



**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

ESCUELA DE POSGRADO

**Impacto potencial del cambio climático en bosques de un gradiente
altitudinal a través de rasgos funcionales**

por:

Eugenia Catalina Ruiz Osorio

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

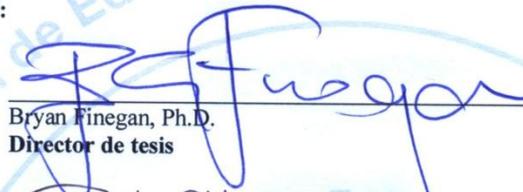
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2013

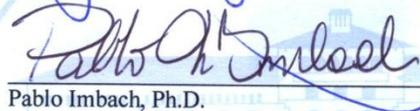
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

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

FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis



Pablo Imbach, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Sergio Vilchez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

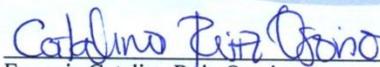


Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Nelson Zamora, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Thomas Dormody, Ph.D. / Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano / Vicedecano de la Escuela de Posgrado



Eugenia Catalina Ruiz Osorio
Candidata

DEDICATORIA

§ A Juan Carlos Restrepo Arismendi §

AGRADECIMIENTOS

A la Organización Internacional de Maderas Tropicales (OIMT) y el Banco Interamericano de Desarrollo (BID) a través del proyecto CLIMIFORAD por el apoyo económico.

A los miembros del comité especialmente a Bryan por creer en mí, Sergio por la paciencia, Diego por ser pura vida y Nelson por las asesorías botánicas.

A los ayudantes de campo Vicente Herra, Leo Coto, Leo Jimenez y Mariela Saballos, por hacer de mi trabajo el de ustedes y alivianar las labores de campo.

A Gloria y Jorge de la Reserva Biológica El Copal, a los guardaparques Merryl, Alexis, Leo, Juan y Agüero del Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte; Deiver, Giovany, Oscar y Carlos del Parque Nacional Barbilla. A la gran familia de Villa Mills: Marvin, Norma, Randal, Gallo y Belman.

A los que me ayudaron a medir las hojas: Manuel, Cami, Julián, Jose Luis, Álvaro, Karime, Di, Juliano, Amilkar y Rebeca.

A Manuel, Fabi, Jose y Dario por su solidaridad y compañía.

A Zamora, Cristian y Nata por los mapas.

A Fernando Casanoves por las contribuciones en la tesis

A mi familia y mis amigos en CATIE

Las personas crecen a través de la gente, si estamos en buena compañía es más agradable. A todos ustedes muchas gracias por estar en mi vida.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	II
RESUMEN	XII
SUMMARY	XIV
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. Objetivo General.....	2
3. Objetivos específicos	2
4. Hipótesis del Estudio	3
5. Marco Teórico	3
5.1 Rasgos funcionales	3
5.2 Ecología Funcional	4
5.2.1 Tipos Funcionales de Plantas	5
5.2.2 Diversidad Funcional	6
5.1 Respuestas de las plantas a ambientes heterogéneos de luz y nutrientes.....	7
5.2 Factores que afectan la distribución de especies	9
5.3 Modelación de distribución de especies y comunidades	10
5.4 Cambio climático.....	11
5.5 Biodiversidad y Servicios ecosistémicos	13
6. Bibliografía.....	15
ARTICULO 1	23
CARACTERIZACIÓN DE TIPOS FUNCIONALES DE PLANTAS EN BOSQUES DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN AMÉRICA CENTRAL Y SU RELACIÓN CON LA ALTITUD	23
7. Introducción.....	23
8. Materiales y Métodos	24

8.1	Localización del estudio	24
8.2	Selección de sitios y especies de estudio	27
8.3	Muestreo de rasgos	27
8.3.1	Rasgos foliares	27
8.3.2	Rasgos de tallo	29
8.3.3	Rasgos Regenerativos	29
8.4	Identificación de TFP y distribución altitudinal	30
9.	Resultados.....	31
9.1	Rasgos funcionales	31
9.2	Tipos Funcionales de Plantas.....	33
9.3	Distribución de tipos funcionales de plantas	38
10.	Discusión	39
11.	Conclusiones.....	41
12.	Bibliografía.....	43
13.	ANEXOS	47
	ARTÍCULO 2	57
	PATRONES ESPACIALES DE COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD FUNCIONAL EN BOSQUES DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN AMÉRICA CENTRAL E IMPACTO POTENCIAL DEL CAMBIO CLIMÁTICO	57
14.	Introducción.....	57
15.	Materiales y Métodos	59
15.1	Localización del estudio.....	59
15.2	Selección de sitios y especies de estudio	61
15.3	Muestreo de rasgos.....	62
15.3.1	Rasgos foliares	62
15.3.2	Rasgos de tallo	64

15.4	Estimación de Índices de Diversidad Funcional (IDF).....	64
15.5	Relación de la diversidad y composición funcional con variables ambientales	65
15.6	Modelos predictivos actuales y futuros.....	66
16.	Resultados.....	67
16.1	Relación del clima y propiedades del suelo con la altitud	67
16.2	Diversidad y composición funcional.....	72
16.2.1	Diversidad Funcional y su relación con la altitud.....	72
16.2.2	Composición funcional	74
16.2.3	Variación espacial del gradiente ambiental y la composición funcional .	76
16.2.1	Relación de las Variables ambientales con la composición funcional.....	76
16.3	Distribución espacial potencial actual de la composición funcional.....	78
17.	Discusión	82
17.1	Diversidad Funcional	82
17.2	Composición funcional	82
17.3	Cambio climático	83
18.	Conclusiones.....	83
19.	Bibliografía.....	84
20.	ANEXOS	89

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Clasificación de las medidas e índices usados en estudios de diversidad funcional, sugerida por Casanoves et ál. (2011).....	7
Cuadro 2. Diferentes figuras de protección en la zona de estudio.....	25
Cuadro 3. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales.....	32
Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Pearson entre rasgos funcionales.....	33
Cuadro 5. Valores promedio de los rasgos calculados por TFP y Análisis de la Varianza Multivariado (Prueba Hotelling).	35
Cuadro 6. Diferencias entre tipo funcional de plantas	35
Cuadro 7. Tabla de autovectores del ACP.....	36
Cuadro 8. Valores de R^2 de cada tipo funcional ponderado por área basal y número de individuos	39
Cuadro 9. Diferentes figuras de protección en la zona de estudio.....	60
Cuadro 10. Variables climáticas actuales y medidas de resumen.	68
Cuadro 11. Autovectores del PCA de las variables bioclimaticas.....	69
Cuadro 12. Variables de suelo evaluadas y medidas de resumen (Veintimilla 2013)...	70
Cuadro 13. Autovectores del PCA de las propiedades del suelo.....	71
Cuadro 14. Índices de Diversidad Funcional y medidas de resumen	72
Cuadro 15. Análisis de la varianza para los índices por tratamiento (rango altitudinal), letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fisher ($\alpha=0.05$). ..	73
Cuadro 16. Modelos de regresión lineal de la diversidad funcional.....	74
Cuadro 17. Medidas de resumen de las Medias Ponderadas de los rasgos	75
Cuadro 18. Autovectores del PCA de las medias de los valores de rasgos ponderados por área basal y número de individuos	76
Cuadro 19. Valores de R_{2adj} (en %) resultantes de la partición de la varianza de la composición funcional poderada por (a) Número de Individuos y (b) Área Basal.	78
Cuadro 20. Bondad de ajuste (R^2) de cada una de la media ponderada de cada rasgo..	79
Cuadro 21. Coeficientes de Mantel entre la distribución actual y futura de los valores de rasgos, valores de correlacion mas bajos significan mayor discrepancia entre los modelos.....	79

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de Costa Rica con la ubicación del Gradiente altitudinal	24
Figura 2. Zonas de Vida del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.	26
Figura 3. Frecuencia de la sexualidad entre 108 especies arbóreas de bosques primarios de un gradiente altitudinal en Costa Rica	31
Figura 4. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclidea) para 108 especies a partir de rasgos foliares	34
Figura 5. Biplot de las especies y rasgos foliares (AFE, AF, CFMS, FT, N y P) y de tallo (DM). Cada color representa un TFP y cada punto una especie.	36
Figura 6. Análisis de correspondencia que muestra la asociación de síndromes de dispersión y sexualidad de la planta con los TFP. No se presenta el TFP 6 ya que este presenta una combinación de todos los rasgos de dispersión y sexualidad.	37
Figura 7. Frecuencia del síndrome de dispersión y sexualidad de las plantas en TFP ...	37
Figura 8. Distribución de la abundancia de seis tipos funcionales respecto a la altitud usando Modelo de ordenación Aditivo Restringido (CAO). a: TFP ponderados por número de individuos y b. TFP ponderados por área basal. El eje.....	39
Figura 9. Mapa de Costa Rica con la ubicación del Gradiente altitudinal	59
Figura 10. Zonas de Vida del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.	61
Figura 11. Biplot de las variables bioclimáticas por piso altitudinal. El significado de las abreviaturas se presenta en el siguiente cuadro.	69
Figura 12. Biplot de las variables de suelo por piso altitudinal en el Gradiente Caribe Villa Mills.....	71
Figura 13. Relación entre el índice de divergencia (ponderado por área basal) y la precipitación estacional: (a) y entre el índice de dispersión (ponderado por número de individuos) y la temperatura máxima del mes más cálido: (b).	74
Figura 14. Biplot de las medias de valores de los rasgos ponderados por (a) Área Basal y (b) Número de individuos	75
Figura 15. Correlogramas de Mantel para 16 clases de distancia geográfica.....	77

Figura 16. Contribución proporcional del clima, suelo, elevación y el espacio en la variación de la composición funcional y contribución conjunta..	78
Figura 17. Distribución actual y futura para los años 2020 y 2080 de los valores de rasgos de la densidad de madera, para 3 escenarios: mpi, ukmo y ncar.	81
Figura 18. Cambio en porcentaje de pixel de la distribución actual de la densidad de madera con los años 2020 y 2080 para tres escenarios: mpi, ukar y nar.	81

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Parcelas permanentes de muestreo ubicadas en en el gradiente altitudinal Caribe-Villas Mills.	47
Anexo 2. Referencias bibliográficas de los rasgos de dispersión y sexualidad de las especies del gradiente.	48
Anexo 3. Resultados en InfoStat del Análisis discriminante lineal.....	53
Anexo 4. Especies asociadas a cada Tipo Funcional de Plantas	54
Anexo 5. Parcelas permanentes de muestreo ubicadas en en el gradiente altitudinal Caribe-Villas Mills.	89
Anexo 6. Metodología para la obtención de muestras de suelo	90
Anexo 7. Análisis de regresión para los índices de Diversidad Funcional.....	91
Anexo 8. Variables de temperatura, precipitación y suelos usadas en el análisis de partición de la varianza seleccionadas por medio de Forward selection	93
Anexo 9. Distribuciones actuales y futuras para los años 2020 y 2080 de la densidad de madera.....	94
Anexo 10. Análisis de redundancia (RDA) de las variables bioclimáticas seleccionadas y los valores de rasgos. Las flechas corresponden a las variables bioclimáticas.	100

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

ACP: Análisis de Componentes Principales

AF: Área Foliar

AFE: Área Foliar Específica

CFMS: Contenido Foliar de Materia Seca

DAP: Diámetro a la Altura del Pecho

DF: Diversidad Funcional

DM: Densidad de Madera

FT: Fuerza Tensil de las Hojas

K: Concentración Foliar de Potasio

MPC: Media Ponderada de la Comunidad

N: Concentración de Nitrógeno Foliar

P: Concentración de Foliar Fósforo

TFPs: Tipos funcionales de plantas

RESUMEN

Los bosques de montaña proporcionan numerosos hábitats para diversas especies, por lo que se convierten en sitios idóneos para el entendimiento del impacto del cambio climático en la biodiversidad y el suministro de servicios ecosistémicos. Usando el poder explicativo de los rasgos funcionales (área foliar- AF, área foliar específica- AFE, contenido foliar de materia seca -CFMS, fuerza tensil -FT, densidad de madera -DM, contenido foliar de Nitrógeno-N, contenido foliar de Fósforo -P, contenido foliar de Potasio -K) se evaluó la respuesta de la vegetación a la variabilidad ambiental y el impacto potencial del cambio climático a los ecosistemas de montaña. Se midieron los rasgos a 108 especies arbóreas, helechos arborescentes y palmas dominantes (las que conformaban el 80% del área basal por parcela) en 35 parcelas de 0.25 ha ubicadas en bosque primario en un gradiente de elevación de 400 a 3000 msnm en Costa Rica. La comunidad se caracterizó a través de tipos funcionales de plantas (TFP), medias ponderadas de la comunidad e índices multirasgo multidimensionales (equidad, divergencia, riqueza y disimilitud) de diversidad funcional. El grado de autocorrelación espacial de la composición funcional y las variables ambientales fue evaluado a través de correlogramas de Mantel y se usó análisis de partición de la varianza para evaluar la contribución del suelo, temperatura, precipitación y espacio a la variabilidad de la composición funcional, expresada esta en términos de las medias de los valores de los rasgos, ponderadas tanto por la abundancia como por el área basal de cada especie. La relación de la distribución actual de valores de rasgos con el clima se determinó por medio de modelos multivariados de regresión a partir de un análisis de redundancia (RDA) y se usaron escenarios de emisiones de los años 2020 y 2080 para observar el impacto del cambio climático. Los datos climáticos vinieron de WorldClim con una resolución espacial de aproximadamente 1 km² y las variables de suelo fueron medidas por muestreo en las parcelas.

Entre las especies estudiadas existen correlaciones entre valores de rasgos foliares que se ajustan al esperado espectro de economía foliar y una correlación positiva entre DM y CFMS que sugiere un espectro adicional conservativo-adquisitivo. Los análisis delimitaron seis TFPs, uno netamente adquisitivo, uno netamente conservativo, tres intermedios, y un grupo conformado únicamente por palmas.

Los factores ambientales medidos permitieron explicar >75% de la variación de la composición funcional. La partición de la varianza mostró que las variables de temperatura son las más importantes en la definición de la variación de la composición, aunque los efectos de los factores individuales fueron relativamente débiles. En la zona alta del gradiente a causa de las bajas temperaturas hay además limitación del crecimiento por Nitrógeno, esto se vio reflejado en la alta relación C-N del suelo, en la presencia de altos valores de las medias ponderadas del CFMS y DM y bajos de la del N foliar y en la dominancia del TFP netamente conservativo. En zonas bajas el crecimiento es principalmente limitado por el Fósforo y la acidez del suelo, reflejado esto por valores bajos de la media ponderada del P foliar. En esta zona se presentó la coexistencia de todos los TFPs, alta variación del espectro de rasgos foliares y mayor uniformidad en la distribución de la abundancia de rasgos con ausencia de valores extremos de acuerdo a los índices de diversidad de equidad (FEve) y divergencia funcional (FDiv). En general la diversidad funcional disminuye con la altitud. Las mejores condiciones para el crecimiento de las plantas respecto a las condiciones del suelo se presentaron, sin embargo, en la zona intermedia la cual presenta mayor abundancia de los TFPs de características intermedias y los mayores valores de las medias ponderadas de AFE, AF, N y K.

Bajo escenarios climáticos futuros se extienden áreas caracterizadas por medias ponderadas de rasgos que indican bosques adquisitivos, rápidos. Tal tendencia puede aumentar la productividad del gradiente y la fijación de CO₂ y disminuir el almacenamiento potencial de Carbono en el bosque. Para el 2020 se observa disminución de la distribución de zonas con medias ponderadas de DM elevadas aunque para el 2080 reaparecen valores altos. Sin embargo, la adaptación del sistema bosque a estos cambios potenciales de composición funcional, depende en gran medida de la capacidad de migración de las especies además de su plasticidad fenotípica; desconocidas hasta ahora.

Debido a la alta influencia del clima en los rasgos funcionales, fue posible inferir en procesos a nivel de comunidad, a escala espacial y temporal, resaltando el alto potencial de la ecología funcional en el monitoreo del cambio climático.

Palabras clave: altitud, cambio climático, rasgos funcionales, tipos funcionales de planta, índices de diversidad funcional.

SUMMARY

Mountain forests provide numerous habitats that favor a range of species and are important sites for understanding the impact of climate change on biodiversity and the supply of ecosystem services. Using the explanatory power of functional traits (including leaf area, LA; specific leaf area, SLA; leaf dry matter content, LDMC; leaf tensile strength, LTS; wood density WD; leaf nitrogen content, N; leaf phosphorus content, P; leaf potassium content, K) this thesis assesses the response of vegetation to environmental variability and the potential impacts of climate change on forest functional composition. Functional traits were measured for 108 dominant tree, tree fern and palm species (species that made up 80% of the basal area per plot) among individuals ≥ 10 cm dbh in 35 0.25-ha primary forest plots in Costa Rica, across an elevation gradient of 400 to 3000 masl. The community was characterized by six plant functional types (PFTs), community weighted mean trait values (CWM) and multitrait indices (functional evenness, dispersion, divergence and richness). The degree of spatial autocorrelation of the functional composition and environmental variables was assessed with Mantel correlograms, and variance partitioning was used to assess the contribution of soil, temperature, precipitation and space variability to functional composition expressed in terms of community weighted mean trait values (CWM). Multivariate regression models and redundancy analysis were used to calculate the current relationship between CWM trait values and climate variables, and the A1b emissions scenario was used to simulate forest functional composition in the years 2020 and 2080. All climate data came from WorldClim with a spatial resolution of approximately 1 km².

We found correlations among trait values for the species studied that represent the expected leaf economics spectrum, and a positive correlation between WD and LDMC suggested a secondary conservative-acquisitive spectrum. We delimited six PFTs, one conservative, one acquisitive, three with intermediate characteristics, and one composed of palm species.

The environmental factors measured explained $>75\%$ of the variation of forest functional composition. Variance partitioning suggested that temperature variables are the single most important factor, although the individual effects were relatively weak. In the

highlands, the low temperatures contribute to a low rate of mineralization and mean that nitrogen limits growth; this pattern was reflected in the high C-N ratio in the soil, in the high CWM WD and LDMC, the low CWM N and the dominance of the conservative PFT. In the lowlands growth is primarily limited by phosphorus and soil acidity, this was reflected in the low CWM P. According to the diversity indices of evenness (FEve) and functional divergence (FDIV), lowland areas were characterized by the coexistence of all PFTs, high variation of leaf traits values, relative uniformity in the distribution of traits abundance and the absence of extreme trait values. In general, functional diversity decreased with altitude. The intermediate zone exhibited the best soil conditions for plant growth and had a greater abundance of TFPs with intermediate characteristics and high CWM, SLA, N and K.

Using future climate scenarios, acquisitive CWM values are likely to become more extensive and probably this would increase productivity and CO₂ fixation. However, the models indicate lower CWM wood density and this may bring decreased carbon storage in the forest. For 2020, there was a decrease in the distribution and abundance of conservative CWM values, though by 2080, the high values reappeared. Whether or not the forest will show these changes, however, depends greatly on the migration capacity of the species and their phenotypic plasticity, which are currently unknown.

Because of the strong influence of environmental variables on functional traits, community level processes can be inferred at across both spatial and temporal scales. These findings highlight the potential for functional ecology to improve our understanding of climate change.

Keywords: altitude, climate change, functional traits, plant functional types, functional diversity indices, functional composition.

1. INTRODUCCIÓN

La biodiversidad es afectada principalmente por la pérdida de hábitats y fragmentación provocadas en su mayoría por procesos de deforestación (Hughes 2000), que junto con el cambio climático componen los principales impulsores de su pérdida a nivel mundial (MEA 2005). Entre los impactos potenciales del cambio climático en los trópicos se encuentran cambios de distribución altitudinal y pérdida de especies de tierras bajas o de rangos climáticos limitados como las especies endémicas de bosques de montaña (Colwell et ál. 2008, Malhi et ál. 2010). El aumento de temperatura provocará migraciones hacia los polos o a mayores altitudes, durante estas migraciones los organismos encontrarán cultivos, fábricas, carreteras o asentamientos urbanos (Hannah et ál. 2005) que dificultan la conectividad comprometiendo aquellas especies cuya dispersión y polinización depende de animales mutualistas como es el caso de la gran mayoría de especies arbóreas de los bosques tropicales (Ghazoul y Sheil 2010).

Los ecosistemas proveen bienes y servicios que contribuyen a que las sociedades puedan afrontar los efectos negativos del cambio climático, por lo que se requiere frenar el ritmo de avance de la degradación ambiental y la definición e implementación de medidas de conservación que consideren los impactos del cambio climático (Bunn et ál. 2010, Clark 2007, Peterson et ál. 1998, Peterson et ál. 2002). Las diferentes combinaciones de factores ambientales que ofrecen los bosques de montaña favorecen una multitud de hábitats para diferentes especies (Foster 2001), es por ello que estos bosques han sido usados ampliamente para entender las causas de la variación de la vegetación (Gentry 1995, Lieberman et ál. 1996) y se convierten en sitios idóneos para entender el impacto del cambio climático y su afectación a la oferta de servicios ecosistémicos (Malhi et ál. 2010).

La diversidad funcional ofrece una forma de aproximarse a las relaciones entre los impulsores de cambio climático, la biodiversidad, el funcionamiento ecológico y los servicios esenciales para el bienestar humano que brindan los ecosistemas (MEA 2005); a pesar de que su uso se ha incrementado en las últimas décadas (Martín-López et ál. 2007) son escasos los conocimientos sobre la relación de la diversidad funcional y el ambiente.

En la presente investigación se analiza la composición y diversidad funcional de los bosques en un gradiente altitudinal en Costa Rica, buscando contribuir al conocimiento de la respuesta de la vegetación a la variación ambiental por medio del uso de rasgos funcionales. Se caracterizó funcionalmente la comunidad a través de tipos funcionales de plantas (TFP), índices de diversidad funcional (IDF) y medias ponderadas de la comunidad (MPC) y se identificaron relaciones con el clima, lo que permitió inferir sobre los impactos potenciales del cambio climático en las comunidades vegetales y el aprovisionamiento de los Servicios Ecosistémicos.

2. OBJETIVO GENERAL

Contribuir al entendimiento de las respuestas de las comunidades de plantas y los procesos ecológicos a la variabilidad climática por medio del enfoque funcional aplicado dentro de un gradiente altitudinal en Costa Rica.

3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar y comparar tipos funcionales de especies arbóreas entre diferentes pisos altitudinales en el gradiente Caribe-Villa Mills con base en rasgos funcionales
- Evaluar la relación de la composición y diversidad funcional con variables ambientales.
- Determinar los efectos potenciales del cambio climático en la composición funcional y las consecuencias en la oferta de servicios ecosistémicos

4. HIPÓTESIS DEL ESTUDIO

La composición y diversidad funcional se encuentran relacionadas con factores climáticos y edáficos presentando respuestas diferenciadas en un gradiente de variación ambiental

5. MARCO TEÓRICO

5.1 Rasgos funcionales

Para comprender procesos ecológicos es útil la determinación de la variación de rasgos entre las diferentes especies que componen los ecosistemas (Chave et ál. 2006). Los rasgos funcionales corresponden a un carácter morfológico, fisiológico o fenológico relevante de la planta para comprender y explicar la relación con su entorno, describen diferentes aspectos de las estrategias de vida de las plantas y son el resultado tanto de inercia filogenética como de selección natural del medio ambiente (Felsenstein 1985).

El tamaño, peso, contenido de nutrientes y resistencia de la hoja; están correlacionados con crecimiento y defensa (Cornelissen et ál. 2003). La densidad de madera influye en la cantidad de carbono fijado y está inversamente relacionada a la tasa de crecimiento, mortalidad y tiempo de reproducción (Swenson y Enquist 2007), especies con baja densidad de madera son por lo general especies oportunistas de claros en el bosque, de crecimiento rápido, con menor resistencia mecánica y a menudo de gran estatura (Williamson 1984; Zanne y Falster 2010). Una alta densidad de madera se encuentra a menudo en ambientes con presencia de factores que generan estrés en las plantas: baja radiación solar, viento, bajas temperaturas, abundancia de hongos descomponedores de madera y baja fertilidad del suelo (Chave et ál. 2006). Williamson (1984) encontró en un estudio preliminar que bosques de tierras bajas presentan valores altos y bajos de densidad de madera, a mediana elevación son escasos valores bajos y a mayor elevación se carece de los dos extremos; las diferencias no son grandes en el valor medio de la densidad de madera pero si se reduce la varianza en comunidades de alta elevación.

El tamaño y cantidad de semillas por fruto, los vectores de polinización y dispersión, la sexualidad y madurez reproductiva, son rasgos asociados a procesos reproductivos y dispersión que juegan un importante rol en el entendimiento de la migración de plantas en el paisaje en respuestas a las perturbaciones en el lugar. Los síndromes de dispersión, el tamaño de la semilla y la altura total están correlacionados, la altura del árbol adulto y emergencia en el dosel facilita la dispersión por el viento presentando semillas livianas (Falster y Westoby 2003, Condit et ál. 1996). Por medio de patrones observados de dispersión de semillas en bosques latifoliados de zonas templadas y bosques tropicales inundables, Clark et ál. (1999) encontraron una mayor distancia de dispersión para especies dispersadas por el viento.

Especies que crecen en gradientes ambientales tolerantes al estrés son de crecimiento lento con características conservativas: Cornelissen (1999) encontró una disminución de la masa de la semilla y el tamaño de la hoja bajo estrés hídrico en especies maderables de zonas templadas, Fonseca et ál. (2002) encontraron hojas más gruesas y pequeñas en sitios áridos en bosques del sureste de Australia, Thuiller et ál. (2004) encontraron en la distribución del género *Leucadendron* en la Región Florística del Cabo (Sur África), que especies tolerantes al estrés hídrico se encuentran especializadas a hábitats de zonas áridas, reflejando posiblemente una menor capacidad competitiva respecto a especies con hojas más grandes de hábitats más húmedos.

5.2 Ecología Funcional

El enfoque tradicional de medición de la biodiversidad ha permitido caracterizar patrones de distribución espacial y temporal de las especies (Magurran 1988), comparar el estado de la biodiversidad a diferentes escalas, respaldar prioridades de conservación, entre otras. Sin embargo este enfoque no considera la diferenciación morfológica y fisiológica que da lugar a las estrategias de vida de las plantas (Hooper et ál. 2005) por lo que presenta fuertes limitaciones para explicar procesos ecológicos (Cornelissen et ál. 2003).

Ante la alta tasa de degradación ambiental y cambio climático que afectan los ecosistemas es necesario entender el funcionamiento de los bosques y su efecto en los bienes y servicios que estos proveen. La ecología funcional surge ante dicha necesidad como una herramienta para simplificar la complejidad florística y para entender la respuesta de la

vegetación a variables ambientales (Maharjan et ál. 2011). La ecología funcional se refiere al componente de la biodiversidad que influye en la dinámica y funcionamiento del ecosistema (Tilman 2001), establece principios y herramientas que buscan unir las características de comunidades con funciones y servicios ecosistémicos (Cornelissen et ál. 2003). Se basa en rasgos morfológicos, fisiológicos o fenológicos (que puede ser medidos en un organismo) relacionados con un efecto sobre uno o más procesos ecológicos o con una respuesta a uno o más efectos ambientales (Martín-López et ál. 2007). Por medio de protocolos estándares se miden rasgos foliares o de tallo, como contenido foliar de materia seca o densidad de la madera, rasgos relacionados con la inversión de carbono que comparten compensaciones comunes implicadas en costos de construcción (Cornelissen et ál. 2003; Díaz y Cabido 1999; Swenson y Enquist 2007).

Las propiedades funcionales de una comunidad pueden ser medidas por medio de la diversidad de valores y rangos de rasgos funcionales de plantas; y también por su composición a través de tipos funcionales y sus abundancias proporcionales (Díaz y Cabido 1997); sin embargo, no está clara la variación de la composición funcional con cambios ambientales (Fajardo y Piper 2010). A pesar del incremento en la última década de medición de rasgos funcionales (Petchey y Gaston 2006), son escasos los conocimientos sobre su variación espacial que permita conocer la influencia de los factores ambientales y la distancia geográfica en la variación funcional de las comunidades. Swenson et ál. (2011) muestran un fuerte patrón de disminución de la similitud funcional de la comunidad con la altitud, como un primer análisis de diversidad beta en comunidades arbóreas tropicales, intuyendo un modelo determinístico de ensamblaje y recambio.

5.2.1 Tipos Funcionales de Plantas

Los TFP son ensamblajes de plantas parecidas ecológicamente que difieren en su taxonomía, son definidos basados en un conjunto de rasgos útiles para explicar efectos ambientales o propiedades ecosistémicas (Díaz et al. 2007). Los TFP pueden agrupar especies tolerantes a altas temperaturas, o resistentes a sequías o heladas (Casanoves et ál. 2011), sin embargo la capacidad de aplicar respuestas funcionales a múltiples factores y la interpretación de la distribución de plantas a lo largo de gradientes puede ser compleja y limitada (Lavorel y Garnier 2002).

El funcionamiento de las especies en el ecosistema no sólo se debe a sus atributos funcionales, sino también a la abundancia relativa con que estos atributos están presentes a nivel de la comunidad (Martín-López et ál. 2007). El tipo de atributos funcionales que presentan las especies dominantes en un área reflejan cuáles son los factores ambientales selectivos más importantes que a su vez influyen sobre la tasa y magnitud de los principales procesos de los ecosistemas (Díaz et ál. 2002; Lavorel y Garnier 2002).

La redundancia funcional es el número de especies que contribuyen de manera similar a una función del ecosistema y la diversidad de respuesta es como especies funcionalmente similares responden de manera diferente a las perturbaciones (Laliberté et ál. 2010). La disminución en la riqueza de especies causada por la intensificación del uso del suelo puede reducir el funcionamiento de los ecosistemas, presentando una reducción significativa de la redundancia funcional y la diversidad de respuesta (Flynn et ál. 2009). La redundancia funcional es proporcional a la probabilidad de que al menos una especie sobreviva ante posibles perturbaciones, si no hay redundancia funcional, entonces la pérdida de una sola especie puede resultar en la pérdida completa de un grupo funcional y por tanto, en la pérdida de los servicios que es capaz de proveer (Martín-López et ál. 2007).

5.2.2 Diversidad Funcional

La diversidad funcional involucra la comprensión de las comunidades y los ecosistemas con base en lo que hacen los organismos y es un componente vital de investigación sobre las consecuencias funcionales de la biodiversidad (Petchey et ál. 2009). Los índices más usados en los primeros estudios de diversidad funcional son los índices unidimensionales multirasgos: Índice de diversidad de atributos funcionales (FAD1 y FAD 2; Walker et ál. 1999), que se refieren al número de diferentes combinaciones de los rasgos que ocurren en la comunidad y el Índice de diversidad funcional (FD; Petchey y Gaston 2002) que considera distancias entre especies a lo largo de clasificaciones jerárquicas. Posteriormente se han propuesto otros índices que miden diferentes atributos de la diversidad funcional, como la Divergencia Funcional (FDvar; Mason et ál. 2003) la cual es la variación de valores de rasgos de las especies presentes en un sitio, ponderada por su abundancia. Se han propuesto índices multirasgos multidimensionales de riqueza (FRic), equidad (FEve) y divergencia (FDis) funcional (Villéger et ál. 2008), que junto con el índice de dispersion funcional (FDis)

propuesto por Laliberté y Legendre (2010) caracterizan funcionalmente la comunidad (Pla et ál. 2011) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de las medidas e índices usados en estudios de diversidad funcional, sugerida por Casanoves et ál. (2011), incluyendo índices multirasgo y monorasgos así como la media ponderada de la comunidad (MPC) que integra los rasgos de las especies ponderados por valores de abundancia (Violle et ál. 2007).

Índices rasgos simples		
Monorasgo+ abundancia de especies	MPC (Media Ponderada de la comunidad) FDVar (Divergencia funcional) FRO (Regularidad funcional)	
Índices multirasgos		
	Sin abundancia de sp	Con abundancia de sp.
Unidimensionales	FAD1	wFD (DF ponderada)
	FAD2 (Diversidad de atributos f.)	wFDc
	MFAD (FAD modificado)	Rao (entropía cuadrática)
	FD (Diversidad funcional)	wRao (entropía cuadrática)
	FDc	
	GFD (FD generalizado)	
	Chull (Convex Hull)	
Multidimensionales	FRic (Riqueza funcional)	FEve (Equidad funcional) FDiv (Divergencia funcional) FDis (Dispersión funcional) FSpe (Especialización funcional)

5.1 Respuestas de las plantas a ambientes heterogéneos de luz y nutrientes

El suministro de nutrientes del suelo es uno de los factores más importantes que afecta la productividad y la composición de especies, generalmente especies de sitios fértiles tienen mayor productividad (Tilman 1984). En hábitats pobres de nutrientes, las plantas desarrollan adaptaciones que se pueden clasificar dentro de tres diferentes líneas (Berendse et ál. 2007): la primera es maximizando la adquisición de nutrientes incrementando su capacidad competitiva ya sea por medio de simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno u hongos micorrizos, o explorando otras fuentes de recursos a través del incremento en la inversión de carbono en la biomasa de raíces finas y/o aumentando la longitud de las raíces. La segunda línea está relacionada con cambios en la eficiencia con la cual los nutrientes que están presentes en la planta son usados para la asimilación de carbono y subsecuentemente para el crecimiento. La tercera es incrementando el periodo durante el cual los nutrientes pueden ser usados, aumentando la esperanza de vida de las hojas, raíces y otros órganos por inversión en tejidos de soporte y compuestos defensivos que reducen el riesgo de la herbivoría.

