la variable altitud (r , permite medir el grado de relación lineal entre estas variables); seleccionando todos los grupos que fueron estadísticamente significativos ($p < 0.05$).
3. Para obtener una distribución simétrica de los datos y la desaparición de valores atípicos, a dos de los grupos funcionales ponderados por el N ($NG1$ y $NG2$) se les realizó una transformados a logaritmo natural (\ln).
4. Finalmente, se realizaron regresiones lineales para cada uno de TFP ponderados, en algunos de los casos ajustando el modelo a una función cuadrática o excluyendo del análisis ciertos casos especiales que muestran un comportamiento atípico para mejorar

¹ Las ponderaciones se hicieron calculando valores relativos de estas variables por TFP por parcela, y se denotan en el texto como MFP , $GTFP$ y $STFP$.

la estimación de la relación, por ejemplo la parcela 32 para el valor ponderado de número de especies del STFP3.

2.3.2.7 Índices de diversidad funcional y su relación con altitud

Para observar cómo varía la diversidad funcional en términos del gradiente altitudinal encontrado a lo largo del corredor se estimaron trece índices de diversidad funcional univariados y multivariados por parcela, ponderados por el número de individuos (N) y el área basal (G). Los índices multi-rasgo estimados fueron: FAD1 y FAD2 (Walker et ál. 1999), FD (Petchey y Gaston 2006), wFD (Pla et ál. 2008), Rao (Rao 1982), rRao (Pavoine et ál. 2005), Convex hull (Cornwell et ál. 2006), FRic, FEve y FDiv (Villegger et ál. 2008), y FDis (Laliberte y Legendre 2009). También se calcularon los índices mono-rasgo: FRO (Mouillot et ál. 2005) y FDvar (Mason et ál. 2003). Se estimó además la Media Ponderada de la Comunidad (MPC) (Díaz et ál. 2007) para cada rasgo funcional con los valores originales. Los índices se estimaron con el programa FDiversity (Di Rienzo et ál. 2008). Los valores de los rasgos fueron estandarizados debido a que involucran distintas unidades de medida, con el objetivo de evitar confusiones debidas a cambio de escala en el cálculo final del valor de los índices.

Se corrió un análisis de correlación de Pearson que permitió determinar cuáles índices y medias ponderadas mantenían mayor grado de asociación lineal con la altitud. Posteriormente, se realizó un análisis de regresión lineal que permitió identificar cómo los cambios de la variable predictora (altitud de las parcelas) afectan la variable respuesta (índice, medias ponderadas). Para los índices y medias ponderadas que no presentaron tendencia lineal significativa con la altitud, se ajustó un nuevo modelo incorporando el término cuadrático.

2.4 Resultados

2.4.1 Rasgos funcionales

Se observó un alto CV para el AF (195%) que se debe principalmente a la varibilidad aportada por las especies *Cecropia angustifolia* y *Carapa guianensis*. El resto de los rasgos, AFE, CFMS, FFH, DM, P y N, presentaron CV menores al 35%, lo que indica una menor dispersión en sus valores (Cuadro 2).

Cuadro 2. Estadística descriptiva para los siete rasgos funcionales evaluados

RF	Media	Mediana	D.E.	CV %	Mín	Máx
AF (mm ²)	32614	10606	63850	195.77	1147	352125
AFE (mm ² mg ⁻¹)	12.98	12.57	3.96	30.52	5.7	30.6
CFMS (mg g ⁻¹)	403.06	400	93.84	23.28	190	684
FFH (N mm ⁻¹)	0.80	0.79	0.24	30.65	0.32	1.65
DM (g cm ⁻³)	0.45	0.44	0.13	29.07	0.15	0.98
P (mg g ⁻¹)	1.35	1.3	0.47	34.64	0.6	2.7
N (mg g ⁻¹)	25.2	24.6	5.87	23.28	14.4	40.3

DE: desviación estándar; CV: coeficiente de variación; Mín: valor mínimo; Máx.: valor máximo.

Se observó una correlación de Pearson significativa directa entre los nutrientes N y P que están estrechamente relacionados debido a que juntos, en distintas proporciones, participan en procesos fotosintéticos. A su vez el N muestra relación positiva con AFE que es un rasgo morfológico directamente ligado con tasas potenciales de fotosíntesis y por ende de crecimiento en las plantas. La relación de FFH-AF está asociada a hojas grandes que presentan en su mayoría tejidos fibrosos y de mayor espesor, que las hace más resistentes a un esfuerzo de tensión; este es el caso de especies como *Cecropia angustifolia*, *Cecropia peltata*, *Heliocarpus appendiculatus* y *Oreopanax xalapensis*. La relación positiva entre DM-CFMS ($r=0.19$) se tiene como una estrategia de funcionamiento de la planta que se manifiesta en la producción y almacenamiento de biomasa en estructuras permanentes y en el uso eficiente de nutrientes. Otras relaciones positivas se dan entre los rasgos AFE-AF, DM-FFH, P-AFE, N-AF, N-AFE (Cuadro 3).

Correlaciones negativas se dan entre DM-AF, DM-AFE, P-FFH, N-FFH; N-DM, P-DM (Cuadro 3). CFMS está negativamente relacionada con AFE, ya que hojas con alto

CFMS genera un peso seco mayor, por tanto, valores menores en AFE, esta última afectada por el AF y CFMS; y alta resistencia en FFH. Las relaciones entre DM-AF y DM-AFE, se deben a especies con baja y muy baja densidad de madera que tienen tasas de crecimiento rápido con alta AF y AFE, indicativas de la existencia de estrategias adquisitivas en las plantas (Tecco et ál. 1998). En general, especies de maderas blandas (DM baja) tienden a ser de crecimiento rápido y corta vida (estrategia adquisitiva), especies de maderas duras son especies que almacenan asimilados fotosintéticos en estructuras de larga vida, como los tallos y raíces, por eso crecen poco pero permanecen vivas más tiempo (estrategia conservativa). Dentro del grupo de especies con estrategias adquisitivas se tienen especies colonizadores o pioneras con valores de densidad de madera baja como *Heliocarpus appendiculatus* y *Cecropia obtusifolia*, que presentan una tasa de crecimiento rápido y una mayor área foliar, mientras que especies de maderas duras, como *Pouteria torta*, *Esenbeckia pentaphylla*, *Myrcianthes storkii* y *Minquartia guianensis* son típicas de especies de estrategias conservativas.

Los rasgos P-FFH, N-FFH, N-DM, P- DM, N-CFMS se relacionan negativamente ya que plantas con mayor contenido foliar de N y P como *Cordia alliodora*, *Piper palmanum*, *Hernandia stenura* *Castilla elástica*, *Croton draco* y *Lippia myriocephala* que presentan hojas delgadas, con bajos contenidos de materia seca (baja CFMS) y por tanto poco resistentes (baja FFH). Las maderas de sus tallos son blandas (baja DM), lo que las ubica dentro del grupo de especies que muestran una estrategia adquisitiva. Hojas con bajos contenidos de estos elementos tienden a ser menos eficientes en cuanto a la producción fotosintética y más resistente a una fuerza de tensión por su asociación a altos contenidos de lignina (Fernández 2007); los tallos de estas plantas tienden a presentar altos valores de DM (especies conservacionistas). Otras correlaciones se dieron entre CFM-AFE, P-AF, P-AFE, P-CFMS y N-CFMS, así como FFH y CFMS que están no correlacionados (Cuadro 3).

Los rasgos funcionales medidos se consideran relevantes en la determinación de las estrategias ecológicas de las plantas frente a cambios ambientales. La variación en las relaciones observadas entre el conjunto de rasgos funcionales foliares y de tallo, son probablemente una consecuencia de las estrategias de crecimiento rápido (alta AFE, alta concentración de N foliar, baja DM) frente a especies de plantas de crecimiento más lento

(baja AFE, bajos contenidos de nutrientes como P y N, alta DM), así como de adquisición y liberación de recursos.

Cuadro 3. Correlaciones de Pearson para los rasgos funcionales medidos en las 38 parcelas de muestreo en el CBVC-T

Rasgos funcionales	r	p
AFE-AF	0.07	0.1644
CFMS-AF	-0.06	0.1692
CFMS-AFE	-0.53	<0.001
FFH-AF	0.46	<0.001
FFH-AFE	-0.18	0.0001
FFH-CFMS	-0.001	0.9768
DM-AF	-0.22	<0.001
DM-AFE	-0.27	<0.001
DM-CFMS	0.19	<0.001
DM-FFH	0.23	<0.001
P-AF	0.03	0.4932
P-AFE	0.22	<0.001
P-CFMS	-0.06	0.1912
P-FFH	-0.42	<0.001
P-DM	-0.37	<0.001
N-AF	0.13	0.0042
N-AFE	0.42	<0.001
N-CFMS	-0.09	0.0522
N-FFH	-0.33	<0.001
N-DM	-0.44	<0.001
N-P	0.69	<0.001

r: coeficientes de Pearson; *p*: significancia estadística (0.05). Valores en negrita son correlaciones significativas con $p < 0.05$.

2.4.2 Tipos funcionales de plantas (TFPs)

Con base en los rasgos funcionales de las 106 especies seleccionadas, y utilizando el análisis de conglomerados con el método de agrupamiento de Ward y distancia Euclídea como la medida de distancia, se construyó un dendrograma que muestra la asociación entre especies en seis grupos claramente identificados (Figura 2).

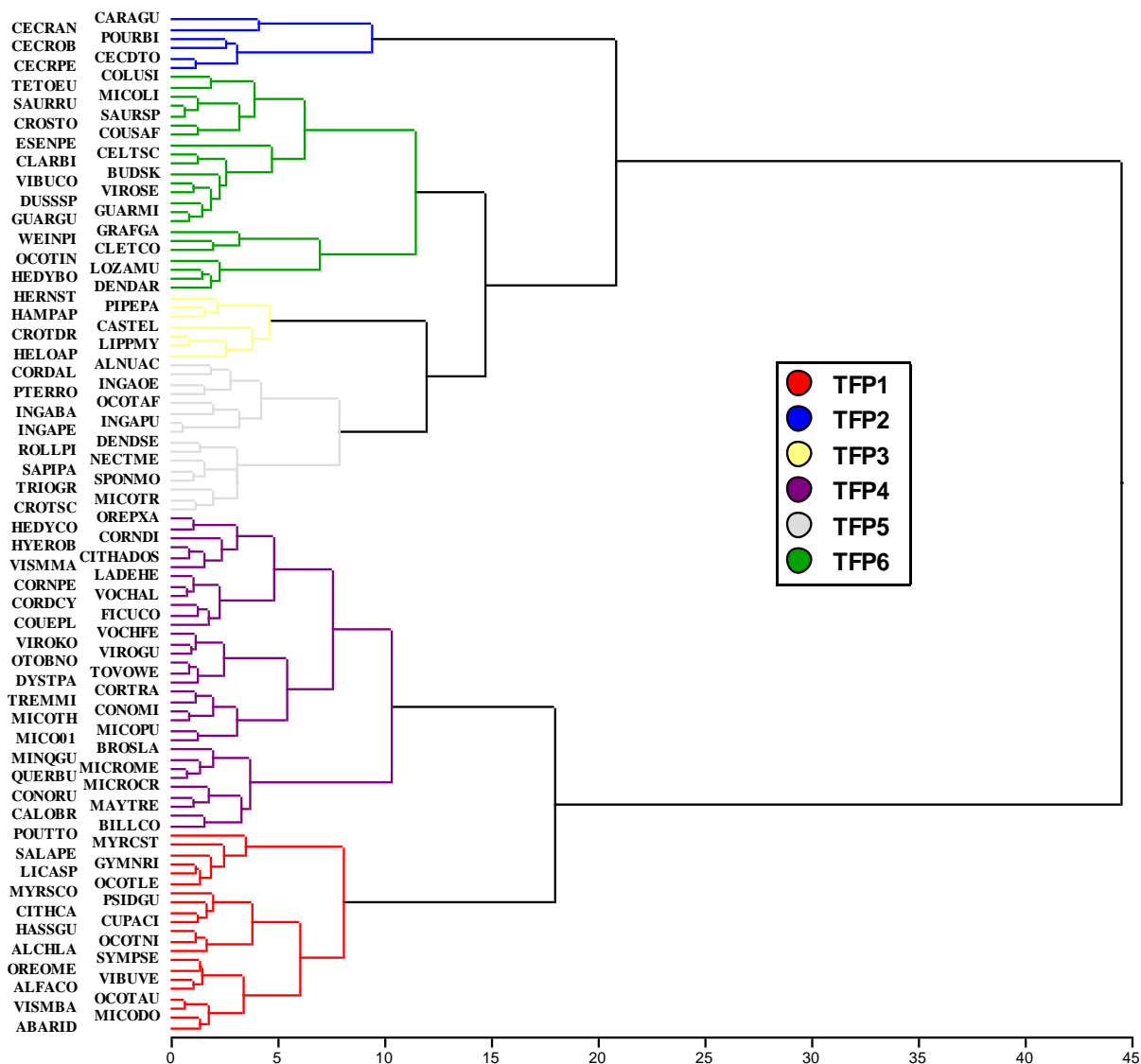


Figura 2. Dendrograma basado en el método de Ward, distancia Euclídea, con 106 especies a partir de rasgos foliares (AFE, AF, CFMS, FFH, N y P) y de tallo (DM).

Cuadro 4. Especies agrupadas dentro de cada TFP

TFP	Especies que conforman los grupos
1	<i>Abarema idiopoda</i> ; <i>Miconia donaeana</i> ; <i>Ocotea austinii</i> ; <i>Vismia baccifera</i> ; <i>Alfaroa costaricensis</i> ; <i>Viburnum venustum</i> ; <i>Oreomunnea mexicana</i> ; <i>Symplocos serrulata</i> ; <i>Alchornea latifolia</i> ; <i>Hasseltia guatemalensis</i> ; <i>Ocotea nicaraguensis</i> ; <i>Citharexylum caudatum</i> ; <i>Gymnanthes riparia</i> ; <i>Licania sparsipilis</i> ; <i>Myrcianthes storkii</i> ; <i>Ocotea leucoxyton</i> ; <i>Salacia petenensis</i> ; <i>Pouteria torta</i> ; <i>Cupania cinérea</i> ; <i>Psidium guajava</i> ; <i>Myrsine coriácea</i> .
2	<i>Cecropia peltata</i> ; <i>Pourouma bicolor</i> ; <i>Cecropia obtusifolia</i> ; <i>Cecropia angustifolia</i> ; <i>Carapa guianensis</i> ; <i>Cedrela tonduzii</i> .

3	<i>Castilla elastica; Lippia myriocephala; Heliocarpus appendiculatus; Hernandia stenura; Hampea appendiculata; Piper palmanum; Croton draco.</i>
4	<i>Vochysia ferruginea; Virola guatemalensis; Otoba novogranatensis; Hedyosmum bonplandianum; Ladenbergia heterophylla; Ficus colubrinae; Miconia sp.1; Trema micrantha; Oreopanax xalapensis; Cornus disciflora; Hyeronima oblonga; Minuartia guianensis; Micropholis crotonoides; Conostegia rufescens; Billia colombiana; Virola koschnyi; Tovomita weddelliana; Dystovomita paniculata; Vochysia allenii; Couepia platycalyx; Cordia cymosa; Miconia punctata; Conostegia micrantha; Vismia macrophylla; Citharexylum donnell-smithii; Quercus bumelioides; Brosimum lactescens; Maytenus recóndita; Calophyllum brasiliense; Cornus peruviana; Micropholis melinoniana; Corteza roja con amarillo; Miconia theizans</i>
5	<i>Rollinia pittieri; Dendropanax aff. sessiliflorus; Spondias mombin; Sapium pachystachys; Nectandra membranácea; Inga pezizifera; Ocotea aff. brenesii; Inga barbourii; Pterocarpus rohrii; Inga oerstediana; Cordia alliodora; Alnus acuminata; Croton schiedeanus; Trichospermum grewiifolium; Inga punctata, Miconia trinervia.</i>
6	<i>Graffenrieda galeottii; Weinmannia pinnata; Clethra costaricensis; Saurauia sp.; Saurauia rubiformis; Miconia lívida; Crossopetalum tonduzii; Coussarea aff. impetiolaris; Tetrorchidium euryphyllum; Colubrina spinosa; Esenbeckia pentaphylla; Clarisia biflora; Celtis schippii; Virola sebifera; Viburnum costaricanum; Guarea microcarpa; Guarea guidonia; Dussia sp.; Buddleja skutchii; Ocotea insularis; Lozania mutisiana; Dendropanax arboreus; Hedyosmum costarricense.</i>

El MANOVA basado en los rasgos de las especies de cada grupo y la prueba múltiple de diferencias de vectores medios entre grupos de Hotelling, mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Valores promedio más error estándar de los rasgos calculados de acuerdo a los valores mostrados por las especies dentro de cada grupo y MANOVA de Análisis de la Varianza (Lawley-Hotelling)

TFP	S	AF	AFE	CFMS	FFH	DM	P	N	p<0.0001
1	21	11636±5811	9.18±0.21	523.12±5.18	0.97±0.02	0.54±0.01	1.06±0.04	19.8±0.40	D
2	6	238170±16845	13.14±0.59	417.37±14.97	1.09±0.07	0.32±0.01	1.41±0.05	26.85±0.88	E
3	7	23107±2609	16.11±0.29	375.36±7.64	0.54±0.02	0.28±0.01	2.22±0.06	34.48±0.43	F
4	33	20231±2620	10.9±0.21	379.33±6.08	0.77±0.01	0.51±0.01	1.09±0.02	21.35±0.27	A
5	16	21634±2669	12.83±0.35	487.32±9.34	0.74±0.02	0.39±0.01	1.44±0.04	30.88±0.57	B
6	23	14303±1058	15.97±0.37	338.3±6.23	0.77±0.02	0.48±0.01	1.48±0.03	26.13±0.32	C

± Error estándar; ** Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$). TFP: Tipo funcional de planta; S: número especies; AF: área foliar; AFE: área foliar específica; CFMS: contenido foliar de materia seca; FFH: fuerza física/tensil foliar; DM: densidad de madera; P: contenido foliar de fósforo; N: contenido foliar de nitrógeno.

El TFP1 compuesto por 21 especies (Cuadros 4 y 5) presenta los valores más bajos de AF, AFE, P y N foliar y los máximos valores de CFMS, FFH (hojas que resisten a una mayor tensión) y DM que el resto de grupos, propio de especies fisiológicamente conservacionistas

(Cuadro 4). Destacan en este grupo las especies *Licania sparsipilis* y *Myrsine coriacea* con bajos valores de AF, y *Pouteria torta* y *Myrcianthes storkii* con una DM alta.

El TFP2 compuesto por seis especies (Cuadros 4 y 5) se caracteriza por tener uno de los valores más altos de AF, valores intermedios de AFE, altos contenidos foliares de N y P y una baja DM, propio de especies adquisitivas (Cuadro 4). Ejemplos de especies que conforman este grupo y que muestran tales características son *Cecropia angustifolia*, *Cecropia peltata*, *Cecropia obtusifolia* y *Pourouma bicolor*.

El TFP3, con siete especies en total, se caracteriza por tener hojas grandes (alta AF y AFE) y mostrar el valor más bajo de DM. También presenta los contenidos más altos de N y P foliar. En general este grupo es conformado por especies adquisitivas netas, donde destacan *Castilla elástica* y *Heliocarpus appendiculatus* (Cuadro 4).

El TFP4 es el que tiene el número más alto de especies (33). Presenta un valor intermedio de AF y muy bajo de AFE, sus hojas tienen bajos contenidos de P y N y son muy resistentes a una fuerza de tensión. La DM de los tallos de las especies de este grupo es una de las más altas. Podría definirse este grupo como conservativas intermedias.

El TFP5 está compuesto por 16 especies. Presenta hojas con contenidos altos de materia seca, valores intermedios de AFE y valores relativamente altos de P y N. La DM es intermedia superando la de los TFP2 y TFP3. Se puede denominar a este grupo como de especies adquisitivas intermedias. Resaltan en este grupo las especies *Cordia alliodora*, *Sapium pachystachys* e *Inga barbourii*.

Finalmente, el TFP6 formado por 23 especies tiene valores intermedios de AFE, alta DM y contenido foliar de N y P de medio a alto. Estos valores se pueden entender en parte por la combinación de varias familias y géneros que agrupa este TFP, resaltando la presencia de los géneros *Viburnum*, *Virola* y *Saurauia*. Se puede definir a este grupo como una combinación de especies fisiológicamente adquisitivas (como podrían ser las especies *Ocotea insularis*, *Saurauia rubiformis*, *Saurauia* sp.) con conservativas (especies como *Viburnum costaricanum*, *Celtis schippii*, *Esenbeckia pentaphylla*).

En el análisis discriminante canónico (Figura 3, Cuadro 6), se observó que AF (-1.06), junto a CFMS (-0.43) y DM (0.41) son los rasgos más importantes para la discriminación sobre el eje uno que determina la variación en los TFPs y que separa al TFP2 de los restantes formados. Sobre el eje dos las variables que reciben mayor peso son P (0.64), AFE (0.43) y N (0.37).

Según el análisis, los rasgos foliares AF y P presentan el mayor peso discriminante, siendo que a mayor magnitud del coeficiente, mayor importancia de la variable en la discriminación.

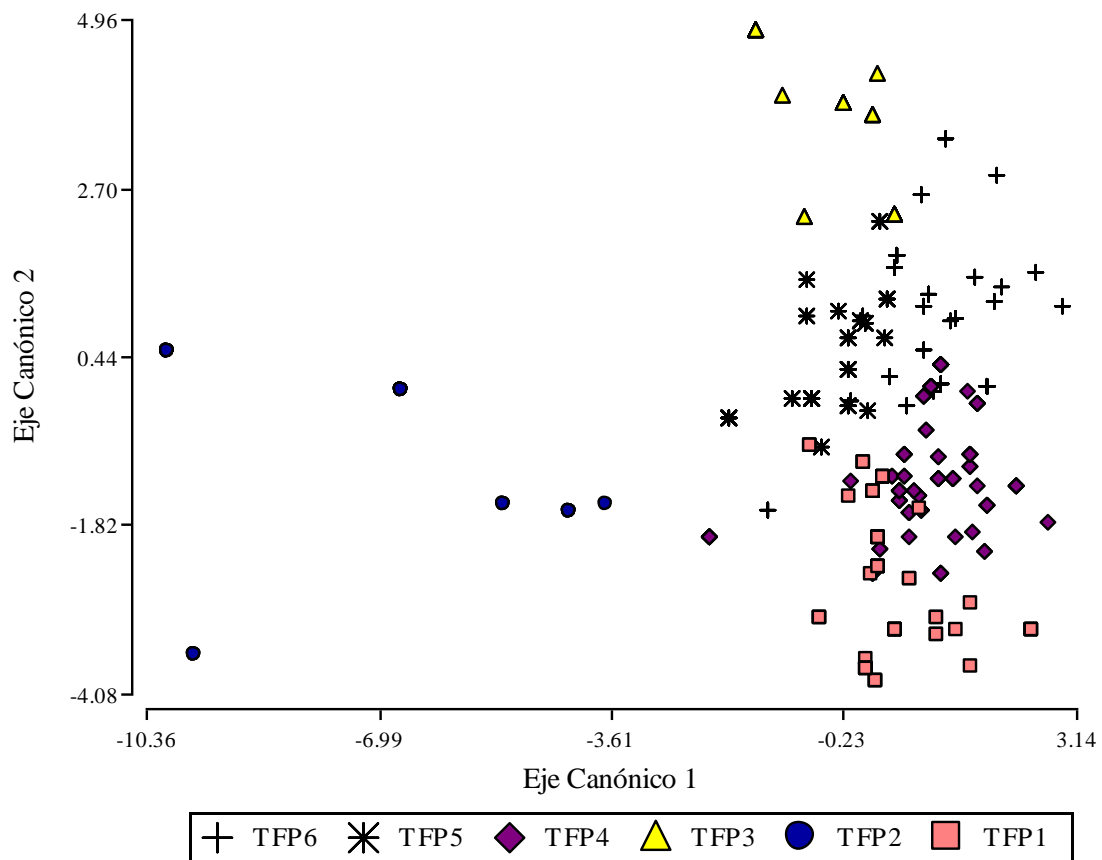


Figura 3. Representación de observaciones multivariadas en seis grupos en el espacio discriminante conformado por los ejes canónicos 1 y 2 del ADC.

