



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

**PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA
CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**

Implicaciones del cambio climático para el almacenamiento de carbono y la
riqueza de especies en bosques naturales en Costa Rica

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación
para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de
Investigación y Enseñanza como requisito para presentar examen de candidatura a

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

Por

Juan Carlos Zamora Pereira

Turrialba, Costa Rica, 2011

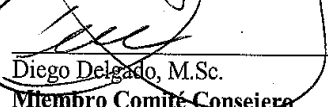
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

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

FIRMANTES:



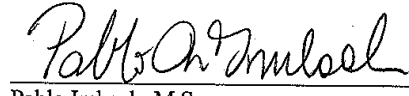
Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal



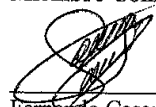
Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



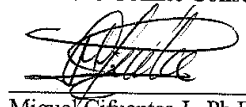
Mildred Jiménez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



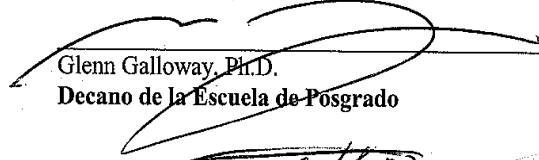
Pablo Imbach, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



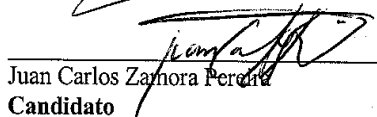
Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Miguel Cifuentes J., Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado



Juan Carlos Zamora Perera
Candidato

DEDICATORIA

Este logro en mi vida está dedicado a quienes siempre me han apoyado en todos mis pasos y me ayudan a continuar hacia adelante mi camino. Familia, amigos y amigas, Ale... esta meta no hubiera sido posible sin su apoyo, paciencia y cariño.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, y todos los demás que están allá arriba dándome esperanza y fuerza cada día para continuar con mi norte claro.

A mi mamá por nunca rendirse... y darme ese ejemplo de vida que tanto admiro.

A mi papá porque siempre tiene una buena cara que mostrarle a la vida.

A mi hermano Diego por su perseverancia y protección.

A mi hermano Douglas por su alegría y responsabilidad.

A mi hermana Fabiola por su fuerza y por ser esa luz de esperanza en el hogar.

A Ale por su amor, y por dejarme amarla.

A mi amiga Adri por toda la confianza en mí y por enseñarme que la vida es algo muy bello que está esperando por ser descubierto.

A toda mi familia por el apoyo y grandes ejemplos de los cuales aprendí y continúo aprendiendo día tras día.

A todas las amigas y amigos que he coleccionado en mi corazón a lo largo de esta vida, gracias por apoyarme, comprenderme y por estar siempre cerca cuando los necesito... su compañía hace mejor mi vida día tras día, las y los quiero mucho.

A la Cátedra de Ecología por su apoyo económico durante el primer año de estudios, y por ser los responsables de que haya decidido venir a CATIE.

Al proyecto Finnfor por su apoyo económico para el desarrollo de la tesis.

A *The Nature Conservancy* por el apoyo con los datos climáticos necesarios para esta tesis.

Al Programa Cambio Climático y Cuencas por creer en mí y darme la oportunidad de aprender de ustedes, muchas gracias por esta oportunidad.

A todos los compañeros y compañeras de las distintas promociones en las que estuve desde que di mis primeros pasos en el pre-kínder, gracias por la sana competencia y por la amistad que tanto disfruté.

A mi comité asesor por su paciencia, apoyo y por siempre creer en mí... gracias por enseñarme que “cero también es un resultado”.

A todos y todas las que me brindaron su apoyo aquí en CATIE para culminar este proyecto.

BIOGRAFÍA

El autor nació en Pejibaye de Jiménez el 24 de agosto de 1983, y comparte su cumpleaños con el día de los Parques Nacionales de Costa Rica. Se graduó como bachiller en Geografía de la Universidad de Costa Rica en el año 2006, luego en el año 2008 inició junto con Adriana Baltodano la investigación titulada “Estrategia para la consolidación de la conectividad en un sector del Corredor Biológico San Juan – La Selva: un esfuerzo para preservar las rutas de migración en los ecosistemas mesoamericanos”, por la cual en el año 2010 obtuvo el título de Licenciado en Geografía. Su experiencia laboral se inició a partir del año 2006 desempeñando labores como asistente de investigación y trabajo de campo para distintos proyectos en la Escuela de Geografía de la Universidad de Costa Rica. Desde mediados del año 2007 hasta inicios del año 2009 cuando inició sus estudios de Posgrado, laboró para la oficina del Sistema de Información Geográfica de la Universidad de Costa Rica, desempeñándose como técnico en esta oficina. Durante su estadía como estudiante en CATIE entre el año 2009 y 2010 trabajó como especialista en Corredores Biológicos para la Cátedra de Ecología y actualmente en la Cátedra de Áreas Protegidas y Corredores Biológicos. Desde Julio del año 2010 y hasta la actualidad se desempeña como especialista en Cambio Climático del Programa Cambio Climático y Cuencas del CATIE.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
BIOGRAFÍA	V
CONTENIDO	VI
RESUMEN	VIII
SUMMARY	IX
INDICE DE CUADROS	X
INDICE DE FIGURAS	XI
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS	XII
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Objetivos del estudio	3
1.1.1. Objetivo general	3
1.1.2. Objetivos específicos	3
1.2. Hipótesis del estudio.....	3
2. MARCO CONCEPTUAL	3
2.1 Cambio climático.....	3
2.2 Herramientas para el análisis del cambio climático	4
2.1.1. Escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero	4
2.1.2. Modelos de circulación general.....	5
2.1.3. Escenarios climáticos.....	6
2.1.4. Escenarios de cambio climático en Costa Rica	7
2.3 Variación en riqueza y diversidad de especies sobre gradientes altitudinales y climáticos.....	9
2.4 Consecuencias del cambio climático para la vegetación	10
2.5 Estimación de biomasa aérea en bosques tropicales	12
3. METODOLOGÍA	13
3.1. Área de estudio	13
3.2. Diseño de trabajo	14
3.3. Parcelas de muestreo.....	15
3.4. Construcción de modelos predictivos de biomasa aérea y riqueza de especies	17
3.4.1. Estimación del carbono almacenado actual por gradiente altitudinal.....	19
3.4.2. Identificación de la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes..	21