Los recursos pueden acumularse si su suministro excede la demanda para crecimiento y otras funciones durante cierto periodo, esta acumulación permite a las especies de crecimiento lento absorber nutrientes para los requerimientos de crecimiento inmediato en periodos de agotamiento de nutrientes; es por ello que el crecimiento de plantas perennes no solo es determinada por la cantidad de nutrientes que adquiere sino también por la cantidad de nutrientes almacenados que pueden ser reusados (Chapin et ál. 1990). Plantas con alta utilización de nutrientes para reproducción, tienen bajas tasas de crecimiento, el crecimiento también es reducido si una proporción significativa del recurso es usado en almacenamiento de reservas que envuelven la regulación metabólica o síntesis de compuestos de almacenamiento (Chapin et ál. 1990).

Los macroelementos son esenciales para la vida de las plantas y participan en el metabolismo directamente (N, P y S) o indirectamente (K). Algunos investigadores han argumentado que una clasificación entre macronutrientes y micronutrientes es difícil de argumentar fisiológicamente (Taiz y Zeiger 2002), por lo que se ha propuesto que los elementos esenciales se clasifiquen de acuerdo a su rol bioquímico y fisiológico (Mengel y Kirkby 1987). El N es el nutriente requerido en mayor cantidad después de los carbohidratos, es linealmente dependiente del crecimiento y puede ser almacenado como aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos, entre otros. El P es fundamental en el metabolismo, es un componente de ácidos nucleicos, nucleótidos, coenzimas, fosfolípidos, entre otros; y tiene un rol clave en funciones que involucran el ATP y reacciones que involucran transferencia de electrones. El K regula la concentración osmótica y el PH de la célula, es fundamental en procesos de regulación de la fotosíntesis y transporte del floema (Schulze et ál. 2002).

La distribución de luz en los bosques es profundamente heterogénea espacial y temporalmente, esto se refleja en la alta diferenciación de las hojas determinando gran amplitud de respuestas adaptativas según la escala (Percy et ál. 2007). La estrecha relación entre disponibilidad de luz, parámetros fotosintéticos y crecimiento de la regeneración se ha demostrado en muchas especies cuyo crecimiento en etapas sucesionales tempranas es más rápido en ambientes de luz altos en comparación con el crecimiento lento de especies tolerantes a la sombra (Percy et ál. 2007).

5.2 Factores que afectan la distribución de especies

Entre los factores que regulan la distribución de especies se encuentran los límites de tolerancia fisiológica a algún factor ambiental (e.g. temperaturas mínimas, heladas o intensidad lumínica) (Hannah et ál. 2005) y la combinación de factores edáficos y climáticos, los cuales tienen un fuerte efecto en la variación de la estructura del bosque a escala de paisaje y en la disponibilidad de recursos de las plantas (Toledo et ál. 2010). La elevación representa una compleja combinación de condiciones ambientales por lo que ha sido considerada un factor importante que afecta indirectamente la estructura, composición y riqueza de las comunidades vegetales (Malhi et ál. 2010), de manera general el número de especies disminuye conforme aumenta la altitud, aunque a veces es mayor la riqueza a elevaciones intermedias, probablemente por su condición transicional (Lieberman et ál. 1996).

Diversas teorías buscan explicar la alta diversidad en los trópicos, una hipótesis muy popular es la existencia de múltiples nichos ecológicos proporcionados por la heterogeneidad ambiental que brindan los trópicos (Montagnini y Jordan 2005). Las condiciones particulares presentes en los bosques de montaña como: variabilidad en la topografía, formación de nubes orográficas y presencia de bosque nublados; favorecen una gran diversidad de microclimas, convirtiéndolos en refugio de múltiples especies, debido probablemente a una mayor partición de nichos al interior de las montañas (Malhi et ál. 2010).

La diversidad beta es un factor clave para entender el funcionamiento de los ecosistemas tropicales y las causas de su diversidad (Condit et ál. 2002). Se refiere al cambio en la composición de especies con la distancia y puede reflejar procesos determinísticos, como la adaptación de especies a diferentes climas o sustratos, o como resultado de la limitación a la dispersión (Condit et ál. 2005). Aunque no se puede dudar del papel de la heterogeneidad ambiental y la diferenciación de nichos en la diversidad alfa y beta de los ecosistemas de montaña, en los últimos 15 años ha aumentado investigaciones que revelan la importancia de procesos denominados ensamble por limitación a la dispersión (Hubbell 2001), los cuales son considerado por Tuomisto et ál. (2003) un propulsor de la composición florística a escala de paisaje. En la amazonia peruana el 95% de los árboles y palmas jóvenes en el sotobosque surgieron a partir de semillas transportadas por animales (Terborgh et ál. 2002), por lo que es

probable que la limitación a la dispersión disminuya la posibilidad de que las semillas lleguen a sitios seguros y distantes de los árboles padres (Schupp et ál. 2002).

De acuerdo con la teoría neutral planteada por Hubbell (2001) si las especies arbóreas son similarmente competitivas, sus abundancias relativas se determinarán por limitación de la dispersión y el azar, además sugiere que la similitud de la composición decae monotónicamente con la distancia. En este aspecto se asemeja a lo encontrado por Condit et ál (2002) en bosques del centro de Panamá y la Amazonia Occidental, donde se mostraron diferencias notables en la diversidad beta argumentando que los patrones del recambio en la composición de las especies arbóreas no se puede explicar solamente por limitación a la dispersión y especiación. Para diferentes escalas se debe incluir la estructura del hábitat (heterogeneidad del hábitat a escala local) y evaluar el impacto de especies de amplia distribución, por ultimo afirma que la teoría de la dispersión solo puede explicarse en áreas pequeñas y uniformes, sin embargo Terborgh et ál. (2002) reportó continuidad en la composición del bosque a grandes escalas usando imágenes Landsat en la Amazonia.

5.3 Modelación de distribución de especies y comunidades

El clima y otros factores ambientales han sido usados para explicar los principales patrones de distribución de la vegetación (Holdridge 2000), como insumo de los modelos de distribución de especies (Guisan y Zimmermann 2000) y para predecir cambios en la composición de especies arbóreas (Ruokolainen et ál. 2005).

Grinnell (1917) definió el concepto de nicho ecológico de una especie como la combinación de factores ambientales que determinan su distribución geográfica, posteriormente este concepto fue redefinido incluyendo interacciones con otras especies y la diferenciación de nicho fundamental y realizado (Hutchinson 1957). El nicho fundamental incluye el rango de condiciones ambientales adecuadas para la existencia de una especie sin la influencia de competencia interespecífica, depredación, limitación de la dispersión y perturbaciones naturales o humanas (Pulliam 2000), mientras el nicho realizado describe la parte del nicho fundamental realmente ocupado por las especies bajo estas limitaciones, resultando en la distribución que actualmente se observa de la especie en la naturaleza (Silvertown 2004).

En la representación geográfica de la distribución de especies, el nicho fundamental (el cual es una abstracción formal de lo que generalmente se conoce como nicho ecológico; Hutchinson 1957), presenta una visión de amplia escala que puede ser representada a través de modelos “climáticos de envoltura”, referidos como el "enfoque mecanicista" de modelos de nicho (Guisan y Zimmermann 2000, Guisan y Thuiller 2005). Los modelos climáticos de envoltura relacionan datos de ocurrencia o abundancia de especies con conjuntos de datos climáticos actuales que pueden ser proyectados bajo escenarios de cambio climático para identificar posibles áreas de distribución en el futuro (Peterson et ál. 2002).

Consideraciones del concepto de nicho en relación con la distribución de especies han servido de inspiración para incluir parámetros como dispersión, invasión de especies (Dullinger et ál. 2004) y dinámica poblacional para explicar y predecir patrones biogeográficos observados (Peng 2000). Thuiller et ál. (2004) presentan un enfoque que relaciona la distribución de especies y rasgos funcionales, estableciendo la relación entre las propiedades de nicho de las especies (posición, amplitud y el tamaño del rango) y gradientes bioclimáticos; encontrando que especies tolerantes al estrés no ocupan amplios rangos ambientales y que los atributos funcionales de las especies varían con la posición de nicho de las especies.

Condit et ál. (2005) mencionan que la naturaleza es demasiado compleja y heterogénea para ser predicha con exactitud en todos sus aspectos de tiempo y espacio a partir de un modelo simple o complejo, por lo que además de considerar las fuerzas que estructuran la composición de especies, se debe considerar y analizar lo que no es predecible, como las fuerzas aleatorias las cuales son también importantes en la composición de especies en los trópicos.

5.4 Cambio climático

El clima varía a través del tiempo, bajo la influencia de mecanismos internos propios (tales como El Niño) y de factores externos (conocidos como “forzamientos”). Entre los forzamientos externos naturales más importantes que afectan el clima se encuentran las variaciones solares, los movimientos planetarios, las erupciones volcánicas y los cambios en la composición de la atmósfera (Cifuentes-Jara 2009).

Evidencia científica ha determinado que las actividades humanas, específicamente el aumento en las concentraciones de gases de efecto invernadero en la atmósfera, se han convertido en un forzamiento externo dominante sobre el clima, siendo los responsables de la mayoría del calentamiento observado en los últimos 50 años (IPCC 2007). La actividad humana genera varios gases de efecto invernadero (GEI), siendo los principales: dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄), óxido nitroso (N₂O), y halocarbonos (gases que contienen flúor, cloro y bromo), la cantidad de GEI emitida por actividades humanas aumentó en un 70% entre 1970 y 2004 (IPCC 2007).

El cambio climático es un proceso de múltiple escala temporal y espacial que afecta diferentes sectores a nivel mundial (salud, agricultura, económico, social, ambiental). La Convención Marco sobre el Cambio Climático (CMCC) de las Naciones Unidas, lo define como “el cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparables” (IPCC 2007). En todo el mundo se ha observado un aumento del promedio del nivel del mar y de la temperatura del aire y los océanos, así como cambios en los patrones de distribución e intensidad de la precipitación, derretimiento generalizado de los glaciares, desplazamiento del hielo marino en el Ártico y disminución de la capa de nieve en el hemisferio norte; fenómenos que confirman el calentamiento del planeta.

Entre los impactos regionales proyectados para América Latina se esperan (IPCC 2007):

- Sustitución gradual de los bosques tropicales por las sabanas en el este de la Amazonia originados por los aumentos de temperatura y las correspondientes disminuciones de la humedad del suelo
- Sustitución de la vegetación semiárida por vegetación de tierras áridas.
- Pérdidas de diversidad biológica importantes con la extinción de especies en muchas áreas

- Disminución de la productividad de algunos cultivos importantes y con ello la productividad pecuaria, con consecuencias adversas para la seguridad alimentaria que en conjunto aumentaría el número de personas amenazadas por el hambre
- Afectación notable de la disponibilidad de agua para consumo humano, agrícola e hidroeléctrico debido a cambios en las pautas de precipitación y la desaparición de los glaciares

5.5 Biodiversidad y Servicios ecosistémicos

Numerosos sistemas naturales están siendo afectados por cambios del clima regional, particularmente por un aumento de temperatura observándose cambios en la fisiología y fenología de las especies (Parmesan y Yohe 2003) y afectando ecosistemas sensibles como los bosques nublados. El calentamiento de la atmosfera ha elevado el nivel promedio de nubes orográficas del bosque nublado en Monteverde, Costa Rica y se percibe cada vez menos lluvia horizontal y lloviznas experimentando una reducción en la formación de nubes (Pounds et ál. 2005). Estos cambios en la humedad del aire pueden causar marchitez o muerte de la comunidad de epífitas de estos bosques, donde estas juegan un papel importante en los ciclos de luz, hidrológico y de nutrientes y su desaparición podría tener efectos de cascada en los bosques nublados (Foster 2001).

Se predice que el calentamiento climático alterará la cantidad, calidad y distribución de hábitats adecuados para las especies, produciendo la reorganización de asociaciones biológicas y transformando la biodiversidad (Hannah et ál. 2005, Parmesan y Yohe 2003). La supervivencia de las especies dependerá de su capacidad de adaptación in situ a nuevas condiciones climáticas, o de modificar su distribución geográfica para ubicarse en climas adecuados (Bennett 2004). De no lograrse la adaptación evolutiva ni la migración, las especies se extinguirán localmente (Peterson et ál. 2005).

Debido a los grandes cambios en precipitación y temperatura que se espera para Centroamérica, se pronostica un cambio de la vegetación de húmeda a seca, impactando fuertemente a Costa Rica y Panamá debido a la alta proporción de bosques húmedos que presentan estos países (Imbach et ál. 2012). Estudios recientes a partir de modelación de

distribución de insectos y plantas en un gradiente altitudinal en Costa Rica (Colwell et ál. 2008) señalan como muchas especies presentan vacíos entre sus distribuciones actuales y potenciales con extinciones principalmente en tierras bajas, al no existir especies adaptadas a temperaturas mayores (desgaste biótico). En el mejor de los escenarios de emisiones algunas zonas de la cuenca del Amazonas pueden perder hasta un 50% de la diversidad de especies de plantas en el próximo siglo (Feeley y Silman 2010).

En las rutas de migración las poblaciones encontrarán poblaciones de otras especies, donde las interacciones interespecíficas e intraespecíficas pueden cambiar de manera importante, particularmente nuevas interacciones competitivas que en adición a limitaciones de dispersión, tolerancias individuales y corredores de movimiento disponible pueden ser una limitación adicional a la sobrevivencia de cada especie (Peterson et ál. 2005, DeClerck y Decker 2009). La dispersión desde los hábitats existentes puede ser un proceso lento y a menudo los nuevos hábitats habrán sido ocupados por especies capaces de dispersarse y establecerse con mayor rapidez (IPCC 2007).

La alta tasa de cambio global en combinación con el estado actual de fragmentación hace que la extinción sea una opción probable para muchas especies, particularmente aquellas poco móviles, altamente dependientes de otras especies y con largos ciclos de vida como es el caso de muchas especies arbóreas de los bosques de montaña (Brook et ál. 2008).

La modelación de múltiples especies y regiones ha sugerido que el cambio climático puede aproximarse o superar la pérdida de hábitat como la principal causa de extinción de especies en este siglo (Peterson et ál. 2005). La conservación de los recursos naturales del planeta, dependerá de nuestra capacidad de gestionar el cambio climático y los cambios bióticos asociados, por lo que se requiere escenarios de emisiones y cambios de uso del suelo como insumos a los modelos climáticos de envoltura, considerando los corredores o enlaces a través de gradientes de elevación como apoyo a la ampliación del ámbito geográfico de los organismos para encontrar condiciones climáticas favorables. El manejo de áreas para la transición a un nuevo tipo de vegetación o el mantenimiento de la vegetación actual necesitará ser coordinado para asegurar que el cambio en una región sea manejado armoniosamente (Hannah et ál. 2005).

6. BIBLIOGRAFÍA

- Bennett, G. 2004. Integrating biodiversity conservation and sustainable use. Lessons learned from ecological networks. IUCN. Gland.
- Berendse, F; de Kroon, H; Braakhekke, W. 2007. Acquisition, Use and Loss of Nutrients. En F, Pugnaire; F, Valladares (eds). Functional Plant Ecology. CRC Press. 748 p.
- Brook B; Sodhi N; Bradshaw C. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 453-460.
- Bunn, WA; Jenkin, MA; Brown, CB; Sanders, NJ. 2010. Change within and among forest communities: the influence of historic disturbance, environmental gradients, and community attributes. *Ecography*: 425-434.
- Casanoves F; Pla L; Di Rienzo J. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. CATIE. Informe Técnico no. 384. 105 p.
- Chapin, FS; Schulze, ED; Mooney, HA. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423-447
- Chave, J; Muller-Landau, H; Baker, T; Easdale, T. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree. *Ecological Applications*, 16(6): 2356–2367.
- Cifuentes-Jara, M. 2010. A B C del cambio climático en Mesoamérica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica. Serie Técnica no. 383. 83 p.
- Clark, J; Silman, M; Kern, M; Mackil, E; HilleRisLambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.
- Clark, D. 2007. Detecting Tropical Forests' Responses to Global Climatic and Atmospheric Change: Current Challenges and a Way Forward. *Biotropica* 39 (1), 4-19.
- Colwell, R; Brehm, G; Cardelús, C; Gilman, A; Longino, J. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322 (258): 258-261.
- Condit, R; Hubbell, S; Foster, R. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7: 405-416.
- Condit, R; Pitman, N; Leigh Jr, E; Chave, J; Terborg, J; Foster, R. 2002. Beta-Diversity in tropical forest tree. *Science* 295: 666-669.

- Condit, R; Aguilar, S; Hernández, A; Pérez, R; Lao, S; Pyke, C. 2005. Spatial changes in tree composition of high-diversity forests: How much is predictable? En E. Bermingham, C. Dick, C. Moritz, Tropical rainforest: Past, present and future. London: The University of Chicago Press.
- Cornelissen, J.H.C. 1999. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia* 118: 248-255
- Cornelissen, JHC; 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 standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- DeClerck, F; Decker, M. 2009. Integrando la adaptabilidad al cambio climático a través de la biodiversidad. En C. Sepulveda, I. Muhammad , Políticas y sistemas de incentivos para el fomento y adopción de buenas prácticas agrícolas: como una medida de adaptación al cambio climático en América Central. Turrialba, C.R: CATIE.
- 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; Zak, M; Martinez, E; Aranibar, J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10: 651-660.
- Díaz, S. Gurvich, D; Pérez, N; Cabido, M. 2002. Quien necesita Tipos Funcionales de Plantas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 37 (1-2): 135-140
- Díaz, S; Lavorel, S; Chapin II, S. 2007. Functional Diversity – at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. En J. Canadell , D. Pataki , L. Pitelka, *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin: The IGBP Series, Springer-Verlag.
- Díaz, S; Di Rienzo, J; Pla, L; Casanoves, F. 2011. Introducción. En F. Casanoves, L. Pla, J. Di Rienzo, *Valoración análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba, Costa Rica: CATIE.
- Dullinger, S; Dirnbock, T; Grabherr, G. 2004. Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology* 92: 241-252.

- Fajardo, A; Piper, F. 2010. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist* 189: 259–271.
- Falster, D; Westoby, M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (7): 337-343.
- Feeley, K; Silman M. 2010. Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology* 16: 1830-1836.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 25 (1): 1-15.
- 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.
- Fonseca, CR; Overton, J.M; Collins B; Westoby, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88: 964-977
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forest. *Earth-Science Review* 55: 73-106.
- Gentry, A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forest. En S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, J. Luteyn (eds). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden.
- Ghazoul, J; Sheil, D. 2010. *Tropical rain forest ecology, diversity and conservation. Many rain forest: formations and ecotones*. Oxford University. 516p.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystem: immediate filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51: 115-128.
- Guisan, A; Zimmermann, N. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Guisan, A; Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*: 993-1009.
- Hannah, L; Lovejoy, T; Schneider, S. 2005. *Biodiversity and Climate Change in context*. En T. Lovejoy, L. Hannah (eds). *Climate change and Biodiversity*. Yale University. 418 p.

- Holdridge, L. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. San Jose: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura.
- Hooper, D.U; Chapin FS; Ewel, J.J; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, JH; Lodge, D M; Loreau, M; Naeem, S; Schmid, B; Seta, H; Symstad, A; Vandermeer, J; Wardle D. A. 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 3–35
- Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166-172.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends in Ecology & Evolution* 15(2): 56-61.
- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks. *Gold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Imbach, P; Molina, L; Locatelli, B; Roupsard, O; Mahé, G; Neilson, R. 2012. Modeling potential equilibrium states of vegetation and terrestrial water cycle of Mesoamerica under climate change scenario. *Journal of Hydrometeorology*.
- IPCC. 2007. *Cambio climático 2007. Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de expertos sobre el Cambio Climático*. Ginebra, Suiza: IPCC.
- Kappelle, M. 1996. *Los bosques de Roble (Quercus) de la cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Heredia: Universidad de Amsterdam-INBio.
- Kappelle, M. 2008. Biodiversidad de los bosques de roble (encino) de la América tropical. Heredia : INBio. 336
- Kappelle, M; Van Vuuren, M; Baas, P. 1999. Effects of climate change on biodiversity: a review and identification of key research issues. *Biodiversity and Conservation* 8: 1383–1397.
- Korner, C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystem*. Alemania.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305

- 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.
- Legendre P; Borcard D; Peres-Neto P. 2005. Analyzing Beta Diversity: Partitioning the Spatial Variation of Community Composition Data. *Ecological Monographs* 75 (4): 435-450.
- Lieberman D; Lieberman M; Peralta R; Hartshorn G. 1996. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84 (2): 137-152.
- Magurran A. 1988. *Diversidad Ecológica y su medición*. Ediciones Vedra.
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, N; Bush, M; Meir, P; Atchi, S. 2010. Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16: 3171-3175.
- Mason, N; MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, J. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- Martin-López, B; Gonzalez, J; Diaz, S; Castro, I; García, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16 (3): 69-80.
- MEA. 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity Synthesis*. Washington, D.C: World Resources Institute.
- Mengel, K; Kirkby, E. 1987. *Principles of plant nutrition*. Suiza: International Potash Institute.
- Montagnini, F; Jordan, C. 2005. *Tropical forest ecology. The basis for conservation and management*. USA: Springer.
- Parmesan, C; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, JA. 2011. Cuantificación de la diversidad funcional. En: *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. F, Casanoves; L, Pla; J, Di Rienzo (eds). Informe Técnico no 384. 105 p.
- Pearcy, R. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. En F, Pugnaire; F, Valladares (eds). *Functional Plant Ecology*. CRC Press. 748 p.
- Peng, C. 2000. From static biogeographical model to dynamic global vegetation model a global perspective on modelling vegetation dynamics. *Ecological Modelling* 135: 33-54.

- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of Real. Society* 269: 1721-1727.
- Petchey O; Gaston K. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Petchey, O; O’Gorman, E; Flynn, D. 2009. A functional guide to functional diversity measures. En S. Naemm, D. Bunker, A. Hector, M. Loreau, C. Perrings. *Biodiversity, ecosystem functioning and human wellbeing and ecological and economic perspective*. Oxford.
- Peterson, A; Ortega-Huerta, M; Bartley, J; Sanchez-Cordero, V; Soberon, J. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- Peterson, G; Allen, C; Holling, C. 1998. Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems* 1: 6-18.
- Peterson, A; Tian, H; Martínez-Meyer, E; Sánchez-Cordero, V; Huntley, B. 2005. Modeling distributional shifts on individual species and biomes. In Lovejoy, E; Hannah, L. (eds). *Climate change and biodiversity*. United States. Yale University.
- Pounds, A; Fogden, P; Masters, L. 2005. Case study: responses of natural communities to climate change in a highland tropic forest. In Lovejoy, E; Hannah, L. (eds). *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States.
- Pulliam, H. 2000. On the relation between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- Ruokolainen, K; Tuomisto, H; Kalliola, R. 2005. Landscape heterogeneity and species diversity in Amazonia. En E. Bermingham, C. Dick, C. Moritz, *Tropical rainforest: Past, present and future*. London: he Univesity of Chicago Press.
- Schulze, E; Beck, E; Muller, K. 2002. *Plant Ecology*. Alemania. Springer. 700 p.
- Schupp, E; Milleron, T; Russo, S. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. En D. Levey, W. Silva, M. Galetti. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*: 605–611.

- Swenson, H; Enquist, B. 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.
- Swenson N; Anglada-Cordero P; Barone J. 2011. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevation gradient. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 877-884.
- Taiz, L; Zeiger, E. 2002. *Plant physiology*. Sinauer associates.
- Terborgh, J; Pitman, N; Silman, M; Schichter, H; Núñez, P. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. En D. Levey, W. Silva, M. Galetti, Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Brasil: CABI.
- Thuiller, W; Lavorel, S; Midgley, G; Lavergne, S; Rebelo, T. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85: 1688-1699.
- Tilman, G. 1984. Plant dominance along an experimental nutrients gradient. *Ecology* 65: 1445-1453.
- Tilman, D. 2001. Diversity functional. *Encyclopedia of biodiversity* 3: 109-120.
- Toledo, M; Poorter, L; Peña-Claros, M; Alarcon, A; Balcazar, J; Leño, C. 2010. Climate and soil drive forest structure in Bolivian lowland forests. En M. Toledo, Neotropical lowland forests along environmental gradients . Thesis, Wageningen University, NL.
- Tuomisto H; Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology* 87: 2697-2708.
- Tuomisto, H; Ruokolainen, K; Aguilar, M; Sarmiento, A. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*: 743-756.
- Villéger S; Mason, N; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89 (8), 2290-2301.
- 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
- 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.

- Westoby M; Falster, D; Moles, A; Ves, P. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- Williamson, B. 1984. Gradients in wood specific gravity of trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Society Club* 111: 51-55.

ARTICULO 1

CARACTERIZACIÓN DE TIPOS FUNCIONALES DE PLANTAS EN BOSQUES DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN AMÉRICA CENTRAL Y SU RELACIÓN CON LA ALTITUD

7. INTRODUCCIÓN

La diversidad funcional se define como la presencia y abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos presentes en un ecosistema (Díaz y Cabido 2001), los rasgos funcionales son atributos con los cuales se puede inferir sobre la relación de las especies con el ambiente o su influencia en procesos ecosistémicos (Petchey y Gaston 2006). La diversidad funcional puede ser medida a través de índices o grupos funcionales que en comunidades vegetales son conocidos como Tipos Funcionales de Plantas (TFP) (Díaz et ál. 1999) y representan ensambles de especies similares ecológicamente pero que difieren en su taxonomía (Díaz et ál. 2003; Lavorel et ál. 2007). Los TFP han sido usados ampliamente para observar la respuesta de la vegetación frente al manejo forestal (Finegan et ál. 1999), disturbios (Lavorel et ál. 1997), fuego (Bradstock y Kenny 2003) y cambio climático (Condit et ál. 1996; Díaz y Cabido 1997); respecto a este último se esperan cambios en la abundancia relativa de los TFP a causa de la redistribución y extinción local de especies (Díaz y Cabido 1997). Estas consecuencias pueden incrementarse en ecosistemas de montaña debido a su alta diversidad y especies endémicas que allí se encuentran (Foster 2001, IPCC 2007).

Debido a la estrecha relación de la temperatura con la altitud y la alta influencia de la temperatura en la biodiversidad se da alto recambio de especies en gradientes altitudinales (Hannah et ál. 2005; Malhi et ál. 2010; Clark 2007). De igual manera la baja variación de la temperatura anual en zonas altas promueve que las especies se especialicen en rangos de condiciones estrechas (Ghazoul y Sheil 2010). Sin embargo además de la temperatura existen otros factores como precipitación, suelo, geología, entre otros; que influyen en la heterogeneidad ambiental y junto con la limitación a la dispersión determinan el recambio de especies según la escala y el contexto.

En este artículo se presenta la caracterización de TFP (y su distribución con la altitud) definidos con base en los valores de rasgos funcionales elegidos por su relación con la productividad, ciclo de nutrientes, crecimiento, longevidad, defensa, resistencia, tasa de descomposición y capacidad de dispersión de especies arbóreas en un gradiente altitudinal ubicado en la vertiente Caribe de Costa Rica.

8. MATERIALES Y MÉTODOS

8.1 Localización del estudio

La zona de estudio es un gradiente altitudinal ubicado sobre la vertiente Caribe de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. Está delimitado por la divisoria de aguas continental en la parte superior, y por los ríos Reventazón y Matina al Norte y Sur respectivamente, abarca desde los 300 a los 3000 msnm y tiene un área de 227674 ha (Figura 1).

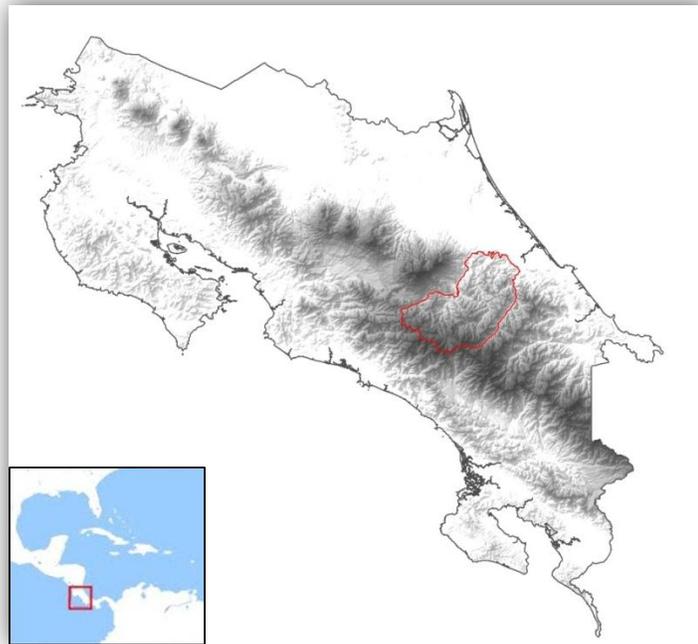


Figura 1. Mapa de Costa Rica con la ubicación del Gradiente altitudinal Caribe Villa Mills

El gradiente altitudinal se encuentra dentro de la Reserva de Biosfera La Amistad y presenta diferentes categorías de Protección (Cuadro 2) diseñadas y manejadas con el

propósito de conservación de la biodiversidad. De acuerdo con Bernard et ál. (2009) el suministro de agua del Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte está valorado en aproximadamente US \$0.2 y 1.7 millones al año para consumo humano y producción de energía, respectivamente.

Cuadro 2. Diferentes figuras de protección en la zona de estudio

Área de Conservación	Figura de Protección	
ACCVC Área de Conservación Cordillera Volcánica Central	Zona de Protección Cuenca del Río Tuis	Reserva Indígena Alto Chirripó Nairi Awari
	Refugio de Vida Silvestre La Marta	
ACLA-C Área de Conservación La Amistad Caribe	Parque Nacional Barbilla	Reserva Forestal Río Pacuare
	Reserva Forestal Río Macho	
ACLA-P Área de Conservación La Amistad Pacífico	Parque Nacional Tapanti-Macizo cerro de la muerte	

El gradiente no presenta estación seca, la precipitación tiene un comportamiento unimodal con una estación de baja precipitación en el primer trimestre del año, un ligero aumento en julio y agosto y su pico máximo en noviembre y diciembre. De acuerdo con los valores registrados en los últimos 20 años de las estaciones meteorológicas del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) y del Instituto Meteorológico Nacional (IMN), la precipitación anual del gradiente va desde los 2805 mm/año (Estación Cerro de la Muerte a 3100 msnm) hasta 6120 mm/año (Estación Destierro a 1800 msnm); y la temperatura media anual va desde 7.5 °C (Estación Cerro de la Muerte a 3100 msnm) hasta alrededor de 25.2 °C (Estación Siquirres a 100 msnm) que aunque esta fuera del gradiente es la estación más cercana en la zona baja. La zona de estudio presenta ocho zonas de vida y tres zonas de transición (Holdridge 2000) (Figura 2). Los suelos se caracterizan por ser fuertemente ácidos y son principalmente Ultisoles (85%) e Inceptisoles (15%) (ITCR 2008).