Cuadro 6. Funciones discriminantes con datos estandarizadas con varianzas comunes calculados para seis tipos funcionales de plantas

RF	Eje 1	Eje 2
AF	-1.06*	-0.1
AFE	-0.03	0.43*
CFMS	-0.43*	-0.26
FFH	0.18	-0.17
DM	0.41*	-0.1
P	0.03	0.64*
N	0.01	0.37*

*Rasgos que más explican la separación de los TFPs. AF: área foliar; AFE: área foliar específica; CFMS: contenido foliar de materia seca; FFH: fuerza física/tensil foliar; DM: densidad de madera; P: contenido foliar de fósforo; N: contenido foliar de nitrógeno.

La tabla de clasificación cruzada (Cuadro 7) señala que los 32 individuos del TFP2 fueron todos bien clasificados (% de error igual a 0), con una tasa de error en la clasificación en este grupo de 0%. Esto demuestra la gran diferencia entre los valores de los rasgos foliares y de tallo que presenta este grupo con respecto al resto de TFPs. La tasa de error aparente promedio es del 7.86 %.

Cuadro 7. Tabla de clasificación cruzada para los seis TFP. Los valores representan el número de individuos clasificados en cada TFP

TFP	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	TFP6	Total	Error (%)
1	66	0	0	1	4	0	71	7.04
2	0	32	0	0	0	0	32	0
3	0	0	49	0	4	0	53	7.55
4	4	0	0	127	0	1	132	3.79
5	0	0	5	0	46	4	55	16.36
6	0	0	0	8	5	102	115	11.3
Total	70	32	54	136	59	107	458	7.86

El análisis de Componentes Principales (ACP) en dos dimensiones, se observa que las dos primeras componentes explican el 58.4% de la variabilidad total en las observaciones (36.7% y 21.7% respectivamente). Según al análisis de componentes principales, la mayor variabilidad en la conformación de los TFP se explica en forma general con base en DM

(mayor valor negativo en el CP1) y por N, P, AFE (mayor valor positivo en el CP1); esta variabilidad permite separar claramente los TFP1 y TFP4 del TFP3 (Figura 4a). En el segundo componente principal, la mayor variabilidad se asocia positivamente con AF y FFH y negativamente con CFMS, generando un gradiente de los TFP2, TFP6, TFP5 de mayor a menor (Cuadro 8 y 9). Con un tercer componente principal, la variabilidad se explica en un 76 % entre los TFPs que se relaciona con AF y CFMS (mayor valor positivo) y AFE (mayor valor negativo) separando el TFP2 y TFP6 (Figura 4b, Cuadro 8 y 9).

Cuadro 8. Autovalores y proporción de la variabilidad total explicada por cada componente

CP	Valor	Proporción	Prop. Acum
1	2.57	0.37	0.37
2	1.52	0.22	0.58*
3	1.22	0.17	0.76*
4	0.65	0.09	0.85
5	0.46	0.07	0.92
6	0.35	0.05	0.97
7	0.23	0.03	1.00

CP : componente principal. *Variabilidad total explicada para los dos primeros ejes CP1, CP2 y CP3.

Cuadro 9. Autovectores y dirección de la variabilidad

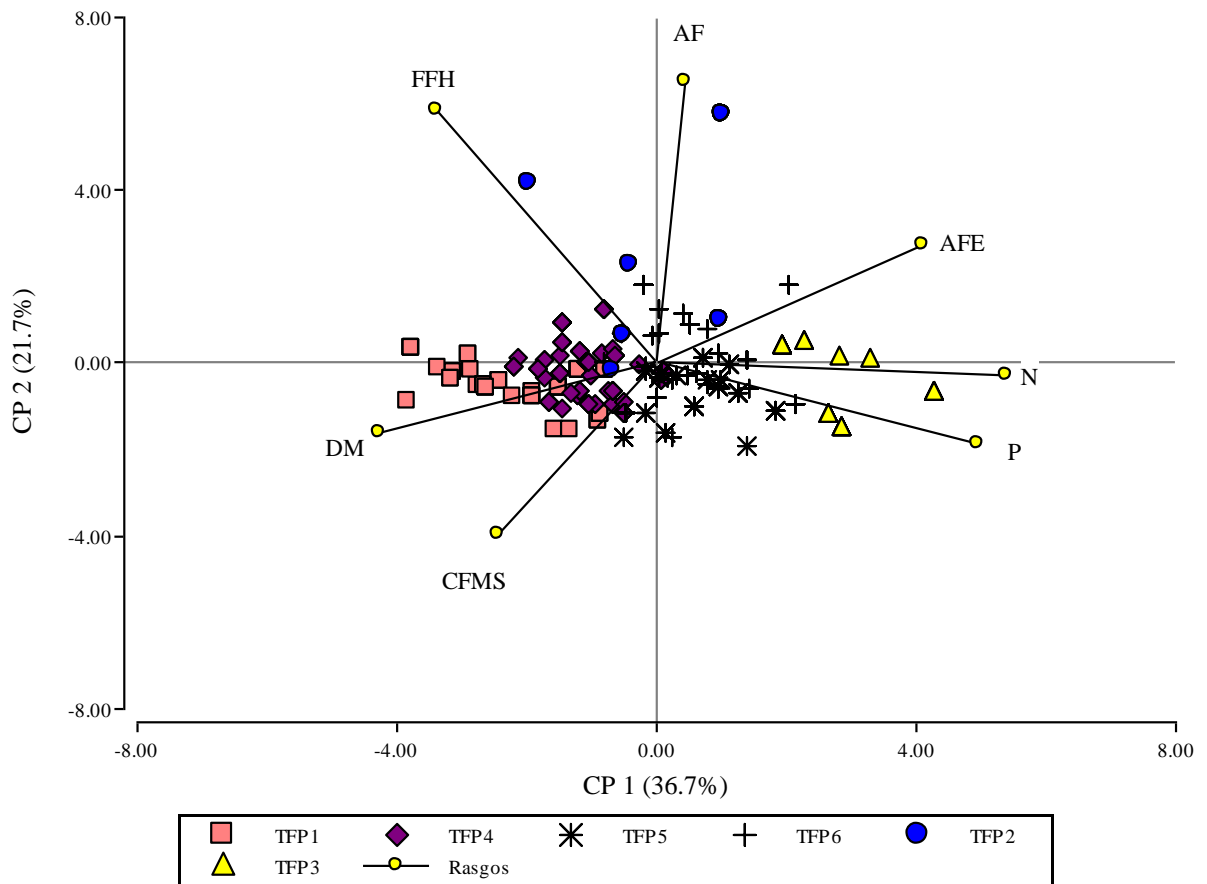
Variables/Rasgos	e1	e2	e3
AF	0.04	0.63	0.45
AFE	0.40	0.26	-0.45
CFMS	-0.24	-0.39	0.61
FFH	-0.33	0.57	0.17
DM	-0.41	-0.16	-0.21
P	0.48	-0.18	0.29
N	0.52	-0.03	0.26

e1 y e2= autovectores²

² Los autovalores y autovectores, ambos resumen la información en términos de variabilidad. Los autovalores son medidas de variabilidad, mientras que los autovectores expresan la dirección de la variabilidad (Balzarini et ál. 2008).

Juntos, el ADC y ACP sugieren que el AF, AFE, DM y P son los rasgos que mayor influyen en la definición de los TFPs, junto a otros tres rasgos con menor peso.

a)



b)

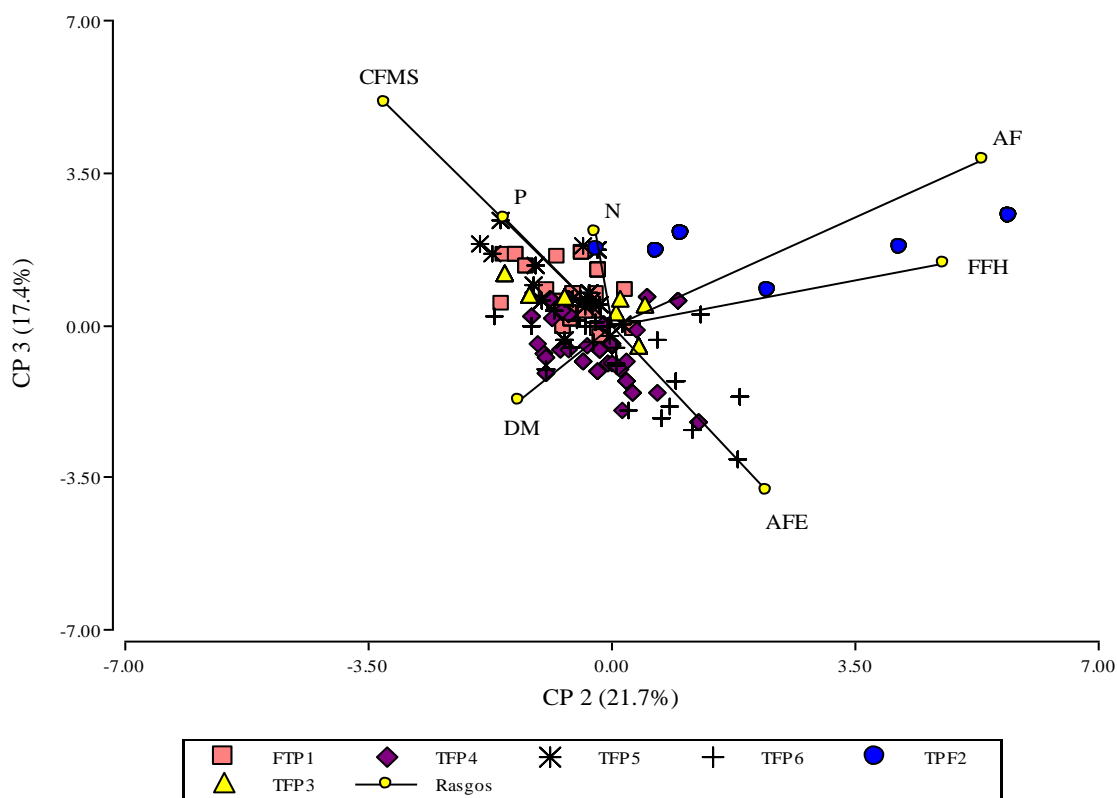


Figura 4. Representación de la variabilidad total explicada por cada componente en base a los rasgos funcionales y TFPs.

2.4.2.1. Tipos funcionales de plantas relacionados con la altitud

Para estudiar la relación de la importancia de los distintos TFP según un gradiente altitudinal, se utilizaron como ponderadores de las frecuencias de cada TFP al área basal (G), la abundancia (N) y el número de especies (S). Los TFP que mejor se ajustaron al modelo de relación lineal fueron los grupos $NTFP6$ ($R^2 = 0.40$, $p = 0.0010$) ponderados por número de individuos, $GTFP1$ ($R^2 = 0.46$, $p < 0.0001$) y $GTFP6$ ($R^2 = 0.53$, $p = 0.0040$) ponderados por área basal, y $STFP1$ ($R^2 = 0.30$, $p = 0.0003$) ponderado por número de especies. Las abundancias relativas de los TFP1 y TFP6 mostraron relaciones significativas ($p < 0.05$) con la altura (Cuadro 10, Figura 5).

Cuadro 10. Modelos de regresión lineal de la abundancia relativa (%) versus altitud para los distintos TFP que resultaron significativos

Variable	R ²	R ² _{ajus}	p	Modelo
N_TFP6	0.40	0.36	0.0010	$Y = 65.43 - 0.07 \text{ ALT} + 0.000027 \text{ ALT}^2$
G_TFP1	0.46	0.44	<0.0001	$Y = -4.78 + 0.01 \text{ ALT}$
G_TFP6	0.53	0.50	0.0040	$Y = 33.89 - 0.04 \text{ ALT} + 0.000017 \text{ ALT}^2$
STFP1	0.30	0.29	0.0003	$Y = -0.22 + 0.0015 \text{ ALT}$

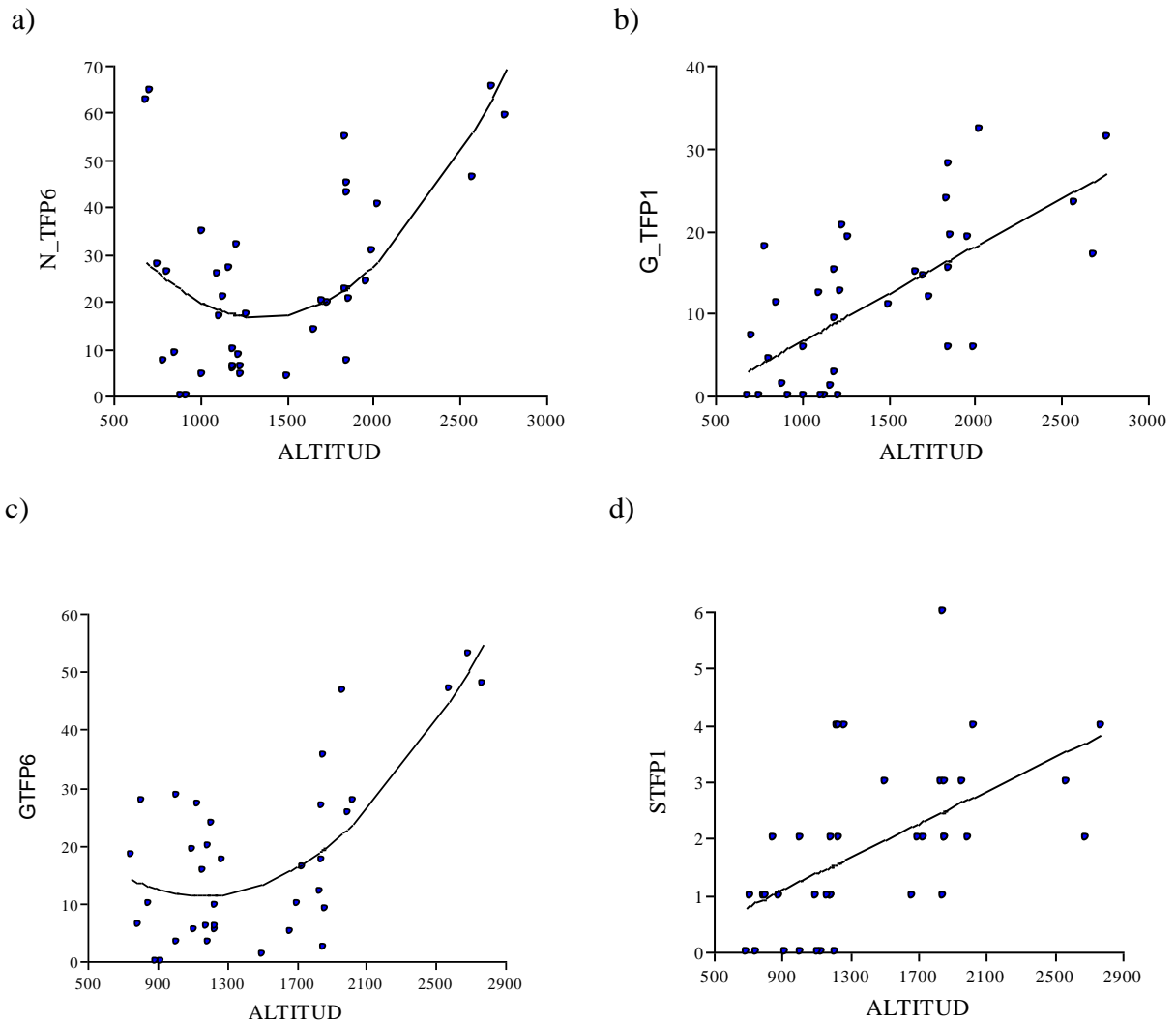
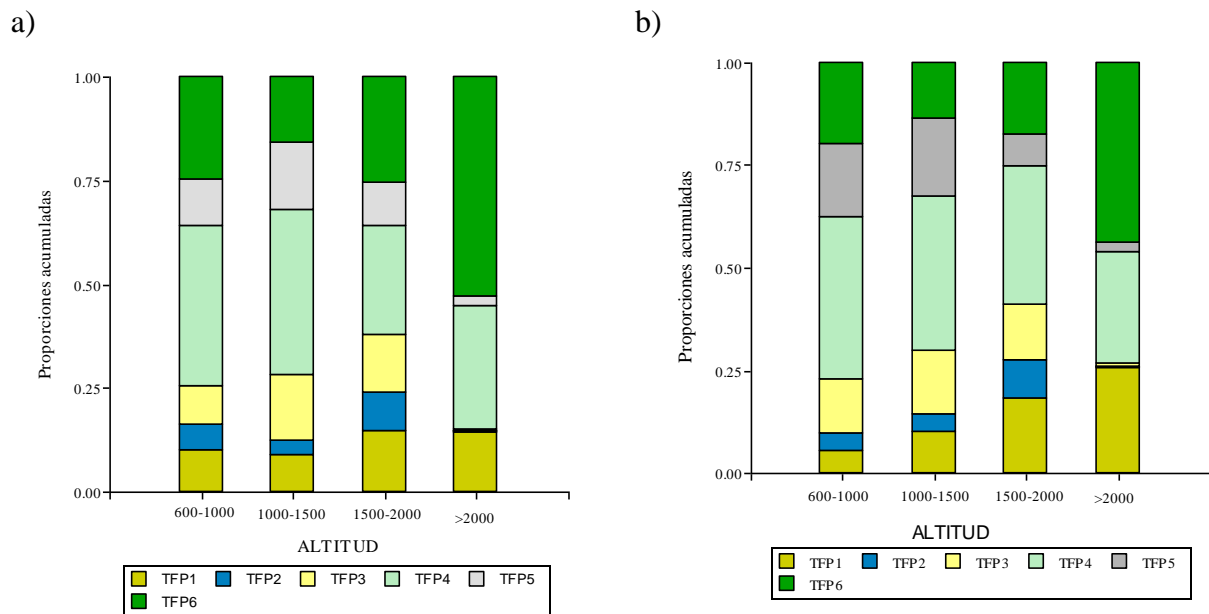


Figura 5. Regresiones entre grupos funcionales y altitud. (a) Tipo funcional seis ponderado por número de individuos (N_TFP6-), (b) Tipo funcional uno ponderado por área basal (G_TFP1), (c) Tipo funcional seis ponderado por área basal (G_TFP6), (d) Tipo funcional uno ponderado por número de especies (STFP1).

A nivel general se observó que los TFP6 y TFP4 presentaron valores ponderados altos para diferentes rangos de altura sobre el nivel del mar, sobre todo el TFP4 (Figura 6). El TFP6 muestra un incremento en su representación en términos de los valores de N , G y S relativos a altitudes mayores a los 2000 msnm (Figura 6a, b, c) donde resaltan las especies *Viburnum costaricanum* y *Buddleja skutchii* como las más abundantes a estas elevaciones. En contraste, llama la atención la ausencia del TFP2 en altitudes arriba de los 2000 msnm (Figura 6a,b,c). El TFP1, presenta un incremento importante en área basal y en número de especies en altitudes mayores a los 2000 msnm, de este grupo destaca el aumento en la abundancia de *Ocotea austiniien* conforme incrementa la elevación sobre el nivel del mar. Los TFP3 y TFP5 tienden a decrecer en cuanto a sus valores relativos de S , N y G conforme incrementa la altitud, desapareciendo prácticamente más allá de los 2000 msnm. Se puede concluir que entre los seis TFPs pueden existir diferencias considerables en cuanto a su representación a medida que se asciende en el gradiente altitudinal, que al parecer está relacionado con cambios en estructura, diversidad y composición de los bosques.



c)

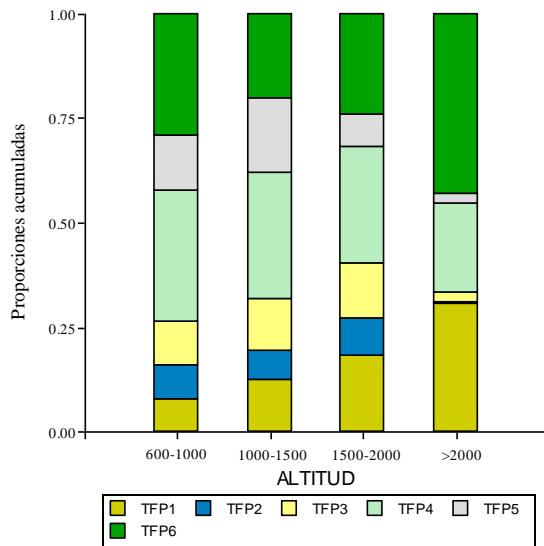


Figura 6. Frecuencias acumuladas por cada TFPs ponderados por a) número de individuos (N), b) área basal (G) y, c) número de especies (S) por rango altitudinal.

2.4.2.2. Índices de diversidad funcional y su relación con la altitud

Solo 7 índices tuvieron una asociación lineal significativa con la altitud (Cuadro 11). La correlación de Pearson reporta una mayor relación lineal positiva con el índice mono-rasgo FDvar_AF ponderado por el número de individuos ($r = 0.51$, $p = 0.0009$) y FDvar_AF ponderado por área basal ($r = 0.44$, $p = 0.0053$). En el caso de FDvar_DM la relación es negativa usando como ponderador al número de individuos o al área basal ($r = -0.43$ y $r = -0.33$ respectivamente). Como FDvar es un indicador de la variabilidad de un rasgo, podemos afirmar que la varianza de la DM a alturas sobre el nivel del mar bajas es mayor y disminuye a medida que aumenta la altitud.

La mayor asociación lineal negativa se encontró en FRO_CFMS, seguida de FDiv y de FRO_CFMS, todas ponderadas por el número de individuos.

Cuadro 11. Correlación de Pearson para los índices de DF considerando número de individuos y área basal para 106 especies

Ponderador	Índice	<i>r</i>	<i>p</i>
Número de individuos (<i>N</i>)	FDiv	- 0.35	0.0324
	FRO_CFMS	- 0.48	0.0022
	FDvar_AF	0.51	0.0009
	FDvar_DM	- 0.43	0.0078
Área basal (<i>G</i>)	FRO_CFMS	- 0.35	0.0338
	FDvar_AF	0.44	0.0053
	FDvar_DM	- 0.33	0.0437

Solo siete índices resultaron significativos en el análisis de regresión lineal usando como regresora la altura sobre el nivel del mar (Cuadro 12). Ninguno de los índice de DF que se calculan sin tener en cuenta una medida de ponderación (área basal y número de individuos) presentaron cambios significativos con la altura.

El índice multirasgo FDiv calculado usando el número de individuos como ponderador mostraron cambios significativos con la altitud. Presentó solo tendencia lineal negativa, con una tasa de disminución de 0.06 cada 1000 m de incremento de altura sobre el nivel del mar (Cuadro 12).

En el caso de FDvar_DM ponderado por área basal su relación es cuadrática, disminuyendo el valor del índice de DF hasta los 1251 msnm (altura a la que se encuentra el mínimo valor de FDvar_DM) para luego crecer. Este valor de altura en el cual se alcanza el mínimo (o el máximo, dependiendo del signo de los coeficientes) para el índice se calcula a partir de la derivada primera de la función estimada, que luego de ser igualada a cero, permite encontrar el valor de la altura en función de los coeficientes del modelo (Cuadro 12). Si $y = a + bx + cx^2$, entonces la derivada primera igualada a cero es $0 = b + 2cx$; luego despejando la variable independiente se tiene que $x = -b/2c$. Si reemplazamos los coeficientes para FDvar_DM se tiene $[-(0.33)/2(0.1319)=1.2509]$, que al expresarlo en metros, resulta en 1251 msnm. En este caso, dados los coeficientes estimados en la ecuación de regresión, la altura sobre el nivel de mar x corresponde a un mínimo, debido a que el coeficiente c es negativo. En el caso del índice FDvar_DM ponderado por número de individuos presentó una asociación lineal negativa al ponderarlo por el número de individuos.