3.4.3. Escenarios climáticos futuros.....	21
3.5. Modelo de regresión de biomasa y riqueza de especies	22
3.6. Cálculo del cambio potencial en el carbono almacenado y riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes.....	23
4. RESULTADOS.....	24
4.1. Variables climáticas futuras	24
4.2. Carbono almacenado	25
4.2.1. Cantidad de biomasa aérea actual.....	25
4.2.2. Modelos de regresión para biomasa aérea	26
4.2.3. Cambio potencial en el carbono almacenado según la gradiente altitudinal.....	29
4.2.4. Riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes actual	34
4.2.5. Modelos de regresión para riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes	36
4.2.6. Cambio potencial en la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes según gradiente altitudinal.....	38
5. DISCUSIÓN	41
5.1. Diferencias estructurales y fuentes de error para el cálculo de carbono y riqueza de especies en bosques naturales tropicales	41
5.2. Medición y estimación de carbono almacenado en gradientes altitudinales	42
5.3. Implicaciones de los cambios en almacenamiento de carbono y riqueza de especies.....	44
6. Conclusiones	48
7. Recomendaciones.....	49
8. BIBLIOGRAFÍA	50

RESUMEN

Zamora-Pereira, J.C. 2011. Implicaciones del cambio climático para el almacenamiento de carbono y la riqueza de especies en bosques naturales en Costa Rica. Tesis M.Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 70 p.

Los ecosistemas mesoamericanos al igual que en el resto del mundo serán modificados por el cambio climático. La biodiversidad mundial experimentará cambios debido a las variaciones en las condiciones promedio del clima, afectando los servicios ambientales, muy importantes para la salud y sistemas productivos del ser humano, también. El presente estudio evaluó el impacto potencial del cambio climático sobre el almacenamiento de carbono y la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes en bosques naturales de Costa Rica. Se analizó la distribución de carbono almacenado y la riqueza de especies mediante la construcción de modelos de regresión en gradientes altitudinales, haciendo uso de información proveniente de parcelas de monitoreo. Fue establecida la relación entre variables climáticas actuales provenientes de la base datos de clima global WORLDCLIM (climatología promedio 1950-2000, resolución 1km²) y la respuesta de los bosques naturales. La incertidumbre en las simulaciones futuras del cambio climático se debe evaluar para asegurar la mayor validez posible en los resultados, por lo que se contó con la base de datos climáticos futuros provenientes del cuarto informe del IPCC (WCRP CMIP3), con reducción de escala proveniente de TNC, con un total de 136 simulaciones climáticas (climatología promedio 2070-2099, escenarios de emisiones A2, A1B y B2, resolución 1km²). Los principales resultados indican tendencias de disminución de carbono almacenado y riqueza de especies. Estos hallazgos suponen un gran aporte en la priorización de sitios de estudio para el monitoreo de las variaciones en los sistemas naturales debidas al cambio climático, como por ejemplo cambios en los stocks de CO₂ o la migración de especies.

Palabras clave: gradientes altitudinales, carbono almacenado, riqueza de especies, incertidumbre, modelo de regresión, cambio climático.

SUMMARY

Zamora-Pereira, J.C. 2011. Implications of the climate change for the carbon storage and species richness in natural forests in Costa Rica. M.Sc. Thesis. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 70 p.

The Mesoamerican ecosystems as in the rest of the world will be modified by the climate change. The world biodiversity will experience changes due to variations in the average conditions of the climate, affecting the environmental services, which are very important for the health and productive systems of the human being. The present study evaluated the potential impact of the climate change on the storage of carbon and the arboreal species, palms and tree ferns richness in natural forests of Costa Rica. The distribution of stored carbon and the species richness was analyzed by means of the regression model construction in gradients, using information from plots of monitoring. The relation was established between climatic current variables from the base information of global climate WORLDCLIM (average climatology 1950-2000, resolution 1km²) and the response of the natural forests. The uncertainty in the future simulations of climate change must be evaluated to assure the major possible validity in the results, for what one counted with the base of climatic information futures from the fourth report of the IPCC (WCRP CMIP3), with reduction on a large scale from TNC, with a total of 136 climatic simulations (average climatology 2070-2099, scenes of emission A2, A1B and B2, resolution 1km²). The principal results indicate trends of decrease of stored carbon and species richness. These findings suppose a great contribution in the study sites prioritization for the monitoring of the variations in the natural systems owed to the climate change, as for example changes in the stocks of CO₂ or migration of species.

Key words: Altitude gradient, stored carbon, species richness, uncertainty, regression model, climate change.