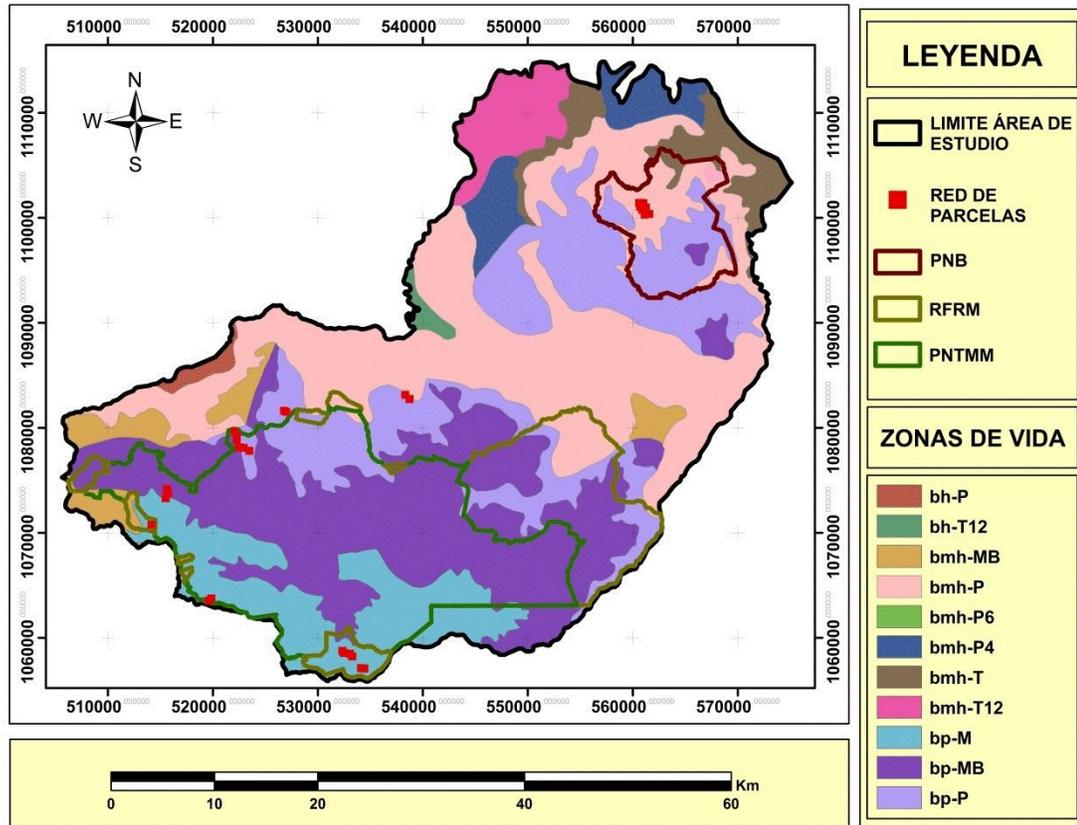


Figura 2. Zonas de Vida del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (ITCR 2008). Los cuadros representan la ubicación de las parcelas. bh-MB: bosque húmedo Montano Bajo, bmh-MB: bosque muy húmedo Montano Bajo, bmh-P: bosque muy húmedo Premontano, bmh-T: bosque muy húmedo Tropical, bp-M: bosque pluvial Montano, bp-MB: bosque pluvial Montano Bajo, bp-P: bosque pluvial Premontano, pp-SA: paramo pluvial Sub Andino, bh-P6: bosque húmedo premontano transición a basal, bmh-P4: bosque muy húmedo Premontano transición a Pluvial y bmh-T12: bosque muy húmedo Tropical transición Premontano.

En la parte alta del gradiente se encuentra la zona de vida Bosque pluvial montano, los cuales son rodales mixtos de especies del género *Quercus* (*Q. bumelioides*, *Q. costaricensis* y *Q. seemannii*) (Kappelle 2008); en la parte media se ubica el Bosque pluvial premontano y montano bajo, donde se encuentra el Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte y la Reserva Biológica El Copal. La parte baja comprende la zona de vida Bosque muy húmedo premontano, donde se encuentra el Parque Nacional Barbilla en el cual hay una reconocida presencia de grupos indígenas del pueblo Cabécar, dicho parque colinda con las Reservas Indígenas de Alto Chirripó y de Nairi Awari.

8.2 Selección de sitios y especies de estudio

De la red de Parcelas Permanentes de Muestreo establecida por el Programa de Producción y Conservación de Bosques del CATIE (Veintimilla 2013) se seleccionaron aquellas ubicadas en bosque primario, además se establecieron nuevas parcelas en zonas sin muestreo o vacíos altitudinales, conformando 34 parcelas de 0.25 ha ubicadas en lugares con facilidad de acceso, sin evidencias de perturbación humana, y en pendientes menores a 45 ° (Anexo 1). De cada parcela se tiene información de árboles, palmas y helechos con un diámetro a la altura del pecho $DAP \geq 10$ cm los cuales se encuentran marcados en campo con un código único en una placa de aluminio. La identificación de las especies fue llevado a cabo por el parataxónomo Vicente Herra y el curador del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) Nelson Zamora.

Las parcelas se agruparon por altitud y cercanía, en cuatro sectores (Barbilla, Copal-Atirro, Tapantí, Esperanza-Tres de Junio y Villa Mills) en los cuales se estimaron las especies dominantes considerando aquellas que conforman el 80% del área basal de cada parcela (Cornelissen et ál. 2003). En total se obtuvieron los valores de rasgos para 108 especies dentro de las cuales se incluyen 10 que se midieron más de una vez ya que resultaron dominantes en más de un sector del gradiente.

8.3 Muestreo de rasgos

La selección de rasgos a medir se realizó con base a aquellas características relevantes que poseen las plantas como respuestas a la variación ambiental (Díaz et ál. 1997; Casanoves et ál. 2011). La colecta, procesamiento de muestras y medición de rasgos foliares se realizó con base en el protocolo de Cornelissen et ál. (2003) y el de Chave (2005) para la densidad de la madera.

8.3.1 Rasgos foliares

El material colectado correspondió a la parte de la copa con máxima exposición a la luz y para especies del dosel inferior se seleccionaron aquellas partes más expuestas a la luz del sol, la hora para colectar las muestras fue de 7-11 am y de 2-4 pm. Las muestras se guardaron dentro de bolsas plásticas en una hielera, selladas y codificadas (con la especie y

número de individuo) por un máximo de 48 horas. A su llegada al laboratorio se rehidrataron colocando la punta cortada del tallo en agua durante al menos seis horas antes de la medición.

De cada muestra se seleccionaron cinco hojas al azar totalmente expandidas, endurecidas, sin daños de herbívoros o patógenos, las cuales fueron pesadas, medidas y vueltas a pesar para obtener valores promedio de peso fresco, área foliar y peso seco. El valor de cada rasgo corresponde al promedio de 5 individuos diferentes por especie.

A continuación se indican la definición de cada rasgo y los procedimientos para su medición:

- Área foliar (AF): Es el área superficial proyectada de un lado de una hoja (lámina foliar) y está dada en mm^2 . Cada hoja fresca (simple y compuesta) fue pasada por el medidor de área foliar (LI-3100C con una resolución de 0.01 cm^2) sin incluir el peciolo y raquis. Para el caso de hojas grandes (como las palmas) se dividieron en dos partes simétricas y se escanearon 11 folíolos, los cuales fueron promediados y multiplicados por el número total de folíolos para obtener el AF total.
- Área foliar específica (AFE): Es el área de la hoja fresca dividida por su peso seco, está dada en mm^2 / g . Una vez obtenida el área foliar, cada muestra fue secada al horno (65°C durante 48 horas) y pesada inmediatamente para que la muestra no tome humedad ambiental, por último se divide el área foliar de cada individuo entre su peso seco
- Contenido foliar de materia seca (CFMS): Es el peso seco de una hoja dividido por su peso fresco y está dado en mg/g . Antes de medir el área foliar se determina el peso fresco y se divide por su peso seco obtenido previamente.
- Fuerza tensil foliar (FTF): Es una medida de fuerza física definida como la fuerza necesaria para romper una sección de hoja y está dada en N/mm . Para cada especie se tomó una hoja sana por individuo cortando una sección longitudinal paralela alejada de la vena principal la cual fue sometida a tracción en un “*tearing apparatus*” que registra la fuerza máxima en Newtons (N) que resiste la sección de la hoja.
- Concentración foliar de Nitrógeno, Fósforo y Potasio: Es la cantidad total de N, P y K por unidad de peso seco, y está dado en mg/g . Para ello se colectó una muestra

homogénea por especie de aproximadamente 500 gramos (100 gramos por individuo), que fue llevada al laboratorio de suelos y foliares del Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) la Universidad de Costa Rica para un análisis químico completo. El procedimiento usado para la medición del contenido de Nitrógeno es por combustión seca en autoanalizador y del P y K por digestión húmeda con HNO₃ y determinación por espectrometría de emisión atómica con plasma (ICP).

8.3.2 Rasgos de tallo

Densidad de madera: se obtuvo de acuerdo al protocolo descrito por Chave (2005) donde la densidad de madera se define como el cociente entre la masa del material seco al horno y la masa del agua desplazada por su volumen verde (gravedad específica de madera de acuerdo a Williamson y Wiemann 2010).

Se seleccionaron cinco individuos adultos, sanos y expuestos a la luz que estuvieran fuera de las parcelas permanentes para evitar la afectación con tasas de crecimiento o mortalidad. A estos individuos se les tomó muestra con un barreno de Pressler de 5.15 mm de diámetro y un largo de 25.5 cm. Para las palmas se sacó una porción de la sección transversal del tallo. Las muestras fueron enrolladas en una servilleta saturada por agua y almacenadas herméticamente en pequeñas bolsas codificadas. El volumen verdadero se calculó con el método dimensional de desplazamiento de agua (Williamson y Wiemann 2010), el cual requiere la inmersión (usando aguja de disección con volumen despreciable) de la muestra de madera en un recipiente con agua colocado sobre una balanza analítica, la masa del agua desplazada es el volumen de la madera. Posteriormente las muestras se secaron al horno entre 101-105°C por 24 horas y se pesaron inmediatamente.

8.3.3 Rasgos Regenerativos

Incluyen rasgos relacionados con la capacidad de migración de las plantas a fin de mantenerse dentro de los límites de sus nichos térmicos (Cornelissen et ál. 2003). Debido a la dificultad de tomar estos datos en campo, se utilizó información secundaria de los rasgos seleccionados y se corroboraron con el botánico Nelson Zamora ampliamente reconocido por su conocimiento de la flora de Costa Rica.

- Modo de dispersión (MD)

La capacidad de migración de las plantas para colonizar nuevos sitios depende de la dispersión de sus semillas por diferentes vectores. Es una variable indicadora no excluyente y permiten identificar presencia-ausencia de diferentes estados de un mismo rasgo funcional. A continuación se describen las categorías y características observables de los individuos de acuerdo con Chan (2010) y Salgado (2007):

i) anemocoria: las semillas generalmente son de tamaño pequeño con apéndices como pelos, penachos o alas

ii) autocoria: las especies se dispersan por sus propios medios principalmente a través de la explosión y/o gravedad

iii) zoocoria: se clasificó en dispersión por animales voladores y no voladores.

iv) hidrocoria: las semillas están adaptadas a través de membranas que garanticen la impermeabilidad, y cámaras de aire o aceite que permitan la flotación.

- Sexualidad (S):

i) hermafroditas: flores con anteras y pistilo funcionales

ii) dioicas: los individuos producen flores masculinas o flores femeninas

iii) monoicas: se producen flores femeninas y masculinas en el mismo individuo

iv) polígamas: las estructuras masculinas, femeninas, y hermafroditas se manifiestan en la misma planta

8.4 Identificación de TFP y distribución altitudinal

Para observar la relación entre rasgos se usaron análisis de correlación de Pearson, y la FT fue transformada a logaritmo natural, esto permitió encontrar correlaciones significativas que no se encontraron con los valores del rasgo sin transformar. La identificación de TFP se realizó mediante Análisis Multivariado por medio de un análisis de conglomerados jerárquicos a partir de una matriz de objetos (especies) y atributos (rasgos), usando como método de encadenamiento Ward y la medida de distancia Euclídea. Para observar el grado de

asociación de los TFP con los rasgos, síndromes de dispersión y sexualidad de la planta, se usaron Análisis de Componentes Principales (CP) y de Correspondencias (AC).

La distribución de la abundancia de cada TFP con la altitud, se realizó utilizando la técnica de Ordenación Aditiva Restringida (CAO por sus siglas en inglés), la cual está basada en modelos aditivos generalizados (GAM). Para los tipos funcionales ponderados por número de individuos se usó una función Poisson y para áreas basales la distribución normal.

9. RESULTADOS

9.1 Rasgos funcionales

Las especies evaluadas fueron principalmente de sexualidad hermafrodita (53%) y dioica (32%) y el agente de dispersión fue principalmente animales voladores (59%) seguido por viento (19%) y animales no voladores (18%) (

Figura 3) (Anexo 2). Los atributos de sexualidad y agente de dispersión no fueron útiles para separar los TFP por lo que no se incluyeron en el análisis de conglomerados.

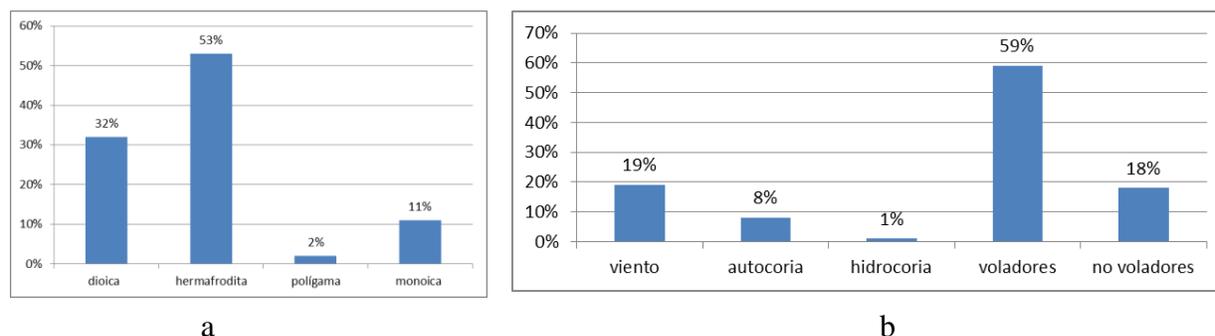


Figura 3. Frecuencia de la sexualidad entre 108 especies arbóreas de bosques primarios de un gradiente altitudinal en Costa Rica (a) hermafroditas: flores con anteras y pistilo, dioicas: flores masculinas o femeninas en un individuo, monoicas: flores femeninas y masculinas en el mismo individuo y polígamas: las estructuras masculinas, femeninas, y hermafroditas se manifiestan en la misma planta. Síndrome de dispersión (b) anemocoria: viento, autocoria: las especies se dispersan por sus propios medios, zoocoria: dispersión por animales voladores y no voladores

Los coeficientes de variación de los rasgos van de 21 a 481% para el CFMS y AF respectivamente (Cuadro 3). La DM presentó un valor promedio de 0.5 g/cm³, su valor

máximo corresponde a la especie *Chrysophyllum colombianum* (familia Sapotaceae) y el mínimo a *Heliocarpus appendiculatus* (familia Tiliaceae). El alto coeficiente de variación del AF y FT se debe a los valores máximos de rasgos dados por las palmas (*Welfia regia*, *Socratea exorrhiza* y *Euterpe precatoria*). El N presentó un valor máximo de 36.3 mg/g para Inga sapindoides (familia Fabaceae) y un valor mínimo de 9.4 mg/g para *Roupala montana* (familia Proteaceae), esta última especie a su vez presentó el valor más alto de CFMS.

Cuadro 3. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales

Rasgos	Promedio	Desviación estándar	Coefficiente. de Variación %	Amplitud
CFMS (g)	380.94	82.93	21.77	198.21 - 573.16
AFE (mm ² /g)	11.30	334.70	29.66	4.63 - 22.12
AF(mm ²)	478029.98	2301774.06	481.51	346.20 - 19771839.87
FT (New/mm)	0.34	0.76	221.94	0.03 - 5.99
DM (g/cm ³)	0.50	0.13	25.41	0.16 - 0.86
N (mg/g)	22.04	6.33	28.72	9.40 - 44.20
P(mg/g)	1.05	0.44	41.71	0.40 - 3.70
K(mg/g)	9.19	4.24	46.08	3.10 - 22.00

CFMS: contenido foliar de materia seca, AFE: Área foliar específica, AF: Área foliar, FT: Fuerza tensil, DM: Densidad de madera, N: contenido foliar de Nitrógeno, P: contenido foliar de Fosforo, K: contenido foliar de Potasio

A través del análisis de correlación se observaron tendencias entre pares de rasgos (Cuadro 4). El N y P presentaron el coeficiente de correlación más alto (0.69) y están relacionados positivamente. La correlación positiva entre DM y CFMS es indicativa de alta inversión de las especies en la construcción de tejidos (tallo y hojas) más durables. Esto también explica la relación de la FT con el CFMS, que hace referencia a la inversión en lignina que hace las hojas más resistentes a la herbivoría.

El N, P, K y AFE se correlacionan positivamente con estrategias de recolección de luz, altas tasas fotosintéticas y crecimiento en las plantas. La correlación negativa de estos rasgos con la FT y CFMS se debe a que una mayor inversión en estructura y resistencia de las hojas se compensa con la disminución de la tasa fotosintética y el crecimiento. La DM y AF están correlacionados negativamente ya que para las plantas es costoso energéticamente producir hojas y tallo gruesos, densos y resistentes al ataque de patógenos; por lo que especies con baja AF tienden a tener alta DM (Wright et ál. 2004; King et ál. 2005), sin embargo

aunque las hojas de mayor tamaño presenten mayor captura de luz no son las que presentan mayor tasa fotosintética ya que esta se presenta tanto en hojas de tamaño grande y pequeño.

De manera general estas correlaciones infieren dos tendencias fisiológicas muy marcadas, rasgos cuyos valores altos están relacionados a rápido crecimiento (AFE, N y P) están inversamente correlacionados con rasgos afines con la longevidad y la conservación de nutrientes en los tejidos (FT, CFMS y DM).

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Pearson entre rasgos funcionales. De la diagonal hacia abajo se presentan los coeficientes de correlacion y de la diagonal hacia arriba la significancia ($\alpha=0.05$).

	CFMS	AFE	AF	FT	LN FT	DM	N	P	K
CFMS	1	1.2E-06	0.28	0.1	0.05	7.3E-08	0.03	8.5E-04	4.1E-06
AFE	-0.45	1	0.21	0.01	9.5E-11	0.27	1.6E-10	8.8E-07	1.8E-06
AF	0.1	-0.12	1	0	2.2E-07	0.05	0.63	0.89	0.1
LN FT	0.19	-0.57	0.47	0.68	1	0.78	6.5E-07	1.8E-05	4.5E-03
DM	0.49	-0.11	-0.19	-0.14	-0.03	1	3.1E-03	6.1E-06	0.02
N	-0.21	0.57	-0.05	-0.17	-0.46	-0.28	1	0	2.5E-03
P	-0.32	0.45	-0.01	-0.14	-0.4	-0.42	0.69	1	2E-05
K	-0.43	0.44	-0.16	-0.21	-0.27	-0.22	0.29	0.4	1

9.2 Tipos Funcionales de Plantas

El agrupamiento construido en base en los rasgos funcionales CFMS, AFE, AF, FT, DM, N y P muestra la asociación de las especies en seis tipos funcionales ($p < 0.01$) claramente definidos (Figura 4).

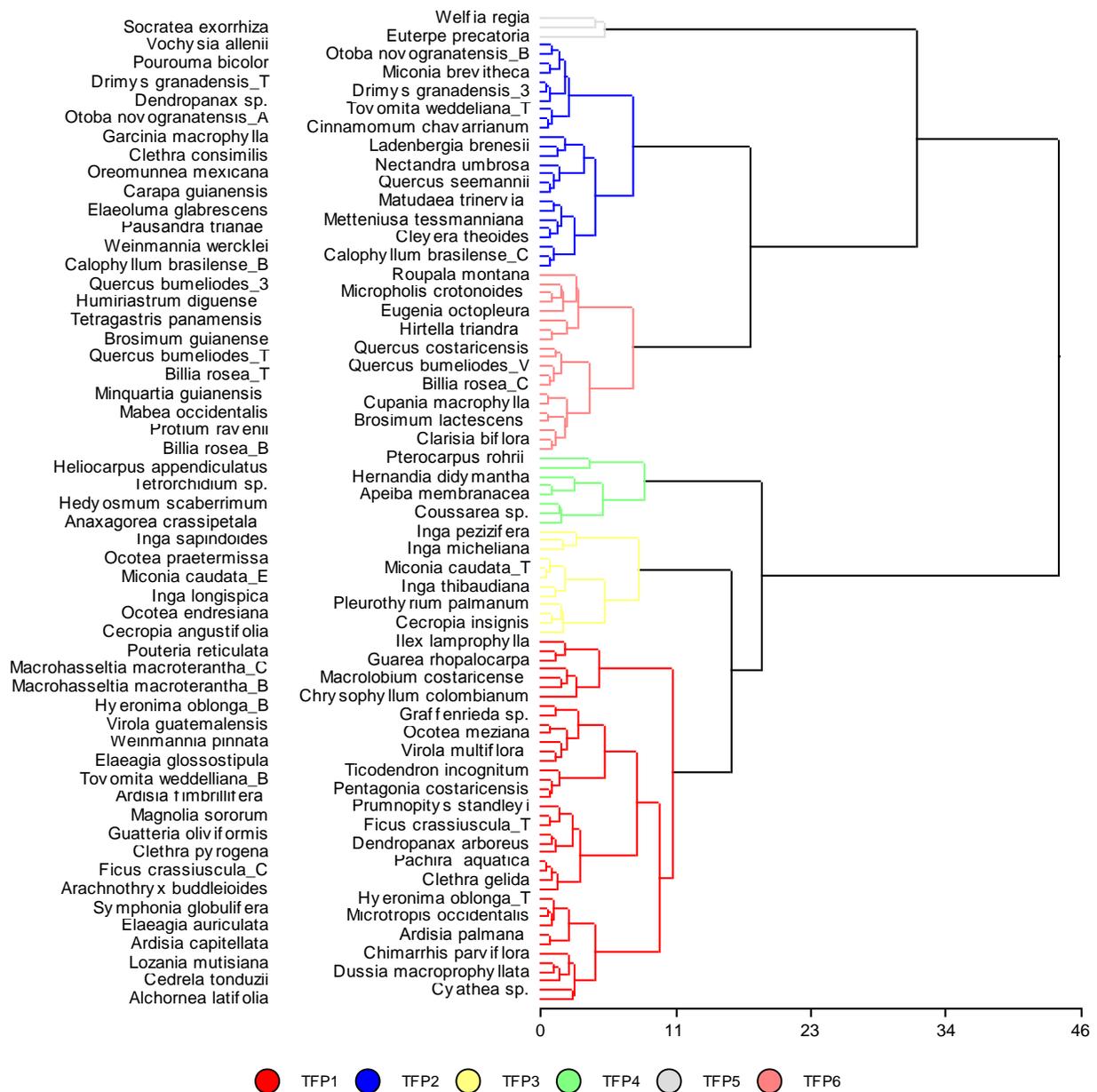


Figura 4. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclidea) para 108 especies a partir de rasgos foliares (AFE, AF, CFMS, FT, N y P) y de tallo (DM)

Para confirmar la pertenencia o no de las especies a los TFP, se realizó un análisis discriminante el cual tuvo una tasa de error de 8,3%. La tabla de clasificación cruzada señala que los individuos del TFP4, 5 y 6 presentan una tasa de error de clasificación de 0% y los demás de 7 % (TFP1) y 16% (TFP2 y TFP3); es decir en general fueron bien clasificados los TFP (Anexo 3).

El Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) y la prueba múltiple de diferencias de vectores medios entre grupos de Hotelling mostraron diferencias significativas ($p < 0.01$) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Valores promedio de los rasgos calculados por TFP y Análisis de la Varianza Multivariado (Prueba Hotelling). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p \leq 0,01$)

TFP	CFMS (g)	AFE (mm²/mg)	AF (mm²)	FT (New/mm)	DM (g/cm³)	N (mg/g)	P (mg/g)	K (mg/g)	n	p<= 0.01
1	330.23	1274.06	151138.94	0.15	0.5	22.8	1.13	11.25	40	A
2	389.01	857.63	93207.85	0.41	0.49	17.02	0.76	6.85	25	B
3	438.58	995.34	223090.92	0.16	0.44	29.17	1.25	6.88	12	C
4	258.8	1737.67	93889.64	0.12	0.33	31.55	1.71	16.65	8	D
5	436.91	923.17	12921657	4.48	0.37	19.67	0.93	4.93	3	E
6	478.15	1043.01	52915.26	0.22	0.66	19.07	0.91	7.06	20	F

Con el fin de observar que rasgos aportaban más en la separación de los grupos, se realizó un análisis de varianza sin incluir las palmas. El análisis de varianza indica que todos los rasgos a excepción del AF, fueron útiles en la separación de los grupos, se resaltan el CFMS como de los más útiles ya que separa en 5 grupos (Cuadro 6).

Cuadro 6. Diferencias entre tipo funcional de plantas (TFP según cada rasgos), letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fisher ($\alpha=0.05$). $p < 0,0001$.

Rasgos	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP6	F
DM (g/cm³)	0.5 a	0.49 a	0.44 a	0.33 b	0.66 c	21.88
CFMS (g)	330.23 a	389.01 b	438.58 c	258.8 d	478.15 e	42.05
AFE (mm²/mg)	1274.06 a	857.63 b	995.34 bc	1737.67 d	1043.01 c	25.89
FT (New/mm)	0.15a	0.41b	0.16 ^a	0.12a	0.22a	15.65
N (mg/g)	22.8a	17.02b	29.17c	31.55c	19.07b	25.72
P (mg/g)	1.13a	0.76b	1.25 ^a	1.71c	0.91b	12.25
K (mg/g)	11.25a	6.85b	6.88b	16.65c	7.06b	23.68

El análisis de componentes principales (ACP) explicó el 57% de la variabilidad en los dos primeros ejes, el eje uno (40.8%) está siendo separado positivamente por el AFE, N, P y K asociados a los TFP 6 y 2, y negativamente por DM, CFMS asociados a los TFP 1, 3 y 4. El eje 2 (16.2%) está siendo separado por los rasgos CFMS, DM y AFE en la parte positiva con una relación negativa con la FT, separando los TFP 6 y 2 (Figura 5, Cuadro 7)

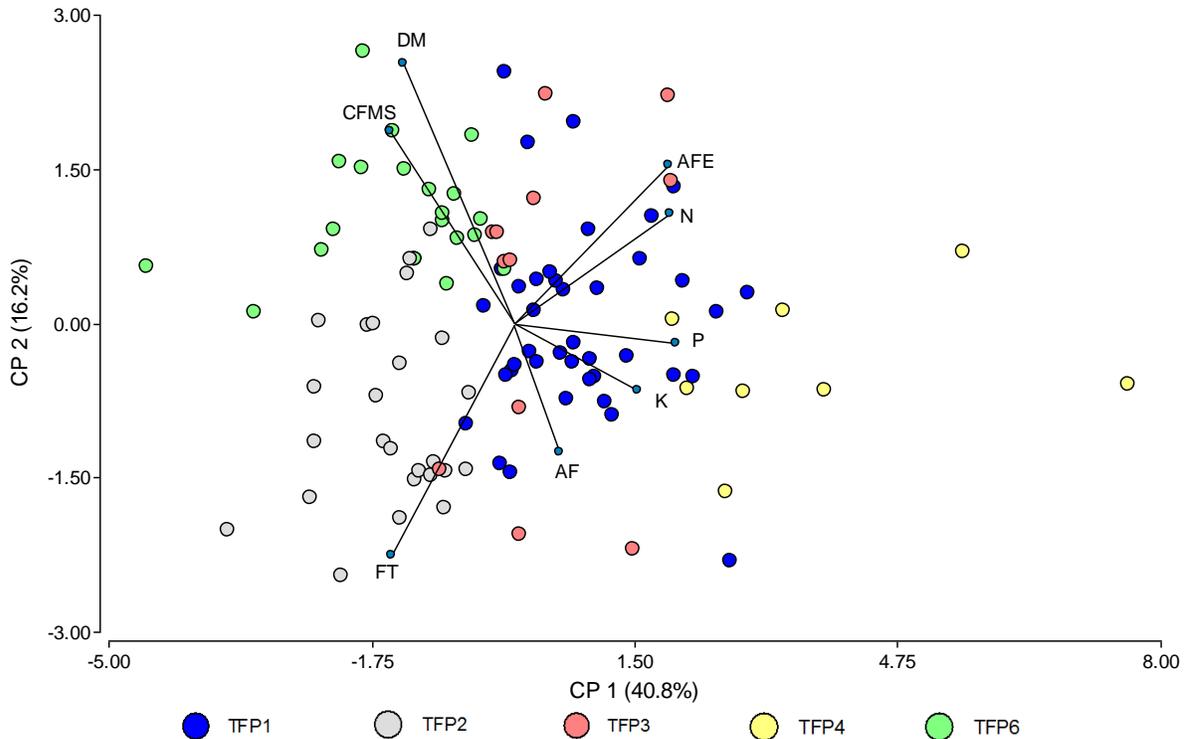


Figura 5. Biplot de las especies y rasgos foliares (AFE, AF, CFMS, FT, N y P) y de tallo (DM). Cada color representa un TFP y cada punto una especie. No se incluyeron las palmas (TFP5).

Cuadro 7. Tabla de autovectores del ACP. La varianza explicada se encuentra entre parentesis al lado de cada eje.

Variables	Eje 1(40.8%)	Eje 2 (16.2%)
CFMS	-0.34	0.41
AFE	0.42	0.35
AF	0.12	-0.28
FT	-0.33	-0.49
DM	-0.30	0.56
N	0.43	0.23
P	0.44	-0.05
K	0.34	-0.14

A través del análisis de correspondencia se asociaron los rasgos de dispersión y sexualidad con los grupos funcionales (Figura 6). Esta se construyó a partir de una tabla de contingencia de presencia o ausencia de rasgos (tipos de dispersores y sexualidad de la planta con una contribución al chi cuadrado de 79%). Los TFPs no se asocian a dispersión autocoria e hidrocoria ya que son muy pocas las especies representadas por estos síndromes. El TFP 1 se asocia a sexualidad dioica y dispersión por el viento y autocoria, el TFP5 por animales voladores y no voladores, al igual que el TFP 4 que se caracteriza por especies hermafroditas y dioicas.

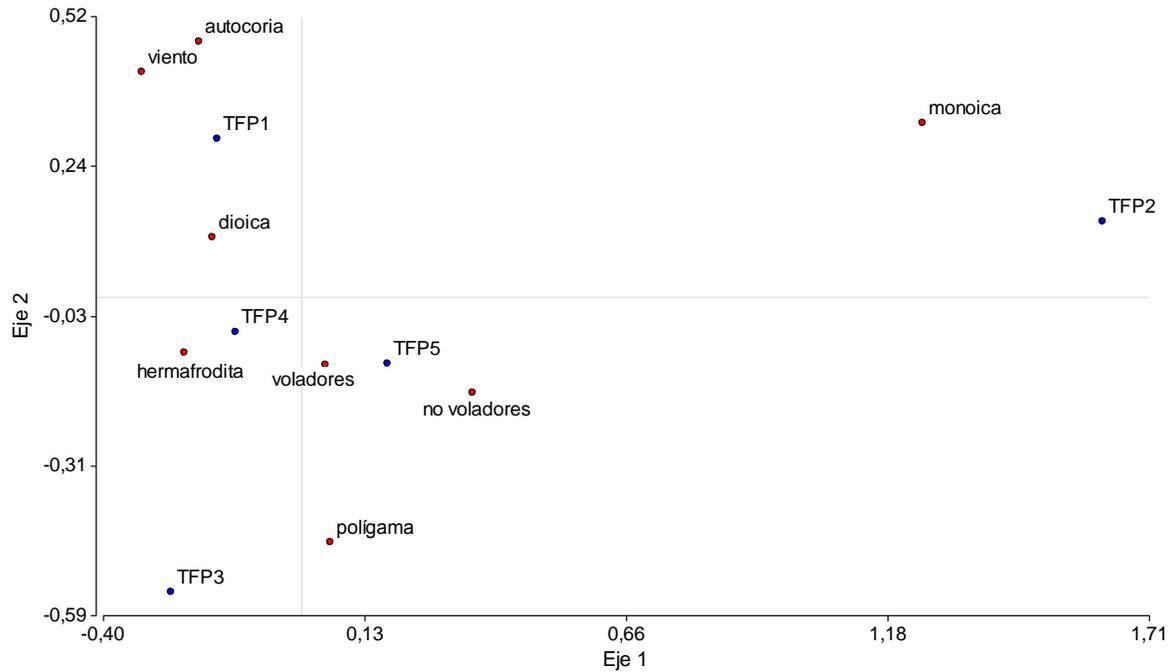


Figura 6. Análisis de correspondencia que muestra la asociación de síndromes de dispersión y sexualidad de la planta con los TFP. No se presenta el TFP 6 ya que este presenta una combinación de todos los rasgos de dispersión y sexualidad.