El índice FRO_CFMS mostró una tendencia cuadrática con un mínimo en 2062 msnm cuando se ponderó por número de individuos, y la tendencia fue lineal cuando se ponderó por área basal, con una tasa de cambio negativa de 0.05 por cada mil metros de altitud.

En el caso de FDvar_AF se observó una tendencia lineal positiva cuando se ponderó por número de individuos y por área basal (Cuadro 12).

Si bien los coeficientes de determinación lineal de estos modelos no fueron altos ($0.12 < R^2 < 0.35$) esto puede explicarse porque sólo se está considerando la altitud como variable regresora. El hecho de que un par de parcelas a la misma altitud puedan tener distinta cantidad de precipitaciones, temperaturas, tipo de suelo, etc. introduce variabilidad que no ha sido considerada. Sin embargo, el hecho de encontrar significancias para varios índices, indica que estos son sensibles al cambio de la composición funcional en el gradiente de altitudes considerado.

Cuadro 12. Modelos de regresión lineal para los índices de DF en función de altitud (ALT) considerando número de individuos y área basal

Ponderador	Índice	Modelo	R²	p
Número de individuos	FDiv	$Y = 0.84 - 0.06 \text{ ALT}$	0.12	0.0324
	FRO_CFMS	$Y = 0.96 - 0.40 \text{ ALT} + 0.0970 \text{ ALT}^2$	0.35	0.0137
	FDvar_AF	$Y = 0.71 + 0.09 \text{ ALT}$	0.26	0.0009
Área basal	FDvar_DM	$Y = 0.40 - 0.11 \text{ ALT}$	0.18	0.0078
	FRO_CFMS	$Y = 0.65 - 0.05 \text{ ALT}$	0.12	0.0338
	FDvar_AF	$Y = 0.71 + 0.08 \text{ ALT}$	0.2	0.0053
	FDvar_DM	$Y = 0.09 + 0.33 \text{ ALT} - 0.1319 \text{ ALT}^2$	0.18	0.0295

2.4.2.3 Media ponderada de la comunidad (MPC) en relación con la altitud

Respecto a los resultados de la prueba de correlación de Pearson para la media ponderada de la comunidad (MPC), mostraron que los rasgos AFE, CFMS, FFH, DM y N mantuvieron una mayor asociación lineal significativa con la altitud (Cuadro 13). El AFE y el contenido de N foliar presentaron una disminución del valor promedio con el aumento de la altura sobre el nivel del mar cuando se usó el área basal como ponderador, y cuando de uso el número de individuos, AFE también tuvo una correlación negativa. Usando área basal como

ponderador, FFH mostró una tendencia positiva con la altitud. Los índices CFMS y DM presentaron una correlación positiva con la altitud para ambos ponderadores.

Cuadro 13. Correlación de Pearson para las medias ponderadas de la comunidad (MPC) considerando número de individuos y área basal

Ponderador	MPC	r	p
Número de individuos (N)	MPC_AFE	-0.33	0.0448
	MPC_CFMS	0.35	0.0320
	MPC_DM	0.33	0.0447
Área basal (G)	MPC_AFE	-0.42	0.0095
	MPC_CFMS	0.38	0.0195
	MPC_FFH	0.34	0.0351
	MPC_DM	0.49	0.0017
	MPC_N	-0.37	0.0231

El análisis de regresión lineal de las CWM del contenido de N foliar solo resultó significativos cuando se ponderó por el área basal para su componente lineal, indicando una pérdida de 2.47 mg g⁻¹ por cada aumento de 1000 msnm (Cuadro 14). Las CWM de los demás rasgos que respondieron a cambios en la altitud, fueron significativas utilizando ambos ponderadores. En el caso de AFE ponderada por número de individuos, el promedio respondió a una función cuadrática con un máximo de 13.83 mm² mg⁻¹ a los 1299 msnm, y cuando fue ponderada por área basal, presentó una tasa de disminución promedio de 1.4 mm² mg⁻¹ por cada 1000 m.

Las medias ponderadas para CFMS, tanto con número de individuos como con área basal, mostraron una relación lineal positiva con una tasa de cambio de 23.07 mg g⁻¹ y 22.18 mg g⁻¹ por cada 1000 m de altitud. La DM cuando se ponderó por número de individuos presentó una relación cuadrática, mientras que cuando se ponderó con área basal mostró una tendencia lineal positiva (Cuadro 14). Así, los resultados sugieren una variación de los rasgos AFE, CFMS, FFH, DM y N a nivel de comunidad frente a un cambio en la altitud.

Cuadro 14. Modelos de regresión lineal para las MPC en función de altitud (ALT) considerando número de individuos y área basal

Ponderador	Índice	Modelo	R^2	p
Número de individuos	CWM_AFE	$Y = 11.12 + 4.17 \text{ ALT} - 1.6054 \text{ ALT}^2$	0.20	0.0199
	CWM_CFMS	$Y = 363.87 + 23.07 \text{ ALT}$	0.12	0.0320
	CWM_DM	$Y = 0.57 - 0.21 \text{ ALT} + 0.0732 \text{ ALT}^2$	0.31	0.0015
Area basal	CWM_AFE	$Y = 14.89 - 1.40 \text{ ALT}$	0.17	0.0095
	CWM_CFMS	$Y = 377.80 + 22.18 \text{ ALT}$	0.14	0.0195
	CWM_DM	$Y = 0.35 + 0.07 \text{ ALT}$	0.24	0.0017
	CWM_N	$Y = 29.04 - 2.47 \text{ ALT}$	0.14	0.0231

2.5 Discusión

2.5.1 Tipos funcionales de plantas

Uno de los objetivos principales en ecología funcional de plantas ha sido identificar rasgos que representan sus estrategias funcionales. Un elemento clave asociado a las estrategias de las plantas es la captura, uso y distribución de recursos, y que ha dado lugar a dos estrategias claramente definidas como conservativas y adquisitivas (Wilson et ál. 1999, Díaz et ál 2004). Estudios realizados como los de Garnier et ál. (2004), Díaz y Cabido (1997), Saldaña et ál. (2008), Pérez et ál. (2000), Pooter y Garnier (1999), Reich et ál. (1999), Pérez et ál. (2003), Wright et ál. (2007), Condit et ál. (1996), Jiang et ál. (1999), Wang y Ni (2005), se han centrado en clasificar TFPs y su respuesta a factores ambientales, partiendo del análisis de un conjunto de rasgos de crecimiento, vegetativos, regenerativos, fenológicos, fisiológicos, foliares y de tallo, considerados relevantes en determinar la estrategia ecológica de las plantas en el uso de los recursos en una amplia variedad de especies y ecosistemas.

En este trabajo se identificaron seis TFPs por análisis de conglomerados para 106 especies que muestran la similitud entre las especies y diferencias significativas entre grupos, producto de un conjunto multivariado de siete rasgos funcionales foliares y de tallo, considerados como de importancia ecológica por su capacidad de expresar cambios en el ambiente. Los rasgos medidos fueron tomados de individuos adultos en bosques con edades

de 25 a 30 años. Rasgos como el AF, AFE, DM y P son los que más consistentemente explican la separación de los TFPs. Cabe resaltar que los seis TFPs están constituidos por especies que son típicas de áreas abiertas y de bosques secundarios.

Las especies agrupadas dentro de los seis TFPs pueden ser consistentemente asociadas con estrategias adquisitivas (alta AFE, bajo CFMS, baja DM, hojas con altos contenidos de nitrógeno y fósforo) como elementos clave de un síndrome de uso, retención y liberación de recursos; y conservativas (baja AFE, alta DM, alta CFMS y bajos contenido de nitrógeno y fósforo foliares) propio de especies que conservan y retienen recursos. Estas estrategias conservativas y adquisitiva de las especies arbóreas permiten agrupaciones funcionales en los bosques húmedos tropicales (Díaz et ál. 2003). Esta clasificación en TFPs basado en rasgos funcionales, proporciona un poderoso enfoque para el entendimiento de la respuesta de la vegetación frente a factores ambientales. El número de TFP's que se determinan depende de los rasgos medidos y de su capacidad para reflejar el funcionamiento del bosque tropical (Kholer et ál. 2000).

A nivel de distribución de las especies en los tipos funcionales identificados, el TFP1 se caracteriza por tener especies con valores bajos de AF, AFE, alta FFH, alto CFMS, bajo P y N foliar y una alta DM (0.54 g cm^{-3}). Un valor bajo en AF y AFE reflejan que estas especies tienden a invertir elevadas cantidades de energía en la protección de la hoja, especialmente, a nivel estructural lo que las hace de larga vida. Generalmente la baja AFE, propio de especies de crecimiento lento, es debido a la alta densidad foliar (Pooter y Garnier 1999), que es causada por un alto espesor de hoja. Esta alta densidad de la hoja está fuertemente relacionada con el alto contenido de agua por unidad de masa seca (Garnier y Laurent 1994). Su bajo contenido de N y P las hace tener bajas tasas fotosintéticas e invertir recursos y reservas en el sostén del tallo. Su CFMS alto es reflejo de una eficiente conservación de nutrientes (baja AFE, alta CFMS) que hace a este TFP sea muy característico de especies conservativas o también llamadas especies de crecimiento lento. Otra característica asociada a este grupo es que el AFE tiene correlaciones altas con una mayor lignificación, menor tamaño celular y baja concentración de N (Pérez et ál. 2004). También, las elevadas traslocaciones de recursos al tallo en especies de este grupo hacen que muestren altos valores de DM. Especies como *Myrcianthes storkii* (0.83 g cm^{-3}) y *Pouteria torta* (0.98 g cm^{-3}) destacan por su alto valor de

DM. En el TFP1 *Vismia baccifera* y *Alchornea latifolia* se muestran como las especies más comunes en este grupo con 670 individuos y 428, respectivamente.

El TFP2 se caracteriza por presentar un alto CFMS, valor medio de AFE y valores medios a altos de P y N. Su alto CFMS (promedio de 417 mg g^{-1}) sugiere que las especies de este grupo capturan y usan de una manera eficiente los recursos disponibles en el ambiente. Al estar el CFMS relacionado con la densidad del tejido foliar hace que sus hojas tengan una mayor resistencia a la tensión y sean más duraderas. Su alto contenido de N foliar lo convierten en uno de los más importantes en el proceso de ciclaje de nutrientes, junto al TFP3. Este alto contenido de N foliar de las especies del TFP2 hace que presenten una alta capacidad fotosintética por unidad de área foliar (Le Roux et ál. 2001) y que por tanto sean altamente demandantes de luz. Resaltan en este grupo las especies *Cecropia angustifolia* (con un contenido promedio de N foliar de 33.38 mg g^{-1}) y *Cecropia obtusifolia* ($N = 26.6 \text{ mg g}^{-1}$). Su baja DM al igual que el TFP3 sugiere que estas especies mantienen una tasa de crecimiento rápido, tal como *Cecropia obtusifolia* con 0.25 g cm^{-3} , *Cecropia peltata* 0.30 g cm^{-3} .

El TFP3 contiene especies con hojas macrófilas (cuyo rango fue definido por Webb 1959 en $18225\text{-}164025 \text{ mm}^2$), valores altos de AF y muy altos de AFE (promedios y error estándar de $23107.37 \pm 2609.57 \text{ mm}^2$ y $16.11 \pm 0.29 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$, respectivamente), valores de CFMs intermedios y baja FFH. Difiere del resto de TFPs por su mayor contenido foliar de N y P y su muy baja DM. Está representado por especies de hojas grandes con una gran capacidad de recepción de luz, y por tanto altamente demandantes de luz. Son especies que adquieren recursos externos rápidamente, por lo que crecen rápido y tienden a dominar las primeras etapas de sucesión en claros en el bosque y también en sitios abandonados (Grime et ál. 1997, Pooter y Garnier 1999, Garnier et ál. 2004). Su baja DM, promedio de 0.32 g cm^{-3} se debe principalmente a la poca inversión en recursos y reservas en cuanto a estructuras permanentes como tallos y ramas. Ejemplos de estas especies son *Heliocarpus appendiculatus* 0.15 g cm^{-3} , *Hernandia stenura* 0.27 g cm^{-3} , *Piper palmanum* 0.27 g cm^{-3} , donde resalta *Castilla elástica* con una densidad de 0.39 g cm^{-3} como la especie con mayor DM dentro del grupo. Según Roderick (2000) y Santiago et ál. (2004) la baja densidad de madera puede ser producto de una elevada tasa de crecimiento en estas especies. Entre las especies características de este grupo pueden mencionarse a *Castilla elastica* y *Heliocarpus appendiculatus*, especies de

sucesión temprana con altas tasas de crecimiento (Barrance et ál. 2003, Fetcher et ál. 1987) que podrían ser catalogadas como pioneras de rápido crecimiento o adquisitivas netas. De forma general, el TFP3 por su rápido crecimiento, alta asignación de recursos en tejidos fotosintéticos, y temprana edad reproductiva (Santiago et ál. 2004), lo convierten en un grupo muy importantes en cuanto a dinámica de nutrientes y producción de hojarasca.

El TFP4 presenta valores medios de AF y AFE (hojas mesófilas, menores a 18225 mm²) similares al TFP3 y TFP6, un CFMS bajo, FFH y DM alto y bajos contenidos foliares de N y P. La estructura foliar de estas especies sugiere una mayor retención de nutrientes y mayor resistencia a la tensión lo que las hace resistentes a factores biológicos y físicos como herbivoría, viento y heladas. Su valor de AFE, hace que este grupo se caracterice por tener una mayor inversión en defensa y longevidad foliar (Conelissen et ál. 2003). Las bajas cantidades de N y P en este TFP se convierte en la principal limitación para alcanzar altas tasas fotosintéticas (Villar et. ál. 2008), lo que hace que estas especies presenten una lenta tasa de crecimiento, a pesar de que potencialmente cuentan con una mayor capacidad de acumular estos elementos durante periodos de tiempo largos debido a la larga vida útil de sus tejidos (Gross et ál. 2007). Las elevadas traslocaciones de recursos al tallo en especies de este grupo hacen que muestren altos valores de DM. Destacan en este grupo especies como *Minuartia guianensis* con una alta DM (0.75 g cm⁻³), *Conostegia rufescens* (0.69 g cm⁻³), y *Billia colombiana* (0.64 g cm⁻³). De forma general este TFP está constituido por especies conservativas intermedias.

El TFP5 presenta valores medios de AF, AFE y contenidos medios de P y N foliar, alta CFMS y FFH, y un promedio en DM de 0.39 g cm⁻³. Sus hojas, con AFE y concentraciones de P y N medio, tienen a ser productivas, pero también son de corta vida y vulnerables a herbivoría. La relación de P:N en el tejido foliar, se asocia a un rápido crecimiento potencial en las especies y al ciclaje de nutrientes (Wright et ál.2005). Por otro lado, su valor promedio de DM en este TFP es un buen predictor de su propiedades mecánicas, tanto de la resistencia a la ruptura (ej. fuerzas ambientales), como de la elasticidad de la madera en estas especies (Santiago et ál. 2004). Entre las especies importantes con alta DM dentro de este grupo están *Inga barbourii* (0.66 g m⁻³) y *Inga pezizifera* (0.55 g m⁻³). Este grupo podría considerarse como adquisitivo intermedio.

Por último está El TFP6 que se caracteriza por contener un conjunto de especies que presentan con rasgos propios de especies adquisitivas-conservativas. Este grupo exhibe una baja AF (propia de algunas especies mesófilas) similar al TFP1, valores altos de AFE y medios de CFMS, alta FFH, alta DM, y concentraciones intermedias de N y P foliar. Con una AFE el TFP6, junto al TFP3, difieren del resto de grupos por su gran capacidad de alcanzar las mayores tasas fotosintéticas. Su FFH alta sugiere una mayor proporción de tejidos vascular, fibras o esclerénquima y alta densidad del tejido (Wright y Cannon 2001). Entre las especies de con alta densidad de madera dentro de este grupo resalta *Esenbeckia pentaphylla* (0.94 g m^{-3}), *Viburnum costaricanum* (0.60 g m^{-3}) y *Guarea microcarpa* (0.59 g m^{-3}). El valor alto de DM sugiere que cierto conjunto de especies que conforman este grupo mantienen una tasa de crecimiento lento con una baja AF, característico de especies con estrategias conservativas. Dentro del TFP6 destacan por su abundancia las especies *Saurauia rubiformis* (con un total de 212 individuos), *Hedyosmum costaricense* (188 individuos) y *Viburnum costaricanum* (156 individuos). En cuanto a las especies de este grupo que más área basal total mostraron destacan *Hedyosmum costaricense* con 12.77 m^2 y *Buddleja skutchii* con 11.58 m^2 .

De manera general se puede mencionar, que todas estas relaciones reflejan la coexistencia de especies dentro de los bosques del CBVC-T con diferentes características en sus rasgos funcionales relacionados con aspectos claves en el uso y adquisición de recursos y de sus ciclos de vida.

4.2.2 Tipos funcionales de plantas relacionados con altitud

Los gradientes altitudinales ofrecen una oportunidad única para el estudio de cómo los caracteres de las plantas varían en respuesta a variables ambientales. Con variaciones importantes en altitud se pueden encontrar tipos de formaciones vegetales distintas de acuerdo a condiciones locales como temperatura, humedad, suelo y velocidad del viento (Kappelle y Brown 2001, Cavelier 1996).

Los TFP1 y TFP6, ponderados por número de individuos (N), área basal (G) y especies (S) (Cuadro 10, Figura 5), fueron los más correlacionados con la altitud. Se encontró para ellos

una correlación positiva con respecto a la altura sobre el nivel del mar, lo que sugiere un incremento en la densidad de árboles, área basal y especies de estos grupos con un aumento en la altitud (Figura 5a,c,d). Esto puede deberse a ciertas características bióticas y abióticas muy específicas para estos grupos que permiten un mejor crecimiento de sus especies a altas elevaciones dentro del CBVC-T, como factores climáticos (temperatura, humedad, precipitación, viento), edáficos (propiedades físico químicas del suelo), topográficos (pendiente, exposición) y competencia. De hecho, la altitud explica un 40 % en la variación en *N* (densidad), 45 % para *G* (área basal) y 30 % para *S* (riqueza) entre los 700 y 2770 m de altitud.

Por otro lado, frente a las cambiantes condiciones climáticas actuales provocadas por el calentamiento global, estos TFP podrían experimentar cambios en su abundancia y dominancia relativa a causa de reducciones de las poblaciones de sus especies y por extinciones locales y migración a otras zonas (Huntley 1991, citado por Díaz y Cabido 1997); esto último, provocado por un desplazamiento altimétrico y/o altitudinal de las comunidades vegetales, y con ello alteraciones de los rasgos de plantas predominantes y funciones del ecosistema (Díaz et ál. 1997, Broennimann et ál. 2006, Thuiller et ál. 2006, Araújo et ál. 2005a, Araújo et ál. 2005b, Pearson y Dawson 2003, Bakkenes et ál. 2002). Esto es importante, porque a lo largo de gradientes altitudinales como el que muestra el CBVC-T se presentan condiciones abióticas altamente estresantes para las plantas, entre ellas alta radiación, bajas temperaturas y fuertes vientos (Körner 2003, Cavieres 2000), combinación que repercute negativamente sobre la actividad de los grupos de plantas (Molina-Montenegro et ál. 2005). Según Körner (2003), está mostrado que las plantas modifican su morfología a lo largo de estos gradientes altitudinales como estrategia para mitigar las condiciones climáticas limitantes o adversas. Estos cambios sin duda ponen de manifiesto la sensibilidad a la que están expuestos estos TFP frente a potenciales alteraciones en los patrones del clima.

2.5.3. Índices de diversidad funcional relacionados con altitud

Medir la diversidad funcional (DF) es cuantificar la distribución de unidades funcionales en un espacio multidimensional (Mouchet et ál. 2010). Actualmente, la DF es cada vez más identificada como un importante el motor de funcionamiento de los ecosistemas.

Varios son los índices propuestos para medir DF en una comunidad, donde algunos de ellos son altamente redundantes.

De acuerdo a los resultados de esta investigación, aplicando un conjunto de 13 índices de medición de DF ponderados por el número de individuos y área basal para las 106 especies, solamente tres índices -dos mono-rasgo (FRO y FDvar), y uno multi-rasgo (FDiv)- (Cuadro 11) mantuvieron una correlación lineal positiva con la altitud de las parcelas, es decir que un aumento del factor o condición (altura de parcelas) provoca un incremento en el valor del índice en idéntica proporción. Estos cambios en los valores de los índices con la altitud pueden deberse al efecto que tiene en ellos las variables de ponderación y el valor de los rasgos.

FRO, FDvar y FDiv son principalmente afectados por la abundancia relativa de las especies y su indicación de aumento con la elevación podría deberse a un aumento en la importancia de ciertos grupos funcional de plantas (TFPs) presentes a elevaciones mayores (Cuadro 11). Otra posible explicación del incremento de la DF con la elevación, sería que acorde a una mayor altitud, probablemente exista también un mayor rango de rasgos presentes en un conjunto de especies dominantes (más comunes), por ejemplo, está el caso de las especies de los TFP4 y TFP6 que se encuentran ampliamente representados en todas las categorías de clasificación altitudinal (Figura 6).

4.2.2 Media pondera de la comunidad y su relación con la altitud

La media ponderada de la comunidad se expresa como el valor agregado de un rasgo a nivel de la comunidad o suma de los valores de un rasgo de las especies, ponderada por la abundancia relativa u otro parámetro de ponderación (Violle et ál. 2007). Esta medida representa el valor del rasgo funcional esperado de una muestra al azar de la comunidad, a menudo entendida como el valor del rasgo dominante en una comunidad (Díaz et al. 2007). Permite entender el funcionamiento de los ecosistemas en base a cómo se comporta un rasgo tal como el AFE o DM, pues toma en cuenta la estructura de la comunidad, debido a que

utiliza parámetros de ponderación como la abundancia relativas de o área basal de cada especie (Violle et ál. 2007).

Los resultados de esta investigación mostraron que los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, DM y N ponderados por número de individuos y área basal son los rasgos funcionales que predominan en las comunidades de los TFPs descritos lo que da una información directa sobre su composición y sobre la distribución de los valores de los rasgos que predominan entre las especies. Todos los rasgos medios ponderados mostraron una relación lineal positiva con respecto a la altitud. La variación observada en las MPC para los rasgos foliares AFE, CFMS y de tallo como DM ponderadas por la abundancia relativa de las especies y/o número de individuos, y AF, AFE, CFMS, DM y N ponderadas por el área basal de las especies, es explicada a través de la relación lineal, por la variación observada en la variable independiente (altitud). Esta MPC de cada uno de los rasgos descritos, puede ser suficiente para explicar la varianza en los procesos ecosistémicos, como por ejemplo AFE explicando productividad primaria (Garnier et ál. 2004).

Las mayores MPC para los rasgos AFE están representados en los TFP6 y TFP3, CFMS en el TFP5 y DM en los TFP4 y TFP6 ponderados por la variable número de individuos; donde los tipos funcionales están compuestos por especies que presentan estrategias adquisitivas (como *Hernandia stenura*, *Piper palmanum*, *Inga pezizifera*) y conservativas (como *Dussia sp.*, *Colubrina spinosa*, *Esenbeckia pentaphylla*, *Quercus bumelioides*). Los TFP 4 y TFP6 son los que mayores proporciones acumuladas exhiben en cuanto a número de individuos y área basal a lo largo de todo el gradiente altitudinal del CBVC-T. Las MPC para los rasgos AFE y FFH son mayores en el TFP3, CFMS en los TFP4 y TFP5, DM en el TFP4 y TFP1 y N en los TFP1, TFP2 y TFP6 ponderados por área basal. Especies como *Citharexylum donnell-smithii*, y *Hedyosmum costaricense* de los TFP4 y TFP6 muestran las superiores áreas basales dentro de los grupos funcionales.