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características de las parcelas utilizadas por gradiente altitudinal.....	17
Cuadro 2. Variables evaluadas en el modelo de biomasa y riqueza de especies en cada gradiente	18
Cuadro 3. Protocolo para la asignación de valor de densidad de madera por individuo según CATIE.....	20
Cuadro 4. Cantidad de parcelas utilizadas para el cálculo de la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes según gradiente altitudinal.....	21
Cuadro 5. Comportamiento futuro potencial de las variables climáticas en Costa Rica para la climatología 2070-2099.....	25
Cuadro 6. Medidas resumen para biomasa aérea en parcelas. Valores expresados en Mg ha ⁻¹	26
Cuadro 7. Modelo de regresión múltiple en la gradiente Cerro de la Muerte-Caribe (≥ 10 cm dap).....	28
Cuadro 8. Modelo de regresión múltiple en la gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 10 cm dap).....	28
Cuadro 9. Modelo de regresión múltiple en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (≥ 30 cm dap).	29
Cuadro 10. Medidas resumen para riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes en las parcelas de monitoreo.....	35
Cuadro 11. Modelo de regresión simple en la gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 10 cm dap).....	37
Cuadro 12. Modelo de regresión múltiple en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (≥ 30 cm dap).....	37

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Gradientes altitudinales utilizadas para estimar la respuesta del almacenamiento de carbono y la riqueza de especies en Costa Rica.	14
Figura 2. Biomasa aérea calculada con los modelos de regresión, según el gradiente altitudinal.	27
Figura 3. Comportamiento del carbono almacenado en la gradiente Cerro de la Muerte-Caribe (≥ 10 cm dap) respecto al cambio en las variables climáticas.	30
Figura 4. Comportamiento del carbono almacenado en la gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 10 cm dap) respecto al cambio en las variables climáticas.	32
Figura 5. Comportamiento del carbono almacenado en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (≥ 30 cm dap) respecto al cambio en las variables climáticas.	34
Figura 6. Riqueza actual de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes por 0.2 ha (≥ 10 cm dap) o por 0.25 ha (≥ 30 cm dap) según gradiente altitudinal.	36
Figura 7. Cambio potencial en la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes por 0.2 hectárea en la gradiente Cordillera Volcánica Central – Río San Juan (≥ 10 cm dap).	39
Figura 8. Comportamiento de la riqueza de especies en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce con mediciones ≥ 30 cm dap respecto al cambio en las variables climáticas.	40

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

AOGCM	Athmosphere ocean global circulation model
AR4	Cuarto informe del IPCC sobre cambio climático
cm	Centímetros
CMCC	Convención marco sobre el cambio climático
CO ₂	Dióxido de carbono
CRRH	Comité Regional de Recursos Hidráulicos
CRU	Climate Research Unit
dap	Diámetro a la altura del pecho
GEI	Gases de efecto invernadero
ha	Hectárea
IGN	Instituto Geográfico Nacional
IMN	Instituto Metereológico Nacional
IPCC	Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático
ITCR	Instituto Tecnológico de Costa Rica
m	Metros
m.s.n.m.	Metros sobre el nivel del mar
MCG	Modelos de circulación global
MEA	Millenium Ecosystem Assessment
Mg ha ⁻¹	Megagramos por hectárea
°C	Grados centígrados
PRECIS	Base de datos regional de clima
SIG	Sistema de Información Geográfica
TNC	The Nature Conservancy
WCRP CMIP3	World Climate Research Program Coupled Model Intercomparison Project
WORLDCLIM	Base de datos mundial de clima

1. INTRODUCCIÓN

Durante los tiempos recientes las condiciones ambientales que aseguran la supervivencia de los seres vivientes en el planeta Tierra, han experimentado cambios. La biodiversidad mundial se ha visto afectada por variaciones en las condiciones promedio del clima, así mismo el ser humano ha sufrido las consecuencias sobre su salud, sus sistemas productivos, y los recursos naturales que le brindan servicios ambientales. Las repercusiones se hacen notar en los sistemas sociales y económicos, con sus respectivas consecuencias para la flora y fauna en general (IPCC 2002).

El cambio climático tiene como principal causa antropogénica el aumento en la concentración de gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera. Estos gases se encargan de interferir en la salida de la radiación solar reflejada desde la Tierra, con lo que la temperatura global aumenta (Karl y Tremberth 2005). Las actividades humanas han hecho aumentar la emisión de GEI en los años recientes debido principalmente, al aumento en el uso de combustibles fósiles y la deforestación producto de la mayor demanda en las actividades productivas. Según el Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático, IPCC (2007) las concentraciones de los principales gases antropogénicos de efecto invernadero (como el dióxido de carbono $-\text{CO}_2-$, el metano $-\text{CH}_4-$, el dióxido nitroso $-\text{N}_2\text{O}-$, y el ozono $-\text{O}_3-$ troposférico) alcanzaron los niveles más altos jamás registrados durante la década de 1990, debido principalmente al elevado consumo en combustibles fósiles, la agricultura, y cambios en el uso de las tierras.

El IPCC (2000) propuso una serie de escenarios para proyectar el clima futuro. Dichos escenarios representan las posibilidades con base en cuatro líneas evolutivas de la humanidad hacia el año 2100, que describen tendencias futuras diferentes respecto al desarrollo económico, cambios demográficos y cambios tecnológicos, de modo que abarquen las principales interrogantes respecto a cada uno de estos impulsores de cambios.

La información proveniente de las familias de escenarios sobre emisión de GEI es utilizada en la construcción de escenarios climáticos futuros. Según Cifuentes-Jara (2009), un escenario climático es una representación lógica y generalmente simplificada de un posible clima futuro, basada en el entendimiento de cómo funciona el clima y de los distintos factores

que lo influyen. Los escenarios están típicamente contruidos como insumo para evaluar los posibles efectos de impacto del cambio climático sobre los sistemas naturales y sociales.

Las proyecciones de los escenarios climáticos deben ser vistas con cautela, puesto que son basadas en suposiciones, ninguna de ellas tiene un probabilidad estadística de que suceda (IPCC 2000). Por consecuencia es necesaria la evaluación de diferentes fuentes de información acerca del cambio climático. En este estudio se plantea el análisis de la información proveniente del cuarto y hasta ahora último Informe sobre Cambio Climático del IPCC (AR4), así como un estudio de probabilidad basado en las posibilidades planteadas por dichos modelos.