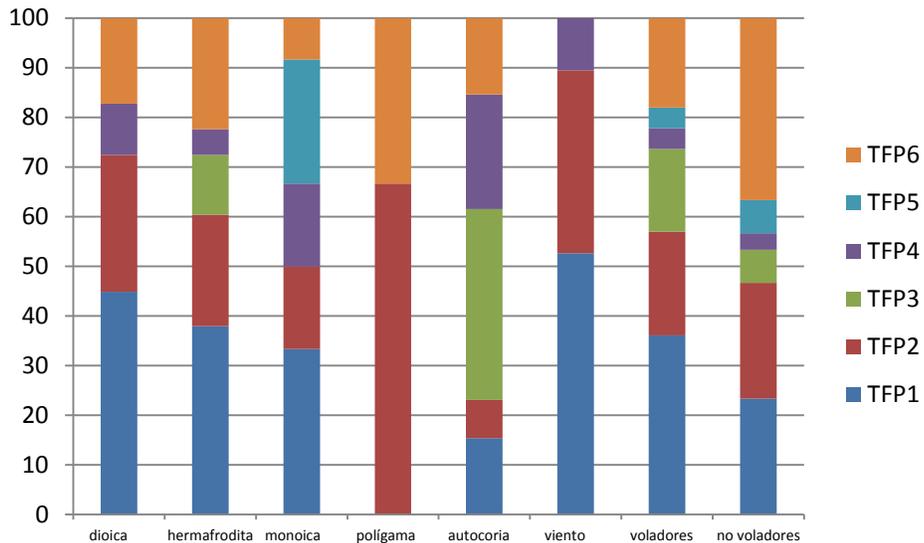


Figura 7. Frecuencia del síndrome de dispersión y sexualidad de las plantas en los TFP

A continuación se describe cada tipo funcional, el listado de las especies de cada TFP se presenta en el Anexo 4.

El TFP1 las especies se encuentran dispersas a lo largo del eje 1 asociado al AFE, N, P y K hasta alcanzar valores altos de DM en la parte superior del eje (Figura 5). Es el grupo funcional con mayor número de especies (40) y son principalmente dispersados por el viento y tienden a mostrar sexualidad dioica.

El TFP2 está compuesto por 25 especies asociados a síndromes de dispersión anemócora y sexualidad polígama. Presentan rasgos de tipo intermedio con hojas menos grandes que el TFP1, sus especies se encuentran dispersas desde la parte negativa del eje 2 asociadas a la FT y la DM y CFM en la parte positiva del eje.

El TFP3 está compuesto por doce especies asociadas a la dispersión autocoria y sexualidad hermafrodita. Aunque tiene valores intermedios de FT y DM tiene características moderadamente adquisitivas como se observa en la Figura 5, este grupo esta asociadas al lado positivo del eje 1.

El TFP4 está compuesto por ocho especies asociadas a la sexualidad monoica y hermafrodita y dispersión por autocoria y viento. Son especies netamente adquisitivas como se puede observar en sus altos valores de AFE, N, P y K; algunas corresponden a las tradicionalmente denominadas pioneras.

El TFP5 presenta los valores superiores extremos de AF y FT, está compuesto por tres palmas de sexualidad monoica y dispersión por animales voladores y no voladores. Las palmas se caracterizan por su gran abundancia y densidad en los bosques tropicales húmedos y son una de las familias de plantas con ciclos de vida de mayor duración (Scariot 2000).

El TFP6 son especies netamente conservativas asociadas al CFMS y DM e inversamente con AF, N y P. Está compuesta por 20 especies que se asocian con síndromes de dispersión por animales no voladores y sexualidad polígama.

9.3 Distribución de tipos funcionales de plantas

Los modelos de distribución identificaron puntos óptimos de distribución, así como rangos de tolerancia ambiental. El TFP4 es un grupo netamente adquisitivo con un pico máximo alrededor de los 1100 msnm debido a disturbios locales por la caída de árboles

producto de los fuertes vientos y baja profundidad del suelo en esta zona produciendo aumento de especies netamente adquisitivas colonizadoras de claros en el bosque. El TFP6, dominantes a elevaciones mayores presenta especies netamente conservativas, aunque también se encuentran en zonas bajas, con una tendencia a disminuir a elevaciones intermedias El grupo de las palmas es representativo de las zonas bajas, principalmente ponderado por número de individuos ya que este grupo presenta baja área basal por hectárea debido a sus diámetros reducidos (Cuadro 8 y Figura 8).

Ponderador	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	TFP6
Número de Individuos	0.49	0.25	0.25	0.85	0.85	0.62
Área Basal	0.46	0.22	0.33	0.44	0.63	0.69

Cuadro 8. Valores de R^2 de cada tipo funcional ponderado por área basal y número de individuos

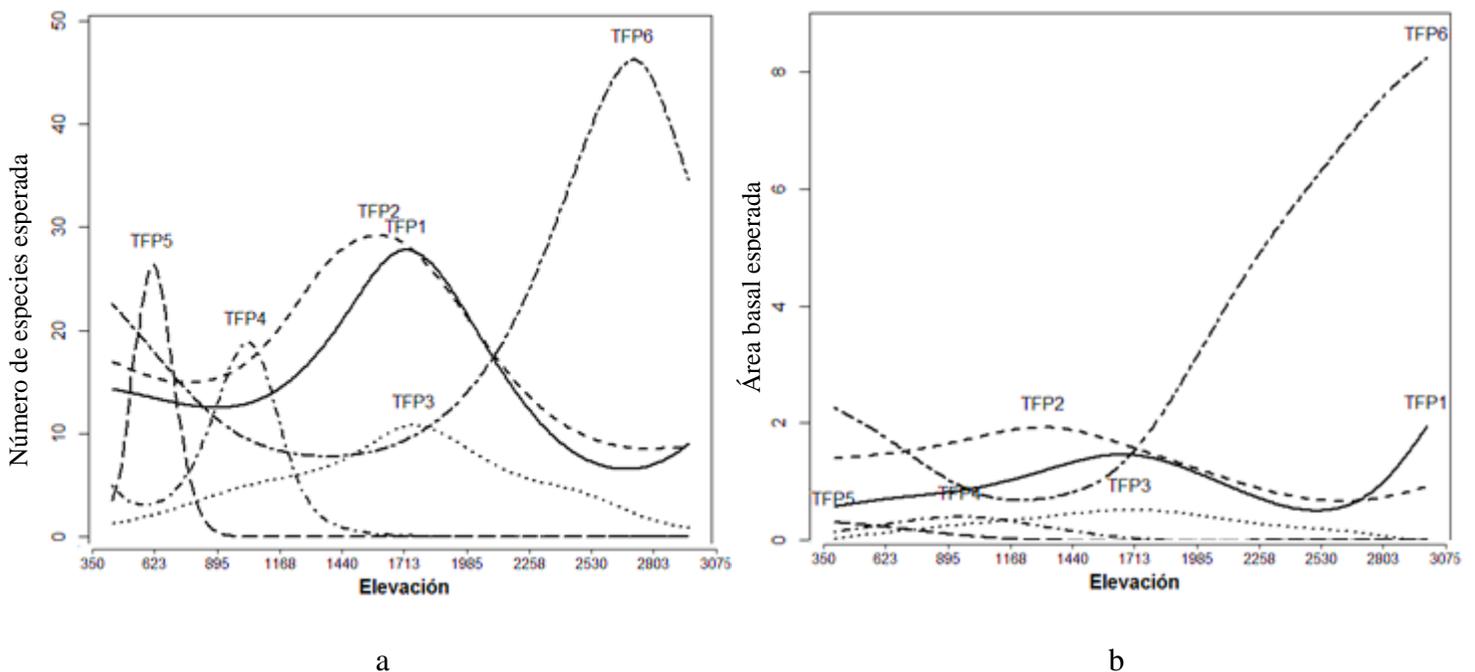


Figura 8. Distribución de la abundancia de seis tipos funcionales respecto a la altitud usando Modelo de ordenación Aditivo Restringido (CAO). a: TFP ponderados por número de individuos y b. TFP ponderados por área basal. El eje

10. DISCUSIÓN

El síndrome de dispersión y la sexualidad de la planta no fueron útiles en la delimitación de TFP, probablemente porque sus correlaciones son filogenéticas y no tanto funcionales; estos atributos son más relevantes en etapas sucesionales tempranas debido a su

influencia en estrategias de colonización y establecimiento (Castellanos-Castro y Bonilla 2011).

El CFMS y DM son rasgos que están relacionados positivamente a mayor resistencia y durabilidad del tallo y las hojas (Chave et ál. 2006; Wiemann y Williamson 2002), valores altos de estos rasgos están asociados a especies conservativas de alta longevidad con baja tasa de crecimiento (Fine et ál. 2006). Valores altos del N, P y AFE están asociados con especies de crecimiento rápido, demandantes de luz con alta tasa fotosintética (Garnier et ál. 2001; Chave et ál. 2006). Lo anterior obedece a la interrelación de parámetros fisiológicos y morfológicos que determinan la economía foliar, donde ninguna especie podrá ser a la vez muy competitiva y muy productiva en lo que se refiere a sus hojas (Wright et ál. 2004).

Las palmas solo se presenta en la parte baja del gradiente, este grupo pertenece a una línea evolutiva diferente a las especies arbóreas, son especies longevas y resistentes a ambientes de alto estrés (Aguilar y Jimenez 2009). No presentan cambium vascular por lo que carecen de crecimiento secundario, sus hojas son megáfilas con bajo contenido de N y alta FT y CFMS, lo que produce una baja tasa de descomposición obstruyendo el desarrollo de la regeneración de otras especies en lugares donde las palmas son dominantes (Clark y Clark 1991).

El presente estudio muestra un espectro de combinaciones de valores de rasgos entre las especies estudiadas. El eje 1 del ACP es un espectro de economía foliar y el eje 2 evidencia una faceta adicional secundaria de la variación entre especies adquisitivas y conservativas, con un espectro de valores de DM y CFMS. Esta variación de estrategias de especies permitió distinguir seis tipos funcionales entre árboles y palmas del gradiente altitudinal. El TFP6 es un grupo netamente conservativo que domina los bosques a altitudes mayores, donde las especies crecen lentamente debido a restricciones en la disponibilidad de nutrientes en el suelo debido en parte a las bajas temperaturas (Tanner et ál. 1998, Grubb 1977), para esta zona además se espera menor radiación debido al aumento de la presencia de nubes con la altitud (Kappelle 1996). Sin embargo el TFP6 no es exclusivo de zonas altas, ya que se encuentra por todo el gradiente con una distribución bimodal, con un segundo pico de abundancia y área basal debajo de los 500 msnm. En la zona baja este TFP en lugar de ser dominante, comparte el bosque con todos los demás TFPs identificados, y es posible que la

estrategia conservativa esté ligada a la tolerancia de la sombra tanto como la eficiencia en el uso del Fósforo (Tanner et ál. 1998).

Al otro extremo del espectro funcional se encuentra el TFP 4, interpretado como netamente adquisitivo con un pico máximo alrededor de los 1100 msnm debido al aumento de individuos colonizadores de claros en el bosque producto de disturbios locales como la caída de árboles por los fuertes vientos y baja profundidad del suelo observado en esta zona. El TFP 4 junto con las palmas (TFP 5) están ligados a elevaciones intermedias y bajas y del gradiente, es posible que la baja temperaturas y radiación solar de las montañas sean los factores que limitan la distribución altitudinal de estos TFPs.

Los TFP 1, 2 y 3 tienen su punto óptimo de distribución a elevaciones medias del gradiente indicando menor limitación del crecimiento de las plantas a alturas intermedias. La presencia de varios TFPs puede mostrar la optimización del uso del recurso más escaso, la luz; dando lugar a mayor diversidad de valores de rasgos foliares por la competencia de este recurso generando una gama de estrategias en las especies (Chave et ál. 2006, Pearcy 2007).

En zonas bajas hay un número mayor de TFP en comparación con zonas altas, esto implica menor resiliencia al cambio climático de las zonas altas frente a la extinción local de especies y desaparición de TFP (Díaz y Cabido 1997). Como especie clave sobre la cual deben dirigirse los esfuerzos de conservación es el roble (*Quercus bumelioides*) perteneciente al TFP6, esta especie presenta amplia distribución, fue medida en tres rangos altitudinales desde 1308 a 2920 msnm y presenta gran área basal, es decir es una especie única y dominante de la parte media y alta del gradiente (Walker 1992, Allison et ál. 1996) potencialmente con efectos sombrilla sobre la diversidad de especies (Davic 2003).

11. CONCLUSIONES

Entre las 108 especies estudiadas, valores de rasgos relacionados con altas tasas fotosintéticas son inversos a aquellos que confieren mayor resistencia y durabilidad de la hoja siguiendo un espectro global de economía foliar que indica estrechas relaciones entre parámetros fisiológicos y morfológicos de las plantas, donde ninguna especie podrá ser a la vez muy competitiva y muy productiva en lo que se refiere a sus hojas.

El espectro de economía foliar, junto con un espectro secundario basado en una correlación entre DM y CFMS, permite la identificación de seis tipos funcionales entre las especies arbóreas dominantes del gradiente altitudinal estudiado.

Los tipos funcionales muestran diferentes rangos de distribución altitudinal debido probablemente a estrechas relaciones de los valores de rasgos con el ambiente. Este resultado es menos apreciable cuando se pondera por área basal debido al aumento de la abundancia de especies con la altitud.

Mientras que el rango superior de elevación del gradiente es dominado por el conservativo TFP 6, y tanto el adquisitivo TFP 4 como las palmas son ausentes allí, las tierras bajas muestran una representación más equitativa de todos los seis TFP. Los factores que determinan la viabilidad de la estrategia conservativa pueden diferir entre tierras bajas y altas – siendo posiblemente, limitación por P y la sombra de competidores, y limitación por N y baja iluminación solar, respectivamente.

Los resultados presentados pueden servir como línea base de estudios a largo plazo de efectos del cambio climático en la abundancia relativa de TFPs.

12. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, V; Jiménez, F. 2009. Diversidad y distribución de palmas (Arecaceae) en tres fragmentos de bosque muy húmedo en Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 57 (Supl. 1): 83-92
- Allison, G. W; Menge, B. A; Lubchenco, J.; Navarrete, S.A. 1996. Predictability and uncertainty in community regulation: consequences of reduced consumer diversity in coastal rocky ecosystems. En HA, Mooney; JH, Cushman; E, Medina; OE, Sala, ED, Schulze (eds) *Functional roles of biodiversity: a global perspective*: 371-392.
- Bernard, F; de Groot, RS; Campos, JJ. 2009. Valuation of tropical forest services and mechanisms to finance their conservation and sustainable use: A case study of Tapantí National Park, Costa Rica. *Forest Policy and Economics* 11: 174-183.
- Bradstock, RA; Kenny, BJ. 2003. An application of plant functional types to fire management in a conservation reserve in southeastern Australia. *Journal of Vegetation Science* 14:345-354.
- Casanoves F; Pla L; Di Rienzo J. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. CATIE. Informe Técnico no. 384. 105 p.
- Castellanos-Castro, C; Bonilla, MA. 2011. Grupos funcionales de plantas con potencial uso para la restauración en bordes de avance de un bosque altoandino. *Acta Biológica Colombiana*. Vol 16.
- Chan, M. 2010. Diversidad funcional en una cronosecuencia producto de la agricultura de roza-tumba-quema de la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, México. Turrialba: Tesis M. Sc. CATIE.
- Clark, DB; Clark, DA. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79: 447-457
- Clark, D. 2007. Detecting Tropical Forests' Responses to Global Climatic and Atmospheric Change: Current Challenges and a Way Forward. *Biotropica* 39 (1), 4-19.
- Chave, J. 2005. Wood density measurement protocol. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for tue CFTS sites. Tolouse, France: Laboratory Evolution et Diversite Biologique Université Paul Sabatier.
- Chave, J; Muller-Landau, H; Baker, T; Easdale, T. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree. *Ecological Applications*, 16(6): 2356–2367.

- 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.
- Cornelissen, JHC; 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 standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Davic, R. D. 2003. Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. *Conservation Ecology* 7.
- Díaz, S; Cabido, M; Zak, M; Martinez, E; Aranibar, J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10: 651-660.
- 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; Symstad, AJ; Chapin, FS; Wardle, D; Huenneke, L. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Ecology and Evolution* 18(3)140-145.
- Fine, PVA; Miller, ZJ; Mesones, I; Irazuzta, S; Appel, HM; Stevens, MHH; Saaksjarvi, I; Schultz, LC; Coley, PD. 2006. The growth defense trade off and habitat specialization by plants in Amazonian forest. *Ecology* 87: 150-162
- Finegan, B; Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and Management* 121:177-189.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forest. *Earth-Science Review* 55: 73-106.
- 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.
- Grubb, PJ. 1977. Control of forest growth and distribution on west tropical mountains with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83-107.
- Ghazoul, J; Sheil, D. 2010. Tropical rain forest ecology, diversity and conservation. Many rain forest: formations and ecotones. Oxford University. 516 p.
- Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR). 2008. Atlas digital de Costa Rica.

- IPCC. 2007. Cambio climático 2007. Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de expertos sobre el Cambio Climático. Ginebra, Suiza: IPCC.
- Kappelle, M. 1996. Los bosques de Roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo. Primera edición. Heredia. INBio: Universidad de Amsterdam. 336 p.
- Kappelle, M. 2008. Biodiversidad de los bosques de roble (encino) de la América tropical. Heredia : INBio. 336 p.
- King, DA; Davies, SJ; Supardi, MNN; Tan, S. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forest of Malaysia. *Functional Ecology*, 19: 445-453.
- 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 J.G, Pataki D, Pitelka L (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*: 149-159.
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, N; Bush, M; Meir, P; Atchi, S. 2010. Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16: 3171-3175.
- Petchey, O; Gaston , K. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Salgado-Negret, B. 2007. Tipos funcionales de especies arbóreas en un bosque muy húmedo tropical: definición, correlación filogenética y relación a la rareza local. Turrialba: Tesis M. Sc. CATIE.
- Scariot, A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32: 662-669.
- Tanner, CC; Sukias, JPS; Upsdell, MP. 1998. Substratum phosphorus accumulation during maturation of gravel-bed constructed wetlands. *Water Sci. Tech.* 40(3): 647–659.
- Veintimilla , D. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso “Caribe-Villa Mills”. Turrialba: Tesis M. Sc. CATIE
- Walker, BH. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18–23.

Williamson G; Wiemann M. 2010. Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany* 97: 519–524.

Wright, I.J; Reich, P.B; Westoby, M; Ackerly, D.D; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, J.H.C; Diemer, M; Flexas, J; Garnier, E; Groom, P.K; Gulias, J; Hikosaka, K; Lamont, B.B; Lee, T; Lee, W; Lusk, C; Midgley, J.J; Navas, M.L; Niinemets, U; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Poot, P; Prior, L; Pyankov, V.I; Roumet, C; Thomas, S.C; Tjoelker, M.G; Veneklaas, E.J; Villar, R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827

13. ANEXOS

Anexo 1. Parcelas permanentes de muestreo ubicadas en en el gradiente altitudinal Caribe-Villas Mills.

Sectores	Sitio	Coordenadas		Altitud
		N	W	
Barbilla	Barbilla_P1	560610	1101413	435
	Barbilla_P5	561013	1101390	469
	Barbilla_P2	560715	1101056	473
	Barbilla_P7	561248	1100976	528
	Barbilla_P8	561569	1100363	541
	Barbilla_P4	561140	1100308	566
	Barbilla_P3	560912	1100767	586
	Barbilla_P6	561221	1100598	613
Atirro-Copal	Atirro 1	538740	1082737	1000
	Atirro 2	538338	1083140	1010
	Copal 1	527475	1081183	1010
	Copal 1	526760	1081567	1120
Tapantí	Yukka 1	523484	1077813	1308
	Yukka 2	522935	1078099	1308
	Solitaria	523164	1077473	1308
	Quebrada seca 1	522072	1079639	1362
	Quebrada seca 2	522288	1079211	1362
	Yukka 4	522060	1078028	1570
	Quebrada seca 3	522284	1078881	1591
	Quebrada seca 4	522109	1078549	1591
Villa Mills	Yukka 3	522480	1078142	1591
	RFRM_P1	533280	1058232	2700
	RFRM_P2	533056	1058483	2810
	RFRM_P3	532341	1058763	2740
	RFRM_P4	532494	1058567	2780
	RFRM_P5	534132	1057111	2750
	RFRM_P6	534435	1057075	2730
	Lorena	534679.	1056513.	2791
Esperanza-Tres de Junio	Esperanza 1	515616	1074178	2150
	Esperanza 2	515749	1073770	2220
	Esperanza 2	515510	1073296	2350
	Esperanza 2	514165	1070765	2600
	3 de Junio 1	519596	1063551	2950
	3 de Junio 2	519868	1063746	2920

Anexo 2. Referencias bibliográficas de los rasgos de dispersión y sexualidad de las especies del gradiente. Cada número corresponde a una referencia numerada que se encuentra al final de la tabla.

FAMILIA	ESPECIE	Modo de Dispersión					Sexualidad			
		viento	autocoria	hidrocoria	voladores	no voladores	dioica	monoica	polígama	hermafrodita
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i>				9		11			
Annonaceae	<i>Anaxagorea crassipetala</i>		1,10							1,2,3
Tiliaceae	<i>Apeiba membranacea</i>		52	11		11,22				1,2,3,11
Rubiaceae	<i>Arachnothryx buddleioides</i>	7								7
Myrsinaceae	<i>Ardisia capitellata</i>				12					12
Myrsinaceae	<i>Ardisia fimbriifera</i>				9,22,26					11,22
Myrsinaceae	<i>Ardisia palmana</i>				12,14					12,14
Hippocastanaceae	<i>Billia rosea</i>					11				43
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i>				26	26	1			
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>				26	26	1			
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasilense</i>				52				36	
Meliaceae	<i>Carapa guianensis</i>				9,22			3		
Cecropiaceae	<i>Cecropia angustifolia</i>				22	22	1,3,11			
Cecropiaceae	<i>Cecropia insignis</i>				22	22	1,3,11			
Meliaceae	<i>Cedrela tonduzii</i>	9,22						2,3,11		
Rubiaceae	<i>Chimarrhis parviflora</i>	52								11
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum colombianum</i>				9			11		
Lauraceae	<i>Cinnamomum chavarrianum</i>				9					28
Moraceae	<i>Clarisia biflora</i>				52		1,3,26			
Clethraceae	<i>Clethra consimilis</i>	11								11
Clethraceae	<i>Clethra gelida</i>	8								8
Clethraceae	<i>Clethra pyrogena</i>	6								6
Theaceae	<i>Cleyera theoides</i>	25								25
Rubiaceae	<i>Coussarea sp.</i>				9					37
Sapindaceae	<i>Cupania macrophylla</i>				9				29,45	
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>				5,9		1,2,3,11			
Araliaceae	<i>Dendropanax sp.</i>				5,9		1,2,3,11			
Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i>				8	8				8
Fabaceae	<i>Dussia macrophyllata</i>				52					4,11
Rubiaceae	<i>Elaeagia auriculata</i>	38								38
Sapotaceae	<i>Elaeoluma glabrescens</i>				52		34			
Rubiaceae	<i>Elaeagia glossostipula</i>	38								38
Myrtaceae	<i>Eugenia octopleura</i>				9					19
Arecaceae	<i>Euterpe precatoria</i>				9	9		1,11		
Moraceae	<i>Ficus crassiuscula</i>				9,22	22		1,2,3,4,11		
Clusiaceae	<i>Garcinia macrophylla</i>				52		10,36			
Melastomataceae	<i>Graffenrieda sp.</i>				22					22
Meliaceae	<i>Guarea rhopalocarpa</i>				16		16			
Annonaceae	<i>Guatteria oliviformis</i>				9,10					11
Chlorantaceae	<i>Hedyosmum scaberrimum</i>				33		1,2,3,11			
Tiliaceae	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	39,41					39,41			
Hernandiaceae	<i>Hernandia didymantha</i>				11			1,2,3,11		
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella triandra</i>					22,27				27,24
Humiriaceae	<i>Humiriastrum diguense</i>				52					52
Euphorbiaceae	<i>Hyeronima oblonga</i>				9		2,3,11			
Aquifoliaceae	<i>Ilex lamprophylla</i>				21		21			
Mimosaceae	<i>Inga longispica</i>				17,22					1,3
Mimosaceae	<i>Inga micheliana</i>				17,20					1,3
Mimosaceae	<i>Inga pezizifera</i>				17,20					1,3
Mimosaceae	<i>Inga sapindoides</i>				17,20					1,3
Mimosaceae	<i>Inga thibaudiana</i>				17,20					1,3
Rubiaceae	<i>Ladenbergia brenesii</i>	42								42
Flacourtiaceae	<i>Lozania mutisiana</i>				52					2,3
Euphorbiaceae	<i>Mabea occidentalis</i>		46					46		
Caesalpinaceae	<i>Macrolobium costaricense</i>					11				3
Flacourtiaceae	<i>Macrohasseltia macroterantha</i>	35,18								35,18
Magnoliaceae	<i>Magnolia sororum</i>				47					47
Hamamelidaceae	<i>Matudaea trinervia</i>	30								30
Icacinaceae	<i>Metteniusa tessmanniana</i>					54				54
Melastomataceae	<i>Miconia brevitheca</i>				9,15					1,3,22
Melastomataceae	<i>Miconia caudata</i>				9					1,3,23
Sapotaceae	<i>Micropholis crotonoides</i>				52					31

Celastraceae	<i>Microtropis occidentalis</i>				47					47
Olacaceae	<i>Minquartia guianensis</i>					26				1,22
Lauraceae	<i>Nectandra umbrosa</i>				9					44
Lauraceae	<i>Ocotea endresiana</i>				47			47		
Lauraceae	<i>Ocotea meziana</i>				47			47		
Lauraceae	<i>Ocotea praetermissa</i>				47			47		
Juglandaceae	<i>Oreomunnea mexicana</i>	49							49	
Myristicaceae	<i>Otoba novogranatensis</i>				10			1,3,10,11,14		
Bombacaceae	<i>Pachira aquatica</i>		52		52					1,2,3,11
Euphorbiaceae	<i>Pausandra trianae</i>		46				46	46		
Rubiaceae	<i>Pentagonia costaricensis</i>						37,42			37,42
Lauraceae	<i>Pleurothyrium palmanum</i>				47			47		
Cecropiaceae	<i>Pourouma bicolor</i>				9	32		1,11		
Sapotaceae	<i>Pouteria reticulata</i>				9			34		
Burseraceae	<i>Protium ravenii</i>				9,22			22		
Podocarpaceae	<i>Prumnopitys standleyi</i>				8	8		8		
Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i>	1,15								1,3
Fagaceae	<i>Quercus bumeliodes</i>				8	8				8
Fagaceae	<i>Quercus costaricensis</i>				8	8				8
Fagaceae	<i>Quercus seemannii</i>				8	8				8
Proteaceae	<i>Roupala montana</i>		50							50
Arecaceae	<i>Socratea exorrhiza</i>				1,11,9				1,11,9	
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i>				51					51
Burseraceae	<i>Tetragastris panamensis</i>				9			1,2,3,11		
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium sp.</i>		52					40		
Ticodendraceae	<i>Ticodendron incognitum</i>					52		52		
Clusiaceae	<i>Tovomita weddelliana</i>				6	6		6		
Myristicaceae	<i>Virola guatemalensis</i>				9,10			14		
Myristicaceae	<i>Virola multiflora</i>				9,10			14		
Vochysiaceae	<i>Vochysia allenii</i>	53								53
Cunoniaceae	<i>Weinmannia pinnata</i>		8							8
Cunoniaceae	<i>Weinmannia wercklei</i>		8							8
Arecaceae	<i>Welfia regia</i>				11	11		1,11		

1. Chazdon, RL; Careaga, S; Webb, C; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forest. *Ecological Monographs* 73:331-347.
2. Kress, WJ; Beach, JH. 1929. Flowering plant reproductive systems. En McDade, LA; Bawa, KS; Hespenheide, HA; Hartshorn, GS. eds. *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest.* The university of Chicago Press.
3. Bawa, KS; Perry, DR; Beach, JH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72(3):331-345.
4. Bawa, KS; Bullock, SH; Perry, DR; Coville, RE; Grayum, MH. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72(3):346-356.
5. Wheelwright, NT; Haber, WA; Murray, KG; Guindon, C. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16(3):173-192.
6. Zamora, N; Jiménez, Q. & Poveda, L. J. 2004. Árboles de Costa Rica Vol III. Centro Científico Tropical, Conservación Internacional & Instituto Nacional de Biodiversidad. Ed. INBio. 556. p
7. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Disponible <http://www.tropicos.org/Name/27903550> consultado el 15 Agosto 2012
8. Kappelle, M. 2008. Biodiversidad de los bosques de roble (encino) de la América tropical. Heredia : INBio. 336

9. Snow, DW. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13(1):1-14.
10. Gentry, AH. 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Perú y Ecuador) with supplementary notes on herbaceous taxa. The University of Chicago Press. Chicago and London.
11. Vargas, O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas sexuales de los árboles nativos de la Estación Biológica La Selva y áreas circundantes.
12. Pascarella, JB. 1997. Breeding systems of *Ardisia* Sw. (Myrsinaceae). *Brittonia* 49(1):45-53.
13. Ibarra-Manriquez, G; Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal Botany* 79(4):383-329.
14. Ackerly, DD; Rankin-De-Merona, JM; Rodriguez, WA. 1990. Tree densities and sex ratios in breeding populations of dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *Journal of Tropical Ecology* 6(2):239-248.
15. Foster, S. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. En Leigh, EG; Rand, AS; Windsor, DM eds. *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. 2 ed. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. p. 151-172.
16. Styles, BT; Khosla, PK. 1976. Cytology and reproductive biology of Meliaceae. In Burley, J; Styles, BT. eds. *Tropical trees. Variation, breeding and conservation*. Linnean Society Symposium Series. No 2: 61- 67.
17. Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical Inga trees (Fabaceae:Mimosoideae). *Evolution* 38(5):1130-1143.
18. Flores Vindas, E. Obando Vargas. G, 2003. *Árboles del trópico húmedo. Importancia socioeconómica- 1ª. Ed- Cartago: Editorial Tecnológica de Costa Rica*
19. Nic Lughadha, E; Proenca, C. 1996. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83(4):480-503.
20. Koptur, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of Inga (Fabaceae:Mimosoideae). *Systematic Botany* 8(4):354-368.
21. Zamora, N; Jiménez, Q; Poveda, LJ. 2000. *Árboles de Costa Rica. Vol II. Santo Domingo de Heredia, CR. Instituto Nacional de Biodiversidad. 350 p.*
22. Croat, TB. 1978. *Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Standford, California. 293 p.*
23. Sanaiotti, TM; Magnusson, WE. 1995. Effects of annual fires on the production of fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* 11:53-65

24. Prance, GT; White, F. 1988. The genera of Chrysobalanaceae: a study in practical and theoretical taxonomy and its relevance to evolutionary biology. *Philos. Trans., Ser. B.* 320:1-184.
25. Carranza González Eleazar. 1999. Flora del bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 73. Disponible en <http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/resumenes/FLOBA/Flora%2073.pdf>
26. van Roosmalen, MGM. 1985. Fruits of the Guianan flora. Institute of systematic Botany Utrecht University. Silvicultural Department of Wageningen Agricultural University. Guyana. 483 p.
27. Prance, GT. 1972. Flora Neotropica. Monograph No. 9. Chrysobalanaceae. Organization for Flora Neotropica. Hafner Publishing Company, New York. 410 p.
28. Standley, PC; Steyermark, JA. 1946. Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24, IV. Chicago Natural History Museum. 493 p.
29. Standley, PC; Steyermark, JA. 1949. Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24, VI. Chicago Natural History Museum. 440 p.
30. Gonzalez-Villarreal, LM; Jimenez-Reyes, N. 2004. La familia Hamamelidaceae en el estado de Jalisco, México. Colección Flora de Jalisco. Universidad de Guadalajara.
31. Woodson, RE; Schery, RW; Blackwell, WH. 1968. Flora of Panamá. Part VIII. Family 154. Sapotaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 55(2):145-169.
32. Berg, CC; Akkermand, RWAP; van Heusden, CH. 1990. Flora Neotropica. Monograph 51. Cecropiaceae: *Coussapoa* y *Pourouma* with an introduction to the family. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden. 208 p.
33. Todzia, CA. 1988. Flora Neotropica. Monograph 48. Chlorantaceae: *Hedyosmum*. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden. 139 p.
34. Pennington, TD. 1990. Flora Neotropica. Monograph 52. Sapotaceae. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden. 770 p.
35. Sleumer, HO. 1980. Flora Neotropica. Monograph 22. Flacourtiaceae. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden. 499 p.
36. Woodson, RE; Schery, RW. 1980a. Flora of Panamá. Part VI. Familia 123. Guttiferae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67:969-1043.
37. Woodson, RE; Schery, RW. 1980b. Flora of Panamá. Part IX. Familia 179. Rubiaceae. By Dwyer, JD. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67:(1). 522 p.
38. Zamora, N. 2012. Com. personal
39. Gutiérrez-Carbajal, L. & J. Dorantes. 2004. Especies forestales tradicionales del estado de Veracruz. Potencialidades de especies con uso tradicional del estado de Veracruz, como opción

- para establecer Plantaciones Forestales Comerciales. CONACYT-CONAFOR-UV. En línea:
<http://www.verarboles.com/>
40. Woodson, RE; Schery, RW. 1968. Flora of Panamá. Part VI. Familia 97. Euphorbiaceae. By Webster, GL; Burch, D. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 54:211-350.
 41. Pennington T.D & J. Sarukhán. 2005. *Árboles Tropicales de México*, manual para la identificación de las especies. Texto Científico Universitario. UNAM-FCE. México. 523 p.
 42. Taylor, Charlotte M. Rubiaceae. En: B. E. Hammel, M. H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora (eds), *Manual de Plantas de Costa Rica. Vol. VII: Dicotiledóneas*. Missouri Bot. Gard. Press, St. Louis (manuscript).
 43. Stein, BA. 2001a. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo II. Stevens, WD; Ulloa Ulloa, C; Pool, A; Montiel, OM. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. Vol 85. 1141-1143.
 44. Stein, BA. 2001b. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo II. Van der Werff. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. Vol 85. 1190-1206.
 45. Stein, BA. 2001e. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo III. Robins, RL. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. Vol 85. 2307-2332.
 46. Gonzalez, J. 2009. Flora Digital de la Selva, Euphorbiaceae. Organización para Estudios Tropicales.
 47. González, J. Magnoliaceae. In: Hammel, B.E.; Zamora, N. y Grayum, M.H. (eds). *Manual de Plantas de Costa Rica*. Missouri Bot. Gard. Press, St. Louis & Inst. Nac. de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
 48. Zhixiang, Z. 2008. *Microtropis Wallich ex Meisner*, Pl. Vasc. Gen. 1: 68; 2: 49. *Fl. China* 11: 479–486.
 49. Narave, HV. 1983. Flora de Veracruz. Juglandaceae. Fascículo 31. 20 p.
 50. Burger, W. 1983. Proteaceae, in W. Burger (ed.), *Flora Costaricensis*, *Fieldiana Bot.* 13: 8--14.
 51. Hammel, B.E. 2001. *Simphonia*. En: Stevens, W.: Ulloa, C.; Pool, A.; Montiel, O. (eds). *Flores de Nicaragua*. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 85: 628.
 52. Tobe, H. 1991. Reproductive, morphology, anatomy and relationships of *Ticodendron*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 78 (1).
 53. Staflew, F. A. 1953. Monograph of the Vochysiaceae III. *Qualea*. *Acta Botanica Neerlandica*. 2(2):186-187.
 54. Hammel, B. Icacinaceae. En: Hammel, B., M. Grayum, C. Herrera y N. Zamora (eds.). *Manual de Plantas de Costa Rica*. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, U.S.A, Inst. Nac. de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica y Museo Nacional de Costa Rica.