Estas tendencias encontradas para la MPC reflejan el comportamiento de los rasgos sobre la composición de la comunidad de especies vegetales y de los posibles cambios en las propiedades ecosistémicas. Esta diversidad de especies encontrada en estos bosques de sucesión secundaria, nos lleva a concluir que el funcionamiento de los ecosistemas en un

punto dado en el tiempo, es principalmente determinado por los valores de los rasgos de los contribuyentes dominantes a la biomasa vegetal (Grime 1998).

2.6 Conclusiones

Sobre la base de un conjunto de siete rasgos foliares y de tallo, se identificaron TFPs que muestran una combinación de atributos consistentes con estrategias adquisitivas y conservativas en comunidades de plantas en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal.

La determinación de TFP derivados a partir de los rasgos funcionales estudiados tiene importantes implicaciones frente a potenciales variaciones climáticas, esto en cuanto a la adquisición y uso eficiente de recursos y establecimiento de los ciclos de vida de las especies, así como un marco de amplia aplicación para la interpretación de cambios en la estructura de las comunidades en respuesta a factores ambientales. En términos generales los TFP con estrategias adquisitivas tenderían a ser beneficiados si el cambio en el ambiente va en el sentido de incrementos en la disponibilidad de recursos y condiciones como el caso de la radiación y la temperatura del ambiente. Los TFP conservativos, en este caso, tenderían a ser perjudicados.

Dentro de cada TFP se encuentran especies con respuestas y/o comportamientos similares, que permite resumir la complejidad de la vegetación que se localiza al interior del CBVC-T y poder determinar el papel de éstos grupos con respecto al funcionamiento de los ecosistemas y su respuesta a posibles variaciones climáticas futuras

Los TFP1 y TFP4 están más relacionados con rasgos de tipo conservativo (baja AFE, alta DM, bajo contenido foliar de N y P), a diferencia de los TFP2, TFP3 y TFP5 donde predominaron especies asociadas con estrategias tipo adquisitivas (alta AFE, baja DM, alto contenido foliar de N y P). El TFP6, compuesto por una combinación de especies con estrategias adquisitivas-conservativas, se distingue del resto de agrupamientos. Estas estrategias resultan claves a la hora de evaluar los cambios en la diversidad funcional de las plantas, como el valor, rango y abundancia relativa de los rasgos funcionales de plantas en un gradiente altitudinal. El análisis de los valores de las MPC de los rasgos por TFP apoya la conclusión anterior.

Los TFP1 y TFP6 mostraron una tendencia lineal positiva con respecto a la altitud, que se manifiesta en un incremento en las variables de ponderación *N*, *G* y *S* de los TFP conforme aumenta la elevación sobre el nivel del mar dentro del corredor.

Conforme aumenta la elevación sobre el nivel del mar las comunidades de plantas en bosques secundarios muestran un mayor predominio hacia estrategias conservativas (disminuye AFE, *N*; aumenta CFMS, DM).

De acuerdo a uno de los IDF multivariado calculado (FDiv), la diversidad funcional disminuye con la elevación, lo mismo ocurre con una mayoría de los IDF univariados calculados.

El uso del enfoque TFPs en este trabajo, no implica en lo absoluto que pueda reemplazar otros sistemas de clasificación. Sin embargo, su uso se recomienda principalmente porque posee las mejores herramientas para entender como las especies responden ante determinadas variaciones climáticas y cambios en uso de la tierra y cómo la biodiversidad afecta los procesos ecosistémicos, bienes y servicios ambientales.

2.7 Bibliografía

- ACCVC (Área de Conservación de la Cordillera Volcánica Central). 2000. Propuesta de Conectividad del Área de Conservación de la Cordillera Volcánica Central: Proyecto Corredor Biológico Mesoamericano. Sistema Nacional de Áreas de Conservación. Agosto 2000. San José, Costa Rica.
- Aguiar, MR; Paruelo, JM; Sala, OE; Lauenroth, W. 1996. Ecosystem responses to change in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science* 7:381-390.
- Aide, M; Zimmerman, J; Rosario, M; Marcano, H. 1996. Forest recovery very in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28:537-548.
- Araujo, M; Pearson, RG; Thuiller, W; Erhard, M. 2005a. Validation of species–climate impact models under climate change *Global Change. Biology* 11:1504–1513.
- Araujo, M; R.J. Whittaker; R.J. Ladle; Erhard, M. 2005b. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14: 529-538.
- Barrance, A; Beer, J; Boshier, DH; Chamberlain, J; Cordero, J; Detlefsen, G; Finegan, B; Galoway, G; Cómez, M; Gordon, J; Hands, M; Hellin, J; Hughes, C; Ibrahim, M; Leakey, R; Mézen, F; Montero, M; Rivas, C; Somarriba, E; Stewart, J. 2003. Árboles de Centroamerica: Un manual para el extensionista. Eds. J Cordero; DH Boshier. Costa Rica. Pp. 435-438.
- Becker, A; Bugmann, H. 1999. Global change and mountain regions. The Mountains Research Initiative. Pp.1-46.
- Bakkenes, M; Alkemade, M; Ihle, F; Leemans, R; Latour, JB. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8: 390-407.
- Bello, F, Leps, J; Sebastia, M.2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography* 29:801-810.
- Bengtsson J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10:191-199.
- Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Climatic Change* 59:5-31.
- Berti, G. 2001. Estado actual de los bosques secundarios en Costa Rica: perspectivas para su manejo productivo. *Revista Forestal Centroamericana* 2:29-34.

- Biringer, JL. 2003. Forest ecosystems threatened by climate change: promoting long-term forest resilience. In Hansen, LJ; Biringer, JL; Hoffman, JR. (eds). *Buying time – a user's manual for building resistance and resilience to climate change in natural systems*. WWF, Gland, Switzerland. Pp. 43-72.
- Brenes, L. 1976. Análisis Geomorfológico de Procesos de Remoción en Masa en Parte de la Cuenca del Río Reventazón, Costa Rica. Tesis Inédita de Licenciatura. Escuela de Historia y Geografía, Universidad de Costa Rica, San José.
- Brown, C. 1997. Acquisition of segmental structure : consequences for speech perception and second language acquisition. PhD. Thesis. Faculty of Graduate Studies and Research. 272 p.
- Broennimann, O; Thuille, W; Hughes, G; Midgley, GF; Alkmalde, JM; Guisan A. 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change?. *Global Change Biology* 12: 1079-1093.
- Brown, S. 1997. Los bosques y el cambio climático: el papel de los terrenos forestales como sumideros de carbono. *Actas del XI Congreso Mundial Forestal*. Pp. 107-112.
- Bunker, DE; De Clerck, F; Bradford, JC; Colwell, RW; Perfecto, I; Phillips, OL; Sankaran, M; Naeem, S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science* 310:1029-1031.
- Camacho, M. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical. Guía para el establecimiento y medición. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica. Serie Técnica No. 42.
- Canet, L. 2008. Corredor Biológico Volcánica Central – Talamanca. Perfil Técnico. CATIE, TNC. Turrialba, CR. Pp. 4-97.
- Casanoves, F; Di Rienzo, JA; Pla, L. 2008. User Manual f-Diversity: Statistical software for the analysis of functional diversity. First Edition, Argentina. p.43
- Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez, MC; Shirvany, FA; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; de Torres, L; Falczuk, V; Guerrero, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kazemi, F; Maestro, M; Romo, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar, P; Zak, MR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- Cavieres, LA. 2000. Variación morfológica de *Phacelia secunda* J.F. GMEL. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botánica* 57: 89-96.
- Cavelier, J. 1986. Relaciones hídricas y de nutrientes en bosques enanos nublados. Tesis de Maestría, Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela.

- Cavelier, J. 1996. Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in west tropical mountains. *In*. Mulkey, S. S. Chazdon, RL; Smith, AP. (eds). Tropical Forest Plant Ecophysiology, New York, Chapman y Hall. Pp. 399-439.
- Comisión Nacional de Certificación Forestal (CNF).1999.Estándares y procedimientos para el manejo sostenible y la certificación forestal en Costa Rica. San Jose. Costa Rica. 54 p.
- Chave, J; Muller-Landau,HC; Baker, TR; Easdale, TA; Ter Steege, H; Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16(6):2356–2367.
- Chave, J. 2005. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CTFS sites. Pp. 1-8
- Chapin, FS; Bret-Harte, MS; Hobbie, S; Zhong, H. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science* 7:347-358.
- Condit, R; Hubbell, SP; Foster, RB. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7:405-416.
- Condit, R; Stephen, H; Robin, F. 1996. Assessing the response of plant functional types to climate change in tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 7:405-416.
- Cornwell, WK.; Schwilk, DW; Ackerly, DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465-1471.
- Cornelissen JH; Lavorel S; Garnier E; Diaz S; Buchmann N; Gurvich DE; Reich PB; ter Steege H; Morgan HD; van der Heijden MGA; Pausas JG; Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Deckers, B; Verheyen, K; Hermy, M; Muys, B. 2004. Differential environmental response of plant functional types in hedgerow habitats. *Basic and Applied Ecology* 5:551-566.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- Díaz, S; Cabido, M; Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113-122.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.
- Díaz, S; Gurvich DE; Pérez, HN; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 37(1-2):135-140.

- Díaz, S; Symstad, AJ; Chapin, FS; Wardle, D; Huenneke, L. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Ecology and Evolution* 18(3):140-145.
- Díaz, S; Lavorel, S; de Bello, F; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20684-20689.
- Di Rienzo, JA; Casanove, F; Balzarini, MG; Conzalez, L; Tablada, M; Robledo, CW. 2009. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Pla, L. 2008. f-Diversity, version 2008. Cordoba, Argentina.
- Deckers, B; Verheyen, K; Hermy, M; Muys, B. 2004. Differential environmental response of plant functional types in hedgerow habitats. *Journal of Vegetation Science* 5: 551-566.
- De la Salas, G. 2002. Los bosques secundarios de América tropical: perspectivas para su manejo sostenible. *Forets Secondaires* 2 (272):63-73.
- Durand, LZ; Goldstein, G. 2001. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia* 126:345-354.
- ECO (Sociedad para el Asesoramiento de Programas Ecológicos y Sociales) 1997. La relevancia del manejo de bosques secundarios para la política de desarrollo. In Taller Internacional sobre el Estado Actual y Potencial de Manejo y Desarrollo del Bosque Secundario Tropical en América Latina (1997, Pucallpa, PE). Memorias. Pucallpa, PE. p. 170 -205.
- Elberse, WT; Berendse, F. 1993. A comparative study of the growth and morphology of eight grass species from habitats with different nutrient availability. *Functional Ecology* 7: 223-229.
- Fearnside, PM, 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90:59-87.
- Fernández, F. 2007. Diversidad funcional de bosques muy húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de madera. Tesis MSc. CATIE. CR. 97 p.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rainforest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- Field, C; Money, HC. 1986. The photosynthesis nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish, TJ. Edi. On the economy of plant form and function. Cambridge University Pres, UK. Pp. 25-55.
- Fischlin, A; Midgley, GF; Price, JT; Leemans, R; Gopal, B; Turley, C; Rounsevell, MD; Dube, OP; Tarazona, J; Velichko, AA. 2007. Ecosystem, their properties, good, and

- services. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability, Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Eds. Parry, ML; Canziani, OF; Palutikof, PJ; van der Linden, PJ; Hanson, CE: Cambridge University Press, Cambridge, UK, 211-272.
- Flynn, FB; Gogol-Prokurat, M; Nogeire, T; Molinari, N; Richers, BT; Lin, BB; Simpson, N; Mayfield, MM; DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22-33.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth Science Reviews* 55:73-106.
- Fetcher, N; Oberbauer, S; Rojas, G; Strain, BR. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Biological Tropical* 35:97-110.
- Garnier, E; Laurent, G. 1994. Leaf anatomy specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128:725-736
- Garnier, E; Shipley, B; Roumet, C; Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688-695.
- Garnier, E; Cortez, J; Bille's, G; Navas, ML; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A; Neill, C; Toussain, JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9):2630-2637.
- Gitay, H; Noble, R. 1997. What are functional types and how should we seek them?. *Plant functional types: Their relevance to ecosystem properties and global change*. Ed. Smith, T; Shugart, H; Woodward F. Cambridge University Press. Pp.5-17
- Gómez-Mendoza, L; Galicia, L; Aguilar-Santelises, R. 2008. Sensibilidad de grupos funcionales al cambio climático en la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* 67: 76-100.
- Guariguata, M; Ostertag, R. 2001. Neotropical forest succession changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Grime, JP; Hodgson, JG; Hunt, R; Thompson, K; Hendry, GA; Campbell, BD; Jalili, A; Hillier, SH; Díaz, S; Burke, MJ. 1996. Functional types: Testing the concept in Northern England. In: Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I (eds.) *Plant functional types*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 123-131.
- Grime, JP; Thompson, K; Hunt, R; Hodgson, JG; Cornelissen, JH; Rorison, I.H; Hendry, GA; Ashenden, T.N; Askew, A.P; Band, S.R; Booth, R.E; Bossard, C.C; Campbell, B.D; Cooper, J.E; Davison, A.W; Gupta, P.L; Hall, W; Hand, D.W; Hannah, M.A; Hillier, S.H;

- Hodkinson, DJ; Jalil, A; Liu, Z; Mackay, JM; Mattheews, N; Mowforth, MA; Neal, AM; Reader, RJ; Reiling, K; Ross-Fraser, W; Spencer, RE; Sutton, F; Tasker, DE; Thorpe, PC; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plant. *Oikos* 79:259-281.
- Grime, JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate filter and founder effects. *Journal Ecology* 86:902-910.
- Gross, N; Suding, K; Lavorel, S. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* 18:289-300.
- Hendry, GA; Grime, JP. 1993. *Methods in comparative plant ecology*. Chapman and Hall, London, UK.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends in Ecology & Evolution* 15(2) 56-61.
- Hunt, R. 1990. *Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners*. London England: Unwin Hyman.
- Huntley, B; Berry, P.M; Cramer, W; McDonald, A.P. 1995. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography* 22:967-1001.
- InfoStat. 2004. *InfoStat, versión 2004. Manual del Usuario*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2007. *Cambio climático 2007: Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. Eds. Pachauri, RK; Reisinger, A. 104 p.
- Jiang, G; Tang, H; Yu, M; Dong, M; Zhang, X. 1999. Response of photosynthesis of different plant functional types to environmental changes along Northeast China Transect. *Trees* 14:72-82.
- Kappelle, M; Van Vuuren MI; Baas, P. 1999. Effects of climate change on biodiversity: a review and identification of key research issues. *Biodiversity and Conservation* 8: 1383-1397.
- Kappelle, M; Brown, A. 2001. *Bosques Nublados del Neotrópico*. Pp. 62-84.
- Keddy, PA. 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6: 621-626.

- Kleyer, M. 1999. Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural land-scape. *Journal of Vegetation Science* 10: 697-708.
- Kitajima, K. 1999. Tropical forest plant ecophysiology. Eds. Mulkey, SS; Chazdon, RL; Smith, AP. Chapman and Hall, New York. NY, USA. 645 p.
- Kohler, P; Ditzer, T; Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:591-602.
- Körner, C. 2003. *Plant Alpine Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín. 349 p.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2009. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* (in press).
- Lambers, H; Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187-261.
- Lavorel, S; Canadell, J; Rambal, S; Terradas, J. 1998. Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeography* 7:157-166.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Lavorel, S; Díaz, S; Cornelissen, JH; Garnier, E; Harrison, SP; McIntyre, S; Pausas, J; Pérez, N; Roumet, C; Urcelay, C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail?. In: Canadell JG, Pataki D, Pitelka L (eds) (2007) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Pp.149-159.
- Leishman, MR; Westoby, M. 1992. Classifying plant into groups on the basis of associations of individual trait-evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal Ecology* 80:417-424.
- Le Roux, X; Walcroft, AS; Daudet, FA; Sinoquet, H; Chaves, M; Rodriguez, A; Osorio, L. 2001. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass: area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology* 21:377-386.
- Louault, F; Pillar, VD; Aufrère, J; Garnier, E; Soussana, J. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 151-160.

- Mabry, C; Ackerly, D; Gerhardt, F. 2000. Landscape and species-level distribution of morphological and life history traits in a temperate woodland flora. *Journal of Vegetation Science* 11:213-224.
- Mason, NW; MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, J. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Mason, NW; Irz, P; Lanoiselee, C; Mouillot, D; Argillier, C. 2008. Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology* 77:285–296.
- Malhi, Y; Wright, J. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *The Royal Society* 359:311–329.
- McIntyre, S; Díaz, S; Lavorel, S; Cramer, W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics introduction. *Journal of Vegetation Science* 10:604–608.
- Motzkin, G; Wilson, P; Foster, D; Allen, A. 1999. Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: The importance of history and environment. *Journal of Vegetation Science* 10:903:920.
- Mouchet, MA; Villegger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 1111:1365-2435.
- Mouillot, D; Mason, WH; Dumay, O; Wilson, JB. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142:353–359.
- Murrieta, E. 2006. Caracterización de cobertura vegetal y propuesta de una red de conectividad ecológica en el Corredor Biológico Volcánica Central - Talamanca, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 117 p.
- Naeem, S; Wright, JP.2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567–579.
- Noss, R. 2001. Beyond Kyoto: Forest Management in a time of Rapid Climate Change. *Conservation Biology* 15(3):578:590.
- Mason, NW; MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, JB. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Mouillot, D.; Mason, W.H.N.; Dumay, O. and Wilson, J.B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142: 353-359.
- Mouchet, M,A; Villéger, S; Mason, N; Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 10: 1365-2435.

- Noble, IR; Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7:329-336.
- Page, CN. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119:1-33.
- Parmesan, C; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parmesan, C. 2005. Biotic Response: Range and Abundance Changes. *In* Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. *Climate Change and Biodiversity*. Michigan, USA, Yale University Press. Pp 45-55.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J; Fernandez, F; Finegan, B. 2008. Confidence intervals for functional diversity indices considering species abundance. XXIV International Biometric Conference. Dublin, 2008.
- Pavoine, S; Ollier, S; Pontier, S. 2005. Measuring diversity from dissimilarities with Rao's quadratic entropy: Are any dissimilarities suitable? *Theoretical Population Ecology* 67: 231-239.
- Pearson, R; Dawson, T. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12:361-371.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of Real. Society.* 269: 1721-1727.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741-758.
- Petchey, OL; Hector, A; Gaston, KJ. 2004. How do different measures of functional diversity perform?. *Ecology* 85(3):847-857.
- Pérez, N; Díaz, S; Vendramini, F; Cornelissen, JH; Gurvich, DE; Cabido, M. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology* 28:642-650.
- Pérez, JA; Garcia Moya, E; Enríquez Quiroz, J; Quero, AR; Pérez, J; Hernández, A. 2004. Análisis de crecimiento, área específica foliar y concentración de hojas en pasto mulato (*Brachiaria hidrido*, cv). *Tec Pecu México* 42(3)447-458.
- Poorter, H; Garnier, E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of Functional Plant Ecology* (eds. Pugnaire, FI; Valladares, F), Marcel Dekker, Inc., New York. Pp. 81-120.

- Pounds, JA; Fogden, MP; Campbel, JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:612-614.
- Quétier, F; Lavorel; Thuiller, W; Davies, I. 2007. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications*, 17(8):2377–2386. (mal ubicada)
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Reich, PB; Walters, MB; Ellsworth, DS. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecology Monographic* 62: 365-392.
- Reich, PB. 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climate: “the blind men and the elephant retold”. *Functional Ecology* 7:721-725.
- Reich, PB; Ellsworth, DE; Walters, MB; Vose, JM; Gresham, C; Volin, JC; Bowman, W. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80(6):1955-1969.
- Reich, PB; Wright, IJ; Cavender-Bares, J; Craine, JM; Oleksyn, J; Westoby, M; Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Journal Plant Science* 16:144-164.
- Ricotta, C. 2006. Strong requirements for weak diversities. *Diversity and Distributions* 12: 218–219.
- Roderick, ML. 2000. On the measurement of growth with applications to the modelling and analysis of plant growth. *Functional Ecology* 14:244-251.
- Rodríguez, B; Barrantes, G; Rodríguez, E. 2002. Aspectos Generales sobre el Ambiente Neotropical del Valle de Turrialba. En: *Arqueología del Área de Influencia del Proyecto Hidroeléctrico Angostura Valle de Turrialba*. Instituto Costarricense de Electricidad (ICE). San José Costa Rica. Pp: 44-55.
- Saldaña, AA; Meavea, JA; Paz, H; Sánchez-Velásquez, L; Villaseñor, JL; Miguel Martínez-Ramos, M. 2008. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Science* 34:111-121.
- Salgado, BE. 2007. Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un Bosque muy Húmedo Tropical Mesoamericano. Tesis MSc. CATIE. CR. 136 p.
- Santiago, LS; Goldstein, G; Meinzer, FC; Fisher, JB; Machado, K; Woodruff, D; Jones, T. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* 140:543-550.

- Semanova, G; van der Maarel, E. 2000. Plant functional types –a strategic perspective. *Journal of Vegetation Science* 11:917-922.
- Smith, TM; Shugart, HH; Woodward, FI. 1997. Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. United Kingdom at the University Press. Cambridge. 355 p.
- Swenson, HG; Enquist, BJ. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94(3):451-459.
- Tilman, D. 2001. Diversity functional. *Encyclopedia of biodiversity* 3: 109-120.
- Thuiller, W; Broennimann, O; Hughes, G; Alkmalde, JR; Midgley, GF; Corsi, F. 2006. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology* 12:424-440.
- Vieira, S; Trumbore, S; Camargo, PB; Selhorst, D; Chambers, JQ; Higuchi, N; Martinelli, LA. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: Consequences for carbon cycling. *Ecology* 102(51):18503-18507.
- Violle, C; Navas, ML; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882-892.
- Villar, R; Ruiz-Robledo, J; Quero, JL; Poorter, H; Valladares, F; Marañón, T. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. 2 ed. Pp. 193-230.
- Villéger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8):2290-2301.
- Vendramini, F; Díaz, S; Gurvich, DE; Wilson, PJ; Thompson, K; Hodgson, JG. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytology*. 154: 147-158
- Walker, BH; Kinzing, A; Langridge, J. 1999. Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Walker, BH. 1997. Functional types in non-equilibrium ecosystems. In: Smith, TM, Shugart, HH & Woodward, FI (eds.) *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Pp. 91-103. Cambridge University Press, Cambridge.
- Walther, RG; Post, E; Convey, P; Menzel, A; Parmesan, C; Beebee, T; Fromentin, JM; Guldberg, OH; Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.

- Wang, GH; Ni, J. 2005. Responses of plant functional types to an environmental gradient on the Northeast China Transect. *Ecology Restoration* 20:563-572.
- Webb, LJ. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *Journal of Ecology* 47 (55):1-570.
- Williams, P; Hannah,L; Andelman, S; Midgley, G; Araujo,M; Hughes, G; Manne, L; Martinez-Meyer, E; Pearson, R. 2005. Planning for Climate Change: Identifying Minimum-Dispersal Corridors for the Cape Proteaceae. *Conservation Biology* 19(4): 1063-1074.
- Williams, SE; Bolitho, EE; Fox, S .2003. Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *The Royal Society* 270:1887-1892.
- Wilson, PJ; Thompson, K; Hodgsons, JG. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytology* 143:155-162.
- Wiemann, MC; Williamson, GB. 2002. Geographic variation in wood specific gravity. Effects of latitude, temperature and precipitation. *Wood Fibre Science* 34:96-107.
- Woodward, FI; Cramer, W. 1996. Plant functional types and climatic changes: introduction. *Journal of Vegetation Science* 7:306-308.
- Wright, IJ; Reich, PB; Cornelissen, JHC; Falster, DS; Garnier, E; Hikosaka, K; Lamont, BB; Lee, W; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Villar, R; Warton, DI; Westoby, M. 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166:485-496.
- Wright, IJ; Groom, KP; Lamont, BB; Poot, P; Prior, LD; Reich, PB; Schulze, ED; Veneklaas, EJ; Westoby, M. 2004. Leaf trait relationship in Australian plant species. *Functional Plant Biology* 31:551-558
- Wright, IJ; Cannon, K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15: 351-359.
- Wright, IJ; Ackerly, DD; Bongers, F; Harms, KE; Ibarra-Manriquez, G; Martinez-Ramos, M; Mazer, SJ; Muller-Landau, HC; Paz, O; Pitman, NG; Poorter, L; Silman, ML; Vriesendorp, CF; Webb, CO; Westoby, M; Wright, S. 2007. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests. *Annals of Botany* 99:1003-1015.
- WWF (World Wide Fund for Nature). 2003. Effects of Climate Change on Protected Areas: The case of tropical montane cloud forest. Pp. 2-12.
- Zak, JC ; Willig, MR; Moorhead, DL; Wildman, HG.1994. Functional diversity of microbial communities: A quantitative approach. *Soil Biology and Biochemistry* 26(9)1101-1108.