El cambio climático se espera que afecte los servicios que brindan los ecosistemas a la sociedad, conocidos como los servicios ecosistémicos (MEA 2005, Louman et ál. 2009). Las variaciones en las condiciones atmosféricas, claves para el desarrollo de los bosques, podrían originar cambios en las características estructurales y de diversidad de los mismos, provocando que servicios como la captura de CO₂ atmosférico o la provisión de recursos genéticos en un sitio, sean alterados de su ciclo natural en los bosques (Parmesan 2005, MEA 2005).

El presente estudio encontró las variables ambientales que mejor predicen la cantidad de carbono almacenado y riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes en gradientes altitudinales ubicadas en tres paisajes de Costa Rica. Luego mediante al análisis de escenarios de cambio climático para la climatología 2070-2099, se encontró el efecto potencial del cambio en las variables climáticas sobre los bosques naturales. Como resultado general se modelaron disminuciones en carbono almacenado y riqueza de especies en las gradientes altitudinales.

El análisis de incertidumbre en las simulaciones de cambio climático es un ejercicio necesario para obtener conclusiones serias respecto a su efecto en la relación clima-planta. Por esta razón se analizaron los resultados de 136 simulaciones de cambio climático provenientes del AR4, con el objetivo de reducir la variabilidad en la representación del clima futuro. Asimismo, se conoció con más detalle la respuesta potencial de los bosques tropicales húmedos ante el cambio climático.

1.1. Objetivos del estudio

1.1.1. Objetivo general

Contribuir al conocimiento de los efectos potenciales del cambio climático en la biodiversidad de los bosques tropicales

1.1.2. Objetivos específicos

- Determinar las potenciales variaciones estructurales en los bosques naturales producto del cambio climático y su impacto en el almacenamiento de carbono
- Determinar los efectos potenciales del cambio climático en la riqueza de especies arbóreas, de palmas y helechos arborescentes en los bosques naturales de Costa Rica

1.2. Hipótesis del estudio

- ✓ Existen relaciones entre variables bioclimáticas y las características estructurales y riqueza de especies en los bosques de Costa Rica.
- ✓ El cambio climático producirá cambios en las existencias de carbono almacenadas y la riqueza de especies en ecosistemas de bosque natural.

2. MARCO CONCEPTUAL

2.1 Cambio climático

El cambio climático es un proceso que incluye una variación en el estado del clima, que se expresa en las fluctuaciones del valor medio o en la variabilidad de los factores que la determinan, las cuales persisten durante largos periodos (Baede et ál. 2007). El cambio climático puede deberse a procesos internos naturales, a forzamientos o a cambios antropogénicos persistentes de la composición de la atmósfera o al uso de la tierra. La Convención Marco sobre el Cambio Climático (CMCC) de las Naciones Unidas, en su Artículo 1, define el cambio climático como “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” (UNFCCC 1992). Se hace diferencia entre el cambio producido por las actividades humanas que alteran la composición atmosférica y la variabilidad climática atribuible a causas naturales.

Las actividades humanas han aumentado la emisión de gases de efecto invernadero (GEI) debido principalmente al consumo de combustibles fósiles y al cambio de uso de la tierra para actividades productivas (IPCC 2000). El aumento en GEI provoca un aumento en el forzamiento radiativo de la Tierra, que es una manifestación del cambio en la concentración de dichos gases. Entre ellos el dióxido de carbono y el metano, principalmente, han aumentado sus concentraciones en los últimos años (IPCC 2000), modificando el balance en los flujos de radiación solar del planeta, aumentando la temperatura de la Tierra y modificando los regímenes de lluvia y demás variables climáticas relacionadas a los flujos de energía solar.

2.2 Herramientas para el análisis del cambio climático

2.1.1. Escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero

El Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés) generó escenarios de emisiones hasta el año 2100 basado en cuatro líneas evolutivas de la sociedad, en las cuales se proponen diferentes comportamientos de emisiones de GEI (IPCC 2000). Los escenarios se basan en sus fuerzas determinantes, como lo son las demográficas, económicas, tecnológicas y ambientales. Asimismo, los escenarios utilizan las características actuales y las tendencias futuras a partir de ellas (Cifuentes-Jara 2009).

En total, son cuatro líneas evolutivas las que se plantean, las cuales a su vez provienen de cuatro familias de escenarios, los A y los B, subdivididas en dos posibles tendencias, 1 y 2. Los escenarios de la familia A están orientados hacia el rápido crecimiento económico, y el uso de tecnologías más eficientes para la humanidad, mientras los escenarios de la familia B ponderan una economía basada en los servicios, así como el uso de tecnologías limpias y eficientes. Por su parte, las tendencias explican el carácter espacial de las soluciones planteadas, encontrando a la tendencia 1 que describe soluciones globales y la tendencia 2 que describe soluciones regionales (IPCC 2000; Cifuentes-Jara 2009).

Para cada una de las familias de escenarios existen variantes que constituyen nuevos escenarios de emisiones. En su totalidad describen 40 posibles futuros del comportamiento del de las emisiones de GEI, basado en las tendencias globales. Ninguno de los escenarios cuenta con una probabilidad estadística de suceder, se basan en suposiciones, por lo cual no se recomienda el escoger un escenario como más probable que otro (Raper y Giorgi 2005).

2.1.2. Modelos de circulación general

Los modelos de circulación general (MCG) son complejos modelos físico-matemáticos que representan el sistema climático en la atmósfera, océano, criósfera y la superficie de la tierra. Son útiles para modelar el comportamiento del sistema climático global ante los cambios en las emisiones de GEI (Santoso et ál. 2008).