Anexo 3. Resultados en InfoStat del Análisis discriminante lineal

Casos leídos 108

Prueba de Homogeneidad de Matrices de Covarianzas

Grupos	N	Estadístico	gl	p-valor
6	108	-34,65	180	>0,9999

Autovalores de Inv(E)H

Autovalores	%	% acumulado
17,11	74,97	74,97
4,14	18,15	93,12
0,94	4,10	97,23
0,57	2,48	99,71
0,07	0,29	100,00

Funciones discriminantes canónicas

	1	2
Constante	-2,19	-1,21
AFE (mm2/mg)	1,2E-03	-1,8E-03
AF (mm2)	8,1E-07	-6,3E-08
FT (New/mm)	3,31	-0,17
DM (g/cm3)	-0,87	3,50
N (mg/g)	-5,0E-03	-0,07
P (mg/g)	-0,11	0,52
K (mg/g)	-0,02	-0,21
CFMS (g)	3,5E-04	0,01

Funciones discriminantes - datos estandarizados con las varianzas comunes

	1	2
AFE (mm2/mg)	0,30	-0,43
AF (mm2)	0,75	-0,06
FT (New/mm)	0,88	-0,05
DM (g/cm3)	-0,08	0,33
N (mg/g)	-0,02	-0,32
P (mg/g)	-0,04	0,19
K (mg/g)	-0,06	-0,63
CFMS (g)	0,02	0,60

Centroides en el espacio discriminante

Grupo	Eje 1	Eje 2
1	-0,79	-1,25
2	-0,31	1,22
3	-0,92	0,83
4	-0,45	-4,93
5	23,74	0,05
6	-0,86	2,45

Tabla de clasificación cruzada

Grupo	1	2	3	4	5	6	Total	Error(%)
1	37	1	0	1	0	1	40	7,50
2	0	21	1	0	0	3	25	16,00
3	0	1	10	0	0	1	12	16,67
4	0	0	0	8	0	0	8	0,00
5	0	0	0	0	3	0	3	0,00
6	0	0	0	0	0	20	20	0,00
Total	37	23	11	9	3	25	108	8,33

Anexo 4. Especies asociadas a cada Tipo Funcional de Plantas

	<i>Arachnothryx buddleioides</i>
	<i>Ardisia capitellata</i>
	<i>Ardisia fimbrillifera</i>
	<i>Ardisia palmana</i>
	<i>Cedrela tonduzii</i>
	<i>Chimarrhis parviflora</i>
	<i>Chrysophyllum colombianum</i>
	<i>Clethra gelida</i>
	<i>Clethra pyrogena</i>
	<i>Cyathea sp.</i>
	<i>Dendropanax arboreus</i>
	<i>Dussia macrophyllata</i>
	<i>Elaeagia auriculata</i>
	<i>Elaeagia glossostipula</i>
	<i>Ficus crassiuscula-Copal</i>
	<i>Ficus crassiuscula-Tapantí</i>
	<i>Graffenrieda sp.</i>
	<i>Guarea rhopalocarpa</i>
	<i>Guatteria oliviformis</i>
	<i>Hyeronima oblonga-Barbilla</i>
	<i>Hyeronima oblonga-Tapantí</i>
	<i>Ilex lamprophylla</i>
	<i>Lozania mutisiana</i>
	<i>Macrohasseltia macroterantha_Barbilla</i>
	<i>Macrohasseltia macroterantha_Copal</i>
	<i>Macrolobium costaricense</i>
	<i>Magnolia sororum</i>
	<i>Microtropis occidentalis</i>
	<i>Ocotea meziana</i>
	<i>Pachira aquatica</i>
	<i>Pentagonia costaricensis</i>
	<i>Pouteria reticulata</i>
	<i>Prumnopitys standleyi</i>
	<i>Symphonia globulifera</i>
	<i>Ticodendron incognitum</i>
	<i>Tovomita weddelliana-Barbilla</i>
	<i>Virola guatemalensis</i>
	<i>Virola multiflora</i>
	<i>Weinmannia pinnata</i>
	<i>Calophyllum brasilense-Barbilla</i>
	<i>Calophyllum brasilense-Copal</i>
	<i>Carapa guianensis</i>
	<i>Cinnamomum chavarrianum</i>
	<i>Clethra consimilis</i>
	<i>Cleyera theoides</i>
	<i>Dendropanax sp.</i>
	<i>Drimys granadensis_3 de Junio</i>
	<i>Drimys granadensis_Tapantí</i>

TFP 1

Medio altos de AFE, DM y K
Intermedios de N y P
Medio bajo de CFMS
n=40

<p>TFP 2 Alta FT Intermedio DM y CFMS Medio bajo AF y K Bajo AFE, N y P n=25</p>	<p><i>Elaeoluma glabrescens</i> <i>Garcinia macrophylla</i> <i>Ladenbergia brenesii</i> <i>Matudaea trinervia</i> <i>Metteniusa tessmanniana</i> <i>Miconia brevitheca</i> <i>Nectandra umbrosa</i> <i>Oreomunnea mexicana</i> <i>Otoba novogranatensis_Atirro</i> <i>Otoba novogranatensis_Barbilla</i> <i>Pausandra trianae</i> <i>Pourouma bicolor</i> <i>Quercus seemannii</i> <i>Tovomita weddeliana_Tapantí</i> <i>Vochysia allenii</i> <i>Weinmannia wercklei</i></p>
<p>TFP 3 Alta AF Medio alto de CFMS, N y P Intermedio de K, AFE, FT y DM N=12</p>	<p><i>Cecropia angustifolia</i> <i>Cecropia insignis</i> <i>Inga longispica</i> <i>Inga micheliana</i> <i>Inga pezizifera</i> <i>Inga sapindoides</i> <i>Inga thibaudiana</i> <i>Miconia caudata_Esperanza</i> <i>Miconia caudata_Tapantí</i> <i>Ocotea endresiana</i> <i>Ocotea praetermissa</i> <i>Pleurothyrium palmanum</i></p>
<p>TFP4 Alta AFE, N, P, K Intermedio AF Bajo FT y DM n=8</p>	<p><i>Anaxagorea crassipetala</i> <i>Apeiba membranacea</i> <i>Coussarea sp.</i> <i>Hedyosmum scaberrimum</i> <i>Heliocarpus appendiculatus</i> <i>Hernandia didymantha</i> <i>Pterocarpus rohrii</i> <i>Tetrorchidium sp.</i></p>
<p>TFP5 Palmas Valores muy altos de FT y AF</p>	<p><i>Euterpe precatória</i> <i>Socratea exorrhiza</i> <i>Welfia regia</i></p>
<p>TFP6 Alto CFMS Intermedio AFE, FT y K Medio bajo de N y P Alto AF n=20</p>	<p><i>Billia rosea-Barbilla</i> <i>Billia rosea-Copal</i> <i>Billia rosea-Tapantí</i> <i>Brosimum guianense</i> <i>Brosimum lactescens</i> <i>Clarisia biflora</i> <i>Cupania macrophylla</i> <i>Eugenia octopleura</i> <i>Hirtella triandra</i> <i>Humiriastrum diguense</i> <i>Mabea occidentalis</i></p>

Micropholis crotonoides
Minuartia guianensis
Protium ravenii
Quercus bumeliodes-3 de Junio
Quercus bumeliodes-Tapantí
Quercus bumeliodes-Villa Mills
Quercus costaricensis
Roupala montana
Tetragastris panamensis

ARTÍCULO 2

PATRONES ESPACIALES DE COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD FUNCIONAL EN BOSQUES DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN AMÉRICA CENTRAL, E IMPACTO POTENCIAL DEL CAMBIO CLIMÁTICO

14. INTRODUCCIÓN

Los bosques neotropicales de montaña son reconocidos por su alta diversidad y endemismo, se extienden a lo largo de las cadenas montañosas de los Andes, Mesoamérica y el Caribe y se encuentran fuertemente amenazados por la deforestación, fragmentación (Gentry 1995, Foster 2001, Brown y Kappelle 2001) y cambio climático (MEA 2005). Entre los servicios ecosistémicos derivados del mantenimiento de estos bosques y su biodiversidad se encuentran: regulación hídrica para consumo humano y energía, recreación (Bernard et ál. 2009), regulación climática (Helmer y Brown 2000), provisión de medicamentos (Kappelle y Juarez 2006); ciclaje de nutrientes, formación y retención del suelo, control de plagas y control de la contaminación, entre otros (MEA 2005, Ranganathan et ál. 2008).

La historia biogeográfica de estos bosques se ha caracterizado por la migración altitudinal de las especies en respuesta a un clima cambiante (Van der Hammen y Hooghiemstra 2001) dada la alta influencia del clima en la actividad fisiológica de las plantas y la distribución de comunidades vegetales (Holdridge 2000, Korner 2003). Evidencia paleoecológica muestra una tendencia coherente de desarrollo climatológico y vegetación en la Cordillera de Talamanca (Costa Rica), lugar donde se llevó a cabo la presente investigación, de hace más de 200000 años (Islebe y Hooghiemstra 1997). Con la disminución de la temperatura (respecto a la actual) se presenta descenso altitudinal del límite superior de crecimiento de árboles (conocido como “treeline” o “timberline”) implicando extensas migraciones de especies principalmente de aquellas con estrecha tolerancia fisiológica a factores ambientales.

La tolerancia fisiológica a algún factor ambiental (e.g. temperaturas mínimas, heladas o intensidad lumínica) se encuentra entre los factores que regulan la distribución de especies (Hannah et ál. 2005), así como su reacción a la combinación de factores edáficos y climáticos,

los cuales tienen un fuerte efecto en la variación de la estructura del bosque a escala de paisaje y en la disponibilidad de recursos de las plantas (Toledo et ál. 2010). La elevación representa una compleja combinación de condiciones ambientales por lo que ha sido considerada un factor importante que afecta indirectamente la estructura, composición y riqueza de las comunidades vegetales (Malhi et ál. 2010).

Patrones predecibles de cambio pueden ser observados en los bosques de montaña y su ambiente a medida que se avanza en altitud: la temperatura media declina mientras su variación diurna incrementa y generalmente se reduce el ciclaje de nutrientes en comparación con las tierras bajas (Grubb 1977, Tanner et ál. 1998). El número de especies arbóreas disminuye conforme aumenta la altitud aunque a veces es mayor la riqueza a elevaciones intermedias probablemente por su condición transicional (Lieberman et ál. 1996), sin embargo la abundancia de algunos grupos vegetales aumenta con la altitud (Heaney 2001) como ocurre con las epífitas (Whitmore 1998). Con la altitud las lianas son cada vez más escasas y luego desaparecen, algunas Gimnospermas pueden llegar a ser comunes e incluso dominantes (Ghazoul y Sheil 2010). La transición abrupta de la dominancia de hojas mesófilas (4500-18200 mm²) en la baja montaña a micrófila (225-2025 mm²)¹ con frecuencia coincide con la zona de condensación de nubes (Ghazoul y Sheil 2010), de acuerdo con Kappelle et ál. (1996) se encuentra alrededor de los 2000 msnm en la Cordillera de Talamanca.

En el presente artículo, se determina la composición (evaluada a través de medias ponderadas de la comunidad -MPC) y diversidad funcional (usando índices multirasgo multidimensionales) de bosques en un gradiente altitudinal de 400-3000 msnm en la vertiente Caribe de Costa Rica evaluados con base en la medición de ocho rasgos en 108 especies arbóreas dominantes. A través del poder explicativo de los rasgos funcionales se evaluó la respuesta de la vegetación a variables ambientales (Cornelissen et ál. 2003, Lavorel et ál. 2007, Díaz y Cabido 2001) y se determinaron factores de variación de la composición funcional relacionados con el clima, permitiendo determinar efectos potenciales del cambio climático.

¹ Clasificación del tamaño de la hoja (lámina) de acuerdo con Raunkiaer (1934) y ajustado por Webb (1959)

Debido al alto porcentaje de cobertura boscosa y presencia de diferentes figuras de protección, el gradiente altitudinal se convierte en un sitio estratégico de investigación y adaptación al cambio climático debido a que su alto grado de conservación disminuye el costo de desplazamiento de las especies aumentando la conectividad, a la vez que permite mayor regulación climática por fijación de carbono y mantenimiento de la precipitación (Spracken et ál. 2012).

15. MATERIALES Y MÉTODOS

15.1 Localización del estudio

La zona de estudio es un gradiente altitudinal ubicado sobre la vertiente Caribe de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. Está delimitado por la divisoria de aguas continental en la parte superior, y por los ríos Reventazón y Matina al Norte y Sur respectivamente, abarca desde los 300 a los 3400 msnm y tiene un área de 227674 ha (Figura 9).

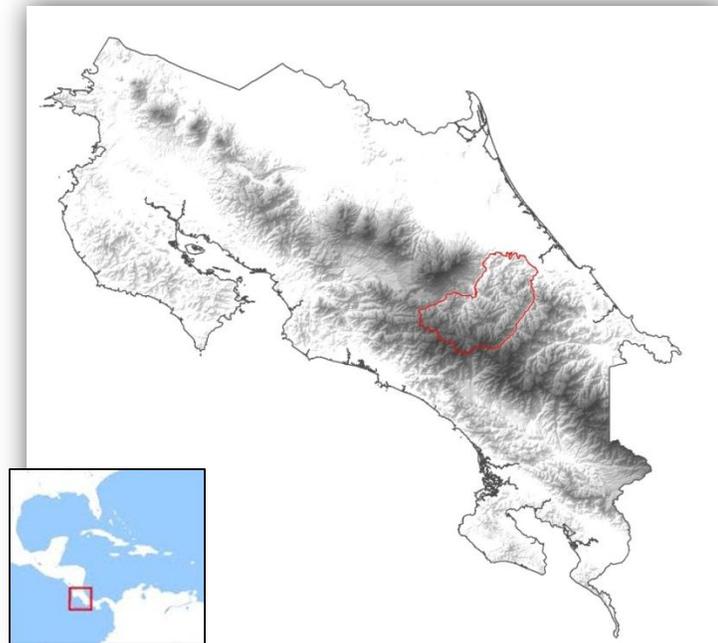


Figura 9. Mapa de Costa Rica con la ubicación del Gradiente altitudinal Caribe Villa Mills

El gradiente altitudinal se encuentra dentro de la Reserva de Biosfera La Amistad y presenta diferentes figuras de Protección (Cuadro 9) diseñadas y manejadas con el propósito de conservación de la biodiversidad. De acuerdo con Bernard et ál. (2009) el suministro de agua del Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte está valorado en aproximadamente US \$0.2 y 1.7 millones al año para consumo humano y producción de energía, respectivamente.

Cuadro 9. Diferentes figuras de protección en la zona de estudio

Área de Conservación	Figura de Protección	
ACCVC Área de Conservación Cordillera Volcánica Central	Zona de Protección Cuenca del Río Tuis	Reserva Indígena Alto Chirripó Nairi Awari
	Refugio de Vida Silvestre La Marta	
ACLA-C Área de Conservación La Amistad Caribe	Parque Nacional Barbilla	Reserva Forestal Río Pacuare
	Reserva Forestal Río Macho	
ACLA-P Área de Conservación La Amistad Pacífico	Parque Nacional Tapanti-Macizo cerro de la muerte	

El gradiente no presenta estación seca, la precipitación tiene un comportamiento unimodal con una estación de baja precipitación en el primer trimestre del año, un ligero aumento en julio y agosto y su pico máximo en noviembre y diciembre. De acuerdo con los valores registrados en los últimos 20 años de las estaciones meteorológicas del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) y del Instituto Meteorológico Nacional (IMN), la precipitación anual del gradiente va desde los 2805 mm/año (Estación Cerro de la Muerte a 3100 msnm) hasta 6120 mm/año (Estación Destierro a 1800 msnm); y las temperaturas medias anuales van desde 7.5 °C (Estación Cerro de la Muerte a 3100 msnm) hasta alrededor de 25.2 °C (Estación Siquirres a 100 msnm) que aunque esta fuera del gradiente es la estación más cercana en la zona baja. La zona de estudio presenta 8 zonas de vida y tres zonas de transición (Holdridge 2000) (Figura 10). Los suelos se caracterizan por ser fuertemente ácidos y son principalmente Ultisoles (85%) e Inceptisoles (15%) (ITCR 2008).

En la parte alta del gradiente se encuentra la zona de vida Bosque pluvial montano, los cuales son dominados por especies del género *Quercus* (*Q. copeyensis*, *Q. costaricensis* y *Q. seemannii*.) (Kappelle 2001); en la parte media se ubica el Bosque pluvial premontano y montano bajo, donde se encuentra el Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte y la

Reserva Biológica El Copal. La parte baja comprende la zona de vida Bosque muy húmedo premontano, donde se encuentra el Parque Nacional Barbilla en el cual hay una reconocida presencia de grupos indígenas del pueblo Cabécar, dicho parque colinda con las Reservas Indígenas de Alto Chirripó y de Nairi Awari. Veintimilla (2013) presenta un estudio detallado de la composición y diversidad taxonómica de los bosques del gradiente.

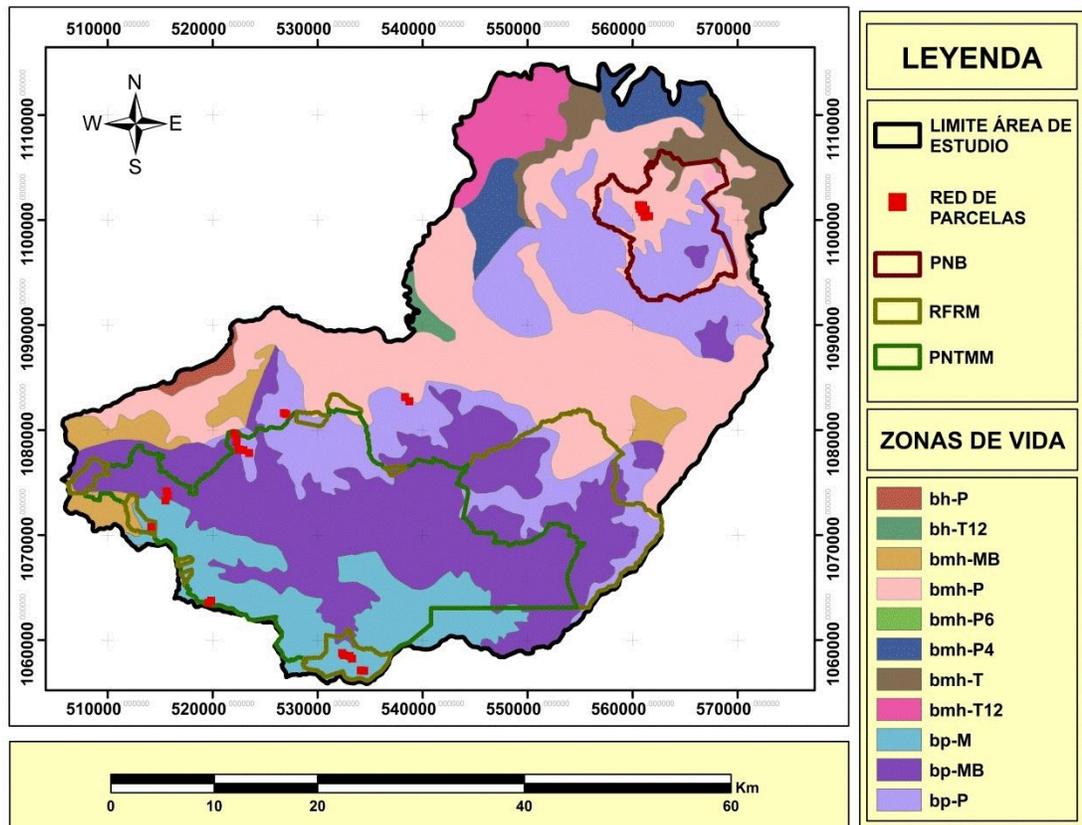


Figura 10. Zonas de Vida del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (ITCR 2008). Los cuadros representan la ubicación de las parcelas. bh-MB: bosque húmedo Montano Bajo, bmh-MB: bosque muy húmedo Montano Bajo, bmh-P: bosque muy húmedo Premontano, bmh-T: bosque muy húmedo Tropical, bp-M: bosque pluvial Montano, bp-MB: bosque pluvial Montano Bajo, bp-P: bosque pluvial Premontano, pp-SA: paramo pluvial Sub Andino, bh-P6: bosque húmedo premontano transición a basal, bmh-P4: bosque muy húmedo Premontano transición a Pluvial y bmh-T12: bosque muy húmedo Tropical transición Premontano.

15.2 Selección de sitios y especies de estudio

De la red de Parcelas Permanentes de Muestreo establecida por el Programa de Producción y Conservación de Bosques del CATIE se seleccionaron aquellas ubicadas en

bosque primario, además se establecieron nuevas parcelas en zonas sin muestreo o vacíos altitudinales. En total se midieron rasgos funcionales en 34 parcelas de 0.25 ha ubicadas en lugares con facilidad de acceso, sin evidencias de perturbación humana, y en pendientes en el rango de 10° a 45 ° (Anexo 5). De cada parcela se tiene información de árboles, palmas y helechos con un diámetro a la altura del pecho $DAP \geq 10$ cm los cuales se encuentran marcados en campo con un código único en una placa de aluminio. La identificación de las especies fue llevado a cabo por el parataxónomo Vicente Herra y el curador del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) Nelson Zamora.

Las especies seleccionadas para la medición de rasgos son aquellos que conforman alrededor del 80% de la biomasa total de cada parcela (Cornelissen et ál. 2003) considerando que las especies dominantes son las más importantes como determinantes de las propiedades ecosistémicas de acuerdo a la hipótesis de razón de biomasa de Grime (1998). En total se obtuvieron los valores de rasgos para 108 especies dentro de las cuales se incluyen 10 que se midieron más de una vez ya que resultaron dominantes en más de un sector del gradiente.

15.3 Muestreo de rasgos

La selección de rasgos a medir se realizó con base a aquellas características relevantes que poseen las plantas como respuestas a la variación ambiental (Díaz et ál. 1997, Casanoves et ál. 2011). La colecta de datos, procesamiento de muestras y medición de rasgos foliares se realizó con base en el protocolo de Cornelissen et ál. (2003) y el de Chave (2005) para la densidad de la madera.

15.3.1 Rasgos foliares

El material colectado correspondió a la parte de la copa con máxima exposición a la luz y para especies del dosel inferior se seleccionaron aquellas partes más expuestas a la luz del sol, la hora para colectar las muestras fue de 7-11 am y de 2-4 pm. Las muestras se guardaron dentro de bolsas plásticas en una hielera, selladas y codificadas (con la especie y número de individuo) por un máximo de 48 horas. A su llegada al laboratorio se rehidrataron colocando la punta cortada del tallo en agua durante al menos seis horas antes de la medición.

De cada muestra se seleccionaron 5 hojas al azar totalmente expandidas, endurecidas, sin daños de herbívoros o patógenos, las cuales fueron pesadas, medidas y vueltas a pesar para obtener valores promedio de peso fresco, área foliar y peso seco. El valor de cada rasgo corresponde al promedio de 5 individuos diferentes por especie.

A continuación se indican la definición de cada rasgo y los procedimientos para su medición:

- Área foliar (AF): Es el área superficial proyectada de un lado de una hoja (lámina foliar) y está dada en mm^2 . Cada hoja fresca (simple y compuesta) fue pasada por el medidor de área foliar (LI-3100C con una resolución de 0.01 cm^2) sin incluir el peciolo y raquis. Para el caso de hojas grandes (como las palmas) se dividieron en dos partes simétricas y se escanearon 11 folíolos, los cuales fueron promediados y multiplicados por el número total de folíolos para obtener el AF total.
- Área foliar específica (AFE): Es el área de la hoja fresca dividida por su peso seco, está dada en mm^2 / g . Una vez obtenida el área foliar, cada muestra fue secada al horno (65°C durante 48 horas) y pesada inmediatamente para que la muestra no tome humedad ambiental, por último se divide el área foliar de cada individuo entre su peso seco
- Contenido foliar de materia seca (CFMS): Es el peso seco de una hoja dividido por su peso fresco y está dado en mg/g . Antes de medir el área foliar se determina el peso fresco y se divide por su peso seco obtenido previamente.
- Fuerza tensil foliar (FTF): Es una medida de fuerza física definida como la fuerza necesaria para romper una sección de hoja y está dada en N/mm . Para cada especie se tomó una hoja sana por individuo cortando una sección longitudinal paralela alejada de la vena principal la cual fue sometida a tracción en un “*tearing apparatus*” que registra la fuerza máxima en Newtons (N) que resiste la sección de la hoja.
- Concentración foliar de Nitrógeno, Fósforo y Potasio: Es la cantidad total de N, P y K por unidad de peso seco, y está dado en mg/g . Para ello se colectó una muestra homogénea por especie de aproximadamente 500 gramos (100 gramos por individuo), que fue llevada al Laboratorio de Suelos y Foliare de la Universidad de Costa Rica para un análisis químico completo. El procedimiento usado para la medición del contenido de Nitrógeno es por

combustión seca en autoanalizador y del P y K por digestión húmeda con HNO_3 y determinación por espectrometría de emisión atómica con plasma (ICP).

15.3.2 Rasgos de tallo

Densidad de madera: se obtuvo de acuerdo al protocolo descrito por Chave (2005) donde la densidad de madera se define como el cociente entre la masa del material seco al horno y la masa del agua desplazada por su volumen verde (gravedad específica de madera de acuerdo a Williamson y Wiemann 2010).

Se seleccionaron cinco individuos adultos, sanos y expuestos a la luz que estuvieran fuera de las parcelas permanentes para evitar la afectación con tasas de crecimiento o mortalidad. A estos individuos se les tomó muestra con un barrenado de Pressler de 5.15 mm de diámetro y un largo de 25.5 cm. Las muestras fueron enrolladas en una servilleta saturada por agua y almacenadas herméticamente en pequeñas bolsas codificadas. El volumen verdadero se calculó con el método dimensional de desplazamiento de agua (Williamson y Wiemann 2010), el cual requiere la inmersión (usando aguja de disección con volumen despreciable) de la muestra de madera en un recipiente con agua colocado sobre una balanza analítica, la masa del agua desplazada es el volumen de la madera. Posteriormente las muestras se secaron al horno entre 101-105°C por 24 horas y se pesaron inmediatamente.

15.4 Estimación de Índices de Diversidad Funcional (IDF)

Para cada una de las parcelas se estimaron índices de diversidad funcional y medias ponderadas de la comunidad (MPC), los primeros se calcularon con las variables estandarizadas, mientras que los últimos no. Se utilizó la distancia de similitud euclídea y se seleccionaron los índices de riqueza, (FRic), Equidad (FEve), Divergencia (FDiv), propuestos por Villéger et ál. (2008) y Dispersión funcional (FDis) (Laliberté y Legendre 2010). Todos los índices se calcularon mediante el programa FDiversity (Casanoves et ál. 2010). No se calcularon todos los índices de DF en las parcelas ya que aquellas ubicadas en el rango 2700-2810 msnm (Villa-Mills) contaban con una o dos especies dominantes y se debe tener al menos tres para definir FDiv, FEve y FRic y dos para FDis (Weiher 2011).

Para comparar los índices de diversidad funcional entre pisos altitudinales se realizaron análisis de varianza y una prueba de comparaciones múltiples de LSD Fisher para evaluar diferencias de los índices con la altitud. Para conocer la relación de los índices con el clima se ajustaron modelos de regresión con las variables predictoras y los índices transformados a logaritmo

15.5 Relación de la diversidad y composición funcional con variables ambientales

Se usaron 19 variables bioclimáticas de temperatura y precipitación tomadas de las capas digitales de WorldClim, para un periodo de referencia de 50 años (1950-2000), con una resolución espacial de un kilómetro cuadrado equivalente a 30 arco-segundos (Hijmans et ál. 2011). Para cada una de las parcelas se obtuvieron los valores de las variables climáticas, extrayendo el valor del pixel en la coordenada central de cada parcela, aunque algunos pixeles llegaron a cubrir dos o más parcelas. El manejo de las capas de información climática se realizó en el programa ARCGIS 10. Los datos de Análisis físico-químicos (textura, materia orgánica, pH, acidez extraíble, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K) y Fósforo (P) del suelo para cada una de las parcelas del área de estudio, se tomaron de un estudio de caracterización de tipos de bosques del proyecto CLIMIFORAD en las parcelas (Veintimilla 2013), la metodología empleada para el muestreo de suelo se presenta en el Anexo 6.

Para evaluar el grado de asociación de cada una de las variables ambientales con índices y medias ponderadas se realizó un análisis de componentes principales y correlaciones simples utilizando el estadístico de *Pearson*; esto permitió conocer qué atributos de la diversidad funcional están asociados a cambios de las variables ambientales y cuál es la dirección de esos cambios. Para conocer el nivel de autocorrelación espacial de la composición funcional y las variables ambientales y de distancia geográfica, se realizó correlogramas de Mantel en el software libre R versión 2.15.2 (R Development Core Team 2008) y se compararon clases de distancia para observar las relaciones de autocorrelación espacial a lo largo de un rango de distancia ente parcelas.

Se realizó un análisis de partición de la varianza para conocer la contribución del clima, suelo, elevación y el espacio en la variación de la composición funcional y la

contribución conjunta que no se puede separar de los conjuntos de variables (Legendre et ál. 2005). La altitud fue transformada a Logaritmo y la estructura espacial fue representada por valores propios positivos generados por un análisis PCNM (Principal Coordinates of neighbour matrices) usando la librería PCNM en R.

Para determinar la relación de las variables bioclimáticas con la composición funcional se realizó un análisis de redundancia (RDA). Para este análisis se seleccionaron previamente las variables que se incorporarían al modelo mediante un análisis de selección de tipo forward. Los análisis de forward selection, partición de la varianza y RDA se realizaron a través del software QEco (Di Rienzo et ál. 2012) donde las medias ponderadas de la comunidad de los rasgos se transformaron a rangos y las variables predictoras a logaritmo natural.