3 ARTICULO 2

Tipos Funcionales de Plantas en bosques secundarios del Corredor Biológico Cordillera Volcánica Central-Talamanca y su relación con variables bioclimáticas

3.1 Introducción

La variación climática es una de las más importantes amenazas ambientales que enfrenta la humanidad hoy en día. Particularmente importante entre estos cambios es la tendencia general hacia el calentamiento global y cambios concomitantes del medio ambiente, al parecer, a consecuencia de los elevados niveles de los llamados gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera (Peterson et ál. 2001, Weng y Zho 2006, Harrison et ál. 2006, IPCC 2007). Con el incremento en la concentración de GEI en la atmósfera se espera un aumento de la temperatura promedio global entre 1,4 y 5,8 °C para el año 2100 (IPCC 2001), lo que representa rangos de calentamiento global entre 0,1 y 0,4 °C por década (Hulme y Sheard 1999). Como consecuencia, cambios en el régimen de precipitación también se verán afectados (Walther et ál. 2002). Según Ramírez (2005) para América Central la cantidad de precipitación en el invierno muestra una tendencia creciente en el orden de 0.3 mm/década. Es decir, se están introduciendo nuevos regímenes climáticos, y asociados a ellos, se estima que podrían haber importantes alteraciones en los grandes biomas de la tierra (Thuiller et ál. 2005), producto de esta rápida tasa de cambio (Root et ál. 2003).

A gran escala, la distribución de la vegetación es en gran parte controlada por el clima (Weng y Zhou 2006). Evidencia actual de estudios científicos sugieren que los rangos de distribución y abundancia de especies, así como la composición de hábitats, podrían variar significativamente como resultado del cambio climático (Walther et ál. 2002, Pounds et ál. 1999, Pearson y Dawson 2003, Loehle y LeBlanc 1996, Thuiller et ál. 2005, Root et ál. 2003, Peterson et ál. 2001, Cuesta-Camacho et ál. 2006). Los impactos a futuro debido a este cambio acelerado sobre las distribuciones de especies serán quizás proporcionalmente más perceptibles a altas elevaciones que en los ecosistemas de tierras bajas, y la severidad de estos

impactos será probablemente intensificada por el alto número de especies de rango restringido que ocurren en los ecosistemas de montaña (Cuesta-Camacho et ál. 2006).

Thuiller et ál. (2005) señalan que se esperan cambios espaciales en la distribución de especies como producto de las variaciones climáticas. Bajo escenarios de cambio climático, presentados por el Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC), se tiene como patrón que ciertas especies de plantas podrían experimentar un decrecimiento del 45% en su rango de distribución actual, aun bajo el supuesto de una dispersión libre (1 km/año). Se habla de dispersión libre debido a que no se conoce exactamente la habilidad migratoria de cada planta ya que éstas no podrían dispersarse más rápido que un km por año, siendo esta la tasa de migración más alta registrada durante el Holoceno (Thuiller et ál. 2005). Consecuentemente, en algunos lugares del planeta se podría experimentar una pérdida sustancial de especies y en otras, la llegada de nuevas.

Thuiller et ál. (2005) predicen que, a nivel local, podrían llegar a extinguirse especies en áreas con climas adversos para su subsistencia. Sin embargo, la migración podría permitirles ocupar nuevas áreas de distribución geográfica potencial, en las que actualmente no ocurren. En el caso de especies endémicas y amenazadas, éstas podrían ser fuertemente afectadas tanto por variaciones climáticas como por la transformación en el uso del suelo. Es un consenso dentro de la comunidad científica que la pérdida y transformación de hábitat, que deriva en la fragmentación de paisajes, impide y/o limita la migración y el movimiento hacia hábitats potencialmente apropiados para estas especies (Thuiller et ál. 2005), lo cual es desde todo punto de vista contraproducente considerando los posibles escenarios climáticos futuros y su efecto en la sobrevivencia de especies en ciertas áreas.

En el caso de la distribución de especies a lo largo de gradientes altitudinales se esperan movimientos hacia las partes altas en búsqueda de temperaturas más bajas (Parmesan 2005). Según esto, las especies de las zonas altas que muestran dificultad de cruzar paisajes fragmentados son las que probablemente no tendrán opciones para reubicarse, con la consecuente posibilidad de extinción. Por estas razones se considera que el fortalecimiento de corredores biológicos es una alternativa para mejorar la capacidad de adaptación de las especies y por ende la resiliencia (Shugart 1998), minimizar los efectos del aislamiento y

mantener desplazamientos migratorios entre áreas geográficas diferentes (Bennett 2004), principalmente en sitios que conectan con otros que tienen las condiciones apropiadas para facilitar los movimientos altitudinales o con aquellos con el hábitat que permita a las especies adaptarse a potenciales variaciones climáticas.

En este sentido, la vulnerabilidad de las especies al cambio climático dentro de un ecosistema puede ser evaluada con el desarrollo de modelos de nicho ecológico, como una aproximación útil para conocer el impacto del cambio climático sobre la biodiversidad, puesto que correlacionan las distribuciones observadas de especies y las variables del clima (Peterson et ál. 2001, Bakkenes et ál. 2002, Pearson y Dawson 2003).

Para este estudio el área de trabajo comprende el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca (CBVCT), el mismo que forma parte de la estrategia de conectividad de Área de Conservación de la Cordillera Central (ACCV) en Costa Rica. Para este corredor Murrieta (2006) realizó un estudio sobre identificación y caracterización de tipos de bosque para una propuesta de red de conectividad estructural ecológica. El muestreo enfatizó la vegetación secundaria por ser la más predominante en el corredor. Bermeo (2010) dentro del mismo corredor identificó Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) de acuerdo a la medición de rasgos relacionados con posibles variaciones climáticas futuras.

Con base en lo expuesto, esta investigación trata de identificar como los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) identificados por Bermeo (2010) se encuentran relacionados a factores ambientales y, de este modo, contribuir al entendimiento de cómo reaccionan estos TF ante cambios potenciales en el clima.

3.2 Marco referencial

3.2.1 Factores ambientales a lo largo de gradientes altitudinales

Muchos bosques tropicales ocupan un amplio rango ambiental determinado por la variación ambiental en temperatura, agua, luz y suelos. Por tanto, los ciclos estacionales de temperatura, precipitación, humedad y viento ejercen un fuerte control sobre los procesos fisiológicos y reproductivos que se refleja en la estructura y función de los bosques (Etherrington 1976). Para autores como Cuatrecasas, Hedberg y Richards, citados por Cavelier (1996), la temperatura es el factor ambiental que puede controlar la distribución de bosques a lo largo de gradientes altitudinales.

Cavelier (1996), Barry (1981) y Körner (1999) mencionan que con un incremento en altitud, hay una reducción en la temperatura media anual del aire y una menor duración de la estación de crecimiento, debido a un descenso en la presión atmosférica y densidad del aire con un aumento en elevación, que puede variar con el régimen de precipitación de la pendiente; con menores temperaturas en pendientes húmedas. Por ejemplo, la cuenca del Atlántico (más húmeda) en Costa Rica presenta 2°C menos que la del lado del Pacífico, es decir, la temperatura más bajas ocurren aproximadamente 330 m más bajo en elevaciones en el lado Atlántico. Estas diferencias en temperatura del aire, así como en precipitación y viento que se exhiben entre pendientes, pueden ayudar a explicar la distribución de bosques en el lado de barlovento y sotavento. Así, cambios de temperatura en relación con la altitud presentan marcados efectos en los patrones de distribución de la vegetación (Cabrera 1996). En contraste, la precipitación generalmente incrementa con la altitud, correlacionada con la presencia de cinturones de nubes a diferentes altitudes.

Según Woodward y Willian (1987) y Prentice et ál. (1992), en las partes más altas de las montañas, las bajas temperaturas provocan cambios en el patrón de presencia de las temperaturas y heladas con la latitud, la altitud y la topografía, siendo las temperaturas mínimas una variable importante en la distribución de los mayores tipos de vegetación, afectando las funciones vitales en las plantas y limitando la distribución de las especies dependiendo de su intensidad, duración y variabilidad (Sakai y Larcher 1987). Para Grubb

(1977), el límite superior de cada formación de bosques es función de la temperatura, y que el límite inferior estaría determinada por otros factores, por ejemplo: competencia interespecífica, más que por temperaturas altas. Por su lado, Tanner et ál. (1998) menciona que la suministro de nutrientes y otros factores tales como la saturación del suelo también son controlados por la temperatura y la precipitación, que pueden ser responsables de limitar el crecimiento y distribución de bosques montanos tropicales, y que la reducción de temperatura del aire y el incremento de humedad con altitud son en parte responsables de bajas tasas de descomposición de materia orgánica en altas montañas tropicales (Grubb 1977). Otros autores, como Cavieres y Piper (2004) mencionan que en un gradiente altitudinal también existe un aumento en los niveles de radiación solar y velocidad del viento hacia mayores altitudes, variaciones que podrían ser importantes en la determinación del límite arbóreo.

Así, la respuesta de las plantas a la temperatura puede ser subdividida como: a) sensibilidad del metabolismo primario en temperaturas normales; b) efectos del estrés en temperaturas anormales; y c) respuestas de control (Etherrington 1976).

3.2.2 Factores que influyen en la distribución de especies

La distribución geográfica de una especie es el conjunto de localidades donde ésta ha sido registrada, ya sea mediante la colecta de especímenes o la observación. Un área de distribución geográfica, en cambio, es el área con mayor probabilidad de que una determinada especie este presente (Bousquets y Morrone 2001).

Dos etapas definen los límites de tolerancias de los organismos: primero, las especies se aclimatan fisiológicamente a algunos factores ambientales (por ejemplo: límites de temperatura) y segundo, la tolerancia a un factor ambiental dependerá de los niveles de otros (Krebs 2003).

Gasto (1980) menciona que algunas especies no se desarrollan en un determinado lugar porque no toleran las temperaturas mínimas o porque la intensidad luminosa es muy alta, o porque la concentración salina es superior a la tolerancia de la especie, o por cualquier otra

razón. Desde el punto de vista individualista la distribución de especies está regulada por los límites de tolerancia fisiológica de algún factor ambiental. La simple cuantificación de los factores ambientales de donde la especie vive y donde está ausente, permitiría identificar el factor regulador de la distribución de esa especie en diferentes hábitats.

Begon et ál. (1990) manifiestan que las variaciones en temperatura que son encontradas en la naturaleza y sus efectos, juntos definen la distribución y abundancia de los organismos. Clasifica las variaciones en siete principales tipos: altitudinal, latitudinal, continental, estacional, diurna y microclimática. Así mismo, menciona que las montañas ofrecen una gama de condiciones para el crecimiento de las plantas, y dos de estos, altitud y humedad, pueden ser particularmente importantes en determinar la distribución de las diversas especies de árboles.

Para Krebs (2003) los factores que limitan la distribución de organismos suelen ser la dispersión, factores físicos (temperatura, luz, estructura del suelo, fuego, corrientes, etc.) y químicos (agua, oxígeno, salinidad, pH, nutrientes del suelo, etc.). La temperatura puede actuar en cualquier etapa del ciclo vital y limitar la distribución de una especie a través de sus efectos en: a) supervivencia, b) reproducción, c) desarrollo de organismos jóvenes y, d) competencia con otras formas cerca de los límites de tolerancia de temperatura (o predación, parasitismo, enfermedades).

Holdrige (1987) señala que la distribución de la biodiversidad en nivel de tipos de comunidad natural en relación con la variación ambiental, están dados por factores macroclimáticos como: temperatura, precipitación y evapotranspiración potencial, que rigen el ambiente.

El límite de la vegetación arbórea es un ejemplo de las limitaciones del área de distribución. El viento, la temperatura y la humedad son los factores principales de los que depende tal límite en las regiones montañosas. Estos límites inferiores de distribución altitudinal de las especies en las zonas montañosas suelen depender de la humedad (Krebs 2003). Dansereau (1957) indica, que la influencia de la altitud en la distribución de especies y su comportamiento se refleja fuertemente en la zonificación altitudinal de la vegetación en su

conjunto. Las zonas son ordenadas en un patrón que puede ser comparado con la distribución altitudinal. Clarke (1963) señala que las temperaturas mínimas que limitan la supervivencia y la cantidad mínima de calor necesaria para la reproducción y desarrollo, determinan la existencia de límites en la distribución hacia grandes latitudes. Así mismo, indica que la dispersión geográfica de cada especie está determinada por la acción selectiva de las fuerza exteriores.

En contraste con la cobertura vegetal de áreas altas, la vegetación de bajura se distribuye a lo largo de gradientes latitudinales y los factores que determinan la presencia de un tipo u otro de vegetación son las diferencias de precipitación y en la extensión temporal del periodo de sequia, y no las diferencias de temperatura.

Otros de los factores que determinan la variación en la distribución y abundancia de las especies son los factores edáficos. Este tipo de estudio demuestra que tanto a escalas espaciales grandes (cientos de km²) como pequeñas (de menos de una hectárea), en los bosques de tierra firme es común observar una estrecha relación entre la distribución de las plantas y los factores edáficos (tipo de suelo, posición topográfica y grado de pendiente) (Clark 2003).

De manera general, una de las principales características de las comunidades naturales, principalmente de los bosques húmedos tropicales, es su *heterogeneidad*, la cual no se distribuye al azar. Es sabido, que las grandes diferencias de clima y suelo que existen en las latitudes bajas originan una gran diversidad de tipos de bosques, según su composición, diversidad y valor económico, por lo que “el bosque tropical” como forma de vegetación uniforme no existe (Lamprecht 1990). Por tanto, la distribución mundial de la biodiversidad se encuentra correlacionada con las pautas mundiales de temperaturas y precipitaciones, entre otros factores (IPCC 2002).

3.2.3 *Relación rasgos funcionales con cambios en altitud*

Muchos estudios han mostrado que las plantas modifican su morfología a lo largo de gradientes altitudinales como estrategia para mitigar las condiciones climáticas limitantes

(Filella y Peñuelas, 1999, Rundel et ál. 1994, Körner, 2003). Dentro de estas modificaciones, una de las más comunes son la reducción significativa en el tamaño foliar y área foliar específica (AFE) (Sun et ál. 2006, y Cavelier 1996) con un incremento en la altitud, causado por la temperatura del aire a lo largo de un gradiente altitudinal. Crawley (1986) señala que las plantas de ambientes extremadamente fríos (por ejemplo, bosques montanos) exhiben un número común de rasgos como: a) las hojas tienden a ser más pequeñas, de larga vida y color oscuro (una acumulación de pigmentos de antocianina en las hojas que les permite obtener calor rápidamente, porque hojas de color oscuro absorben más radiación), y b) los tejidos de las hojas pueden alojar hielo intercelular sin daños; c) presentan hojas escleromórficas ("pachyphylls"³, Grubb 1986) o mesófilas (Tanner y Kapos 1982, Sugden 1985). Las hojas escleromórficas son por lo general gruesas, con valores bajos de área foliar específica ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), de textura coriácea y baja concentración de nutrientes por unidad de pesos debido a la acumulación de compuestos de carbono (Medina 1984). En contraste, las hojas "mesófilas" son relativamente delgadas y con concentraciones mayores de nutrientes foliares por unidad de peso seco. El escleromorfismo está asociado a otras características foliares como la longevidad y las bajas tasas de crecimiento (Chapin 1980, Grubb 1986) rasgos que parecen haber sido seleccionados en ambientes oligotróficos (Loveless 1961, 1962, Medina 1984).

A altas temperaturas (por ejemplo, bosques de tierras bajas) las plantas muestran uno o más de los siguiente rasgos: a) hojas que reflejan una alta proporción de la incidencia de radiación (por ejemplo: algunas hojas poseen una gruesa, blanca, pubescencia reflectiva en el momento cuando las temperaturas son altas, pero menos pubescencia, hojas verdes, en temporadas más frescas) y c) tolerancia fisiológica a temperaturas muy altas (Crawley 1986).

Además de la temperatura, otros tres factores pueden ser responsables de la reducción del tamaño de la hoja con incrementos en altitud: 1) un suministro limitado de agua para la conductancia hidráulica de los tallos impondría una reducción en tamaño foliar y índice de área foliar, 2) frecuencia de incrementos de heladas con la altura, donde pequeñas hojas pueden sufrir menos daño por heladas que hojas anchas, y 3) hojas grandes en altas altitudes pueden requerir grandes cantidades de nitrógeno y otros nutrientes que pueden no estar

³ El término "pachyphyll" fue introducido por Grubb (1974) para describir las características anatómicas de hojas de bosques montanos tropicales, y para distinguir de las "pyncophylls" (Grubb 1986), las densas hojas escleromórficas encontradas en áreas con clima mediterráneo (Cavelier 1996).

disponibles (Cavelier 1996). En efecto, el contenido de nitrógeno por unidad de masa decrece con aumento en altitud (Grubb 1977), reduciendo la expansión foliar, resultando en hojas pequeñas, limitando la capacidad fotosintética de las plantas y provocando una baja productividad a nivel de ecosistemas (Cavelier 1996). Además de un decline en las concentraciones de N por unidad de masa foliar a lo largo de un gradiente altitudinal, también se presenta una alta concentración de lignina y celulosa (Cavelier 1989).

Segun Grubb (1977) y Vitousek (1984) los bosques montanos generalmente tienen un reducido ciclado de nitrógeno (N) (baja concentración de N) y fósforo (P), en comparación con bosques de tierras bajas. La principal razón, son las reducidas tasas de hojarasca y las bajas concentraciones de N y P en hojarasca en bosques con alturas superiores a 1500 msnm (Tanner et ál. 1998); donde la retranslocación del P es alto con aumento de la altitud (Veneklaas 1991, Tanner et ál. 1998). La reducción de las tasas de hojarasca con aumento en altitud es también el resultado de baja calidad del sustrato de la descomposición de hojarasca (Cavelier 1996). Para Longe et ál. (1994) la disponibilidad de N y P está a menudo asociada con rápidos cambios en humedad disponible.

En cuando a densidad de madera (DM), Chave et ál. (2006) menciona que está decrece con un aumento en altitud y presenta diferencias significativas entre las regiones geográficas de baja altitud; variaciones que a nivel de comunidad puede ser explicada en parte por la respuesta plástica a los ambientes donde se desarrollan las especies (Woocock y Shier 2003, Koubaa et ál. 2000). Barajas-Morales 1987, Wiemann y Williamson 1989a,b, Hacke et ál. 2001, Meinzer 2003, encontraron que la densidad de madera es baja en ambientes tropicales húmedos y alta donde las condiciones eran más secas y/o más frías, que se piensa es una adaptación a la sequía. Condiciones similares fueron encontradas por Parolin et ál. (1998) donde menciona que altas densidades de madera son a menudo encontradas en ambientes con baja luz y baja fertilidad del suelo.

3.2.4 Cambio climático global

Evaluaciones científicas sugieren que el promedio global de temperatura incremento en un 0.5 °C durante el siglo pasado y se espera que continúe incrementado en una cantidad

adicional de 1.4 °C a 5.8 °C para finales del siglo 21. Estas variaciones de temperatura no son uniformes ni en tiempo ni en espacio, pero su efecto conjunto ha empezado a inducir cambios en múltiples fenómenos biofísicos, especialmente, en el comportamiento de los distintos ecosistemas (Karl y Trenberth 2005). Centro América también ha experimentado una tendencia a un aumento significativo en las tasas de 0,2 °C/década para temperatura máxima y 0,3 °C/década para temperatura mínima, lo que significa una tendencia positiva de 0,1 °C/década en rangos de las temperaturas diurnas (Ramírez 2005). Según Aguilar et ál. (2005), en un reciente análisis de los índices regionales para la identificación del cambio climático con base en series de datos de los años 1961-2003, llegaron a la conclusión de que la zona está siguiendo una tendencia al calentamiento, y que el porcentaje anual de días cálidos y noches ha aumentado significativamente en un 2,5% y el 1,7% por década, respectivamente, a la inversa el número de días fríos y noches tiene una disminución en una tasa de -2,2 % y - 2,4 %, y donde la precipitación promedio regional muestran una tendencia a disminuir.

Tendencias positivas en el aumento de los patrones de temperatura que apoyan la idea del calentamiento global en las últimas décadas, fueron reportados por Gómez y Fernández (1996) y Alfaro (2000) para Costa Rica. Más tarde, Amador et ál. citado por Ramírez (2005), comparando cambios de temperaturas media extremas diarias y desviación estándar entre los años sesenta, setenta y años ochenta para Costa Rica y Honduras, mostraron que las temperaturas mínima y máxima no presentan pautas homogéneas entre distintas zonas geográficas en estos países.

3.2.5 Impacto del cambio climático en ecosistemas

Los ecosistemas de montaña cobran en la actualidad una mayor importancia al considerar que el cambio climático afectará de manera especial a los ecosistemas montanos a nivel mundial. Al estar limitados en términos de temperatura (condicionados a bajas temperaturas) y disponibilidad de espacio, estos ecosistemas son especialmente susceptibles al calentamiento global por su alta biodiversidad, a lo que se suma el hecho de que el calentamiento en los trópicos se ve amplificado con la altitud (Beniston et ál. 1997, Cuesta et ál. 2008, Flores 1992).

Se espera que el cambio climático afecte el funcionamiento, la composición y estructura y distribución de los ecosistemas, junto a sus especies constituyentes y recursos genéticos (Noss 2001, Robledo y Forner 2005, IPCC 2007). De hecho, ya se empiezan a observar cambios en las poblaciones, en sus rangos de distribución, composición, estructura, funcionamiento (en la descomposición, ciclos de los nutrientes, flujos del agua, composición de las especies e interacciones de las especies), cambios en la productividad del ecosistema por la limitación de disponibilidad de nutrientes, alimento y otros recursos importantes y, desplazamientos altimétricos y/o altitudinales de comunidades o de ecosistemas debidos a cambios en el clima (McCarty 2001, Broennimann et ál. 2006, Thuiller et ál. 2006, Araújo et ál. 2005a,b, Pearson y Dawson 2003, Bakkenes et al. 2002, IPCC 2002, Hansen et ál. 2001).

Según el 5to. Congreso Mundial de Parques, realizado en Durban, Sud África en el 2003, especialistas de todo el mundo advirtieron que el cambio climático está deteriorando los espacios naturales protegidos. Estos rápidos cambios están dando como resultado la pérdida de especies raras o amenazadas y movimientos de especies fuera de sus fronteras.

Estudios realizados en Costa Rica muestran que habrá un ascenso de los límites altitudinales de los bosques, posiblemente, causando la desaparición de la actual flora y fauna. Halpin y Smith (1991) identifican tres tipos de cambios en estas áreas de acuerdo a zonas ecoclimáticas en Costa Rica a partir de cuatro Modelos de Circulación General GCM (UKMO, GISS, OSU, y GFDL). El primer cambio es una fuerte tendencia hacia el desplazamiento de montaña y zonas subalpino por tipos de clima más cálidas pre-montano. El segundo cambio, un potencial estrés térmico en la vegetación, y el tercero es un cambio en todos los niveles de altitud hacia tipos de clima más cálido. Tosi et ál. (1992), en su estudio concluyeron que con un aumento de 2.5 °C un 44% del territorio forestal de los bosques de Costa Rica sufrirá cambios en sus Zonas de Vida, y que con un aumento de 3.5 °C los cambios afectarán a un 60% del territorio. El estudio reveló que las Zonas de Vida Bosque Seco Tropical, Bosque Pluvial Montano y el Paramo desaparecerán. Los dos escenarios se asumen ocurrirían de manera progresiva hasta alcanzar un máximo impacto en alrededor de los años 2060.