Santoso et ál. (2008) describen tres tipos de MCG de acuerdo a su evolución. El primero considera una representación plana de la Tierra, en la cual se aumentaba arbitrariamente la concentración de GEI. El segundo tipo incluye la representación tridimensional de los océanos, pero no de la superficie terrestre. En el tercer tipo, llamado modelo de circulación general atmósfera océano (AOGCM, por sus siglas en inglés), se logra representar de modo tridimensional a ambos sistemas, con lo cual se puede apreciar el aumento progresivo de GEI. Los modelos HadCM3, ECHAM4 y CSIRO-Mk2, son los modelos más comunes y utilizados en análisis de AOGCM (ver más ejemplos de modelos en IPCC 2007)

2.2.2.1 Criterios para la selección de MCG

Los MCG son muy diversos entre sí, variando en escala espacial y temporal y variables simuladas. Por lo tanto dependiendo de los objetivos del estudio, es necesario definir con claridad estos elementos. En busca de obtener mejores resultados respecto a la escogencia del MCG para el estudio, Smith y Hulme (1998) e IPCC-TGICA (2007) proponen cuatro criterios para la selección:

1. Antigüedad: los modelos más recientes son probablemente mejores en la simulación de variables ambientales, ya que incorporan toda la información que se ha generado.

2. Resolución: los modelos con una resolución espacial más alta pueden ser mejores en la simulación de variables climáticas en zonas de estudio, donde por ejemplo, la complejidad de la topografía hace que tengan una alta variabilidad espacial.
3. Validez: está en función de la capacidad del modelo de representar las condiciones actuales y pasadas del clima, según datos observados. La validez del modelo es observada al comparar los datos observados contra los datos modelados.
4. Representatividad de los resultados: se prefiere evaluar los resultados de varios modelos para tener conclusiones adecuadas al grado de incertidumbre de los modelos.

2.1.3. Escenarios climáticos

Los escenarios están diseñados como una herramienta para evaluar los posibles efectos del impacto del cambio climático sobre los sistemas naturales y sociales (Cifuentes-Jara 2009). IPCC-TGICA (2007) definen tres formas de generar escenarios. El primer tipo son los escenarios sintéticos, en los cuales se parte de una línea base del clima y se aumentan arbitrariamente las variables: precipitación (aumento de 5, 10 y 15% sobre la línea base) y temperatura (aumento de 1, 2 y 3°C sobre la línea base). Este enfoque representa una rápida representación de un posible clima futuro, pero su carácter arbitrario en la distribución de valores no permite una valoración realista.

El segundo tipo de escenarios son los análogos, y consisten en la identificación de zonas con datos climáticos, que podrían representar condiciones climáticas futuras en una región determinada. Puede ser un análogo espacial, ubicando un lugar con características climáticas actuales similares a las esperadas en el lugar de interés, o análogo temporal, encontrando datos de clima pasado que representen el posible clima futuro en la región de interés.

El tercer tipo de escenarios es el basado en MCG. Estos escenarios basados en principios físicos han demostrado una alta precisión en sus resultados de simulaciones. Presentan el problema de la baja resolución de sus datos modelados, por lo cual son necesarias

técnicas de reducción de escala para poder trabajar en regiones pequeñas. Los datos provenientes de estos modelos pueden ser accedidos a través de sitios especializados en internet como: World Climate Research Program Coupled Model Intercomparison Project (WCRP-CMIP3), The Nature Conservancy (TNC), Climate Research Unit (CRU), Climate Wizard, IPCC, o Worldclim.

2.1.4. Escenarios de cambio climático en Costa Rica

El conocimiento de los escenarios climáticos es un requisito indispensable para el desarrollo de medidas de adaptación y mitigación ante el cambio climático. El comité regional de recursos hidráulicos (CRRH, s.f.) analizó las posibles tendencias del clima futuro para Costa Rica, utilizando los escenarios de emisiones A2-ASF (Atmospheric Stabilization Framework Model, desarrollado por ICF Consultores de Estados Unidos) y el escenario B1-MESSAGE (Model for Energy Supply Strategy Alternatives and their General Environmental Impact, desarrollado por IIASA de Austria).

Dichos escenarios de cambio climático se construyeron por medio del programa MAGICC/SCENGEN, desarrollado por el Climate Research Unit (CRU) en Reino Unido (<http://www.cru.uea.ac.uk>). Este programa no es un MCG, pero utiliza una serie de MCG's con escala reducida (HAD2TR95, HAD3TR95, ECH3TR, por ejemplo) para simular un comportamiento similar al de los MCG. Permite obtener para estos escenarios de emisiones de GEI y aerosoles las correspondientes estimaciones de temperatura media mundial del aire sobre la superficie y del cambio del nivel del mar, los cuales son luego utilizados para calcular otras características ambientales, como la precipitación. Los escenarios de emisiones mencionados en el párrafo anterior, fueron evaluados por medio de MCG buscando variaciones en temperatura y precipitación para la región de América Central, luego se obtuvieron los valores para Costa Rica.

Con la ayuda de estos modelos se comparó el periodo de referencia (1961-1990), con los años 2010, 2020, 2030, 2040, 2050, 2075 y 2100. Se escogieron los MCG que mejor representaran la climatología de referencia. En el caso de la temperatura se escogieron los modelos CCC1TR, CSI2TR, ECH4TR, GISSTR, HAD2TR; mientras que para la variable precipitación los modelos CSI2TR, ECH3TR, ECH4TR, HAD2TR, HAD3TR. De entre todos

los modelos, el que obtuvo un mejor desempeño en las pruebas para ambas variables fue el HAD2TR. Mediante este estudio se encontró que la temperatura media anual en Costa Rica aumentaría entre 0,3°C en el 2010 y 3,4°C en el año 2100. Respecto a la precipitación se espera una variación espacial mayor que la temperatura, encontrando aumentos en la región Sur (menor a 1% en el 2050 y hasta 2,4% en el año 2100), y disminuciones en la región Norte (oscilan entre 1,1% en el 2010 hasta 11,5% en el año 2100).