15.6 Modelos predictivos actuales y futuros

Para predecir la distribución potencial actual de las medias ponderadas de los diferentes rasgos se ajustó un análisis de redundancia (RDA) con las 34 parcelas evaluadas; para las medias ponderada por área basal se utilizaron las variables: T_i , T_e , T_{xmc} (Isotermalidad y temperatura estacional y máxima del mes más cálido) y para las medias ponderada por número de individuos: T_{mrd} , P_a y P_e (Temperatura media del rango diurno y precipitación anual y estacional respectivamente). La bondad de ajuste del modelo, se realizó evaluando el factor de inflación de la varianza de cada una de las variables predictoras a través del porcentaje de varianza explicado según cada rasgo.

Para conocer la distribución espacial actual de los valores de los rasgos, se utilizó el modelo RDA para predecir basado en las variables climáticas. Para evaluar el efecto del cambio climático basado se utilizó el modelo ajustado y se predijo con los valores de las variables climáticas de los escenarios climáticos, se usaron 14 escenarios de emisiones provenientes de la familia A1 (siete para cada horizonte de tiempo: 2020 y 2080). Esta familia describe un mundo con rápido crecimiento económico; una población mundial que alcanza su valor máximo hacia mediados del siglo, disminuyendo posteriormente; y una rápida introducción de tecnologías nuevas y más eficientes; ocurre una convergencia entre regiones y se reducen significativamente las diferencias de ingreso personal (IPCC 2000). Esta familia se

divide en tres grupos: uso intensivo de combustibles fósiles (A1F), energías de origen no fósil (A1T) y equilibrio entre diferentes fuentes (A1B). Para la modelación se eligió este último grupo, el cual se le relaciona una emisión de gases de efecto invernadero media con respecto a los otros (IPCC 2000).

Los escenarios de climas futuros fueron descargados de la página web del International Centre for Tropical Agriculture (CIAT) ([http:// www.ccafs-climate.org/](http://www.ccafs-climate.org/)) con una resolución de 30 segundos (1 km² de píxel) en formato ASCII y resolución por medio del método Delta. De los siete escenarios de cada año se seleccionaron los tres que abarcaran la mayor variabilidad del cambio climático: el de mayor cambio (pesimista), menor (optimista) y el promedio. Por último se usó una prueba de Mantel para observar el grado de correlación entre los mapas actuales y futuros debido al aumento, disminución o mantenimiento de la variación espacial de los valores de los rasgos funcionales en el gradiente. El cambio de píxel de la distribución actual con la futuro se hizo a partir de la herramienta *tabulate* disponible en ArcGis y fue útil para diferenciar tendencias de cambio entre la distribución de valores de rasgos.

16. RESULTADOS

16.1 Relación del clima y propiedades del suelo con la altitud

El Cuadro 10 muestra las medidas de resumen de atributos climáticos de las parcelas de muestreo, así como sus abreviaturas. El componente principal de las variables climáticas explica el 91% de la varianza y se presenta en las Figura 11 con su tabla de autovectores en el Cuadro 11.

Para las variables climáticas se observa como el eje 1 (73.5%) es un gradiente que va desde valores positivos con parcelas de baja altitud y alta temperatura (media anual, máxima del mes más cálido, mínima del mes más frío y media del trimestre más cálido, más húmedo y más seco) hacia valores negativos donde se encuentran las parcelas de zonas altas donde la precipitación es más estacional que en el resto del gradiente (mayores coeficientes de

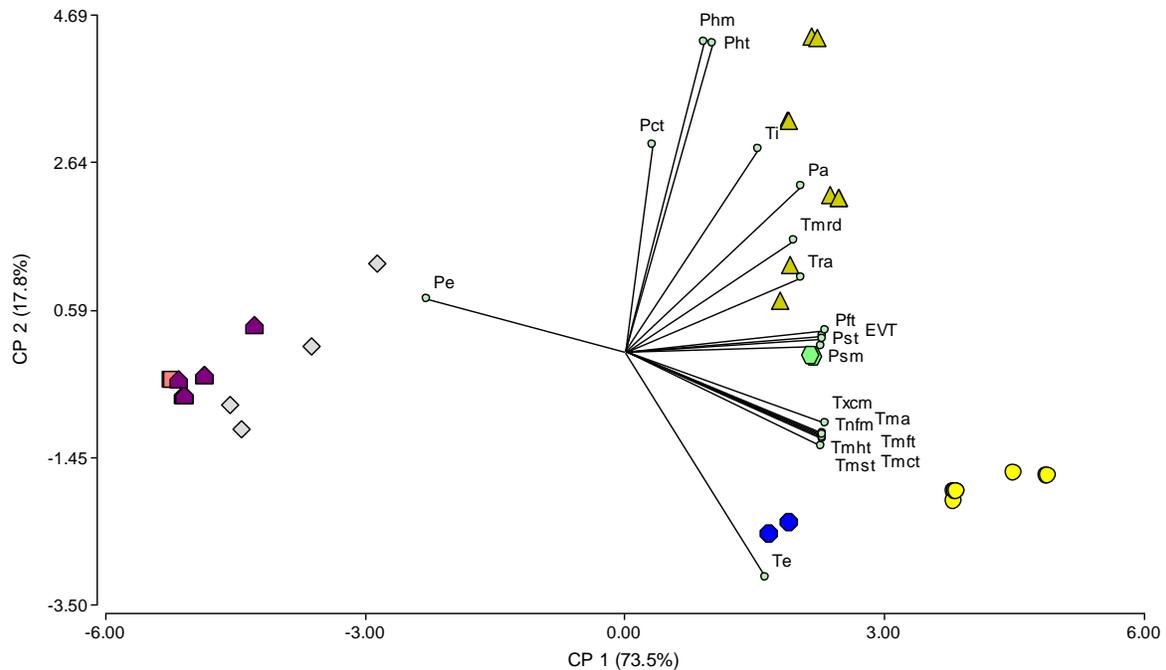
variación); este eje separa las parcelas en tres grupos, y no diferencia las parcelas entre 1000 y 1600 msnm.

El eje 2 (19%) es un gradiente principalmente de precipitación (del mes más húmedo y del trimestre más húmedo y del más cálido) a temperatura estacional sin relación con la altitud, incluye en la parte superior los valores más altos de precipitación en las parcelas de 1300-1660msnm (PN Tapantí-Macizo de la Muerte) considerada una de las zonas más lluviosas del país. Así, se aprecia que el gradiente climático secundario es la variación de la precipitación entre parcelas en el rango altitudinal de 1000 a 1600 msnm, que por su cercanía relativa de elevación no se diferencian en el eje1.

Cuadro 10. Variables climáticas actuales y medidas de resumen. La temperatura esta dado en °C y la Precipitación en mm. La fuente es Hijmans et al. (2005) a excepción de la evapotranspiración real, que es de Imbach et al. (2010).

Abreviatura	Variable	Media	D.E.	CV	Mín	Máx
EVT	Evapotranspiración real (mm/año)	1033.88	358.19	34.64	535	1463
Tma	Temperatura media anual	17.27	5.06	29.32	10	24.3
Tmrd	Rango medio diario (media mensual (t° máx.- t° min.))	9.11	0.94	10.27	7.9	10.2
Ti	Isotermalidad (Tmrd/Tra) (* 100)	8.03	0.22	2.75	7.7	8.4
Te	Temperatura Estacional (desviación estándar *100)	61.01	7.00	11.48	52.2	76.2
Txcm	Temperatura máxima del mes más cálido	23.04	5.55	24.09	15.1	30.5
Tnfm	Temperatura mínima del mes más frío	11.78	4.87	41.31	4.8	18.9
Tra	Rango de Temperatura Anual (Txcm-Tnfm)	11.26	0.89	7.89	10.1	12.4
Tmht	Temperatura media del trimestre más húmedo	17.21	4.83	28.04	10.3	24.4
Tmst	Temperatura media del trimestre más seco	17.21	5.53	32.10	9.4	25
Tmct	Temperatura media del trimestre más cálido	17.95	5.25	29.23	10.5	25.4
Tmft	Temperatura media del trimestre más frío	16.41	5.04	30.71	9.1	23.4
Pa	Precipitación anual	3233.38	674.16	20.85	2353	4261
Phm	Precipitación del mes más húmedo	413.18	48.87	11.83	343	513
Psm	Precipitación del mes más seco	105.06	59.65	56.78	29	199
Pe	Precipitación estacional (Coeficiente de variación)	43.41	14.48	33.35	23	64
Pht	Precipitación del trimestre más húmedo	1160.97	162.66	14.01	977	1500
Pst	Precipitación del trimestre más seco	361.47	194.71	53.87	108	648
Pct	Precipitación del trimestre más cálido	727.35	129.90	17.86	465	1139
Pft	Precipitación del trimestre más frío	620.74	325.43	52.43	179	1012

D.E.=Desviación estándar, C.V.= Coeficiente de Variación (%), Mín.=Mínimo, Max.=Máximo



● 440-620 ● 1000-1010 ● 1110-1120 ▲ 1300-1660 ◆ 2150-2600 ⬠ 2700-2810 ■ 2920-2950

Figura 11. Biplot de las variables bioclimáticas por piso altitudinal. El significado de las abreviaturas se presenta en el siguiente cuadro.

Cuadro 11. Autovectores del PCA de las variables bioclimáticas

Abreviatura	Variables	eje1	eje2
Tma	Temperatura media anual	0.26	-0.12
Tmrd	Rango medio diario (media mensual (t° máx.- t° min.))	0.22	0.17
Ti	Isotermalidad (Tmrd/Tra) (* 100)	0.17	0.31
Te	Temperatura Estacional (desviación estándar *100)	0.19	-0.34
Txcm	Temperatura máxima del mes más cálido	0.26	-0.11
Tnfm	Temperatura mínima del mes más frío	0.26	-0.14
Tra	Rango de Temperatura Anual (Txcm - Tnfm)	0.23	0.11
Tmht	Temperatura media del trimestre más húmedo	0.26	-0.13
Tmst	Temperatura media del trimestre más seco	0.26	-0.13
Tmct	Temperatura media del trimestre más cálido	0.26	-0.13
Tmft	Temperatura media del trimestre más frío	0.26	-0.12
Pa	Precipitación anual	0.23	0.26
Phm	Precipitación del mes más húmedo	0.11	0.48
Psm	Precipitación del mes más seco	0.26	0.01
Pe	Precipitación estacional (Coeficiente de variación)	-0.26	0.08
Pht	Precipitación del trimestre más húmedo	0.12	0.48
Pst	Precipitación del trimestre más seco	0.26	0.03
Pct	Precipitación del trimestre más cálido	0.04	0.32
Pft	Precipitación del trimestre más frío	0.26	0.03

En el Cuadro 12 se muestran las medidas de resumen de atributos de suelos de las parcelas de muestreo.

Cuadro 12. Variables de suelo evaluadas y medidas de resumen (Veintimilla 2013)

Variable	Media	D.E.	C.V.	Mín	Máx
Arena (%)	43.37	16.33	37.64	16.00	75.00
Limo (%)	23.77	8.02	33.75	15.00	54.00
Arcilla (%)	32.87	15.70	47.76	10.00	61.00
pH	4.42	0.31	6.94	3.90	5.10
Acidez	6.80	4.30	63.18	1.09	18.78
Calcio -Ca (cmol (+)/l)	1.09	1.51	139.32	0.05	6.30
Magnesio- Mg (cmol (+)/l)	0.62	0.58	92.81	0.07	2.55
Potasio -K (cmol (+)/l)	0.08	0.05	60.63	0.01	0.19
CICE	8.59	4.51	52.53	1.88	20.79
Aluminio saturado- SA%	79.20	23.16	29.24	17.00	96.00
Fosforo- P (mg/l)	3.50	2.18	62.21	1.00	9.00
Zinc -Zn (cmol (+)/l)	2.50	0.89	35.75	1.10	4.70
Cobre- Cu (cmol (+)/l)	5.50	3.43	62.39	1.00	14.00
Hierro -Fe (cmol (+)/l)	637.23	428.94	67.31	220.00	1807.00
Manganeso -Mn (cmol (+)/l)	38.43	37.27	96.98	1.00	146.00
Calcio -C	5.48	2.52	46.00	2.29	13.46
Nitrógeno- N	0.36	0.11	30.08	0.18	0.63
C/N	15.02	3.71	24.72	10.00	22.62

El componente principal de las variables de suelos explica el 59% de la varianza y se presenta en la Figura 12 con su tabla de autovectores en el Cuadro 13.

Para las variables de suelo la varianza explicada es menor, el eje 1 (33%) está siendo separado positivamente por el C, relación C/N, Fe y P, negativamente por CICE, K Mg y Mn, representando un gradiente altitudinal que va desde suelos ubicados a baja altitud con altos contenido de CICE, Potasio y Manganeso hasta zonas de mayor altitud con altos valores de Carbono y relación C/N.

El eje 2 (25%) está separado en la parte superior por la acidez, Zn, arcilla y SA y negativamente por arena, Ca y Ph. Es un gradiente de acidez, textura (desde suelos arcillosos y ácidos con mayor saturación de aluminio (SA) más asociados tanto con la parte baja del gradiente como con la parte alta, a suelos arenosos menos ácidos que tienden a asociarse con la parte media) relacionados negativamente con PH, Ca, Mg y suelos arenosos. La parte baja y alta del gradiente tienen suelos arcillosos y la parte media tiene suelos arenosos (1000-1120 msnm) y un gradiente de textura (1300-1660).

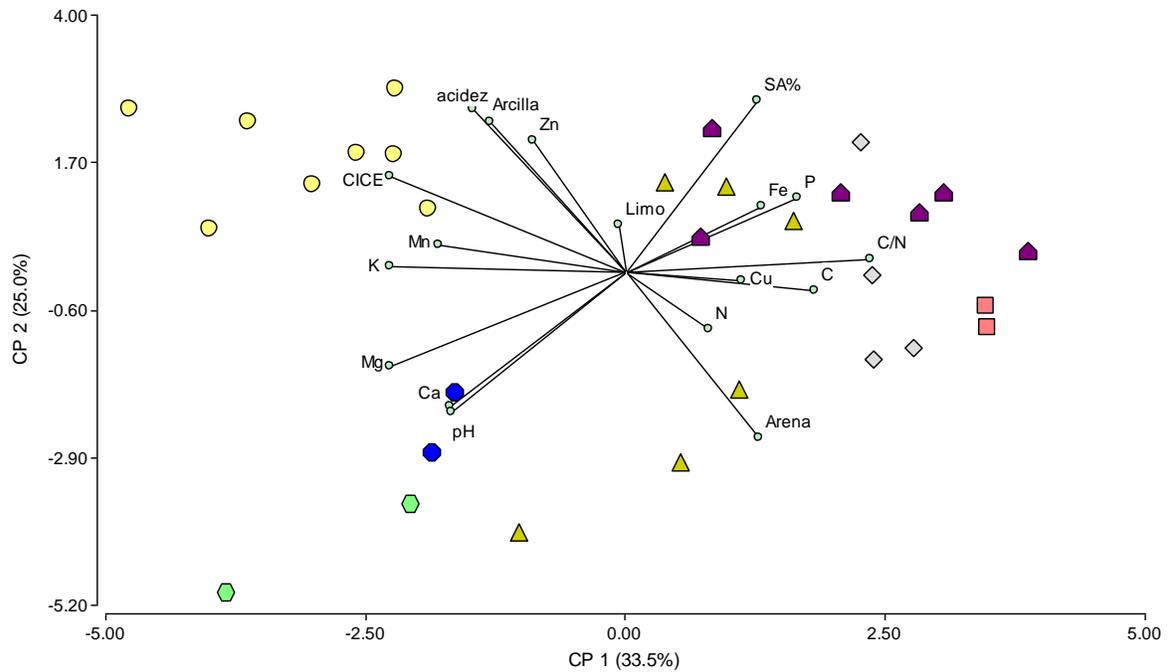


Figura 12. Biplot de las variables de suelo por piso altitudinal en el Gradiente Caribe Villa Mills

Cuadro 13. Autovectores del PCA de las propiedades del suelo

Variables	eje1	eje2
Acidez	-0.21	0.37
Arcilla	-0.19	0.34
Arena	0.19	-0.38
C	0.26	-0.04
C/N	0.34	0.03
Ca	-0.24	-0.32
CICE	-0.33	0.22
Cu	0.16	-0.02
Fe	0.19	0.15
K	-0.33	0.01
Limo	-0.01	0.10
Mg	-0.33	-0.22
Mn	-0.26	0.06
N	0.12	-0.13
P	0.24	0.17
pH	-0.24	-0.31
Aluminio saturado- SA%	0.18	0.39
Zn	-0.13	0.30

16.2 Diversidad y composición funcional

16.2.1 Diversidad Funcional y su relación con la altitud

Los índices que reportaron mayor y menor coeficiente de variación fueron FRic y FDiv, respectivamente (Cuadro 14). Se observaron por medio de un análisis de la varianza (Cuadro 15) efectos de la altitud y usando la prueba de comparación de medias (LSD Fisher) se encontraron diferencias significativas ($\alpha = 0.05$), a excepción del índice de equidad (FEve) ponderado por número de individuos.

Cuadro 14. Índices de Diversidad Funcional y medidas de resumen

Índice	Ponderador	n	Media	D.E.	CV	Mín	Máx
FEve : Equidad	N. de individuos	27	0.77	0.09	11.95	0.55	0.92
	Área basal	27	0.71	0.14	19.22	0.36	0.86
FDiv: Divergencia	N. de individuos	27	0.88	0.05	5.76	0.80	0.98
	Área basal	27	0.85	0.08	8.84	0.68	0.99
FDis: Disimilitud	N. de individuos	30	2.86	0.97	34.10	0.58	4.32
	Área basal	30	2.49	0.88	35.23	0.57	3.53
FRic: Riqueza		27	1.92	3.18	165.32	0.00	10.94

D.E.=Desviación estándar, C.V.= Coeficiente de Variación (%), Mín.=Mínimo, Max.=Máximo

Se observaron por medio de un análisis de la varianza (Cuadro 15) efectos de la altitud y usando la prueba de comparación de medias (LSD Fisher) se encontraron diferencias significativas ($\alpha = 0.05$), a excepción del índice de equidad (FEve) ponderado por número de individuos. El valor bajo del índice de equidad (FEve ponderado por área basal) a mayor altitud (2150-2600msnm) refleja menor uniformidad en la distribución de la abundancia de las especies en el espacio de rasgos, así como irregularidad de las distancias entre especies; comparado con la parte media y baja del gradiente (Villéger et ál. 2008).

La Divergencia Funcional (FDiv) cuantifica la dispersión de los valores de los rasgos en el espacio multivariado y es mayor cuando las especies más abundantes tienen valores extremos de rasgos. Este índice aumenta con la altitud y cuando se pondera por área basal y número de individuos muestra diferencias significativas. Si el número de rasgos es relativamente alto respecto al número de especies (como ocurre con las parcelas ubicadas a 2150-2600 msnm) FDiv se incrementa debido a que todas las especies son vértices del volumen de espacio de rasgos ocupado por la coexistencia de especies (Convex Hull) (Weiher 2011). FEve junto con FDiv sugieren un grado menor de similaridad funcional entre los dominantes en la zona alta.

El índice de Dispersión (FDis) es tal vez el índice más útil de los usados aquí ya que toma en cuenta el volumen funcional absoluto que ocupan las especies (Anderson et ál. 2006; Laliberté y Legendre 2010). FDis disminuye conforme aumenta la altitud mostrando para las zonas bajas mayor desviación media absoluta o mayor distancia promedio de los rasgos al centroide de la comunidad, una medida clara de diversidad funcional. Además, FDis es el índice que más capacidad muestra de diferenciar entre los pisos altitudinales, indicando inclusive que hay una disminución de la diversidad funcional con la altitud dentro del piso 2000 – 3000 msnm.

La riqueza funcional (FRic) no presenta una tendencia clara con la altitud. Este índice representa el espacio (o volumen) de rasgos ocupado por la coexistencia de especies en una comunidad (Pla et ál. 2011). Presenta sus mayores valores en parcelas de zonas altas y en las zonas intermedias. Este índice es muy sensible a valores extremos de rasgos, un problema que es tal vez agudo para los bosques de altitudes mayores y de baja riqueza de especies.

En síntesis, la parte baja refleja mayor uniformidad en la distribución de la abundancia de las especies en el espacio de rasgos y los rasgos se distribuyen en todo el espacio en ausencia de valores extremos. Esto junto con la mayor distancia promedio en el espacio de rasgos de cada centroide de la comunidad – una mayor diversidad funcional en general - muestra una tendencia de mayor diferenciación de nichos y optimización de uso de los recursos sobre gradientes ambientales más amplios, representado a través de la presencia de un amplio espectro de valores de rasgos.

Cuadro 15. Análisis de la varianza para los índices por tratamiento (rango altitudinal), letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fisher ($\alpha=0.05$).

Rango altitudinal	FEve				FDiv				FDis			FRic		
	N	G	N	G	N	G	N	G	N	G	N	G		
440-620	0.78	A	0.72	A	0.84	B	0.76	B	3.82	A	3.08	A	0.001	C
1000-1120	0.82	A	0.80	A	0.88	B	0.86	A	3.24	B	2.97	A	2.778	B
1300-1660	0.76	A	0.76	A	0.86	B	0.88	A	3.04	B	2.93	A	0.481	BC
2150-2950	0.75	A	0.56	B	0.94	A	0.92	A	2.12	C	1.65	B	6.086	A
2700-2810									0.74	D	0.69	C		
F	0.53		4.99		9.67		14,15		58,46		39,64		11.01	
p	<0,6		<0,008		<0,0003		<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001	

Los modelos de regresión lineal de los índices de diversidad en función de variables climáticas se presentan en el Cuadro 16 y la Figura 13 (el cumplimiento de los supuestos en el Anexo 7).

Cuadro 16. Modelos de regresión lineal de la diversidad funcional (Y, en logaritmo) en función de variables climáticas transformadas a Logaritmo: Pe: precipitación estacional y Txcm: temperatura máxima del mes más cálido.

Índice	Ponderador	R _{2a}	P	Modelo
FDiv	Área basal	0.62	<0.0001	Y=-0.98 +0.3Pe
FDis	Número de individuos	0.76	<0.0001	Y=-1.93 +0.95Txcm

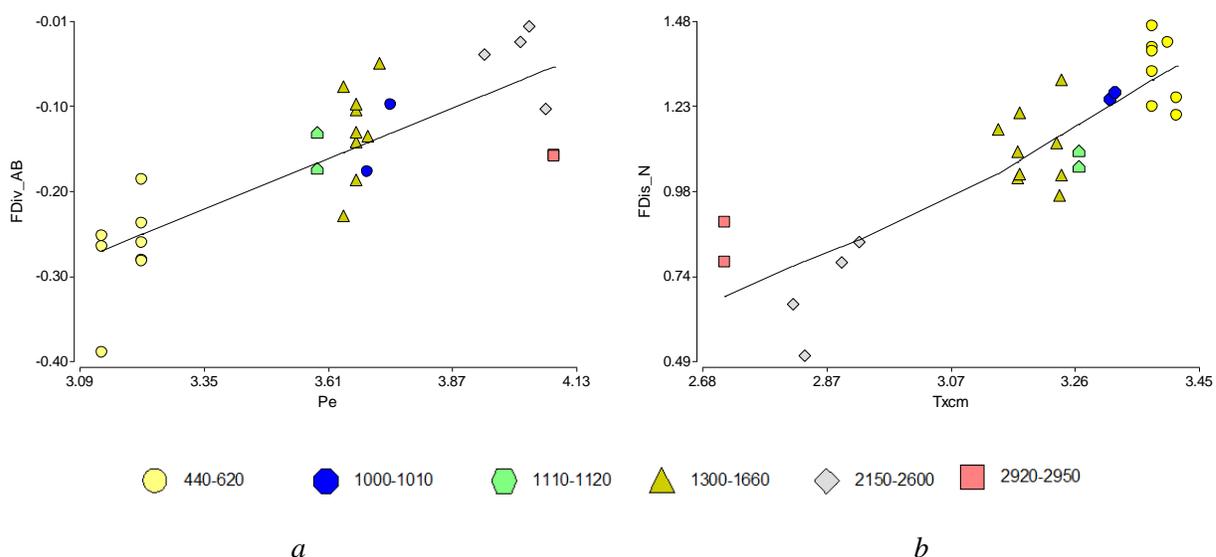


Figura 13. Relación entre el índice de divergencia (ponderado por área basal) y la precipitación estacional: (a) y entre el índice de dispersión (ponderado por número de individuos) y la temperatura máxima del mes más cálido: (b). Ver también el Cuadro 15.

16.2.2 Composición funcional

La media ponderada del CFMS presentó el menor coeficiente de variación, mientras el del AF fue superior al 100% (Cuadro 17).

La varianza explicada para las medias ponderadas por área basal fue de 75% y para el número de individuos fue de 70% (Figura 14 y Cuadro 18). Para este análisis fueron excluidas las palmas.

Cuadro 17. Medidas de resumen de las Medias Ponderadas de los rasgos

Ponderador	Rasgo	Media	Desviación Estándar.	Coefficiente de Variación	Rango
Número de individuos	CFMS	398.32	45.93	11.53	302.8-478.99
	AFE	1052.21	172.36	16.38	704.3315-1417.89
	AF	103810.46	113832.72	109.65	11604.44-456977.76
	FT	0.24	0.09	37.50	0.14-0.49
	DM	0.53	0.08	14.26	0.34-0.65
	N	21.08	2.97	14.10	16.13-29.32
	P	1.13	0.28	24.96	0.71-1.56
	K	7.69	2.36	30.70	5-14.7
Área basal	CFMS	422.69	41.87	9.90	312.28-492.95
	AFE	999.73	148.64	14.87	677.98-1232.21
	AF	88142.51	89823.26	101.91	12057.57-349478.02
	FT	0.26	0.10	38.78	0.13-0.51
	DM	0.55	0.08	14.40	0.34-0.66
	N	20.95	2.64	12.61	16.85-27.36
	P	1.12	0.28	25.36	0.65-1.75
	K	7.20	1.94	26.88	4.99-12.31

El eje 1 separa bosques rápidos de lentos, que posiblemente difieren en tasas de crecimiento y mortalidad, así como en estructura, defensa y uso de nutrientes. Los altos valores de la media ponderada del CFMS y DM (en parcelas con valores positivos del eje 1) reflejan la dominancia en la comunidad de individuos pertenecientes a especies de larga vida de las hojas y del tronco a mayor altitud. La zona baja presenta una media ponderada baja de P, la zona intermedia tiende a ser dominado por individuos pertenecientes a especies más adquisitivas y la zona altas tiene bajo N, mostrando junto con las altas medias ponderadas de DM y CFMS, la dominancia por individuos de especies conservativas.

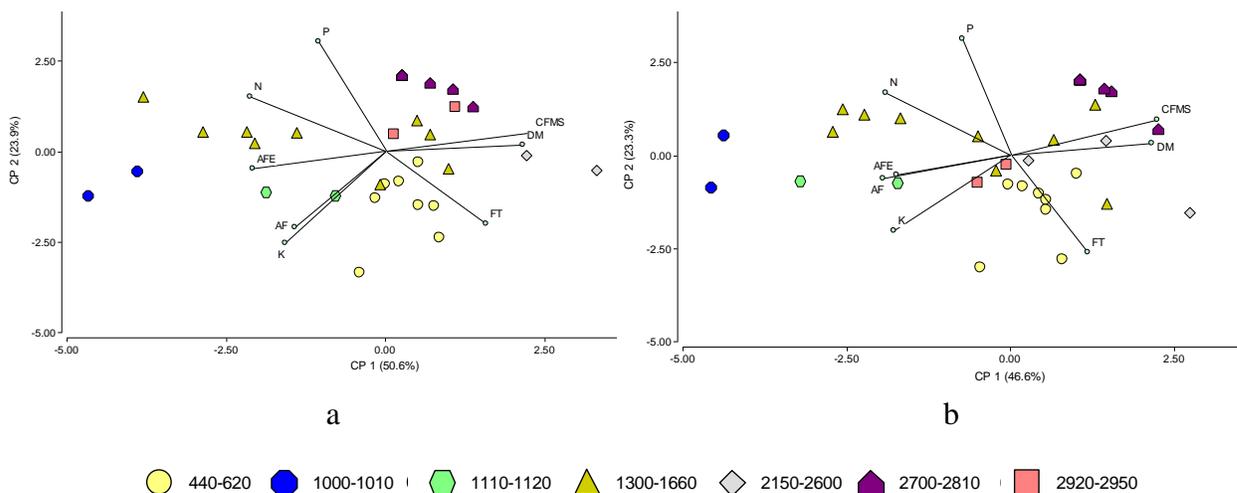


Figura 14. Biplot de las medias de valores de los rasgos ponderados por (a) Área Basal y (b) Número de individuos

Cuadro 18. Autovectores del PCA de las medias de los valores de rasgos ponderados por área basal y número de individuos

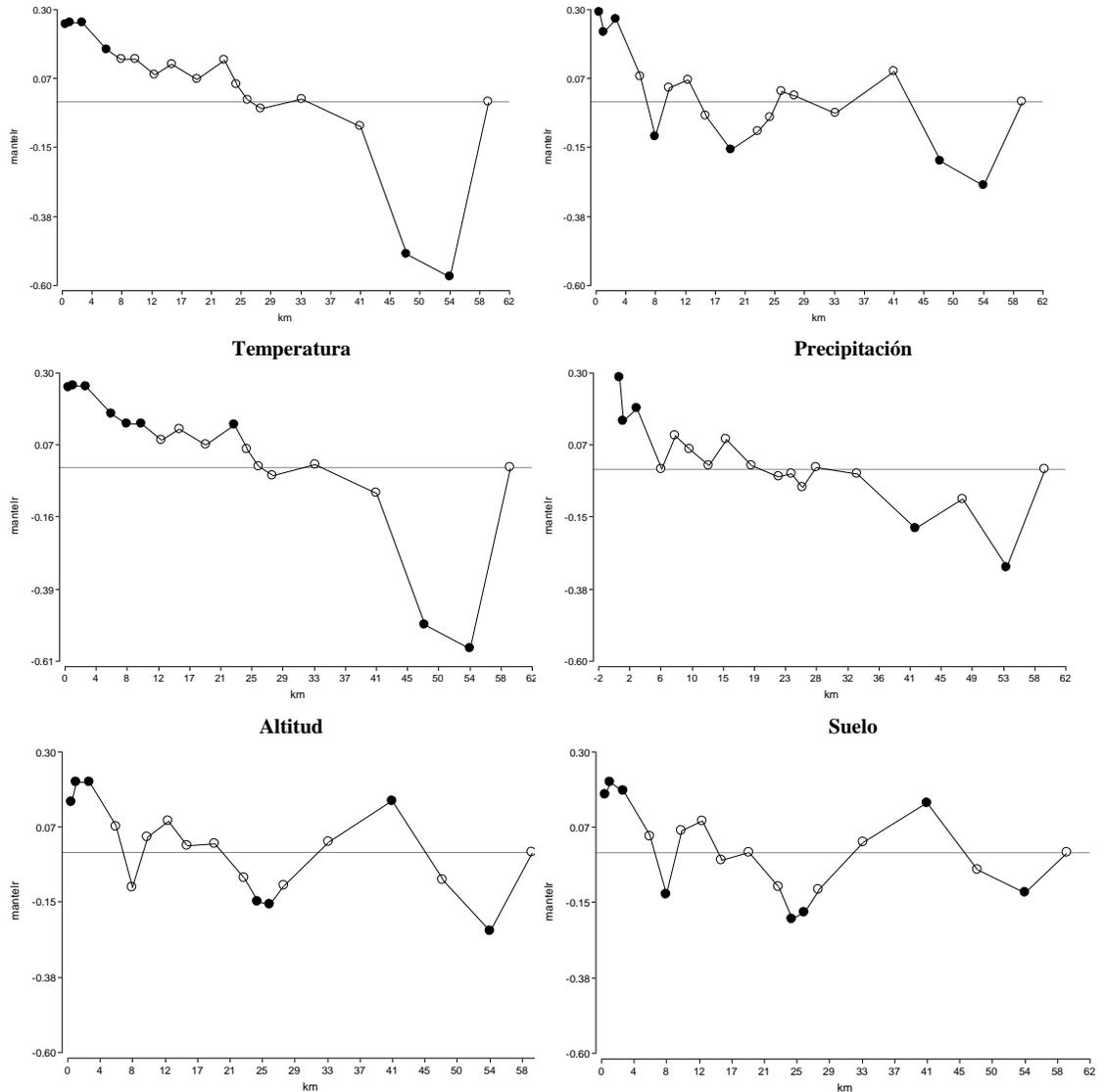
Ponderador	Rasgo		eje 1	eje 2
Área Basal	Contenido foliar de materia seca	CFMS	0.44	0.10
	Área foliar específica	AFE	-0.40	-0.09
	Área foliar	AF	-0.28	-0.41
	Fuerza tensil	FT	0.30	-0.38
	Densidad de madera	DM	0.41	0.04
	Contenido foliar de Nitrógeno	N	-0.41	0.29
	Contenido foliar de Fósforo	P	-0.20	0.59
	Contenido foliar de Potasio	K	-0.30	-0.49
Número de Individuos	Contenido foliar de materia seca	CFMS	0.45	0.19
	Área foliar específica	AFE	-0.39	-0.12
	Área foliar	AF	-0.35	-0.11
	Fuerza tensil	FT	0.23	-0.52
	Densidad de madera	DM	0.43	0.07
	Contenido foliar de Nitrógeno	N	-0.38	0.34
	Contenido foliar de Fósforo	P	-0.15	0.62
	Contenido foliar de Potasio	K	-0.35	-0.40

16.2.3 Variación espacial del gradiente ambiental y la composición funcional

Las variables usadas por los componentes de temperatura, precipitación y suelo se encuentran en el Anexo 8. Los correlogramas sugieren que las parcelas ubicadas a poca distancia se parecen más de lo esperado por el azar en cuanto a composición, elevación, clima y suelo. La estructura espacial de la elevación y temperatura muestran los mismos patrones, la composición funcional es similar a la precipitación pero también a la temperatura, lo que sugiere que el recambio está fuertemente influenciado por la variación del clima.