La resistencia de los ecosistemas frente a estos cambios depende significativamente del potencial de migración y dispersión de las especies y sus poblaciones, su diversidad y viabilidad genética, y su tolerancia a los cambios en el clima (Kappelle et ál. 1999).

3.2.6 Impacto del cambio climático en la biodiversidad

El cambio climático está considerado como una de las principales amenazas a la biodiversidad, tanto de las especies como de los ecosistemas, especialmente en el caso de aquellas especies que necesitan una gama climática limitada y/o un hábitat bastante restringido (IPCC 2002).

Esta variación climática afecta directamente a las funciones de los organismos individuales (por ejemplo, el crecimiento y comportamiento) y modifica poblaciones (por ejemplo, el tamaño y la estructura) (IPCC 2002), e influye en la distribución de especies en zonas de montaña de debido a la alta proporcionalidad de especies de rango restringido que conforman estos ecosistemas (Cuesta et ál. 2008). Holt (1990) y Peterson et ál. (2001) mencionan que en la escala de especies, tres respuestas generales podrían ocurrir debido a las anomalías climáticas: desplazamiento, adaptación (ya sea en términos de cambios evolutivos o adaptaciones fisiológicas) o extinción local (Cuesta et ál.2008). Por ejemplo, desplazamientos abruptos en la distribución de especies pueden resultar en altas tasas de extinción así como importantes modificaciones en la fenología y fisiología de las especies (Parmesan y Yohe 2003).

Según el IPCC (2007), entre el 20% y el 30% aproximadamente de las especies consideradas hasta la fecha estarán probablemente más amenazadas de extinción si el calentamiento promedio mundial aumenta. Si el promedio de la temperatura mundial aumentara en más de 3,5 °C, las proyecciones de los modelos indican que podrían sobrevenir extinciones masivas (entre el 40% y el 70% de las especies estudiadas) en todo el mundo. Registro de fósiles muestran que el ritmo máximo con la cual varias especies vegetales migran a áreas más apropiadas va desde 0.04 km/año para las más lentas, y hasta de 2 Km/año para las más rápidas. Sin embargo, el cambio proyectado en la temperatura superficial de muchas partes del mundo puede requerir que las especies vegetales migren a ritmos aún más rápidos

(1.5 a 5.5 Km/año o alrededor de 1 a 1.3 millas/año). Así, puede que muchas especies no sean capaces de moverse lo suficientemente rápido para prosperar. Además, a medida que desaparezca la vegetación nativa en las áreas más afectadas por el cambio climático como en los bosques de latitudes septentrionales, ésta probablemente sea remplazada por especies de crecimiento rápido que a menudo no son nativas. Estas especies producen, por lo general, menos madera, suministran forraje de menor calidad para los animales domésticos, aportan menos alimento para los animales salvajes y ofrecen un hábitat pobre para los animales nativos (PNUD 2002).

Es posible una mayor probabilidad de extinciones locales para las especies que tienen una distribución restringida (por ejemplo endémicas). Es decir, las especies que ocupan un área marginal con relación a su nicho en un área determinada serán las más vulnerables a cambios climáticos futuros (por ejemplo la desaparición del nicho climático). Por el contrario, especies que ocupan un nicho coincidente (por ejemplo aquellas especies con distribuciones amplias) con las condiciones prevalecientes en la región se verán probablemente menos afectadas (Thuiller et ál. 2005).

Otros efectos importantes son las alteraciones en la fenología de muchas especies por ejemplo: la floración anticipada y la extensión de la época de crecimiento de algunas plantas vinculadas a variables climáticas (IPCC 2007), tales como las temperaturas máximas o mínimas o el número de días en que se registra cierta temperatura; algunas especies se tornarán más vulnerables a depredadores, enfermedades y especies invasoras para las cuales no han desarrollado una defensa natural (UICN 1999); migración de especies hacia áreas de mayor elevación, lo que dada la limitada disponibilidad de tierra apropiada y debido al rango restringido de la mayoría de especies, podría resultar en una eventual desaparición de algunos ecosistemas montanos (Beniston et ál. 1997, Parmesan 1996) y, cambios en los periodos de fructificación de algunas plantas (Bazzaz 1998).

Un estudio llevado a cabo por Clark (2004) en el bosque muy húmedo tropical de la Estación Biológica La Selva de la Organization for Tropical Studies (OTS) en Costa Rica, revela que los árboles están creciendo menos y produciendo más dióxido de carbono (aumento en la respiración), producto del aumento en la temperatura que dificulta el proceso de

fotosíntesis. Tal como lo sugiere Arellano (2006) quien menciona, que cualquier modificación del balance CO_2/O_2 atmosférico repercute directamente en la fotosíntesis, se frena esta actividad y el sistema de enzimas responden con una aclimatación fotosintética.

En términos generales, se puede afirmar que el cambio climático afectará la vida silvestre, a algunas especies más que a otras. Las especies consideradas hoy como amenazadas o en peligro de extinción serán las primeras candidatas a desaparecer por tan lamentable fenómeno (Alpizar 2008).

3.3 Materiales y métodos

3.3.1 Área de estudio

El Corredor Biológico Volcánica Central – Talamanca (CBVC-T) se encuentra en Costa Rica entre las coordenadas CRTM (Costa Rica Transverse Mercator) X= 517421 – 569101 Longitud y Y= 1115350 – 1075990 Latitud (Canet 2008), provincia de Cartago, cantón Turrialba. Forma parte de la estrategia de conectividad del Área de Conservación de la Cordillera Volcánica Central (ACCV), iniciativa elaborada en el año 2000 como una propuesta participativa entre las comunidades de Turrialba, Jiménez y el Proyecto de Corredor Biológico Mesoamericano (ACCV 2000). El objetivo principal del corredor es: “restablecer y mantener la conectividad biológica entre las reservas de biósfera Cordillera Volcánica Central y La Amistad, mejorando la calidad ambiental del entorno y contribuyendo así, a elevar la calidad de vida de las personas que se encuentran en este corredor biológico” (Canet 2008).

Con una extensión de 114.451,46 ha, el CBVC-T presenta siete zonas de vida y cuatro transiciones distribuidas en cuatro pisos altitudinales: Basal, Premontano, Montano bajo y Montano. La zona de vida mejor representada corresponde al Bosque muy húmedo Premontano (bmh-P) y el Bosque muy húmedo Montano bajo (bmh-Mb). El tipo de cobertura predominante en este corredor es el bosque natural con un 52%, principalmente secundario, seguido por pasto arbolado (24%) y en menor porcentaje el café (8%) (Canet 2008). Su

topografía se caracteriza por terrenos en su mayoría fuertemente ondulados, con pendientes entre 30 y 60% y con un rango altitudinal que va desde los 339 msnm en el distrito de Peralta hasta los 3340 msnm en el Volcán Turrialba. Sus suelos son de los órdenes Entisoles, Inceptisoles y Ultisoles, de relieves pronunciados y fuertes pendientes; son suelos derivados de cenizas volcánicas, profundos, de buena permeabilidad, ricos en materia orgánica y fértiles (Canet 2008).

Presenta una variedad climática influenciada por el sistema de vientos alisios que incursionan por la vertiente del Caribe y que aportan el total de humedad que se distribuye en toda la Cordillera Volcánica Central. Presenta precipitaciones que oscilan entre los 2500 mm hacia el pacífico y 5500 mm en el sector atlántico, con una humedad relativa del 88,1 % (Canet 2008). Entre los meses de mayo y diciembre se concentran los índices más altos de precipitación, siendo diciembre el mes más lluvioso del año; por otro lado hay cuatro meses secos (de enero a abril) en donde marzo se reporta como el mes más seco del año (Brenes 1976, Rodríguez et ál. 2002, Canet 2008). En cuanto a la temperatura, el promedio anual registrado es de 21,8 °C con máximas de 27,5 °C y mínimas de 18 °C (Canet 2008). Los meses más cálidos se dan entre abril y octubre, mientras que los meses más fríos corresponden a diciembre, enero y febrero (Canet 2008).

Como parte de los esfuerzos para la conservación y sostenibilidad del corredor, Murrieta (2006) realizó la identificación y caracterización de tipos de bosque natural, como parte de una propuesta de red de conectividad estructural ecológica para el corredor. Identificó 5 tipos de bosques: nombrados como de *Clarisia biflora*, *Ocotea nicaragüenses* y *Rollinia pittieri* (Bosque 1); *Vismia macrophylla*, *Vochisia allenii* y *Miconia punctata* (Bosque 2); *Hampea appendiculata*, *Cecropia obtusifolia* y *Conostegia rufescens* (Bosque 3), *Croton draco*, *Citharexylum caudatum* y *Cecropia peltata* (Bosque 4) y *Croton shiideanus*, *Alfaroa costaricensis* y *Abarema idiopoda* (Bosque 5).

El corredor cuenta con un Comité de Gestión integrado por representantes de la Asociación de Productores Orgánicos (APOT), junto con otros socios estratégicos como el CATIE, el ICE y el MINAET. Estas organizaciones se encargan de promover la

investigación, generar conocimiento y acciones para el manejo de recursos naturales y promover la educación ambiental en las comunidades del corredor (Canet 2008).

3.3.2 Fases para el desarrollo del estudio

El presente estudio se dividió en las siguientes fases:

- 1) Identificación de Tipos Funcionales de Plantas (TFPs)
- 2) Estimación de Índices de Diversidad Funcional (IDF) y Media Ponderada de la Comunidad (MPC).
- 3) Compilación de variables bioclimáticas (BIOs)
- 4) Determinación de relaciones entre TFPs, IDF y MPC con variables bioclimáticas.

3.3.3 Identificación de Tipos Funcionales de Plantas (TFPs)

Los tipos funcionales de plantas (TFPs) se definieron con base en siete rasgos funcionales (área foliar, AF; área foliar específica, AFE; contenido foliar de materia seca, CFMS; fuerza física de las hojas, FFH; densidad de madera, DM; contenido foliar de fósforo, P; y contenido foliar de nitrógeno, N) medidos para 106 especies ≥ 10 cm de dap encontradas como dominantes (Cornelissen et ál. 2003) dentro de las 38 parcelas de 50 m x 50 m ubicadas en bosques secundarios del CBVCT (para más detalles ver Bermeo 2010). El criterio para la selección de las especies fue el siguiente: para cada una de las 38 parcelas se calculó el área basal por especie. Las especies fueron ordenadas por parcela de acuerdo al área basal mostrado y para cada una se calculó un porcentaje de área basal con respecto al total. Posteriormente se identificaron por parcela las especies que en conjunto sumaran el 75% del área basal y se elaboró una lista única para este grupo de especies considerando el total de 38 parcelas. Finalmente, utilizando el análisis de conglomerados con el método de agrupamiento de Ward y distancia Euclídea como la medida de similitud (Bermeo 2010) se identificaron los grupos (Bermeo 2010).

Para esta investigación, además de los TFP encontrados por Bermeo (2010), se definió un tipo funcional adicional *a priori*, por presentar características fisionómicas y fisiológicas

únicas, diferentes a las otras especies muestreadas. Este grupo estuvo conformado por los helechos arborescentes *Sphaeropteris brunei* y *Alsophila cf. erinacea*. Todos los grupos funcionales fueron ponderados por su número de individuos (*N*) y área basal (*G*) por parcela⁴, y estos valores fueron relacionados con las variables climáticas seleccionadas.

3.3.4 *Compilación de variables bioclimáticas (BIOs)*

Se recopiló un conjunto de 19 variables bioclimáticas actuales de la base de datos mundial WorldClim (<http://www.worldclim.org/bioclimate.htm>), a una resolución espacial de 1 km² (Hijmans et ál. 2005), derivadas de valores mensuales de temperatura y precipitación, interpoladas de una base global de estaciones meteorológicas usando latitud, longitud y elevación como variables independientes (Hijmans et ál. 2005) (Cuadro 15).

Estas variables bioclimáticas (BIOs) representan las tendencias anuales (por ejemplo, la temperatura media anual, la precipitación anual), la estacionalidad (por ejemplo, rango anual en temperatura y precipitación) y factores ambientales extremos o limitados (por ejemplo, la temperatura de los meses más fríos y más calientes y, la precipitación de los cuartos con mayor humedad y más secos. Un cuarto es un período de tres meses (1 / 4 de todo el año).

Cuadro 15. Cuadro de interpretación para 19 variables bioclimáticas utilizadas en modelos de relación lineal

Código	Definición y unidades	Interpretación y cálculo
BIO1	Temperatura media anual (°C)	promedio de las temperaturas registradas en un período de tiempo
BIO2	Rango de temperatura media diurna (°C)	(media mensual de (temp. máxima-tem.mínima))
BIO3	Isotermalidad (°C)	Se estima como: (bio2/bio7)*100
BIO4	Estacionalidad de la temperatura (°C)	(desvió estándar *100)
BIO5	Temperatura máxima del mes más caliente	
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío (°C)	
BIO7	Rango de temperatura anual (°C)	Se estima como la diferencia

⁴ Las ponderaciones se hicieron calculando valores relativos de estas variables por TFP por parcela, y se denotan en el texto como *MFP* y *GTFP*

		entre: bio5-bio6
BIO8	Temperatura media del cuarto más húmedo (°C)	
BIO9	Temperatura media del cuarto más seco (°C)	
BIO10	Temperatura media del cuarto más caliente (°C)	
BIO11	Temperatura media del cuarto más frío (°C)	
BIO12	Precipitación anual (mm)	
BIO13	Precipitación del mes más húmedo (mm)	
BIO14	Precipitación del mes más seco (mm)	
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (mm)	variabilidad del reparto pluviométrico a lo largo del año (coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación del cuarto más húmedo (mm)	
BIO17	Precipitación del cuarto más seco (mm)	
BIO18	Precipitación del cuarto más caliente (mm)	
BIO19	Precipitación del trimestre más frío (mm)	

Las 19 variables bioclimáticas fueron estimadas para cada una de las 38 parcelas de bosque secundario establecidas en los bosques secundarios del corredor (Murrieta 2006, Bermeo 2010).

Para conocer como estaban correlacionadas las variables bioclimáticas entre sí, y evitar que dos o más variables explicativas fuertemente interrelacionadas generen la misma información (supuesto de colinealidad) en los modelos de regresión lineal, se realizó un análisis de conglomerados, con distancia correlación de Pearson, con el método encadenamiento promedio.

3.3.5 Selección de TFPs, IDF y MPC relacionados con variables bioclimáticas

Los TFPs, IDF (13 en total) y MPC, ponderados por el número de individuos (N) y área basal (G) por parcela, se sometieron a un análisis de correlación de Pearson (r)⁵ con las variables bioclimáticas, con el objetivo de determinar cuáles TFPs, IDF y MPC estaban más correlacionadas con las BIOs y podrían anticipar mejor los cambios esperados a nivel de comunidad. Se eligieron todos los tipos funcionales, índices y MPC que presentaron el mayor

⁵ La Correlación de Pearson, permite medir el grado e intensidad de asociación lineal entre variables.

número de correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$) con las variables bioclimáticas.

Luego para determinar cuáles variables bioclimáticas (BIOs) están determinando cambios en la densidad, composición, estructura y diversidad funcional en estas comunidades vegetales del CBVC-T, se realizaron análisis de regresión lineal simple con cada TFP, IDF y MPC seleccionado, donde cada TFP, IDF y MPC fueron las variables respuesta y las BIOS las variables regresoras.

La selección de variables regresoras finales para cada uno de los modelos se realizó a través del método automático Stepwise con un p -valor 0.15. Este método comienza incluyendo todas las variables bioclimáticas (19 en total) en el modelo, las mismas que ya introducidas en el modelo se eliminan de ella cuando no producen un F^6 estadístico significativo. El método termina cuando ya no hay más variables candidatas a ser incluidas o eliminadas. Sin embargo, aunque el método de selección de modelos utilizado, supone eliminar variables regresoras que están ocasionando colinealidad o inestabilidad, fue necesario revisar cada uno de los modelos de regresión simples para confirmar que la relación de la pendiente (positiva o negativa) de alguna variable regresora no fuera causa de un efecto de colinealidad ó producto de valores extremos; apoyado del análisis de conglomerados entre BIOS. Este procedimiento se realizó para cada una de las variables respuestas (TFP, IDF y MPC).

El resultado final de cada modelo permitió identificar cómo los cambios de la variable predictora (BIOs) afectan la variable respuesta (TFP ponderados, IDF, MPC). Finalmente, los TFP, IDF y MPC que presentaron problemas de normalidad se transformaron a logaritmo natural, este fue el caso para: NTFP5, NTFP6, GTFP5, GTFP6, NMPC_CFMS, GMPC_AFE, GMPC_N. Todos los análisis fueron realizados con el programa estadístico InfoStat (InfoStat 2004).

⁶ Función de distribución acumulada ó simplemente función de distribución de una variable aleatoria x .

3.4. Resultados

3.4.1 Identificación de los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs)

Con base en los rasgos funcionales de las 106 especies seleccionadas, y utilizando el análisis de conglomerados con el método de agrupamiento de Ward y distancia Euclídea como la medida de distancia, se construyó un dendrograma que muestra la asociación entre especies en seis grupos claramente identificados (Figura 7). Las especies agrupadas dentro de los seis TFPs pueden ser consistentemente asociadas con estrategias adquisitivas (alta AFE, bajo CFMS, baja DM, hojas con altos contenidos de nitrógeno y fósforo) como elementos clave de un síndrome de uso, retención y liberación de recursos; y conservativas (baja AFE, alta DM, alta CFMS y bajos contenido de nitrógeno y fósforo foliares) propio de especies que conservan y retienen recursos. La interpretación de los valores promedio de rasgos en los seis grupos permitió caracterizar los TFP formados.

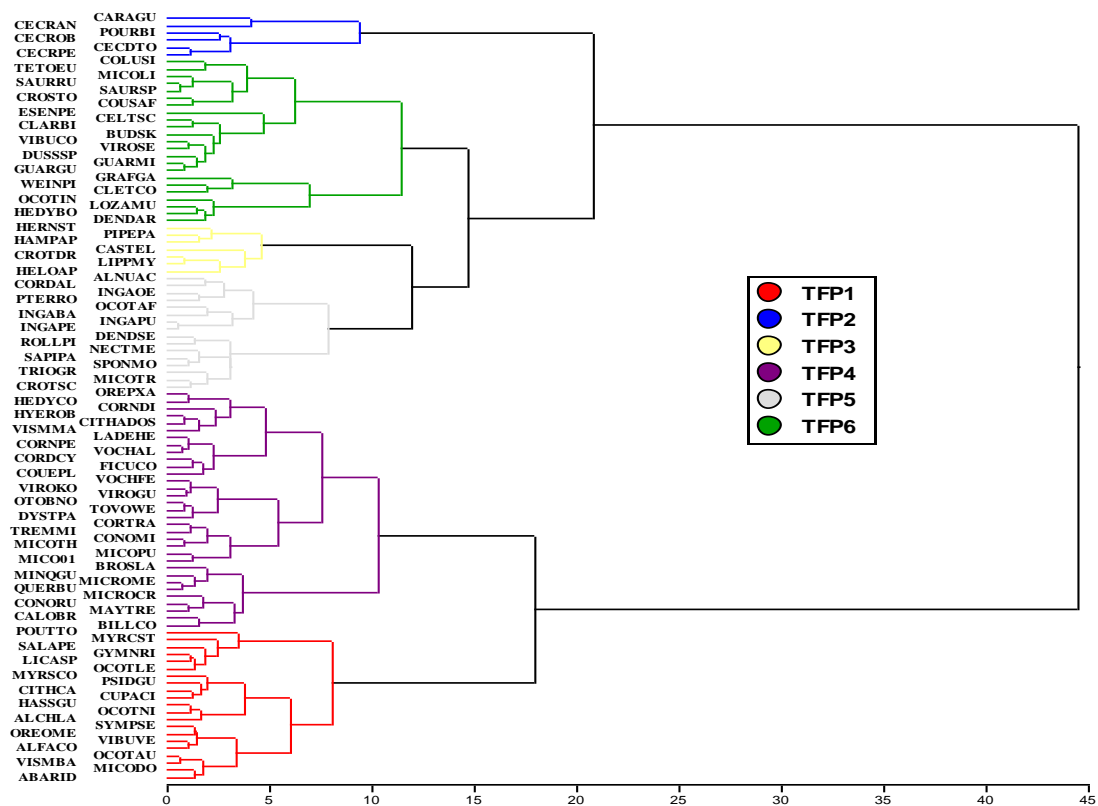


Figura 7. Dendrograma basado en el método de Ward, distancia Euclídea, con 106 especies a partir de rasgos foliares (AFE, AF, CFMS, FFH, N y P) y de tallo (DM).

A nivel de distribución de las especies en los tipos funcionales de plantas, los TFP1 y TFP4 están más relacionados con rasgos de tipo conservativo (baja AFE, alta DM, bajo contenido foliar de N y P), a diferencia de los TFP2, TFP3 y TFP5 donde predominaron especies asociadas con estrategias de tipo adquisitivas (alta AFE, baja DM, alto contenido foliar de N y P). El TFP6, compuesto por una combinación de especies con estrategias adquisitivas-conservativas, se distingue del resto de los tipos funcionales. Estas estrategias resultan claves a la hora de evaluar los cambios en la diversidad funcional de las plantas, ya que afectan el valor, rango y abundancia relativa de los rasgos funcionales de plantas en los ecosistemas del corredor biológico (Bermeo 2010).

Un séptimo grupo funcional se definió a priori, llamado TFP7, conformado por dos especies de helechos arborescentes (*Sphaeropteris brunei* y *Alsophila* cf. *erinacea*), característicos de hábitats de bosque en sucesión temprana, y que poseen una extraordinaria capacidad de crecimiento y regeneración natural, lo que le posibilita colonizar de manera rápida grandes áreas despejadas o que ha estado expuestas a perturbación. Son además especies muy eficientes en la captura y utilización de radiación solar, en ambientes asociados con altos niveles de perturbación (Durand y Goldstein 2001). Por sus características fisionómicas y fisiológicas las hace propia de especies adquisitivas.

3.4.2 Compilación de variables bioclimáticas (BIOs)

La base de datos de las 19 variables bioclimáticas estimadas espacialmente en grids, se derivan de la interpolación de datos promedio mensuales de precipitación total mensual y temperatura media mensual, mínima y máxima. Los valores de temperatura están dados en °C*10 (BIO1 a BIO11) y precipitación en mm (BIO12 a BIO19). Los valores multiplicados por 10 se deben más a una facilidad de almacenamiento de los datos que se guardan como valores enteros (con 0.1°C de precisión) en capas raster para no perder los decimales (Hijmans et ál. 2005) (Cuadro 16).

Entre las variables bioclimáticas se observó que los valores medios más altos están representados en la BIO4 y BIO12 y las medias más bajas en la BIO3 y BIO15. La mayor variabilidad se presentó en las variables BIO6, BIO14 y BIO18, y la menor variabilidad en las

BIO7 y BIO13; estas últimas menos variables (Cuadro 2). Esto sugiere, que sobre un gradiente altitudinal amplio como el representado en el CVBC-T hay una considerable variación ambiental que define las áreas de distribución y permite a los organismos hacer más atractiva las condiciones de adaptación en una determinada altitud.