Otro estudio similar fue desarrollado por el Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica (IMN) y el CRRH, utilizando el modelo climático regional PRECIS, desarrollado por el Centro Hadley en Reino Unido (<http://precis.insmet.cu/Precis-Caribe.htm>). Este modelo utiliza dos escenarios de emisiones (A2 y B1), con los MCG, HadAM3H y HadCM3. Se utilizaron datos medidos en estaciones climatológicas para construir una climatología base para el período de referencia (1961-1990). El periodo establecido para las modelaciones fue 2071-2100, y los resultados se compararon con la climatología de referencia para obtener su validez (IMN y CRRH 2008).

Por medio de este estudio se obtienen datos que corroboran las tendencias descritas en el estudio anterior, con una marcada disminución en las precipitaciones y aumento en la temperatura para la región Norte, mientras en el Sur del país se dan las condiciones contrarias. Para esta investigación, el análisis regional fue más específico, por lo que se puede encontrar con mayor detalle las variaciones en precipitación y temperatura para Costa Rica.

Las variaciones en las condiciones promedio del clima utilizando como base el escenario de emisiones A2 (emisiones de GEI elevadas) genera diferencias a nivel de vertientes en Costa Rica (Karmalkar et ál. 2008). Se logra identificar cambios en la altitud promedio a la que se encuentra la línea de nubes, encontrándose una disminución en la vertiente Caribe y un aumento en la vertiente Pacífica. Estos cambios impactan de manera directa los ecosistemas que se encuentran en el gradiente altitudinal, pero más directamente a los ecosistemas de montañas altas que en muchos casos dependen de la línea de nubes para su persistencia en el verano (Karmalkar et ál. 2008).

En la actualidad existen varios centros a nivel mundial que se encargan de generar bases de datos y distribuirla a nivel mundial, entre estas bases se encuentran IPCC, Worldclim,

PRECIS, CRU, TNC. Estas bases de datos cuentan con información a diferentes resoluciones, que pueden ser aplicadas a distintos estudios de las consecuencias del cambio climático sobre los sistemas naturales de Costa Rica y el mundo en general.

2.3 Variación en riqueza y diversidad de especies sobre gradientes altitudinales y climáticos

La cuantificación de especies, es decir, la variable riqueza, es la manera más sencilla de evaluar la diversidad a nivel de comunidad, paisaje o región (Gotelli y Colwell 2001). Esta característica resulta útil para la comparación entre sitios, como por ejemplo, a lo largo de un gradiente altitudinal, donde las variaciones en las condiciones ambientales hacen cambiar la diversidad de especies. En una escala regional se ha comprobado que la cantidad de especies aumenta inversamente proporcional a la latitud, encontrándose mayor cantidad de especies cerca del ecuador (Rosenzweig 1995).

La zona tropical posee los valores más altos de diversidad y riqueza de especies, aún así esta cuantificación no es uniforme en toda su extensión, presentando factores que influyen de manera espacial y temporal su cantidad (Begon et ál. 1996). Ellos se dividen en las variables relacionadas con las condiciones ambientales (factores primarios), y las que están ligadas a las características entre individuos (factores secundarios). Entre los primarios se encuentran los de orden geográfico como la altitud o la latitud, los de área como la extensión y forma en el espacio, la productividad del ambiente relacionado al clima, o el grado de aislamiento. Como factores secundarios se cuentan la intensidad de la competencia entre individuos, la depredación o la variabilidad en la estructura de la comunidad (Begon et ál. 1996).

Los factores primarios han sido ampliamente estudiados, encontrando variaciones principalmente en gradientes determinados por la latitud o la altitud, como se mencionó anteriormente (Phillips et ál. 1994 y Rosenzweig 1995). Estas gradientes a su vez tienen influencia sobre las características climáticas de los sitios a lo largo de los mismos, por lo tanto esta diferenciación en valores de riqueza y diversidad de especies se determina por gradientes climáticos, siendo mayor la diversidad en los lugares que cuentan con condiciones favorables para su desarrollo, como agua disponible o temperaturas adecuadas (Phillips et ál. 1994).

El estudio de Ter Steege et ál. (2003) analiza la diversidad de especies arbóreas y la densidad de árboles en el Amazonas. Ellos encuentran que existe una fuerte relación entre la extensión de la época seca y el valor máximo de riqueza y diversidad de especies. En los sitios donde la extensión de la época seca fue menor, la cantidad de especies fue mayor y viceversa. Gentry (1986) evidencia cambios en riqueza y diversidad de especies y familias según la precipitación, encontrando que los sitios con una mayor precipitación promedio contenían los mayores valores de riqueza y diversidad.

La combinación de factores ambientales específicos tiene una respuesta en la riqueza y diversidad de especies, presentando individuos característicos para dichas condiciones (Begon et ál. 1996). Esto se comprueba con el establecimiento de comunidades particulares según las condiciones del hábitat en el que se desarrollan. El ejemplo de la investigación de Enquist (2002) utilizó el modelo de zonas de vida de Holdridge (2000) mediante el análisis de información de campo para determinar la riqueza de especies y el porcentaje de especies endémicas reportadas. Los mayores valores de riqueza y endemismo fueron encontrados en las zonas que reportaban más precipitación. Los factores ambientales, principalmente los climáticos, tienen relación con la productividad del ambiente, considerado como un factor primario en la determinación de la riqueza y diversidad de especies en un sitio (Begon et ál. 1996).

2.4 Consecuencias del cambio climático para la vegetación

El cambio climático traerá impactos sobre los ecosistemas, como consecuencia de las inundaciones, aumento en el nivel del mar y cambios en precipitación y temperatura (Reid y Huq 2005). Ante estas variaciones, las especies podrían experimentar cambios masivos en sus distribuciones, por pérdida de hábitats o generación de nuevos sitios beneficiosos en otras zonas, donde antes no existían (Parmesan 2005). Según el IPCC (2002) los cambios en las temperaturas forzarán a las especies a adaptarse mediante cambios en los patrones de distribución y características fenológicas, teniendo como principales opciones quedarse en el sitio y adaptarse a los cambios, moverse hacia otras zonas con condiciones aptas para su desarrollo, o en los casos más drásticos significa la extinción de la especie (Parmesan 2005).