16.2.1 Relación de las Variables ambientales con la composición funcional

El análisis de partición de la varianza se realizó con los mismos componentes del análisis de correlación (Anexo 8).



Medias de los rasgos ponderados por Área basal

Medias de los rasgos ponderados por número de individuos

Figura 15. Correlogramas de Mantel para 16 clases de distancia geográfica. El análisis es a partir de matrices de distancia de temperatura, precipitación, altitud, propiedades químicas y físicas de suelo y composición funcional. Los círculos negros corresponden a correlaciones significativas ($p < 0.05$), y los círculos blancos a correlaciones no significativas.

La contribución conjunta del espacio, suelo, precipitación y temperatura explican el 75% de la variación de la composición funcional ponderada por área basal y 83% por número de individuos. Para la composición funcional ponderada por área basal 54% de la variación total es asociada a la temperatura, 59% al suelo, 40% al espacio y 6 a la precipitación. El efecto puro (la proporción de un componente controlando los otros tres) es mayor para la temperatura (7%), seguido por el suelo (3%). La composición funcional ponderada por número de individuos está explicada por la temperatura en 57%, suelo 56%, espacio 42% y

precipitación 2%, y el efecto puro es mayor para la temperatura (18%) y el suelo (12%) (Cuadro 19 y Figura 16).

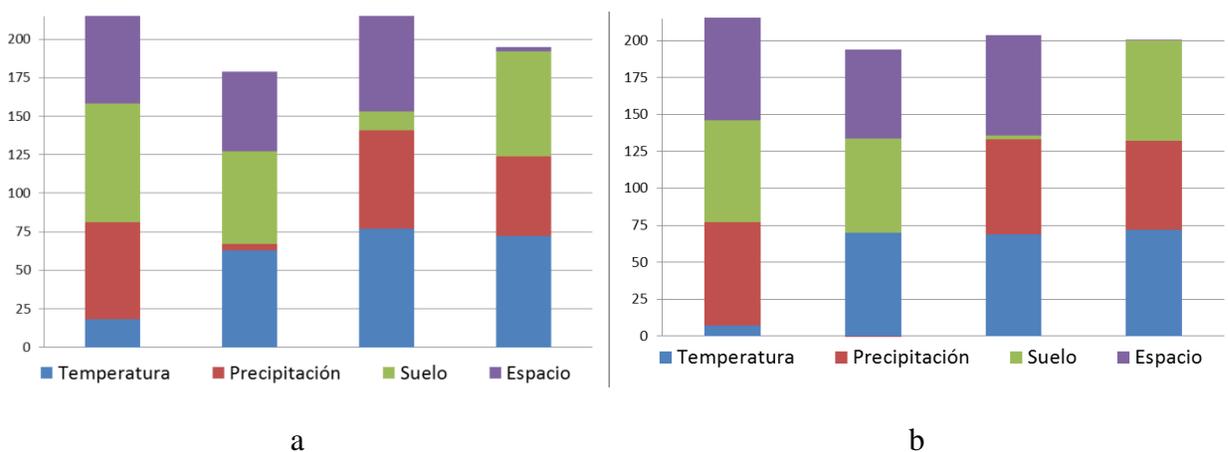
Cuadro 19. Valores de R_{2adj} (en %) resultantes de la partición de la varianza de la composición funcional ponderada por (a) Número de Individuos y (b) Área Basal, donde T: temperatura, P: precipitación S: suelo y E: espacio. La diagonal principal explica el efecto puro de cada factor.

	T	P	S	E	Total
Temperatura	18	63	77	72	57
Precipitación	63	4	64	52	2
Suelo	77	60	12	68	56
Espacio	72	52	68	3	42

a

	T	P	S	E	Total
Temperatura	7	70	69	72	54
Precipitación	70	-0.4	64	60	6
Suelo	69	64	3	68	59
Espacio	72	60	68	0.2	40

b



16.3 Distribución espacial potencial actual de la composición funcional

La bondad de ajuste de la distribución actual de los valores de rasgos predicha con base en las variables climáticas se muestra en el Cuadro 20, el modelo tiene mayor poder explicativo para la MPC de K y menor para FT.

Cuadro 20. Bondad de ajuste (R^2) de cada una de la media ponderada de cada rasgo

Ponderador	Media Ponderada de la Comunidad							
	CFMS	AFE	AF	FT	DM	N	P	K
Número de individuos	0.45	0.39	0.42	0.27	0.61	0.39	0.65	0.72
Área Basal	0.36	0.43	0.48	0.11	0.53	0.38	0.46	0.74

Las comparaciones de la distribución actual y futura de los valores de rasgos realizados por medio de una prueba de Mantel, presentan mayores diferencias para el modelo ponderado por área basal (Cuadro 21) para el 2080.

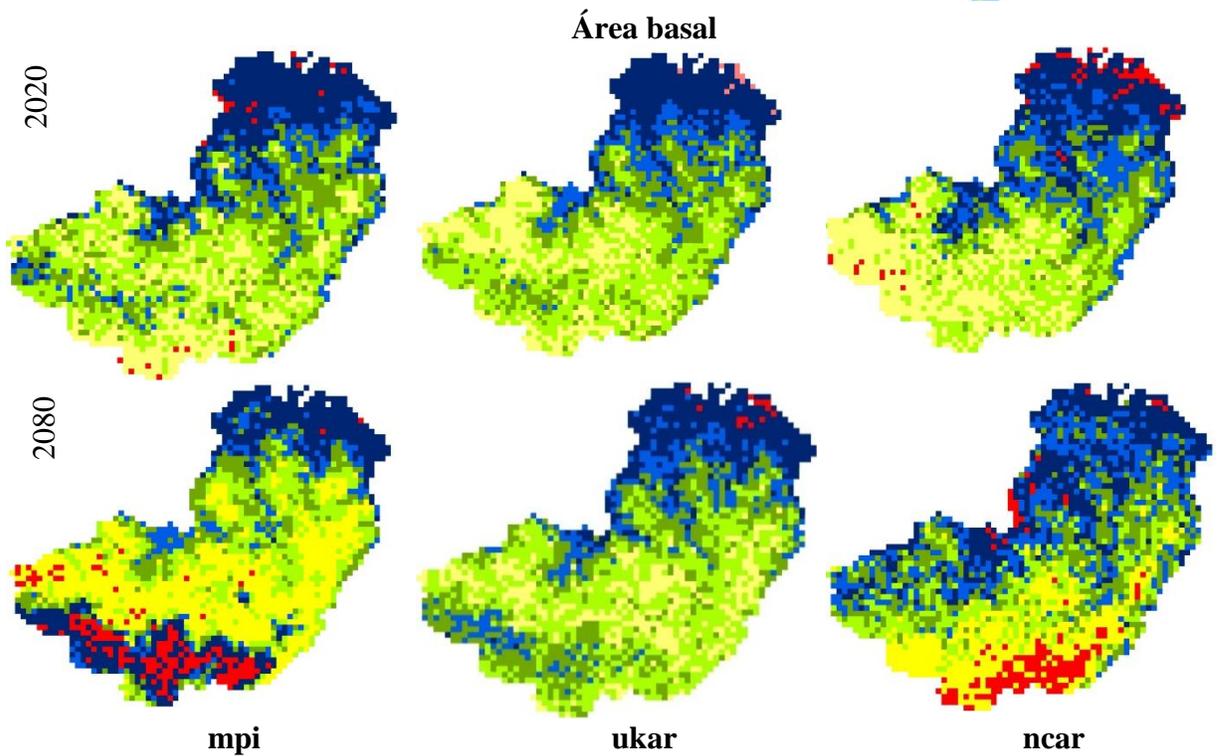
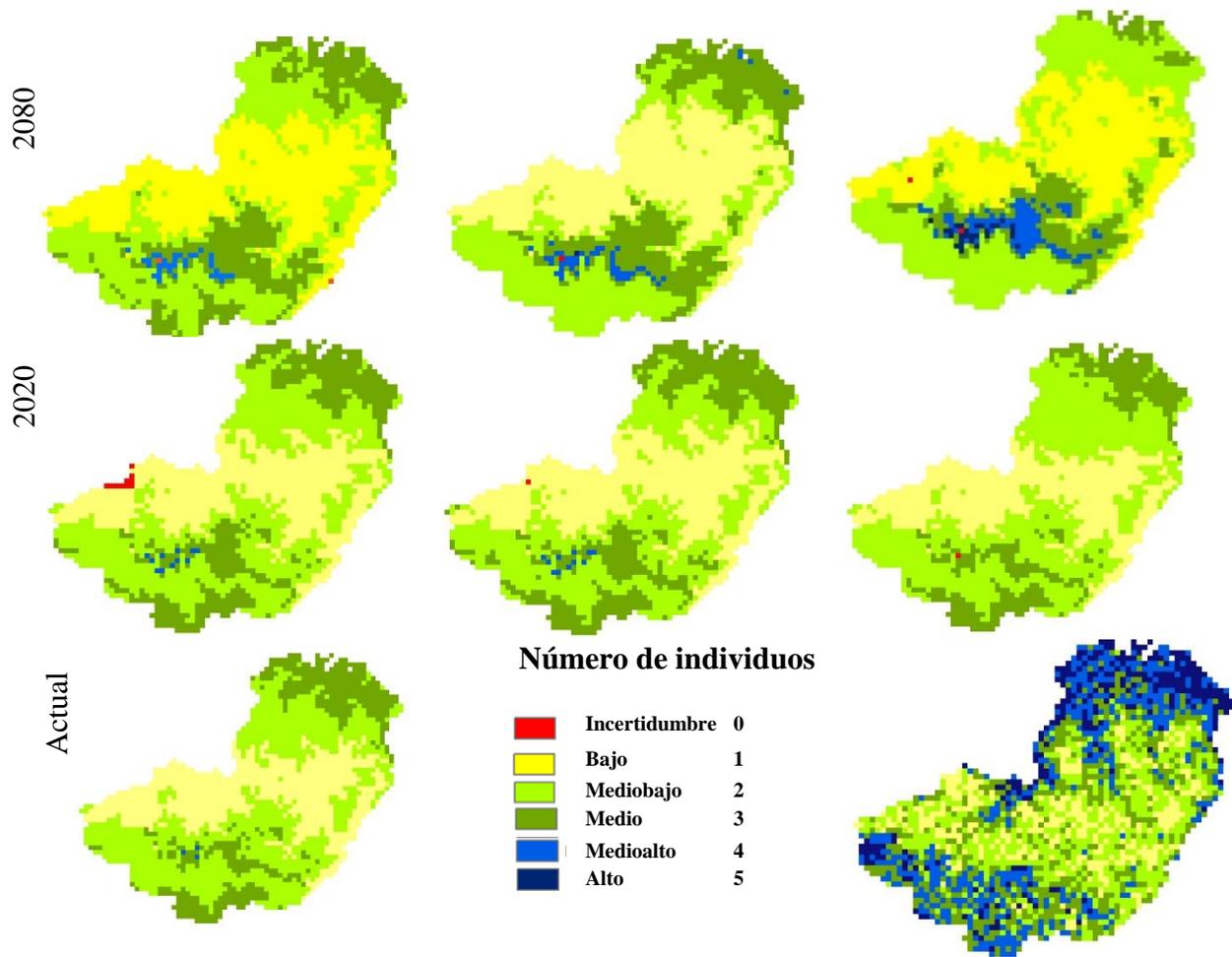
Cuadro 21. Coeficientes de Mantel entre la distribución actual y futura de los valores de rasgos, valores de correlacion mas bajos significan mayor discrepancia entre los modelos

	2020			2080		
	mpi	ukar	ncar	Mpi	ukar	ncar
Número de individuos	0.98	0.97	0.98	0.92	0.82	0.60
Área Basal	0.60	0.62	0.61	0.40	0.57	0.57

mpi es un escenario optimista es decir presenta menor cambio de clima, ukar presenta cambio promedio y ncar el mayor cambio y es considerado como un escenario pesimista

El modelo de distribución de valores de las medias ponderadas de Densidad de Madera actual y futuro muestra poca variación para el número de individuos (Figura 17), los rasgos restantes se presentan en el Anexo 9.

De manera general se observa disminución y desaparición de valores altos de MPC de DM (categorías 4 y 5) para el 2020, para el 2080 reaparecen en baja proporción en zonas que alcanzan valores climáticos donde actualmente se encuentran altos valores de medias ponderadas para este rasgo, es decir en la zona baja (Figura 18).



mpi

ukar

ncar

Figura 17. Distribución actual y futura para los años 2020 y 2080 de los valores de rasgos de la densidad de madera, para 3 escenarios: mpi, ukmo y ncar. Los dos mapas centrales son la distribución actual el de la izquierda y mapas superiores es la densidad de madera ponderada por número de individuos, el de la derecha y mapas inferiores es la densidad de madera ponderada por área basal

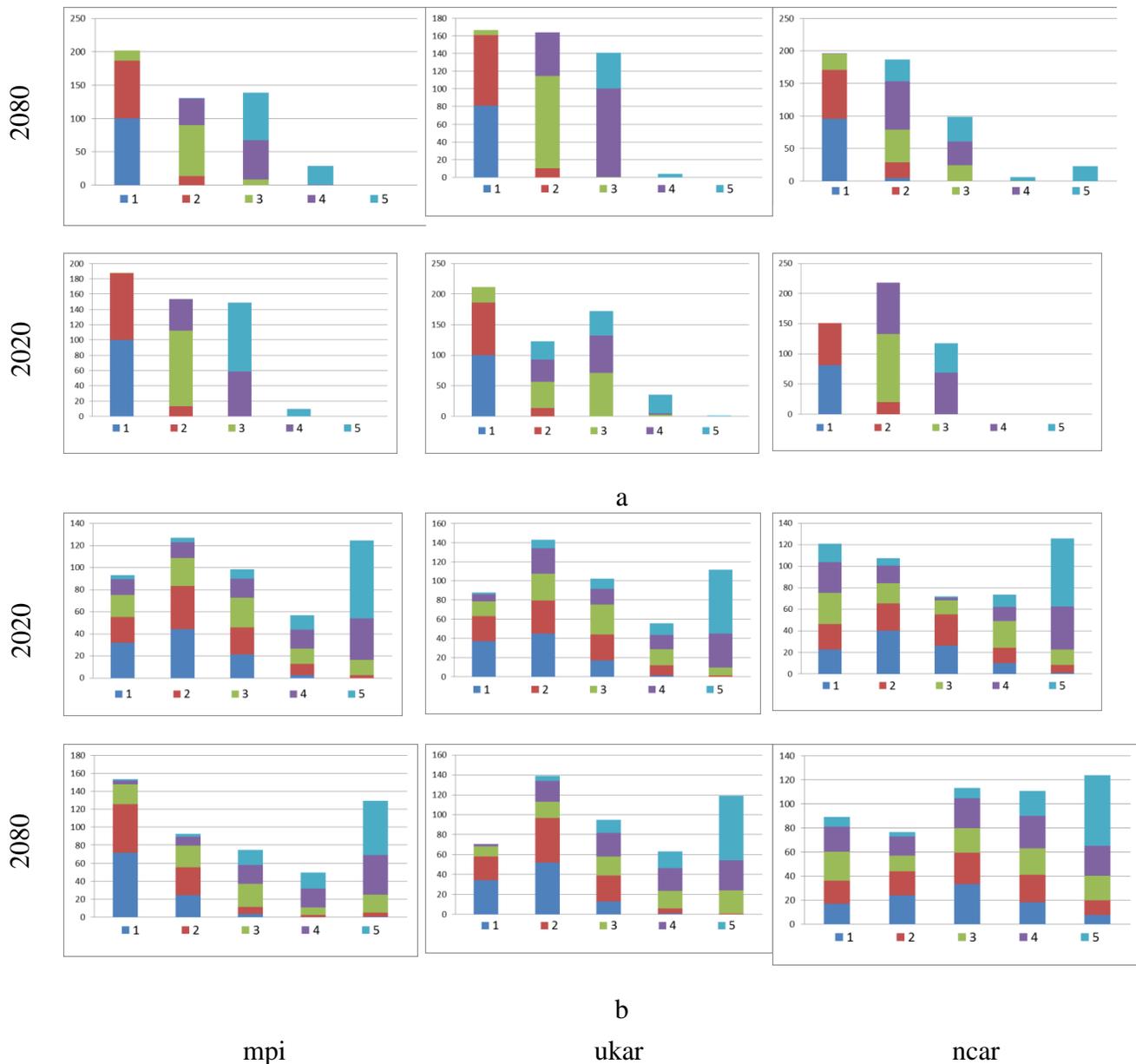


Figura 18. Cambio en porcentaje de pixel de la distribución actual de la densidad de madera con los años 2020 y 2080 para tres escenarios: mpi, ukar y nar. Los valores en el eje x representan densidades de madera en un rango de 1 (bajo) a 5 (alto) para las MPC de la densidad de madera ponderado por a: número de individuos y b: área basal

17. DISCUSIÓN

17.1 Diversidad Funcional

La presencia del roble (*Quercus bumelioides*) en la zona alta influye en bajos valores de FEve (ponderados por área basal) y debido a que dicha especie presenta valores extremos de rasgos (máximos: DM, CFMS, FT y mínimos: AFE y K) FDiv fue alta para esta zona. Esta especie es tolerante al estrés de las tierras altas y presenta amplia distribución altitudinal. La parte baja refleja mayor uniformidad en la distribución de la abundancia de rasgos en ausencia de valores extremos, debido a una mayor optimización de los recursos representado a través de la presencia de un amplio espectro de valores de rasgos en la parte baja. FDis es tal vez el índice que mejor representa la variación de la diversidad funcional, y muestra una clara tendencia de disminución conforme aumenta la elevación.

17.2 Composición funcional

La presencia de altos valores de medias ponderadas de rasgos foliares (AFE, N, P y K) en zonas intermedias (1000-1120) sugiere mayor tasa de crecimiento del bosque y corto tiempo de madurez de las especies, esto probablemente está asociado con la presencia de los sitios más fértiles para el crecimiento de las plantas en esta zona (Tilman 1984, Malhi et ál. 2004). En la zona alta del gradiente hay limitación del crecimiento por Nitrógeno, los suelos presentan alta relación de C/N debido a que la baja temperatura disminuye la mineralización o bien inmoviliza los nutrientes en el suelo (Bertsch 1998) disminuyendo la tasa crecimiento y fijación de CO₂ de las plantas (Tanner et ál. 1998). Este planteamiento probablemente explica las bajas medias ponderadas del N foliar en los bosques montanos, y los altos valores de las medias ponderadas del CFMS y DM reflejan larga vida de las hojas y del tronco a mayor altitud ya que las plantas no pueden invertir en crecimiento y captura de luz, deben asegurarse de un buen sistema de estructura y defensa. En zonas bajas donde el aumento de la temperatura favorece la mineralización, el crecimiento es tal vez, principalmente limitado por el Fósforo (Tanner et ál. 1998) y la sombra, determinando un espectro de rasgos conservativos y adquisitivos en las especies. La media ponderada baja del P foliar apoya este planteamiento.

17.3 Cambio climático

Las tendencias presentadas son modelos hipotéticos que no considera la probabilidad de migración de las especies arbóreas de los bosques de montaña, estas especies pueden ser poco móviles debido a que son altamente dependientes de vectores de dispersión y algunas con largos ciclos de vida (Brook et ál. 2008). La dispersión desde los hábitats existentes puede ser un proceso lento y a menudo los nuevos hábitats habrán sido ocupados por especies capaces de dispersarse y establecerse con mayor rapidez (IPCC 2007). Los efectos potenciales del cambio climático en el gradiente se expresan a través de la disminución de la distribución de la abundancia de especies conservativas en el 2020. Esto puede ser debido a la asignación relativamente mayor de compuestos de crecimiento como el aumento de la tasa de mineralización y disponibilidad de nutrientes en algunas áreas y/o aumento de los niveles de radiación producto del cambio altitudinal o desaparición de la zona de condensación (Foster 2001). Este aumento en la disponibilidad de recursos favorecerá también la abundancia de lianas, impulsada por el incremento de CO₂ y perturbaciones (Asner y Martín 2012).

El cambio de la dinámica hacia bosques funcionalmente adquisitivos aumenta la tasa de crecimiento y productividad del gradiente, brindando regulación del clima por medio de la fijación de CO₂ y manteniendo de la precipitación a escala local y continental (Spracklen et ál. 2012) – siempre que las especies sean capaces de migrar para que el sistema se adapte al cambio.

18. CONCLUSIONES

Debido a la alta influencia de las variables ambientales en los rasgos funcionales, fue posible inferir en procesos a nivel de comunidad a escala espacial y temporal, resaltando el alto potencial de la ecología funcional en el impacto del cambio climático.

Las medias ponderadas de los valores de rasgos indican que la zona alta del gradiente altitudinal estudiado probablemente presenta restricción al crecimiento por limitación de Nitrógeno y la parte baja por Fósforo y competencia por luz y la mayor abundancia de especies con características conservativas respecto con la zona baja y media, sugiere que son mayores las condiciones de estrés por escasez de recursos en la zona alta.

Los índices de diversidad mostraron una disminución de la diversidad funcional con la altitud, sugiriendo una mayor optimización de uso de los recursos en la zona baja representado a través de la presencia de un amplio espectro de valores de rasgos, corroborado por la presencia de rasgos característicos de especies conservativas y adquisitivas en esta zona.

Bajo el cambio climático es probable que especies arbóreas adquisitivas se vean beneficiadas en cuanto a su distribución potencial, aumentando la tasa de crecimiento y productividad del gradiente, desplazando especies de rasgos netamente conservativos de la alta montaña, es decir los robles (*Quercus sp.*), cuyas poblaciones se verán seriamente afectadas si no se realizan acciones para su conservación. Sin embargo no se sabe si se logrará esta adaptación debido a las capacidades limitadas de dispersión de las especies arbóreas y sus ciclos de vida largos.

19. BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, MJ; Ellingsen, KE; McArdle, BH. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9: 683-693
- Asner, GP; Martin, RE. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition. *Ecology Letters* 15: 1001–1007
- Bernard, F; de Groot, RS; Campos, JJ. 2009. Valuation of tropical forest services and mechanisms to finance their conservation and sustainable use: A case study of Tapantí National Park, Costa Rica. *Forest Policy and Economics* 11: 174-183.
- Bertsch, H.F. 1998. La fertilidad de los suelos y su manejo. 157p.
- Brook B; Sodhi N; Bradshaw C. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 453-460.
- Brown, A. D; Kappelle, M. 2001. Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional. En: M. Kappelle; AD. Brown, (eds). *Bosques nublados del neotrópico*. Heredia: INBio. 698 p.
- Casanoves F; Pla L; Di Rienzo J. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. CATIE. Informe Técnico no. 384. 105 p.
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, J; Díaz, S. 2010. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution* doi.

- Chave, J. 2005. Wood density measurement protocol. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CFTS sites. Toulouse, France: Laboratory Evolution et Diversité Biologique Université Paul Sabatier.
- Cornelissen, JHC; 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 standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- 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. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forest. *Earth-Science Review* 55: 73-106.
- Gentry, A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forest. En S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, J. Luteyn (eds). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden.
- Ghazoul, J; Sheil, D. 2010. *Tropical rain forest ecology, diversity and conservation. Many rain forest: formations and ecotones*. Oxford University Press. 516p.
- Grime, JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystem: immediate filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- Grubb, PJ. 1977. Control of forest growth and distribution on west tropical mountains with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83-107.
- Hannah, L; Lovejoy, T; Schneider, S. 2005. Biodiversity and Climate Change in context. En T. Lovejoy, L. Hannah (eds). *Climate change and Biodiversity*. Yale University. 418 p.
- Heaney, LR 2001. Small mammal diversity along elevation gradients in the Philippines: An assessment of parental and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography* 10: 15-39.

- Helmer, EH; Brown, S. 2000. Gradient analysis of biomass in Costa Rica and first estimate of trace gas emissions from biomass burning. En: Hall, CAS (eds). Quantifying sustainable development. New York, Academic Press.
- Hijmans, RJ; Cameron SE; Parra JL; Jones PG; Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978.
- Holdridge, L. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. San Jose: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura.
- Imbach, P; Molina, L; Locatelli, B; Roupsard, O; Ciais, P; Mahe, G. 2010. Climatology-based regional modelling of potential vegetation and average annual long-term runoff for Mesoamerica. *Hydrology and Earth System Sciences* 14: 1801-1817.
- IPCC. 2007. *Cambio climático 2007. Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de expertos sobre el Cambio Climático*. Ginebra, Suiza.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305
- Legendre P; Borcard D; Peres-Neto P. 2005. Analyzing Beta Diversity: Partitioning the Spatial Variation of Community Composition Data. *Ecological Monographs* 75 (4): 435-450.
- Islebe, GA; Hooghiemstra, H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial Quaternary. *Science Reviews* 16:589-604.
- Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR). 2008. *Atlas digital de Costa Rica*.
- Kappelle, M. 1996. *Los bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo*. Primera edición. Heredia. InBio: Universidad de Amsterdam. 336 p.
- Kappelle, M. 2008. *Biodiversidad de los bosques de roble (encino) de la América tropical*. Heredia : INBio. 336 p.
- Kappelle, M. 2001. Costa Rica. En M. Kappelle, A. Brown (eds). *Bosques nublados del neotropico*. Heredia : InBio. 698 p.
- Korner, C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystem*. Alemania.

- 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 J.G, Pataki D, Pitelka L (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*: 149-159.
- Lieberman D; Lieberman M; Peralta R; Hartshorn G. 1996. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84 (2), 137-152.
- Martin-López, B; Gonzalez, J; Diaz, S; Castro, I; García, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16 (3): 69-80.
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, N; Bush, M; Meir, P; Atchi, S. 2010. Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16: 3171-3175.
- MEA. 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity Synthesis*. Washington, D.C: World Resources Institute.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, JA. 2011. Cuantificación de la diversidad funcional. En: *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. F, Casanoves; L, Pla; J, Di Rienzo (eds). Informe Técnico N 384. 105 p.
- Ranganathan, J; Raudsepp –Hearne, C; Lucas, N; Irwin, F; Zurek, M; Bennett, H; Ash, N; West, P. 2008. *Ecosystem Services: A Guide for Decision Makers*. World Resources Institute.
- R Development Core Team 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Spracklen, DV; Taylor, CM. 2012. Observations of increased tropical rainfall preceded by air passage over forests. *Nature* (489): 282-285
- Tanner, CC; Sukias, JPS; Upsdell, MP. 1998. Substratum phosphorus accumulation during maturation of gravel-bed constructed wetlands. *Water Sci. Tech.* 40(3): 647–659.
- Tilman G. 1984. Plant dominance along an experimental nutrients gradient. *Ecology* (65): 1445-1453.
- Toledo, M; Poorter, L; Peña-Claros, M; Alarcon, A; Balcazar, J; Leño, C. 2010. Climate and soil drive forest structure in Bolivian lowland forests. En M. Toledo, *Neotropical*

- lowland forests along environmental gradients. Thesis, Wageningen University, NL. 157 p.
- Van der Hammen, T; Hooghiemstra, H. 2001. Historia y paleoecología de los bosques montañosos andinos neotropicales. En M. Kappelle, D. Brown, Bosques nublados del neotrópico. Heredia: INBio. 698 p.
- Veintimilla, D. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills". Turrialba: Tesis M. Sc. CATIE
- Villéger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89 (8):2290-2301.
- Webb, LJ. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *J. of Ecology* (47), 551-570.
- Weihner, E. 2011. A primer of trait and functional diversity. En: Magurran y McGill. (eds). *Biological Diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press. 345 p.
- Whitmore, T.C; Burslem, DFRP. 1998. Major disturbance in tropical rainforest. En: *Dynamics of Tropical Communities*. DM, Newbery; HHT, Prins; N, Brown (eds) Blackwell Science.
- Williamson G; Wiemann M. 2010. Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany* 97: 519–524.
- Wright, IJ; Reich, PB; Westoby, M; Ackerly, DD; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, JHC; Diemer, M; Flexas, J; Garnier, E; Groom, PK; Gulias, J; Hikosaka, K; Lamont, BB; Lee, T; Lee, W; Lusk, C; Midgley, JJ; Navas, ML; Niinemets, U; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Poot, P; Prior, L; Pyankov, VI; Roumet, C; Thomas, SC; Tjoelker, MG; Veneklaas, EJ; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

20. ANEXOS

Anexo 5. Parcelas permanentes de muestreo ubicadas en en el gradiente altitudinal Caribe-Villas Mills.

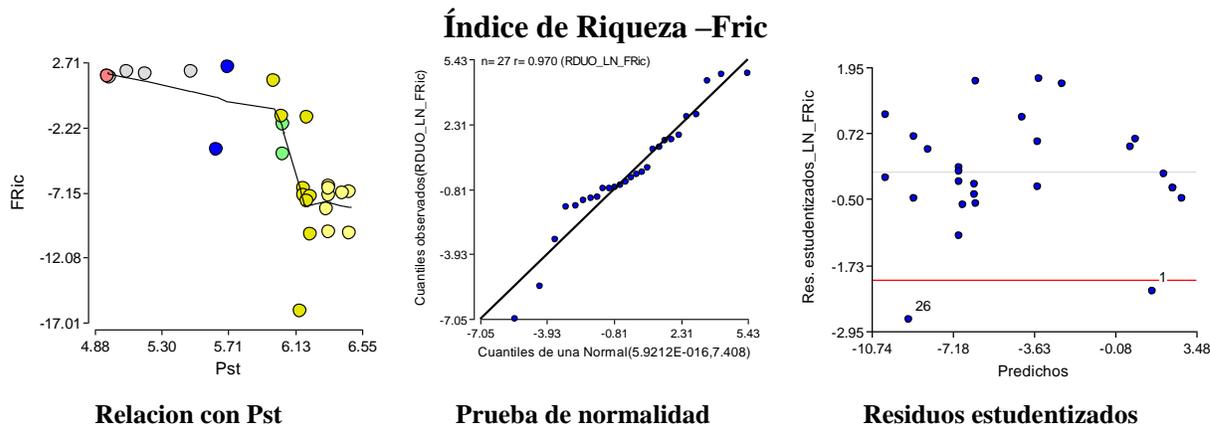
Sectores	Sitio	Coordenadas		Altitud
		N	W	
Barbilla	Barbilla_P1	560610	1101413	435
	Barbilla_P5	561013	1101390	469
	Barbilla_P2	560715	1101056	473
	Barbilla_P7	561248	1100976	528
	Barbilla_P8	561569	1100363	541
	Barbilla_P4	561140	1100308	566
	Barbilla_P3	560912	1100767	586
	Barbilla_P6	561221	1100598	613
Atirro-Copal	Atirro 1	538740	1082737	1000
	Atirro 2	538338	1083140	1010
	Copal 1	527475	1081183	1010
	Copal 1	526760	1081567	1120
Tapantí	Yukka 1	523484	1077813	1308
	Yukka 2	522935	1078099	1308
	Solitaria	523164	1077473	1308
	Quebrada seca 1	522072	1079639	1362
	Quebrada seca 2	522288	1079211	1362
	Yukka 4	522060	1078028	1570
	Quebrada seca 3	522284	1078881	1591
	Quebrada seca 4	522109	1078549	1591
Villa Mills	Yukka 3	522480	1078142	1591
	RFRM_P1	533280	1058232	2700
	RFRM_P2	533056	1058483	2810
	RFRM_P3	532341	1058763	2740
	RFRM_P4	532494	1058567	2780
	RFRM_P5	534132	1057111	2750
	RFRM_P6	534435	1057075	2730
	Lorena	534679.	1056513.	2791
Esperanza-Tres de Junio	Esperanza 1	515616	1074178	2150
	Esperanza 2	515749	1073770	2220
	Esperanza 2	515510	1073296	2350
	Esperanza 2	514165	1070765	2600
	3 de Junio 1	519596	1063551	2950
	3 de Junio 2	519868	1063746	2920

Anexo 6. Metodología para la obtención de muestras de suelo (Veintimilla 2013)

Dentro de cada parcela se colectaron muestras de suelo tomando 5 muestras dentro de cada parcela de 50 m x 50 m, una por cada subcuadrante y en el centro de la parcela, a una profundidad de 30 cm, eliminando la hojarasca de la superficie. Se entremezcló las 5 muestras para homogeneizarlas y finalmente se obtuvo una muestra compuesta por parcela. Además se midió la profundidad del suelo con una varilla metálica de 1,10 m de largo en cada uno de los 5 sitios de muestreo de suelo y se determinó la profundidad en 4 categorías: 1) profundo > 90 cm; 2) moderadamente profundo 50-90 cm; 3) superficial 25-50 cm; 4) muy superficial < 25 cm. Otras variables consideradas fueron la pendiente (grados de inclinación) del terreno que se midió en 5 puntos de cada parcela con un clinómetro para obtener un promedio para la parcela, y la altitud (m s.n.m) con un altímetro.