Cuadro 16. Estadística descriptiva de cada variable bioclimática para 38 parcelas de muestreo

Variable	Media	DE	CV	Mín	Máx	Mediana
BIO1	187.49	27.54	14.69	117	227	201
BIO2	94.06	6.46	6.87	75	103	96
BIO3	82.18	1.23	1.49	78	84	83
BIO4	598.15	45.86	7.67	502	666	607
BIO5	245.53	31.91	13	164	288	261
BIO6	131.85	25.17	19.09	68	171	143
BIO7	113.68	7.19	6.33	96	125	116
BIO8	184.06	27.43	14.9	121	229	194
BIO9	189	29.31	15.51	115	231	203
BIO10	194.1	28.5	14.68	123	236	208
BIO11	178.91	27.35	15.29	108	219	192
BIO12	3092.51	261.59	8.46	2266	3387	3169
BIO13	367.44	28.78	7.83	307	401	366
BIO14	105.68	21.48	20.32	39	146	108
BIO15	33.76	6.25	18.51	24	50	34
BIO16	1023.22	91.65	8.96	861	1134	1021
BIO17	380.44	67.56	17.76	173	497	391
BIO18	631.84	136.78	21.65	466	810	563
BIO19	741.88	146.5	19.75	326	958	724

BIO: variables bioclimática; DE: desviación estándar; CV: coeficiente de variación; Mín: valor mínimo; Máx.: valor máximo.

El análisis de conglomerados para las 19 variables bioclimáticas con distancia correlación de Pearson y un criterio de corte en la distancia 0.55, mostró la formación tres grandes grupos bien definidos. Las BIOS 16, 13 y 12 forman un primer grupo, las BIOS 15, 19, 17, 14, 3 forman un segundo grupo y las BIOS 4, 18, 7, 2 8, 6, 5, 10, 9, 11 y 1 forman el tercer grupo. Se observó también que las BIOS más similares entre sí son las que menor distancia presentan, en este caso 17 y 14, relacionadas a precipitación, y 8, 6, 5, 10, 9, 11 y 1, relacionadas a temperatura; este último grupo se puede considerar de mayor redundancia (distancia más próxima a cero), o sea que tienen un valor predictivo muy similar. Las variables

que mostraron mayor distancia ó mayor independencia son la BIO3, seguida de BIO4 y BIO12 (Figura 8). Esta poca variación que existe entre variables agrupadas por el dendrograma (por ejemplo 8, 6, 5, 10, 9, 11 y 1) también puede ser atribuida **a)** porque como se mencionó anteriormente las 19 variables bioclimáticas se derivan de la interpolación de datos medios mensuales de precipitación total mensual y temperatura media mensual, mínima y máxima ó **b)** que subconjuntos de parcelas se ubican dentro de un mismo grid de resolución de 1 km², lo que hace que estas parcelas compartan los mismos valores para las 19 variables bioclimáticas. Esto podría suponer efectos de colinealidad o estimaciones inestables en los modelos finales de regresión lineal. Sin embargo, esto fue corregido en la formación final de los modelos de regresión.

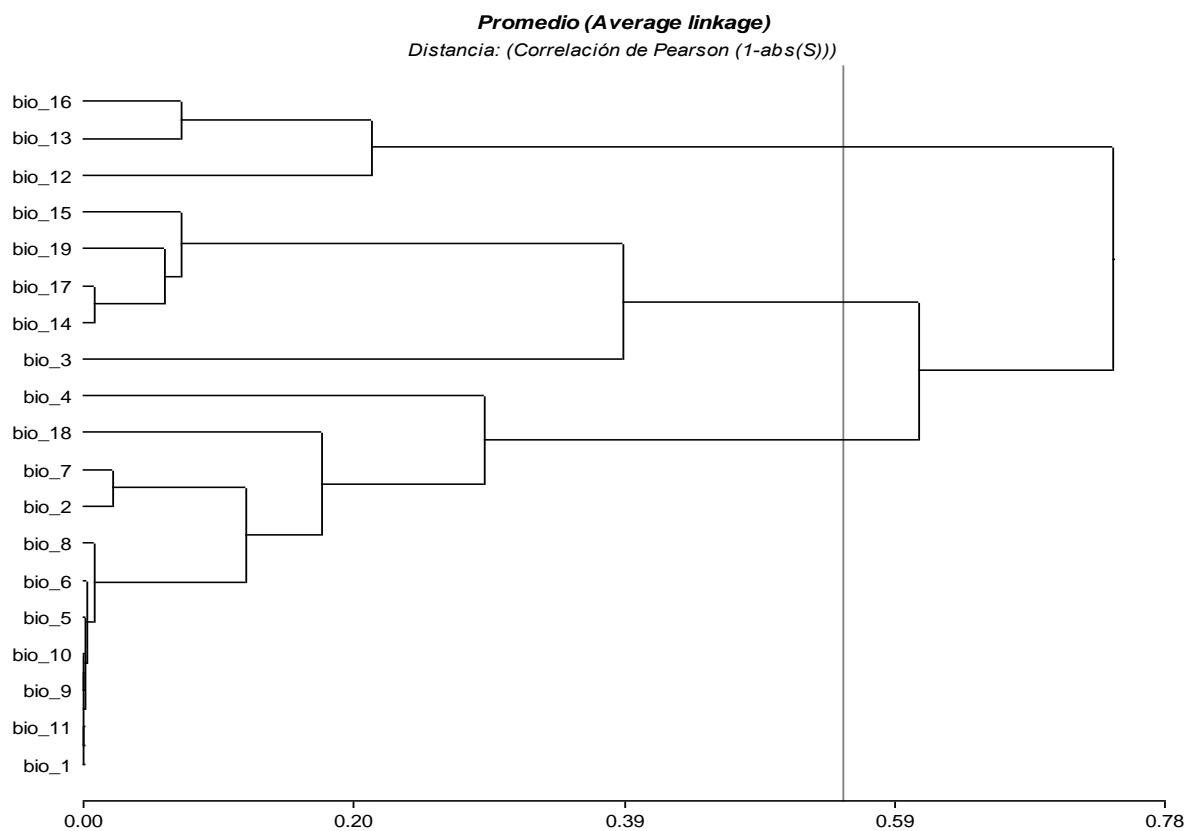


Figura 8. Dendrograma basado en el método de Promedio de linkage distancia Pearson, para 19 variables bioclimáticas.

3.4.3 Selección de TFPs, IDF y MPC relacionados con variables bioclimáticas

Los resultados de la prueba de correlación de Pearson para los TFP, IDF Y MPC con BIOs, mostraron que los tipos funcionales *N*TFP6, ponderado por número de individuos, *G*TF5, *G*TFP6 ponderados por área basal; los índices funcionales *FD*var_AF, *FD*var_AFE, *FD*var_CFMS, *FD*var_DM ponderados por número de individuos; *FRO*_CFMS, *FRO*_P, *FD*var_AF ponderados por área basal, y las medias ponderadas *MPC*_DM ponderados por número de individuos, *MPC*_AFE, *MPC*_CFMS, *MPC*_DM y *MPC*_N ponderados por área basal tuvieron una asociación lineal significativa con las variables bioclimáticas.

Dos TFP resultaron significativos en el análisis de regresión lineal usando como regresora las variables bioclimáticas. En el caso del TFP6 se observó una tendencia lineal negativa cuando se ponderó con número de individuos y área basal, con una tasa de cambio de 2 %. El TFP5 mostró una asociación lineal positiva, con un aumento del 1 % al ponderarlo por área basal; estos dos grupos afectados por variables de precipitación (Cuadro 17).

Los índices *FD*var_AFE, *FD*var_CFMS, *FD*var_DM y *FRO*_CFMS calculados usando el número de individuos y área basal como ponderadores, mostraron una tendencia lineal positiva, con aumentos de 0.01 con dos variables de temperatura (*BIO*2 y *BIO*7) y una de precipitación (*BIO*15). En el caso de los índices *FD*var_AF y *FRO*_P ponderados por número de individuos y área basal, se observó una tendencia lineal negativa con un cambio de 0.01 y 0.00032, respectivamente, con un incremento en *BIO*2 y *BIO*7 (Cuadro 17).

Las medias ponderadas para DM, tanto con el número de individuos como con área basal, mostró una relación lineal negativa con una tasa de cambio de 0.02 g cm⁻³ y 0.0012 g cm⁻³ por cada aumento en una unidad de *BIO*3 y *BIO*10. La media ponderada para AFE ponderada por área basal, presento una tasa de aumento de 0.01 mm² mg⁻¹ por cada aumento en una unidad de *BIO*2. En el caso del contenido de N foliar se observó una tendencia lineal negativa cuando se ponderó con área basal, resultando en una pérdida de 0.01 mg g⁻¹ por cada aumento en la variable *BIO*15 (Cuadro 17).

Estos modelos son lo que mejor explican el comportamiento de los TFP, IDF y MPC frente a las variables bioclimáticas, actuales (Cuadro 17).

Cuadro 17. Modelos de regresión lineal de valores relativos (%) de TFP, IDF y MPC versus variables bioclimáticas para los distintos TFPs, IDF y MPC que resultaron significativos

	R^2	R^2_{ajus}	ECMP	AIC	BIC	Modelo
TFPs ponderados por N						
NTFP6	0.24	0.22	0.92	104.64	109.55	$Y = 4.95 - 0.02 \text{ BIO14}$
TFP Ponderados por G						
GTFP5	0.29	0.27	1.79	131.08	135.99	$Y = -1.83 + 0.01 \text{ BIO19}$
GTFP6	0.24	0.21	0.94	105.71	110.63	$Y = 4.71 - 0.02 \text{ BIO14}$
IDF Ponderados por N						
FDvar_AF	0.27	0.25	0.01	-79.69	-74.78	$Y = 1.45 - 0.01 \text{ BIO2}$
FDvar_AFE	0.36	0.32	0.01	-64.61	-58.06	$Y = -0.98 + 0.01 \text{ BIO7} + 0.01 \text{ BIO15}$
FDvar_CFMS	0.18	0.16	0.0032	-109.6	-104.68	$Y = -0.18 + 0.00034 \text{ BIO2}$
FDvar_DM	0.19	0.17	0.02	-41.6	-36.69	$Y = -0.59 + 0.01 \text{ BIO2}$
IDF Ponderados por G						
FRO_CFMS	0.16	0.14	0.01	-80.76	-75.85	$Y = -0.59 + 0.01 \text{ BIO2}$
FRO_P	0.45	0.43	0.01	-60.34	-75.85	$Y = 1.52 - 0.00032 \text{ BIO12}$
FDvar_AF	0.2	0.18	0.01	-70.7	-75.85	$Y = 1.46 - 0.01 \text{ BIO7}$
MPC Ponderada por N						
MPC_DM	0.22	0.2	0.0029	-114	-109.08	$Y = 0.48 - 0.02 \text{ BIO3}$
MPC Ponderados por G						
MPC_AFE	0.23	0.21	0.02	-48.76	-43.85	$Y = 1.71 + 0.01 \text{ BIO2}$
MPC_DM	0.23	0.21	0.01	-90.92	-86.01	$Y = 0.68 - 0.0012 \text{ BIO10}$
MPC_N	0.14	0.11	0.02	-40.74	-35.83	$Y = 3.49 - 0.01 \text{ BIO15}$

ACMP: error cuadrático medio de predicción; AIC y BIC: criterios de selección de modelos.

Los TFPs se vieron más afectados por variables de precipitación y tanto los índices como las medias ponderadas de la comunidad por variables de temperatura. Casos particulares como el de los índices NFDvar_AFE, GFRO_P y la media ponderada GMPC_N se vieron más afectados por variables de precipitación como la BIO15, BIO12 y BIO15, respectivamente. La

BIO2, sugiere un mayor poder explicativo de la participación de los IDF, en estas comunidades vegetales (Cuadro 18).

Cuadro 18. Tabla resumen de las relaciones encontradas entre TFP, IDF, MPC y BIOS en los modelos de regresión lineal que resultaron significativos

	BIO2	BIO3	BIO7	BIO10	BIO12	BIO14	BIO15	BIO19
NTFP6						-		
GTFP5								+
GTFP6						-		
NFDvar_AF	-							
NFDvar_AFE			+				+	
NFDvar_CFMS	+							
NFDvar_DM	+							
GFRO_CFMS	+							
GFRO_P					-			
GFDvar_AF			-					
NMPC_DM		-						
GMPC_AFE	+							
GMPD_DM				-				
GMPC_N							-	

N: número de individuos; G: área basal. Los símbolos + y -, representan el modelo funcional de la relación de los BIOS (variables bioclimáticas) con los TFPs, los índices de diversidad funcional y las MPC.

3.4.4 Relación altitud con variables bioclimáticas

Los resultados de la prueba de correlación de Spearman mostró que solo 13 variables bioclimáticas presentaron una asociación lineal significativa con la altitud. Las BIO3, BIO12 y BIO13 tuvieron una correlación positiva con la altitud, lo que sugiere un incremento con altitud. Por su lado las BIO1, BIO2, BIO4, BIO5, BIO6, BIO7, BIO8, BIO9, BIO10 y BIO11 (todas variables de temperatura) mostraron una asociación lineal negativa con la altitud, que sugiere una disminución en los valores de temperatura con un incremento en la altitud (Cuadro 19). Se observó también, que las BIO14, BIO15, BIO16, BIO17 y BIO19 no estuvieron correlacionadas con la altitud, es decir son independientes a la altitud (Cuadro 19).

De manera general, se puede mencionar que los bosques secundarios estudiados ocupan un amplio rango de condiciones ambientales determinado por la variación altitudinal en temperatura y precipitación.

Cuadro 19. Correlación de Spearman para las 19 variables bioclimáticas asociados con altitud

Código	Definición y unidades	Altitud	
		<i>r</i>	<i>p</i>
BIO1	Temperatura media anual (°C)	-0.92	<0.0001
BIO2	Rango de temperatura media diurna (°C)	-0.76	<0.0002
BIO3	Isotermalidad (°C)	0.3	0.0673
BIO4	Estacionalidad de la temperatura (°C)	-0.72	<0.0001
BIO5	Temperatura máxima del mes más caliente	-0.93	<0.0001
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío (°C)	-0.89	<0.0001
BIO7	Rango de temperatura anual (°C)	-0.85	<0.0001
BIO8	Temperatura media del cuarto más húmedo (°C)	-0.96	<0.0001
BIO9	Temperatura media del cuarto más seco (°C)	-0.93	<0.0001
BIO10	Temperatura media del cuarto más caliente (°C)	-0.92	<0.0001
BIO11	Temperatura media del cuarto más frío (°C)	-0.92	<0.0001
BIO12	Precipitación anual (mm)	0.43	0.0091
BIO13	Precipitación del mes más húmedo (mm)	0.41	0.0131
BIO14	Precipitación del mes más seco (mm)	-0.01	0.9337
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (mm)	0.14	0.3778
BIO16	Precipitación del cuarto más húmedo (mm)	0.27	0.0950
BIO17	Precipitación del cuarto más seco (mm)	-0.02	0.8964
BIO18	Precipitación del cuarto más caliente (mm)	0.78	<0.0001
BIO19	Precipitación del trimestre más frío (mm)	-0.11	0.5084

3.5. Discusión

3.5.1 *Tipos funcionales de plantas*

Ahora es ampliamente aceptado que las diferencias entre las plantas en la manera en que adquieren, procesan e invierten los recursos pueden tener efectos importantes sobre la composición de las especies y el funcionamiento de los ecosistemas (Chapin et ál. 2000;

Loreau et ál. 2001). Por tanto, agrupar funcionalmente las especies que presentan repuestas similares al ambiente o efectos similares en los procesos ecosistémicos (conocidos como TFP), se ha convertido en una forma de conocer la capacidad de las especies de reflejar la acción de diferentes presiones selectivas. Estos TFPs se espera que desempeñen diferentes roles en términos de materia y procesos de energía en ecosistemas. Por tanto, su identificación y la estimación de su abundancia es altamente relevante para la evaluación de la función del ecosistema (Díaz y Cabido 1997).

Los siete grupos funcionales identificados (uno *a priori*, el séptimo grupo), mostraron que la principal tendencia de variación que refleja una separación entre los grupos está generalmente asociada con estrategias de adquisición y uso de recursos. Especies con tasas de crecimiento rápido, alta AFE, bajo CFMS, baja DM, hojas ricas en nutrientes, muestran un síndrome de uso, retención y liberación de recursos, propio de los TFP1, TFP3, TFP5 y TFP7 (grupos adquisitivos); y otras con características generalmente asociadas con un crecimiento lento, con una alta inversión en órganos de almacenamiento y defensa, muy distintivas de grupos con especies conservativas (baja AFE, alta DM, alta CFMS y bajo contenido de nutrientes), como los TFP1, TFP4 y TFP6 (Bermeo 2010); estrategias que se han documentado en repetidas ocasiones para otras floras en condiciones ambientales distintas (Grime 1977, Chapin 1980, Grime et ál. 1988, Díaz y Cabido 1997). Así, la presencia de estas estrategias se debe principalmente a que los rasgos funcionales presentes en las especies que conforman los grupos son considerados como un reflejo de adaptación a la variación en el entorno físico y el intercambio (ecofisiológico y/o evolutivo) entre las diferentes funciones dentro de una planta (Lavorel et ál. 2007). Por tanto, los rasgos funcionales medidos representan la respuesta de las plantas a cambios en el clima, producto de sus características funcionales, fisiológicas y genéticas; donde los rasgos que presentan las especies dominantes como *Hedyosmum bonplandianum*, *Miconia theizans*, *Viburnum costaricanum*, *Vismia baccifera* *Oreopanax xalapensis* son probablemente las que determinen la magnitud, tasa y dirección de los procesos ecosistémicos (Grime 1998).

De forma general, se puede asegurar que los tipos funcionales de plantas constituyen un marco útil para predecir la respuesta de la vegetación y los efectos en el ambiente. Porqué, 1) los miembros de un determinado grupo funcional influye en algunos procesos ecológicos

(por ejemplo: productividad, transpiración y ciclado de nutrientes) en forma similar, y 2) miembros de todos los tipos funcionales tienen el potencial para migrar como consecuencia del cambio climático (Chapin et ál. 1996).

3.5.2. Relación entre TFPs, IDF, MPC y variables bioclimáticas

Las comunidades de plantas pueden ocupar un amplio rango de condiciones ambientales determinado por la variación altitudinal, como es el caso de la temperatura, precipitación, radiación solar y suelos (Cavelier 1996). Velásquez (2002), Woodward y Williams (1987), Prentice et ál. (1992) y Cabrera (1996), señalan que la temperatura y la precipitación son dos de los elementos climáticos determinantes para el establecimiento y distribución de las especies y/o comunidades vegetales en un determinado sitio, dependiendo de su intensidad, duración y variabilidad. En este sentido, su vulnerabilidad a cambios ambientales puede ser evaluada a partir de sus circundantes condiciones climáticas actuales.

Para el caso del CBVC-T, y de acuerdo a los resultados de esta investigación, los tipos funcionales de plantas descritos en los modelos de regresión lineal (Cuadro 2) indican que la distribución de los tipos funcionales se vio afectada por la precipitación en los rangos mensual más seco (BIO14) y precipitación del trimestre más frío (BIO19), actuales. Esto está acorde con lo señalado por van der Hammen y Cleef (1986) y van der Hammen (1995), quienes mencionan que la distribución de tipos de vegetación y su composición, se determina en gran medida por los gradientes de precipitación y temperatura.

Este efecto directo sobre los tipos funcionales, sugiere una reducción relativa en un 2% en el número de individuos (que es equivalente a 19 individuos por ha) y área basal (14.7 m²/ha) para el TFP 6 (compuesto por especies conservativas y adquisitivas) y un aumento de 1% (5.1 m²/ha) en área basal para el TFP 5 (compuesto por especies adquisitivas) por un cambio absoluto (aumento) en una unidad en BIO14 (precipitación del mes más seco) y BIO19 (precipitación del trimestre más frío), respectivamente (Cuadro 2). Estas funciones de respuesta de los TFPs en los modelos suponen que las especies presentan un rango geográfico

límite donde es posible su supervivencia (su nicho fundamental⁷ o hábitat potencial), donde los hábitats potenciales estén totalmente definidos por el clima. Por lo tanto, cualquier alteración del clima puede traducirse en una disminución relativamente rápida de las especies cerca de sus rangos límites y la modificación rápida de la composición y estructura de los bosques (Loehle y LeBlanc 1996), cambios severos en fenología, desarrollo, en la economía del agua, en la capacidad defensiva (IPCC 2001) y/o repercutir en la distribución espacial de las comunidades vegetales de la zona (Cramer 2001).

La consistente relación lineal entre el TFP6 con BIO14, junto a otros factores ambientales, muestra que esta comunidad de plantas se verán más afectadas en el futuro probablemente, por una baja capacidad de tolerar cambios en su ambiente o por una respuesta tardía en términos de cambios evolutivos o adaptaciones fisiológicas, que eventualmente condiciona a este grupo a un descenso en la capacidad de regeneración, reproducción y supervivencia individual, afectando la densidad de las especies que conforman este tipo funcional, y consigo cambios en la estructura y funcionamiento a nivel de esta comunidad; pero también, en una reducción significativa en crecimiento diametral. Además, esta reducción en densidad (referida aquí como al número de individuos de una especie) probablemente preste las condiciones para la promoción de nuevas especies nativas con un mayor grado de tolerancia a cambios ambientales, provocando alteración en las relaciones de competencia, en los patrones originales de dominancia y función del ecosistema, al interior de esta comunidad de plantas. Con respecto al TFP5 y su relación lineal positiva con BIO19, supone un tipo de especialización o de plasticidad fenotípica de algunas o pocas especies, posiblemente adquisitivas que conforman este tipo funcional, que les permite enfrentarse a la heterogeneidad de la precipitación tanto actual como futura. Esa divergencia, entre estos TFP nos indica que estas comunidades de plantas presentan una diferencia en la habilidad individual para enfrentar o responder a diferentes condiciones ambientales. De hecho se ha sugerido, que ante un cambio climático, algunas poblaciones de plantas aumentarán, mientras que otras disminuirán, alterando su tamaño, composición y estructura; afectaran a las funciones de la especies como crecimiento y comportamiento, su fisiología y fenología,

⁷ Hutchinson definió el nicho fundamental como la reunión de aquellas condiciones ambientales dentro de las cuales una especie puede sobrevivir y crecer (citado por Pearson y Dawson 2003).

interacciones interespecíficas entre especies individuales y cambios en su distribución geográfica (Parmesan y Yohe 2003, IPCC 2002, Kappelle et ál. 1999).

Por ello, la vulnerabilidad de las especies a un cambio en las condiciones ambientales actuales en las que se desarrollan, puede aumentar si sus poblaciones son reducidas o son sensibles a cambios en la distribución geográfica (IPCC 2002). Por ejemplo, las especies menos dominantes como *Salacia petenensis*, *Ocotea leucoxylon*, *Maytenus recóndita*, *Calophyllum brasiliense*, *Inga barbourii*, *Micropholis melinoniana*, *Pouteria torta*, *Hasseltia guatemalensis*, *Cedrela tonduzii* podrían considerarse como las más amenazadas por un cambio en los patrones de precipitación y temperatura, por sus márgenes geográficos de distribución ó por su rango de tolerancia térmica. Sin embargo, se debe tener presente que muchas especies pueden o no evolucionar incrementando las tasas de dispersión o cambios de hábitat, y que la dispersión y disponibilidad de hábitat es probable que siga siendo obstáculos principales que limitan la habilidad de muchas o la mayoría de especies a colonizar nuevas áreas con condiciones climáticas adecuadas (Thomas 2005).

La diversidad funcional mostró dos tendencias: **a)** un incremento en 0.01, debido a que los índices FDvar para los rasgos AFE, CFMS y DM ponderados por número de individuos, y FRO para el rasgo CFMS ponderado por área basal, se vieron más afectados por un aumento en una unidad de las variables BIO7, BIO15 y BIO2, y **b)** una reducción de la diversidad funcional en igual magnitud (0.01) debido a que los índices FDvar para el rasgo AF ponderado por número de individuos y área basal y FRO para el rasgo P ponderado por área basal, están más afectados por un incremento absoluto en una unidad en las BIO2, BIO7 y BIO12. Una relación similar fue encontrada por Mason et ál. (2003), donde la diversidad funcional aumentó con la presencia de FDvar, que mostró una relación asintótica (incremento lineal) con la temperatura media anual. Esta disposición demuestra que el rango de los rasgos en estas comunidades vegetales es muy importante a la hora de definir los TFPs, que junto a sus abundancias relativas dentro de estas comunidades de plantas son importantes factores determinantes en el funcionamiento ecosistémico, más allá de la riqueza de especies. Especialmente, se ha sugerido que ecosistemas con mayor diversidad de características funcionales, es decir, una mayor diversidad funcional, operará más eficientemente (Tilman et ál. 1997).