En la vegetación dada su baja capacidad para movilizarse, se esperan adaptaciones *in situ* modificando sus características fisiológicas, como por ejemplo aumentando su tasa de

respiración para poder soportar elevadas temperaturas, lo que conlleva la elevación de las tasas fotosintéticas y el aumento en la producción primaria de los bosques hasta un punto en el que la producción empieza a decaer por el aumento en las condiciones de estrés para los individuos (Clark 2004). En los casos que las especies puedan superar con éxito estas nuevas condiciones ambientales, se podrá hablar de una alta capacidad adaptativa de las mismas, en el caso contrario podrían experimentar la extinción (Hansen y Biringer 2003).

Estudios basados en información de campo en ambientes tropicales señalan cambios en composición y estructura de los bosques debido hipotéticamente al cambio climático (Lewis et ál. 2006). El estudio de Lewis y colegas (2006) mediante el análisis de parcelas de monitoreo permanente, logró determinar el aumento de la biomasa aérea en los bosques tropicales, a la vez que hubo un aumento en la tasa de mortalidad de individuos. El estudio de Baker et ál. (2004) en el Amazonas, corrobora estas afirmaciones, encontrando también un aumento en la tasa de reclutamiento de individuos, lo que indica una mayor actividad en los bosques tropicales. Caso contrario sucede en la región mesoamericana donde se han encontrado disminuciones en el carbono almacenado en los bosques naturales, debido principalmente al aumento en temperatura y la disminución de la precipitación (Clark et ál. 2003, Chave et ál. 2003).

Los aumentos en temperatura debidos al cambio climático hacen que los bosques aumenten la fotosíntesis y la producción primaria, con lo cual los niveles de dióxido de carbono (CO₂) atmosférico aumentan también (Clark et ál. 2003). El aumento de CO₂ atmosférico se espera que tenga efectos positivos en el carbono almacenado en bosques naturales según la teoría de la fertilización de CO₂, sin embargo su efectos a nivel tropical no son claros aún (Lewis et ál. 2004). En la zona Norte de Costa Rica se analizó el efecto de la fertilización de CO₂ y otros factores sobre el crecimiento de los bosques naturales, y no se encontró una relación directa, sino más bien se atribuyó el efecto al aumento de temperatura nocturna y la precipitación en la época seca (Clark et ál. 2010).

Los bosques proveen también una serie de servicios a las sociedad, conocidos como servicios ecosistémicos, la regulación del ciclo del carbono es uno de ellos (MEA 2005). El carbono almacenado en los bosques depende de la cantidad de biomasa que éstos posean, incrementando o disminuyendo según el comportamiento de esta variable (IPCC 2006). El

aumento en las temperaturas, producto del cambio climático, supone una alteración del ciclo normal de captura y emisiones de carbono, por lo que pueden producirse modificaciones en la estructura de los bosques (Clark 2004).

El área ocupada por bosques boreales hace suponer que los efectos del cambio climático sobre ellos sean mayores que en los bosques de latitudes tropicales. Sin embargo, los contrastes en cuanto a capacidad adaptativa y vulnerabilidad conllevan a que los efectos sean más severos en los bosques tropicales. En particular debidas a diferencias en condiciones socioeconómicas y políticas, como sus estructuras económicas débiles o el poco presupuesto destinado a la mitigación de los efectos del cambio climático (Seppälä et ál. 2009).

2.5 Estimación de biomasa aérea en bosques tropicales

Las mediciones de biomasa en bosques tropicales naturales han sido realizadas principalmente, correlacionando características estructurales de los individuos medidos. Para lograr una estimación de la cantidad promedio de biomasa se utiliza el área basal, que toma en cuenta la altura y el diámetro de los individuos, además de características genéticas, como la densidad de madera para cada especie (Baker et ál. 2004).

Las técnicas para medir los contenidos de biomasa en especies leñosas tienen como base los inventarios forestales y evaluaciones ecológicas (Segura y Kanninen 2002). El método más común para calcular biomasa es midiendo características estructurales de los individuos, como el diámetro a la altura del pecho (dap) y la altura (Chave et ál. 2005, Phillips et ál. 2008). Estas características son medidas a cada individuo e incorporadas a ecuaciones de regresión alométrica, que fueron desarrolladas mediante la medición de la biomasa de individuos aserrados, correlacionando sus características estructurales con la cantidad de biomasa potencial del individuo. Mediante la ecuación se estima la biomasa (Brown 2002, Phillips et ál. 2008).

Chave et ál. (2005) llevaron a cabo un estudio para encontrar las principales variables de predicción de biomasa en los bosques tropicales. Ellos encontraron diferencias respecto al tipo de bosque, por lo cual desarrollaron una ecuación diferente para tres tipos de bosque: bosques secos, bosques húmedos y bosques muy húmedos. Estas ecuaciones dieron mejores

resultados mientras incorporaran valores de altura, diámetro a la altura del pecho y densidad de madera para cada individuo muestreado.

3. METODOLOGÍA

3.1. Área de estudio

La totalidad de Costa Rica fue el área de estudio inicial. El país se ubica en el sector sur de Centroamérica dentro de la zona conocida como Neotrópico, con coordenadas 8°30' y 11°15' Latitud Norte y Longitud Oeste entre 82°30' y 86°00' (ITCR 2000). La superficie total de Costa Rica es de 5.110.000 ha (51.100 km²), de las cuales 5.106.000 ha corresponden a superficie continental (ITCR 2000).