En el Laboratorio de la Universidad de Costa Rica (CIA) se realizaron los análisis de textura, obtenida por medio del método del Hidrómetro de Bouyoucos, y el de química sencilla, que arrojó datos de pH, acidez, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K), Fósforo (P), Cinc (Zn), Cobre (Cu), Hierro (Fe), Manganeseo (Mn), porcentaje de Carbono y Nitrógeno totales y porcentaje de MO. El pH se determinó en agua; la acidez, Ca y Mg se obtuvieron a través de la extracción en Cloruro de Potasio 1M; el K, P, Zn, Cu, Mn y Fe se obtuvieron por extracción en Olsen modificado pH 8,5; y el porcentaje de C y N se determinaron con el autoanalizador de C/N por combustión seca.

Anexo 7. Análisis de regresión para los índices de Diversidad Funcional

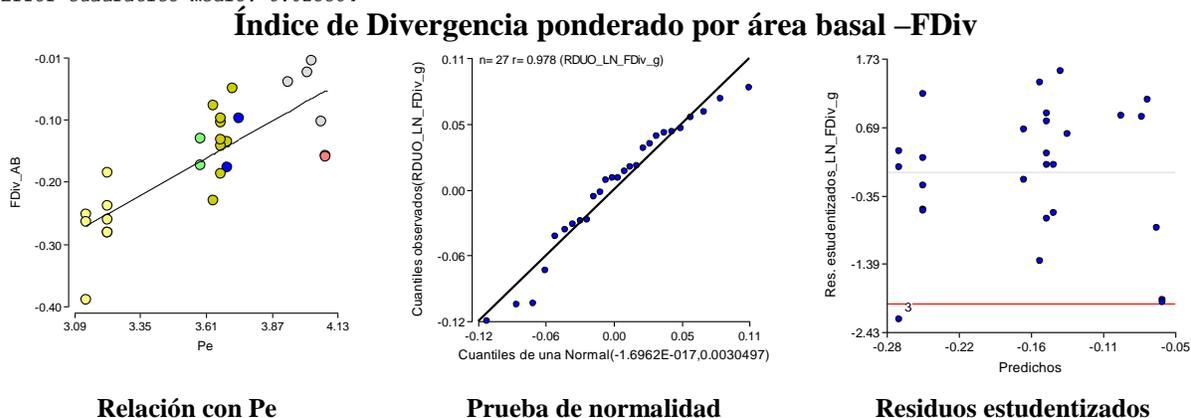


Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
LN FRic	27	0.71	0.68	10.74	137.67	142.86

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF
const	92.63	18.05	55.38	129.87	5.13	<0.0001		
LN_Pst	-6.73	1.14	-9.10	-4.37	-5.88	<0.0001	35.25	1.08
LN_Pct	-8.64	2.84	-14.49	-2.79	-3.05	0.0056	10.95	1.08

Error cuadrático medio: 8.025384



Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
LN FDiv g	27	0.62	0.61	3.8E-03	-74.80	-70.91

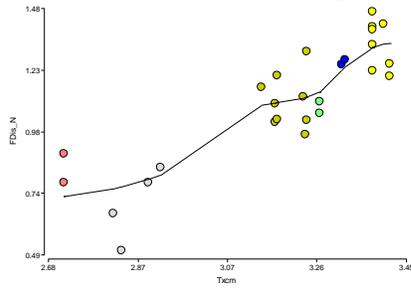
Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF
const	-0.98	0.13	-1.24	-0.71	-7.68	<0.0001		
LN Pe	0.23	0.04	0.15	0.30	6.41	<0.0001	40.57	1.00

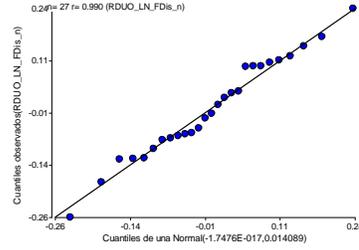
Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0.13	1	0.13	41.12	<0.0001
LN_Pe	0.13	1	0.13	41.12	<0.0001
Error	0.08	25	3.2E-03		
Total	0.21	26			

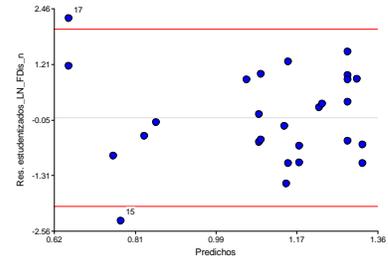
Índice de dispersión ponderado por número de individuos – FDis



Relación con Txcm



Prueba de normalidad



Residuos estudentizados

Análisis de regresión lineal

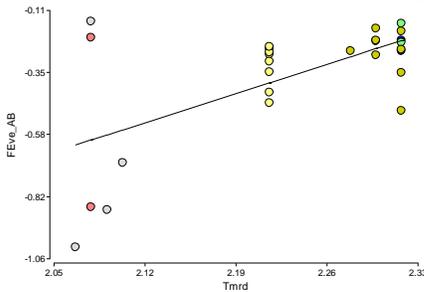
Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
LN_FDis_n	27	0.76	0.75	0.02	-33.48	-29.59

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

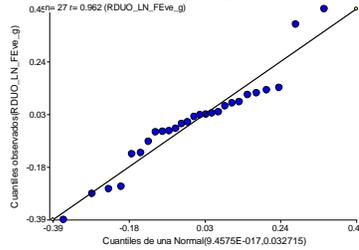
Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	Cp	Mallows	VIF
const	-1.93	0.34	-2.64	-1.22	-5.60	<0.0001			
LN Txcm	0.95	0.11	0.73	1.17	8.82	<0.0001	75.83		1.00

Error cuadrático medio: 0.014652

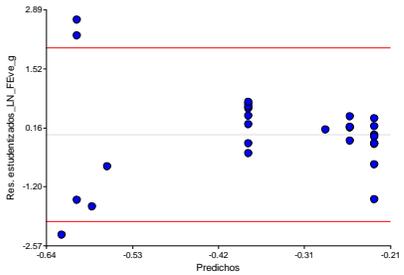
Índice de equidad ponderado por área basal – FEve



Relación con Tmrd



Prueba de normalidad



Residuos estudentizados

Análisis de regresión lineal

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
LN FEve_g	27	0.39	0.36	0.04	-10.73	-6.85

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	Cp	Mallows	VIF
const	-3.84	0.88	-5.65	-2.04	-4.39	0.0002			
LN Tmrd	1.56	0.39	0.75	2.36	3.98	0.0005	16.28		1.00

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

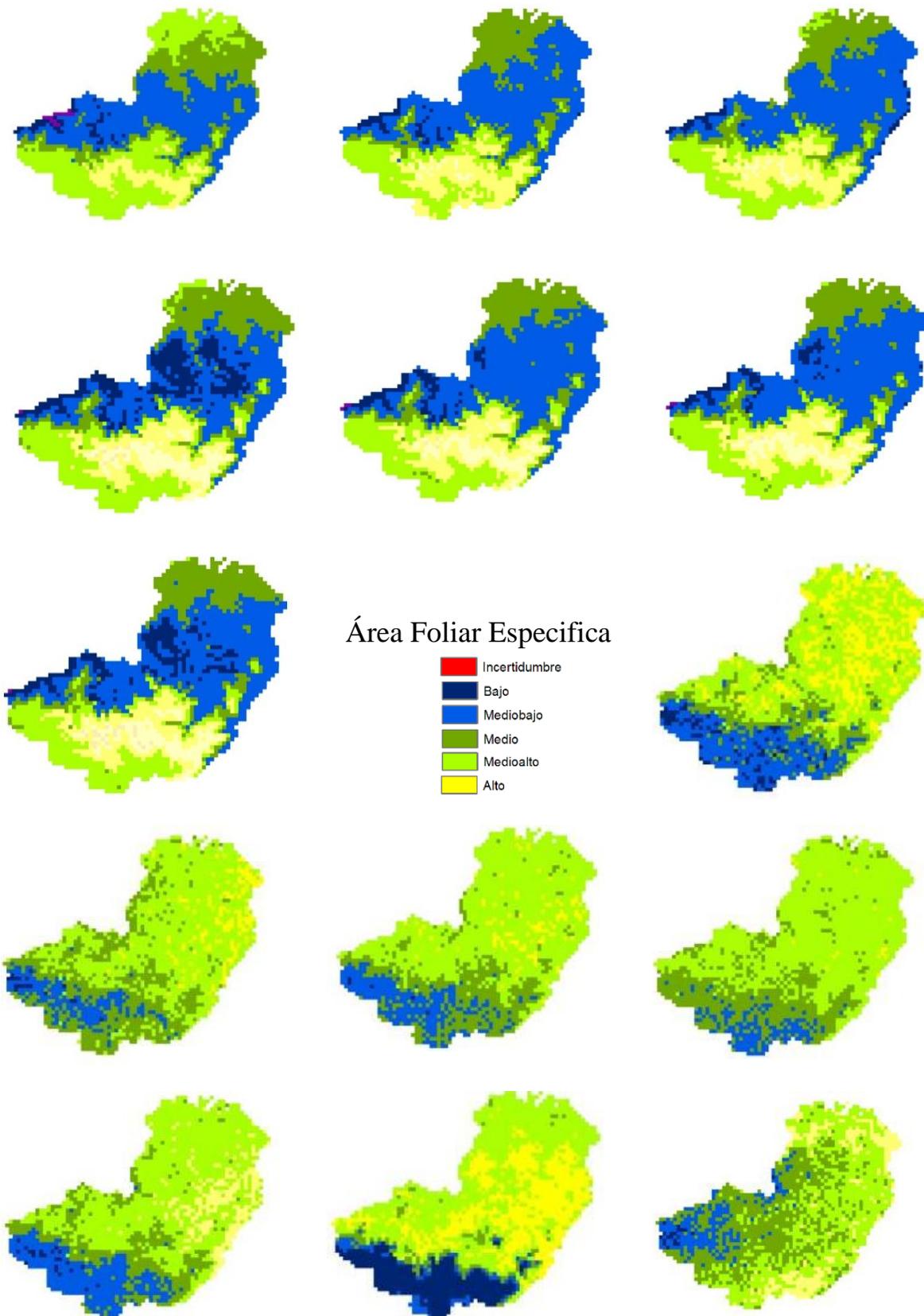
F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0.54	1	0.54	15.85	0.0005
LN_Tmrd	0.54	1	0.54	15.85	0.0005
Error	0.85	25	0.03		
Total	1.39	26			

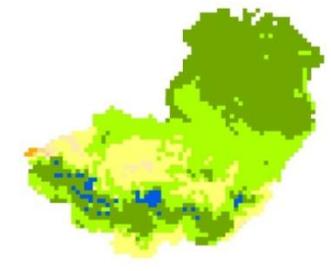
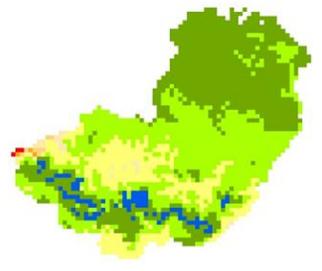
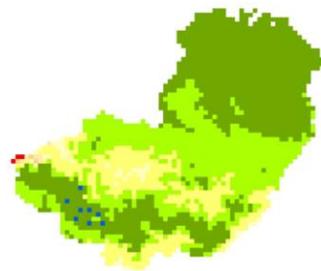
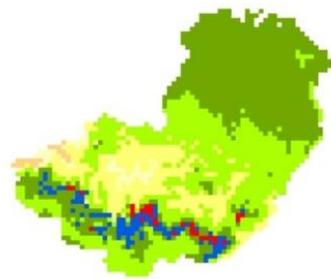
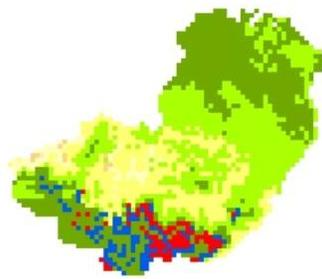
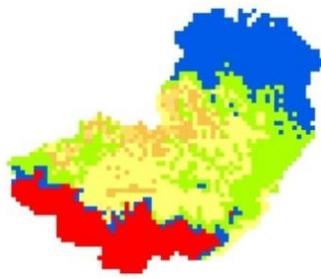
Anexo 8. Variables de temperatura, precipitación y suelos usadas en el análisis de partición de la varianza seleccionadas por medio de Forward selection

Factor	Ponderador		
		Número de individuos	Área Basal
Temperatura	Tnfm	X	
	Tra	X	X
	Tmht	X	X
	Te		X
Precipitación	Pe	X	
	Pft	X	X
Suelos	C:N	X	X
	Fe	X	
	Arena	X	X

Anexo 9. Distribuciones actuales y futuras para los años 2020 y 2080 de la densidad de madera. Para 3 escenarios: mpi, ukmo y ncar. El mapa central donde se encuentra el título del rasgo es la distribución actual, la izquierda y mapas superiores es la densidad de madera ponderada por número de individuos, la derecha y mapas inferiores es la densidad de madera ponderada por área basal, como se muestra a continuación:

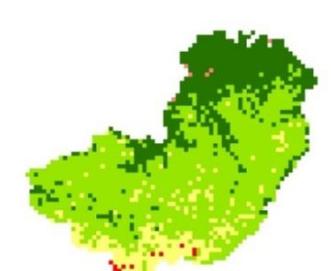
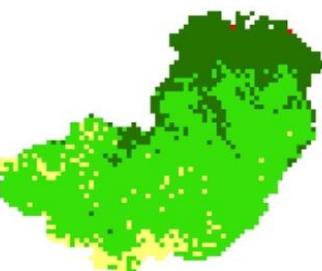
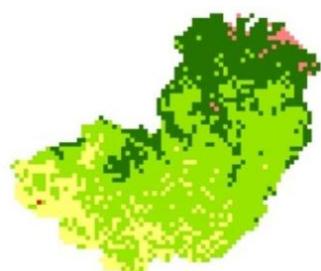
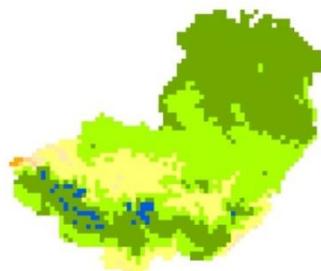
	2080	2080	2080	
Área Basal	2020	2020	2020	
	ACTUAL	RASGO	ACTUAL	
	2020	2020	2020	Número de individuos
	2080	2080	2080	
	mpi	ukmo	ncar	

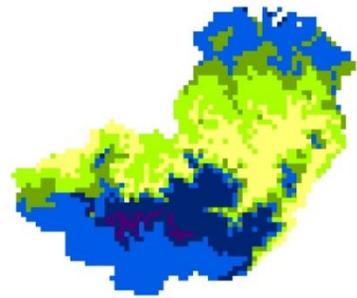
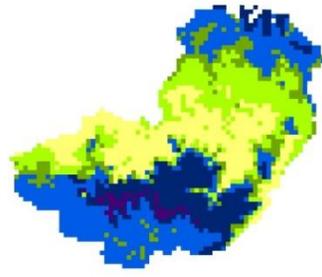
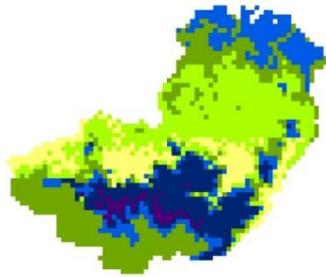
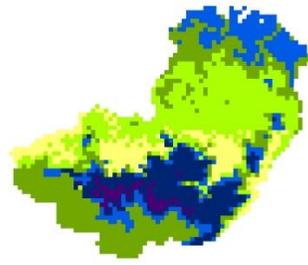
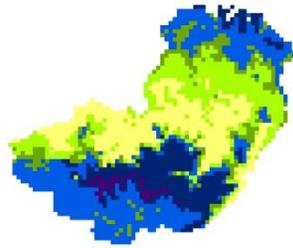
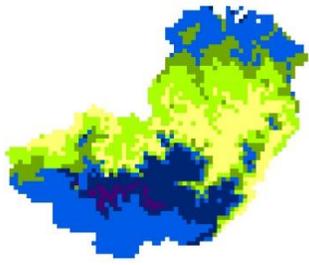




FUERZA TENSIL

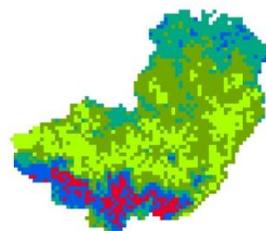
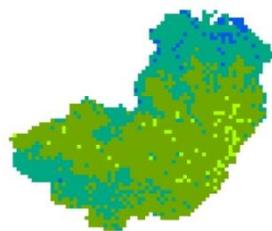
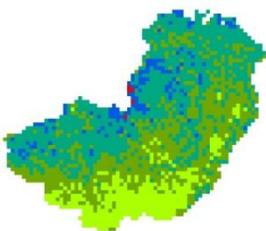
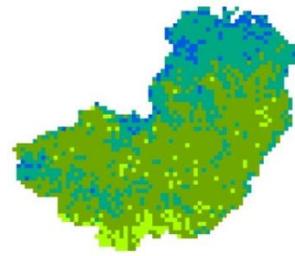
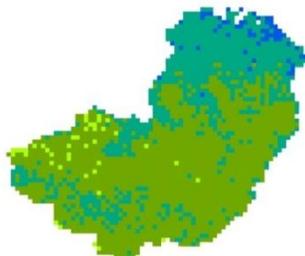
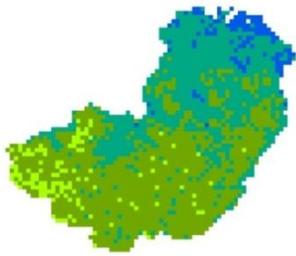
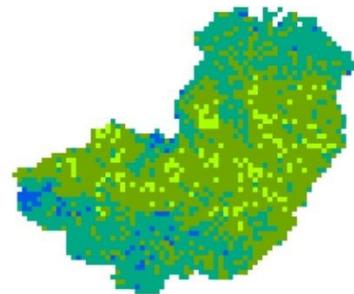
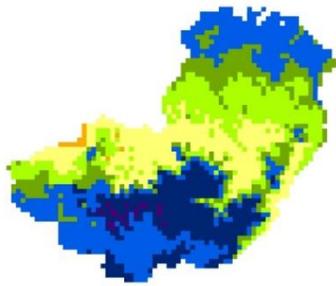
-  Incertidumbre
-  Bajo
-  Mediobajo
-  Medio
-  Medioalto
-  Alto

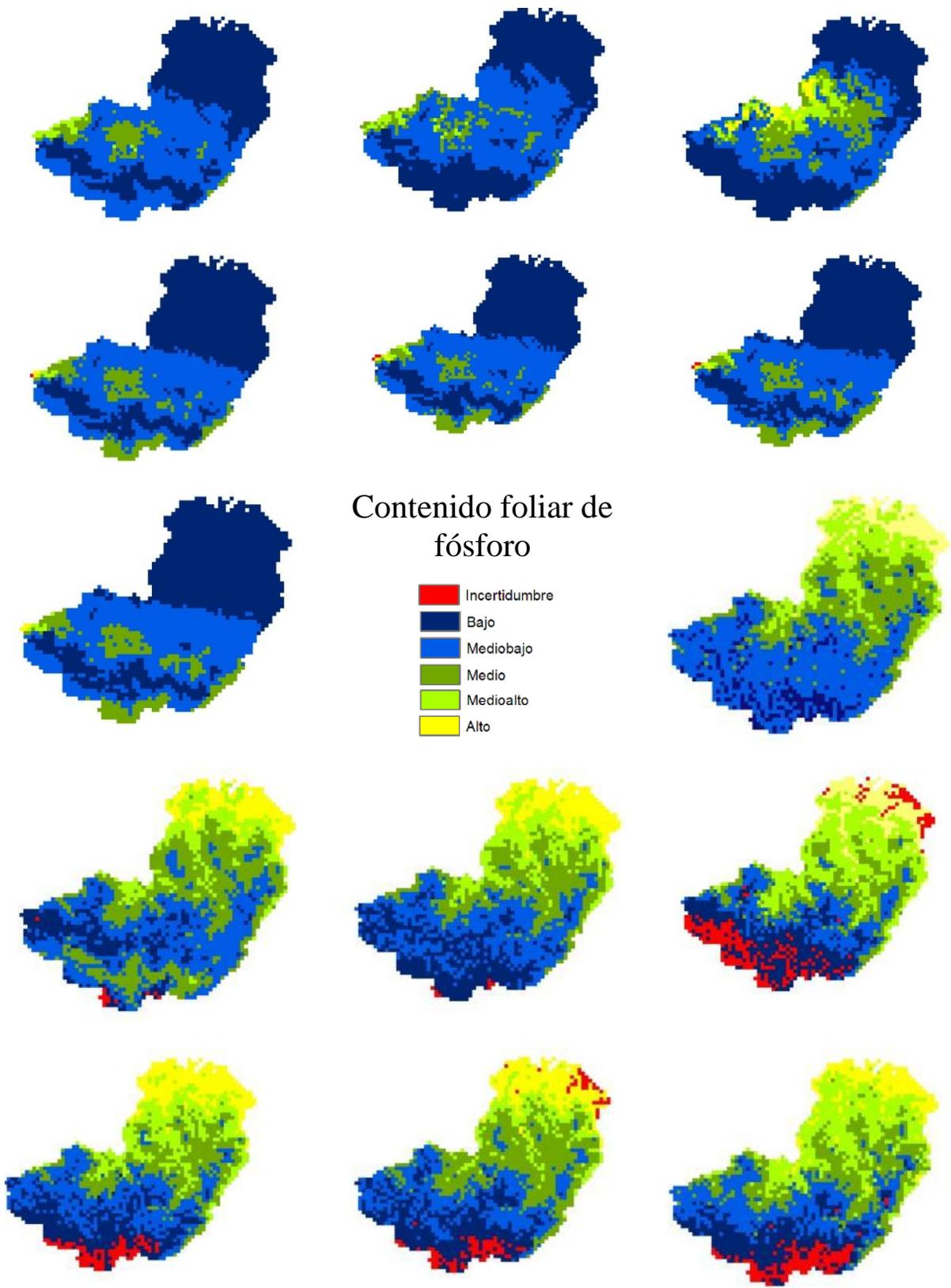


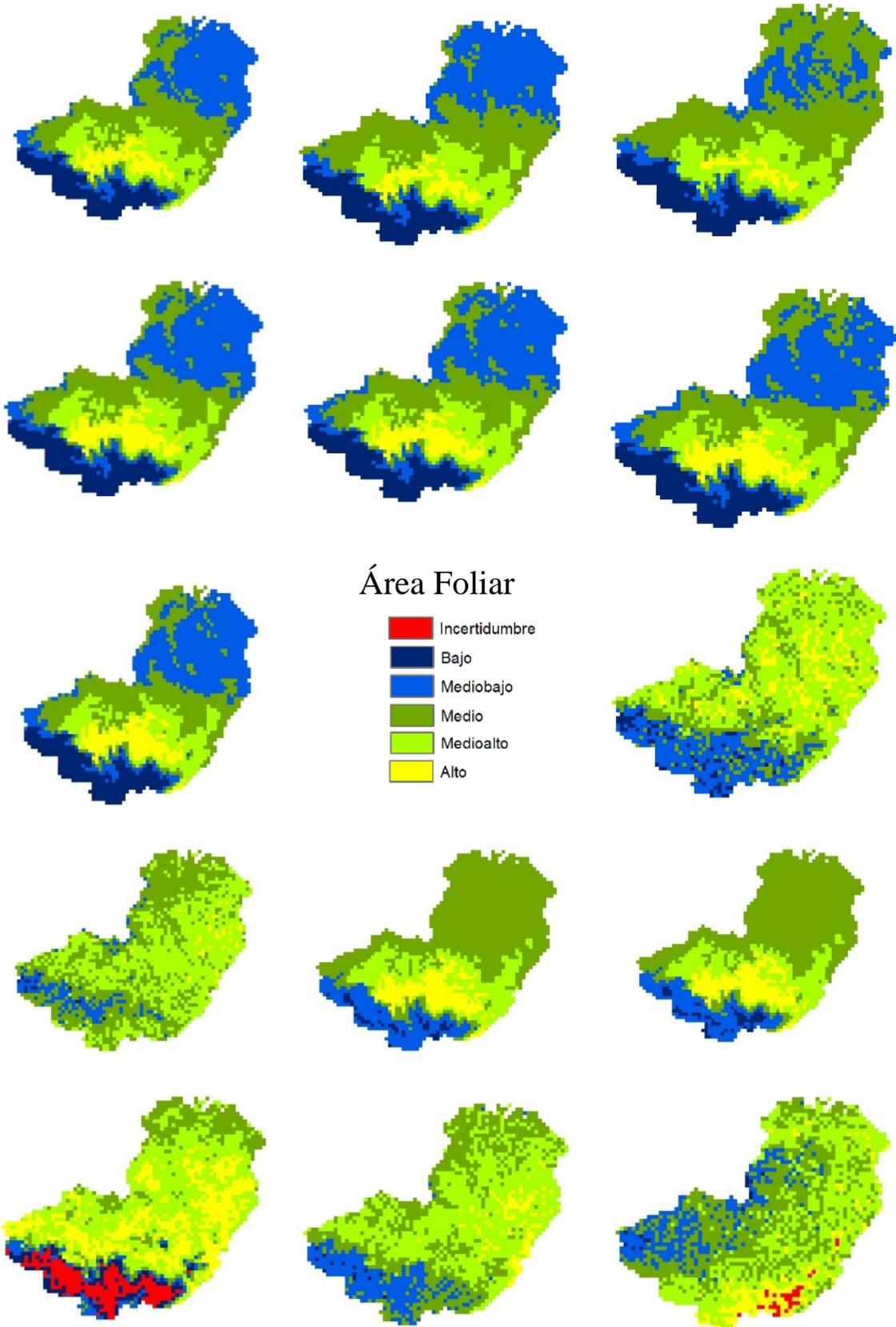


CONTENIDO
FOLIAR DE
MATERIA SECA

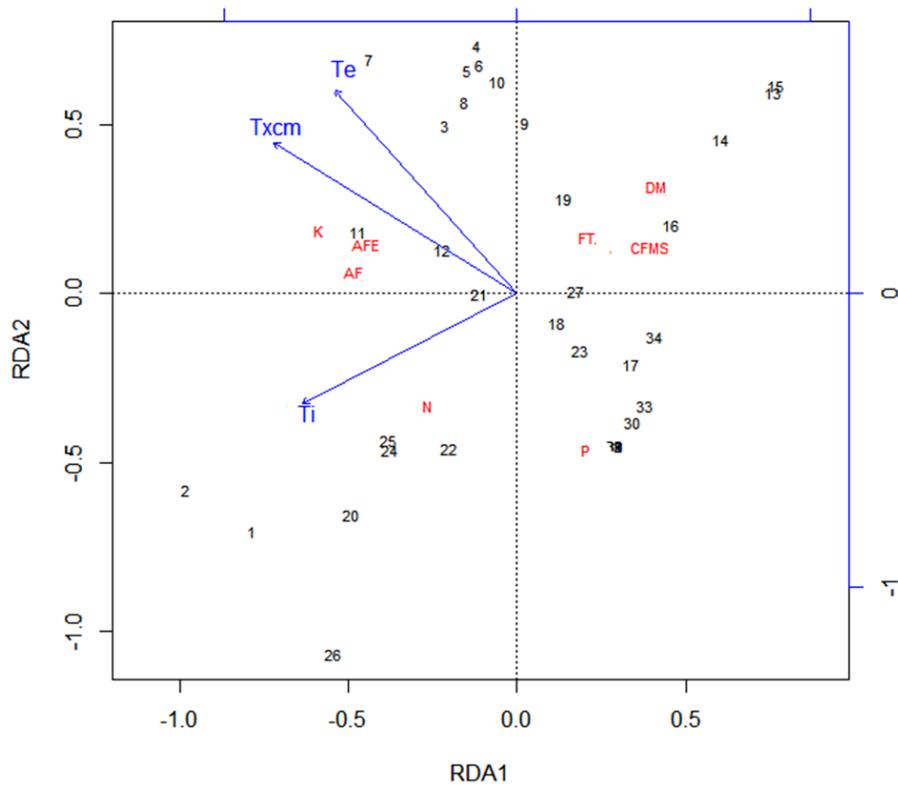
-  Incertidumbre
-  Bajo
-  Mediobajo
-  Medio
-  Medioalto
-  Alto



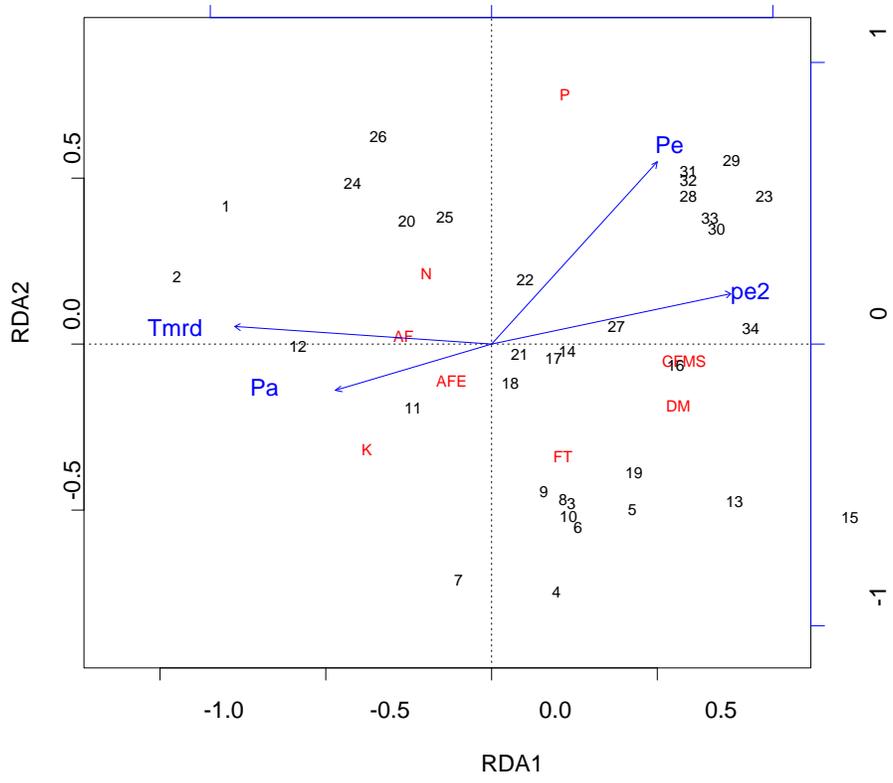




Anexo 10. Análisis de redundancia (RDA) de las variables bioclimáticas seleccionadas y los valores de rasgos. Las flechas corresponden a las variables bioclimáticas: Te (temperatura estacional), Txc_m (temperatura máxima del mes más cálido) y T_i (isotermalidad) para (a) Media ponderada de rasgos ponderada por pareja basal, y Tm_{rd} (temperatura media del rango diario), Pe (precipitación estacional) y Pa (precipitación anual) para (b) Media ponderada de los valores de rasgos ponderada por número de individuos. Los valores corresponden a las parcelas y las letras rojas a los rasgos.



a



b