La MPC para densidad de madera (DM) ponderada por número de individuos y área basal mostraron una relación lineal negativa con respecto a la variable BIO3 (Isotermalidad) y BIO10 (temperatura media del cuarto más caliente), es decir, un aumento absoluto en una unidad de estas variables, hay una reducción en el valor medio del rasgo en un promedio de 0.010 g cm^{-3} . Sin embargo, trabajos como los realizados por Wiemann et ál (2002) señalan lo opuesto. Ellos, partiendo de asociaciones entre la gravedad específica básica de la madera (SG) y variables climáticas como temperatura media anual (TMA) y temperatura media del mes más frío (TMMF), encontraron que la media de SG aumentó un 0.0049 por cada 1° C de temperatura. Estos resultados soportan los estudios de ecología funcional y fisiológica que han planteado la hipótesis que la temperatura ha sido una importante fuerza selectiva en el sistema hidráulico de las plantas (Swenson y Enquist 2007). Esto indica que la evolución de la DM en plantas con semilla está más fuertemente correlacionada con variación en temperatura. Específicamente, la existencia de un relación positiva entre la densidad de la madera y temperatura soporta la hipótesis de estrés-dominancia, que predice una conexión mecánica entre la vulnerabilidad a la cavitación del xilema y la reducción en la función de la planta en ambientes estresantes (Weiher y Keddy, 1995, Hacke et ál. 2001), es decir, ambientes más calientes contienen especies con DM baja. Por tanto, la densidad de la madera es un rasgo funcional fundamental para entender la evolución, ecología y comportamiento de comunidades de plantas.

Por otro lado, la MPC para AFE ponderados por área basal, tiende a reducir en un valor de $0.001 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ cuando aumenta en una unidad BIO2. Por su lado, la MPC para N ponderado por área basal tiende a reducir en un valor similar (0.001 mg g^{-1}) dado un cambio incremento en una unidad en BIO15 (Cuadro 3). Estas respuestas por parte de estos dos rasgos muestran que factores como precipitación y temperatura en condiciones naturales pueden variar espacial y temporalmente, ejerciendo variaciones o cambios sobre estos rasgos foliares. De hecho un cambio en AFE se atribuye a un cambio en la estructura de la hoja, o bien al incremento en la concentración de nutrimentos o carbohidratos no estructurales en la misma (Bazzaz et ál. 1987); tal reducción es el resultado de una incapacidad de la planta para asignar estos compuestos en crecimiento estructural (Baxter et ál. 1994). De forma general, el

comportamiento de estos rasgos frente a factores abióticos, proporciona información sobre su importancia funcional relativa dentro de estas comunidades vegetales.

Los resultados muestran que la variación observada en los tipos funcionales de planta, índices de diversidad funcional y medias ponderadas, apoyan la idea de que tanto la temperatura como la precipitación son factores importantes en la composición, estructura, función y diversidad de las comunidades de especies en diferentes gradientes altitudinales y latitudinales dentro del CBVC-T. Finalmente, un rápido aumento de temperatura y otros factores de estrés, fácilmente podrían alterar la asociatividad de las especies y dar lugar a una reordenación de comunidades, con posibles cambios diferenciales en la composición de especies, numerosas extirpaciones y posiblemente la extinción de algunas de ellas (Root et ál. 2003).

3.6 Conclusiones

Los TFP6 y TFP5 estuvieron asociados a variables de precipitación. Se espera que cambios climáticos futuros en esta variable impacten las abundancias y las dominancias de las especies de estos grupos.

Los IDF y MPC de los rasgos se encuentran asociados principalmente a variables de temperatura (por ejemplo: MPC_DM se reduce con un aumento en temperatura).

Las ponderaciones de TFP, índices de diversidad funcional y MPC por la abundancia relativa de las especies y el área basal permitieron determinar asociaciones con las variables bioclimáticas de temperatura y precipitación.

La agrupación de especies en grupos funcionales que hacen referencia a respuestas similares al ambiente y efectos similares en los principales procesos ecosistémicos, se presenta como un posible insumo para la toma de decisiones encaminadas al desarrollo sustentable bajo un enfoque de adaptación al cambio climático.

Este trabajo puede ayudar a definir estrategias para la conservación y protección de especies, poniendo principal atención de aquellos TFP menos dominantes y por tanto más vulnerables como los TFP2 y TFP3, ante un cambio en los patrones de temperatura y precipitación.

Para aumentar la capacidad de prever posibles efectos de futuras variaciones climáticas sobre la estructura, composición y función en estas comunidades vegetales, a medio y largo plazo, es necesario proseguir la investigación monitoreando los posibles cambios a nivel de grupos funcionales y en los valores de sus rasgos.

3.7 Bibliografía

- ACCVC (Área de Conservación de la Cordillera Volcánica Central). 2000. Propuesta de Conectividad del Área de Conservación de la Cordillera Volcánica Central: Proyecto Corredor Biológico Mesoamericano. Sistema Nacional de Áreas de Conservación. Agosto 2000. San José, Costa Rica.
- Aguilar, E; Peterson, TC; Ramírez, P; Frutos, R; Retana, JA; Solera, M; Soley, J; González, I; Araujo, RM; Rosa Santos, A; Valle, VE; Brunet, M; Aguilar, L; Álvarez, LA; Bautista, M; Castañón, C; Herrera, L; Ruano, E; Sinay, JJ; Sánchez, E; Hernández, GI; Obed, F; Salgado, JE; Vázquez, JL; Baca, M; Gutiérrez, M.; Centella, C.; Espinosa, J ; Martínez, D; Olmedo, B; Ojeda Espinoza, CE; Núñez, R; Haylock, M; Benavides, H; Mayorga, R. 2005. Changes in precipitation and temperature extremes in Central America and northern South America, 1961–2003. *Journal of Geophysical Research*. Vol. 110
- Alfaro, E. 2000. Response of Air Surface Temperatures over Central America to Oceanic Climate and Variability Indices. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. Costa Rica. Vol 7, No 2. Diciembre 2000.
- Alpízar, E. 2008. Vulnerabilidad de flora y fauna ante cambio climático. *Ambientico*. No. 172. 13 p.
- Araujo, M; Pearson, RG; Thuiller, W; Erhard, M. 2005. Validation of species–climate impact models under climate change *Global Change. Biology* 11:1504–1513.
- Araujo, M; Whittaker; Ladle; RJ; Erhard, M. 2005b. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14: 529-538.
- Arellano, J; De Las Rivas, J. 2006. Plantas y cambio climático: Los gases de efecto invernadero constituyen una amenaza contra la integridad de la biosfera. *Investigación y ciencia*.
- Artman, J. 1998. A predictive vegetation model for Mexico using globally available climatic and terrestrial data sets. Thesis (Ms Sc). Pennsylvania State University. 105 p.
- Bazzaz, F. 1998. Tropical Forests in a Future Climate: Changes in Biological Diversity and Impact on the Global Carbon Cycle. *Climatic Change* 39(23):317-336.
- Bazzaz, FA; Chiariello, NR; Coley, PD; Pitelka, LF. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. New assessments of the costs and benefits as allocation patterns in plant are relating ecological roles to resources use. *BioScience* 37:58-67.
- Baxter, R; Ashenden, TW; Sparks, TH; Farrar, JF. Effects of elevated carbon dioxide on three montane grass species. I growth and dry matter partitioning. *Journal Botany* 45:305-315.

- Bakkenes, M; Alkemade, M; Ihle, F; Leemans, R; Latour, JB. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8: 390-407.
- Barry, RG. 1981. *Mountain weather and climate*. Methuen. London and New York. 2nd edition. Pp. 129-135.
- Beaumonta, LJ; Hughes, L; Poulsen, M. 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Elsevier* 186: 250–269.
- Begon, M; Harper, J.L; Townsend, C.R.1990.*Ecology. Individuals, populations and communities*. Second edition. 945 p.
- Bennet, A. 2004. *Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre*. Trad. JM Blanch. San José, CR, UICN. 276 p.
- Beniston, M; Diaz, H; Bradley, R. 1997. Climatic Change at High Elevation Sites: An Overview. *Climatic Change* no.36:233-251.
- Bermeo, D. 2010. Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios de Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca (CBVC-T) y su relación con variables bioclimáticas. Tesis Mag. Sc. CR. CATIE. 114 p.
- Bousquets, J; Morrone, J. 2001. Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos y métodos de aplicación: endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. Pp. 31-32.
- Broennimann, O; Thuille, W; Hughes, G; Midgley, GF; Alkemade, JM; Guisan A. 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change?. *Global Change Biology* 12: 1079-1093.
- Cabrera, M. 1996. Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuesta de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. *Revista Chilena de Historia Natural* 69:309-320.
- Canet, L. 2008. Corredor Biológico Volcánica Central – Talamanca. Perfil Técnico. CATIE, TNC. Turrialba, CR. Pp. 4-97.
- Cavelier, J. 1989. Root biomass, production and the effect of fertilization in two tropical rainforests. Ph.D. Thesis. University of Cambridge. UK.
- Cavelier, J. 1996. Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. *In* . Mulkey, SS; Chazdon, RL ; Smith, AP. Eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, New York. Pp. 399–436.

- Cavieres, LA; Piper, FI. 1999. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Cabrera, HM. Ed. 2004. Chile, Valparaíso. Pp. 221-234.
- Chave, J; Muller-Landau, HC; Baker, TR; Easdale, TS; Easdale, TS; Ter Steege, H; Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6):2356-2367.
- Chapin FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review Ecology Systematy* 11:233-60.
- Chapin, FS; Harte, B; Sydonia, M; Sarah, H; Hailin, Z. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science* 7:347-358.
- Chapin, FS; Zavaleta, ES; Eviviner, VT; Naylor, RL; Vitosuek, PM; Reynolds, HL; Hooper, DU; Lavorel, S; Sala, OE; Hobbie, SE; Mack, MC; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Clarke, G. 1963. Elementos de ecología: acción de la temperatura sobre la distribución. p. 193-195.
- Clark, DA. 2004. Tropical forests and global warming: slowing it down or speeding it up? *Frontiers in Ecology and the Environment* 2(2): 73-80.
- Cramer, W. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: Results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7:357-373.
- Crawley, MJ. 1986. *Plant ecology*. Imperial College, London. Pp. 284-286.
- Cornwell, WK; Schwilk, DW; Ackerly, DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465-1471.
- Cuesta, F; Peralvo, M; Ganzenmüller, A. 2008. Posibles efectos del calentamiento global sobre el nicho climático de algunas especies en los Andes Tropicales. *Páramo y Cambio Climático*. Grupo de Trabajo en Páramos del Ecuador / EcoCiencia. Serie Páramo no.23.
- Cuesta-Camacho, F; Peralvo, M; Ganzenmuller, A; Saenz, M; Novoa, J; Riofrío, G; Beltrán, K. 2006. Identificación de vacíos y prioridades de conservación para la biodiversidad terrestre en el Ecuador. *Ecociencia, The Nature Conservancy, Conservation International, Ministerio del Ambiente del Ecuador*. 58 p.
- Dansereau, P. 1957. *Biogeography an ecological perspective*. 101 p.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.

- Di Rienzo, JA; Casanove, F; Balzarini, MG; Conzalez, L; Tablada, M; Robledo, CW. 2009. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Cordova.
- Durand, LZ; Goldstein, G. 2001. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia* 126:345-354.
- Etherrington, JR 1976. Environment and plant ecology. Second Edition. USA. Pp. 200-229.
- Filella, I; Peñuelas, J. 1999. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. *Plant Ecology* 145: 157-165.
- Flórez, A, 1992. Los nevados de Colombia, glaciales y glaciaciones. *Análisis Geográficos* p. 22. 95.
- Gasto. J. 1980. Ecología. El Hombre y la transformación de la naturaleza. p. 290-294.
- Gómez, IE; W. Fernández, 1996. Variación interanual de la temperatura en Costa Rica. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*, 3(1):27-44.
- Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169-1194.
- Grime, JP; Hodgson, JG; Hunt, R. 1988. *Comparative Plant Ecology*. London: Unwin Hyman. 742 p.
- Guisan, A; Zimmermann, NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Elsevier* no. 135:147-186.
- Guisan, A; Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.
- Grime, JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal Ecology* 86: 902-910.
- Grubb, PJ. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountain: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:83-107.
- Grubb, PJ. 1986. Sclerophylls, pachyphylls and pycnophylls: the nature and significance of hard leaf surfaces. Pp. 137-250. En: Juniper, B; Southwood, R. Eds. *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, Londres.
- Hacke, UG; Sperry, JS; Pockman, WT; Davis, SD; Mcculloh, K. 2001. Trends in wood density and structure are linked to xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457-461.

- Halpin, PN; Smith, TM. 1991. Potential Impacts of Climate Change on Forest Protection in the Humid Tropics: A Case Study of Costa Rica. Department of Environmental Sciences, University of Virginia, Charlottesville, VA, USA.
- Hannah, L. 2003. Regional Biodiversity Impact Assesments for Climate Change: A Guide for Protected Area Managers. *In* Hansen, LJ; Biringer, JL; Hoffman, JR. eds. *Buying Time: A user's Manual for Building Resistance and Resilience to Climate Change in Natural Systems*. WWF. Pp. 235-244.
- Hansen, AJ; Neilson, RP; Dale, VH; Flather, DH; Iverson, LR; Curie, DJ; Shafer, S; Cook, R; Bartlein, P. 2001. Global Change in forest: Responses of Species, Communities, and Biomes. *BioScience* 51(9): 765-779.
- Harrison, PA; Berry, PM; Butt, N; New, M. 2006. Modelling climate change impacts on species' distributions at the European scale: implications for conservation policy. *Environmental Science and Policy* 9:116-128.
- Hernández, PA. 2007. Métodos para crear los modelos de distribución. p.13-17. Ed. Young, BE. *Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes en Perú y Bolivia*. NatureServe, Arlington, Virginia, EEUU.
- Hijmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, PG; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas international. *Journal of Climatology* (25): 1965-1978.
- Holdridge, LR. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, Costa Rica, San José.
- Holdridge, L. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, CR. IICA. 216 p.
- Holt, RD. 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 5:311-315.
- Hulme, M; Sheard, N; Markham, A. 1999. *Global Climate Change Scenarios*. Climatic Research Unit, Norwich, UK, 2 p.
- Huntley, B; Berry, P.M; Cramer, W; McDonald, A.P. 1995. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography* 22:967-1001.
- InfoStat (2004). *InfoStat, versión 2004. Manual del Usuario*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- IPCC (Panel Intergubernamental de expertos sobre cambio climático). 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Technical Summary*. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (Panel Intergubernamental de expertos sobre cambio climático). 2002. *Cambio Climático y Biodiversidad. Documento Técnico V del IPCC*. Eds. H. Gitay; A. Suárez; RT. Watson; DJ. Dokken. 93 p.

- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2007. Cambio climático 2007: Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Eds. Pachauri, RK; Reisinger, A. 104 p.
- Karl, T; Trenberth, K. 2005. What is Climate Change?. *In* Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. *Climate Change and Biodiversity*. Michigan, USA, Yale University Press. Pp 15-28.
- Kappelle, M; Van Vuuren MI; Baas, P. 1999. Effects of climate change on biodiversity: a review and identification of key research issues. *Biodiversity and Conservation* 8: 1383–1397.
- Koubaa, A; Zhang, SY; Isabel, JN; Beaulieu, J; Bousquet, J. 2000. Phenotypic correlations between juvenile- mature wood density and growth in black spruce. *Wood Fiber Science* 32:61–71.
- Körner, C. 1999. *Alpine Plant Life: Functional plant ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer. Berlín. 338 p.
- Körner, C. 2003. *Plant Alpine Life*. Springer-Verlag, Berlin.
- Laliberte, E; Legendre, P. 2009. A distance-based framework for measuring functional diversity for multiple traits. *Ecology* (in press).
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los tropicos*. GTZ. RFA. 335 p.
- Lavorel, S; Díaz, S; Hans, J; Cornelissen, C; Garnier, E; Harrison, SP; McIntyre, S; Pausas, J; Harguindeguy, N; Roumet, C; Urcelay, C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? *In*: Canadell JG; Pataki D; Pitelka L. Eds. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Loehle, C; LeBlanc, D. 1996. Model-based assessments of climate change effects on forests: a critical review. *Ecological Modelling* 90:1-31.
- Longe, DJ; McDowell, WH; McSwiney, CP. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forest. *Trends in ecology and evolution* 9:384-387.
- Loreau, M; Naeem, S; Inchausti, P; Bengtsson, J; Grime, JP; Hector, A; Hooper, DU; Huston, MA; Raffaelli, D; Schmid, B; Tilman, D; Wardle, DA. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: 804-808.
- Loveless, AR. 1961. A nutritional interpretation of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Annals of Botany* 25:164-168.

- Loveless, AR. 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Annals of Botany* 26:551-561.
- Mason, N; MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, J. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- McCarty, JP. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* 15(2):320-331.
- Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level Pp. 139-154. *En* Medina, En; Mooney, HA y Vasquez-Yañes, C. Eds. *Physiology of plants of the wet tropics*. W. Junk, La Haya, Holanda.
- Meinzer, FC. 2003. Functional convergence in plant response to the environment. *Oecologia* 134:1-11.
- Mouillot, D; Mason, WH; Dumay, O; Wilson, JB. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142:353–359.
- Noble, IR; Gitay, H. 1996. A Functional Classification for Predicting the Dynamics of Landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7(3)329-336.
- Noss R. 2001. Beyond Kyoto: Forest Management in a time of rapid climate change. *Conservation Biology* 15(3):578-590.
- Parmesan, C .1996. Climate and species range. *Nature* 382:765–766.
- Parmesan, C. 2005. Biotic Response: Range and Abundance Changes. *In* Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. *Climate Change and Biodiversity*. Michigan, USA, Yale University Press. p 45-55.
- Parolin, P; Ferreira, LV; Junk, WJ. 1998. Central Amazonian floodplains: effect of two water types on the wood density of trees. *Internationale Vereinigung fur theoretische und angewandte Limnologie, Verhandlungen* 26:1106–1112.
- Peterson, AT; Sánchez, V; Soberon, J; Bartley, J; Buddemeier, RW; Navarro, AG. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144:21-30.
- Pearson, RG; Dawson, TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361-371.
- PNUD (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo). 2002. Cambio climático y Desarrollo. Eds. Gómez, EL. Pp. 24-27.

- Prentice, IC; Cramer; W; Harrison, SP; Leemans; R; Monseured, RA; Solomon,A. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19:117-134.
- Ramirez, P. 2005. *Tropical Forest and Climate Change Adaptation (TroFCCA): Climate, Climate Variability and Climate Change in Central America*. Turrialba, CR. 52 p.
- Hijmans, R; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, P; Jarvis, A .2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978
- Robledo, C; Forner, C. 2005. *Adaptation of forest ecosystems and the forest sector to climate change*. FAO, Roma. 96 p. (Forests and climate change Working Paper no. 2).
- Root, TL; Price, JT; Hall, KR; Schneider, SH; Rosenzweig, C; Pounds, JA. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421(6918)57-60.
- Rundel, P; Smith, A; Meinzer, F. 1994. *Tropical Alpine Environments*. Cambridge University Press, UK.
- Sakai, A; Larcher; W. 1987. Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress. Billings, WD; Golley, F; Lange; OL; Olson, JS; Remmert, H. Eds. *Ecological studies*. Vol 62. Springer-Verlag. Berlin. 323 p.
- Sugden, AM. 1985. Leaf anatomy in a Venezuelan montane forest. *Botanical Journal of the Linnean Society* 90:231-241.
- Tanner, EV; Kapos, V. 1982. Leaf structure of Jamaican upper montane rain forest trees. *Biotropica* 14: 16-24.
- Tanner, EV; Vitousek, PM; Cuevas, E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79(1): 10–22.
- Thuiller, W; Lavorel, S; Araújo, MB; Sykes, MT; Prentice IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:8245-8250.
- Tilman, D; Knops, J; Wedin, D; Reich, P; Ritchie, M; Siemann, E.1997. The Influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.
- Thomas, C. 2005. Recent evolutionary effects of climate change. En: Lovejoy, T; Hannah, L. Eds. *Climate Change and Biodiversity*. Yale University Press. Pp. 75-82.
- Thuiller, W; Broennimann, O; Hughes,G; Alkernalde, JR; Midgley, GF; Corsi, F. 2006. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology* 12:424-440.

- Townsend, A; Tian, H; Martínez, E; Soberón, J; Sánchez, V; Huntley, B. 2005. Modeling Distributional Shifts of Individual Species and Biomes. *In* Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. *Climate Change and Biodiversity*. Michigan, USA. Pp. 211-228
- Velázquez, J. 2002. *Agrofenoclimatología*. Universidad Autónoma del Estado de México, México. 338p.
- Parmesan, C; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Pavoine, S; Ollier, S; Pontier, S. 2005. Measuring diversity from dissimilarities with Rao's quadratic entropy: Are any dissimilarities suitable? *Theoretical Population Ecology* 67: 231-239.
- Pearson, R; Dawson, T. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12:361-371.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741-758.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J; Fernandez, F; Finegan, B. 2008. Confidence intervals for functional diversity indices considering species abundance. XXIV International Biometric Conference. Dublin, 2008.
- Pounds, JA; Fogden, MP; Campbell, JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:612-614.
- Prentice, CI; Cramer, W; Harrison, SP; Leemans, R; Monserud, RA; Solomon, AM. 1992. A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate. *Journal of Biogeography* 19(2): 117-134.
- Rao, CR. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Shuggart, H. 1998. *Terrestrial Ecosystems in changing environments*. United Kingdom, Cambridge University Press. p. 344. Fuente original: Smith, T.M; Shuggart, H; Bonan, G.B; Smith, B. 1992. Modeling the potential response of vegetation to global climate change. *Advances in Ecological Research* 22:93-116.
- Villéger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8):2290-2301
- Van del Hammer, T; Cleef, AM. 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation. Vuilleumier, F; Monastero, M. Eds. *High altitude tropical biogeography*. Oxford University. Press. New York, Oxford. 153-201pp.

- Van der Hammer, T. 2005. Global change, biodiversity and conservation of neotropical montane forests. Balslev, H; Churchill, SP; Forero, E; Luteyn, JL. Eds. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*, The New York Botanical Garden, New York. Pp. 603-607.
- Veneklaas, EJ. 1991. Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rainforests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 7:319-336.
- Vitousek, P. 1986. Litterfall, nutrient, cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65:285-298.
- Walker, BH; Kinzing, A; Langridge, J. 1999. Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Walther, RG; Post, E; Convey, P; Menzel, A; Parmesan, C; Beebee, T; Fromentin, JM; Guldberg, OH; Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Wiemann, MC; Williamson, GB. 1989a. Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. *Forest Science* 35:197-210.
- Wiemann, MC; Williamson, GB. 1989b. Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *American Journal of Botany* 76:924-928.
- Weiher, E; Keddy, PA. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74:159-164.
- Weng, E; Zhou, G. 2006. Modeling distribution changes of vegetation in China under future climate change. *Environmental Modeling and Assessment* 11:45-58.
- Wiemann, M; Williamson, GB. 2002. Geographic variation in wood specific gravity: effects of latitude, temperature, and precipitation. *Wood and Fiber Science* 34(1):96-107.
- Woodward, FI; William, BG. 1987. Climate and plant distribution at global and local scales. *Plant Ecology* 69(3):189-197.
- Woodcock, DW; Shier, AD. 2003. Does canopy position affect wood specific gravity in temperate forest trees? *Annals of Botany* 91:529-537.