Costa Rica posee un sistema montañoso central que corre en dirección noroeste-sureste, conformado al norte por las cordilleras volcánicas (Central, Tilarán y Guanacaste) y hacia el sur por la cordillera de Talamanca (Bergoeing 2007). Esta orientación del sistema montañoso divide al país en dos vertientes: Pacífica y Caribe, cada una de las cuales presenta su propio régimen de precipitación y temperatura con características particulares de distribución espacial y temporal (IMN y CRRH 2008). La vertiente Pacífica se caracteriza por poseer épocas seca y lluviosa bien definidas, siendo marzo el mes más seco, y septiembre y octubre los meses más lluviosos. Mientras tanto en la vertiente Caribe no hay una estación seca definida (IMN y CRRH 2008).

El país se encuentra ubicado en la franja tropical del planeta, y su clima es modificado por diferentes factores: el relieve (la disposición de las montañas, llanuras y mesetas), la situación con respecto al continente (condición ístmica), la influencia oceánica (los vientos o las brisas marinas, la temperatura de las corrientes marinas) y la circulación general de la atmósfera (IGN 2005).

La ubicación espacial y disponibilidad de las parcelas de muestreo motivó a que el área de estudio fuera recalculada. Se tomaron tres gradientes altitudinales ubicadas en paisajes distintos, a saber, Cordillera Volcánica Central-río San Juan, Cerro de la Muerte-Caribe y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (Figura 1). Para la delimitación de cada gradiente se

utilizó el rango de predicción de cada variable utilizada por el modelo de regresión construido a partir de los datos obtenidos de las parcelas de muestreo. En el caso de que hubiera más de una variable climática como predictor, se superpusieron las áreas, y cuando en el mismo espacio coincidía el área de predicción de dos o más, esa se convertía en el área de la gradiente. Con este procedimiento se logró reducir el error de predicción de los modelos de regresión por utilizarse en valores fuera del rango con el cual se construyeron.

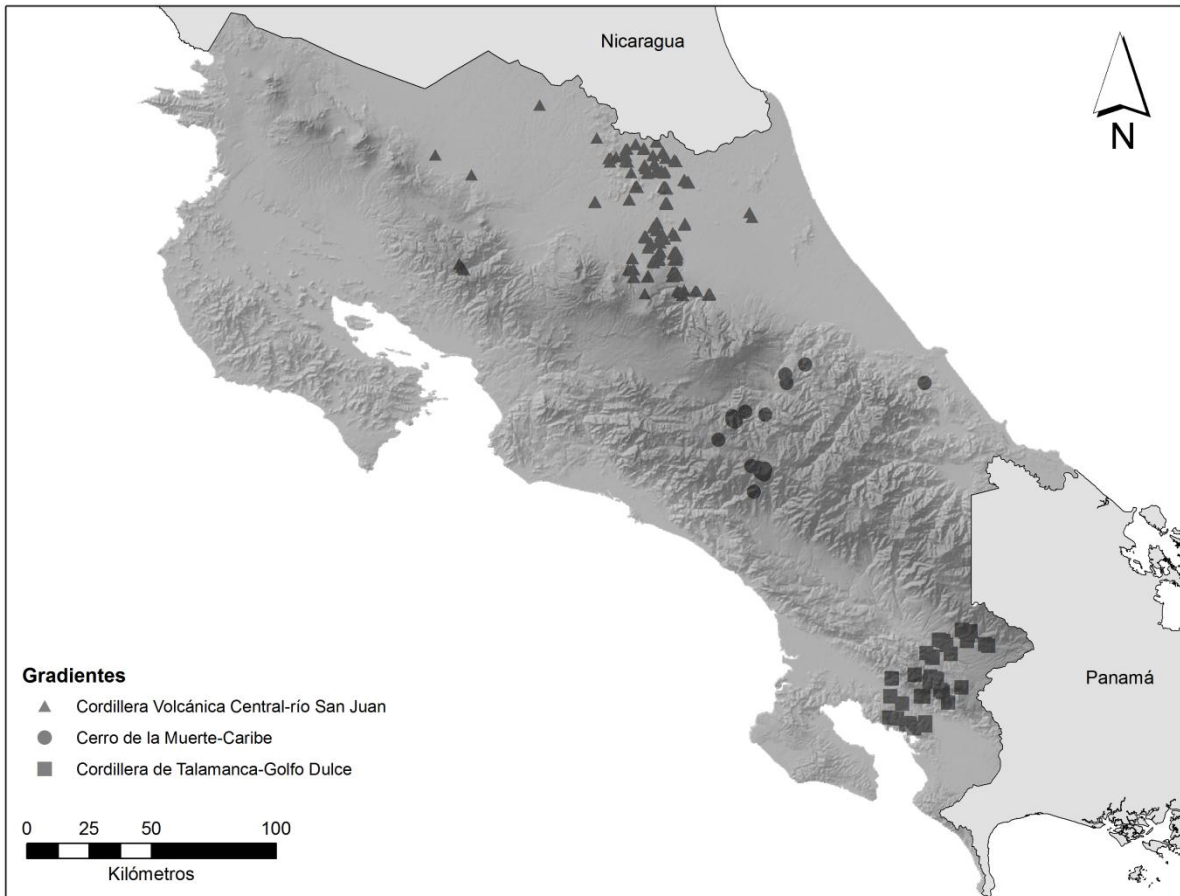


Figura 1. Gradientes altitudinales utilizadas para estimar la respuesta del almacenamiento de carbono y la riqueza de especies en Costa Rica. Las figuras geométricas representan la ubicación de las parcelas de muestreo.

3.2. Diseño de trabajo

Para alcanzar los objetivos de la investigación se realizaron dos etapas. Durante la primera se identificaron las variaciones espaciales en biomasa aérea a partir de información de parcelas de muestreo establecidas con anterioridad al estudio, además de nueve parcelas

establecidas y medidas durante el período de estudio. Luego los valores de biomasa aérea fueron utilizados como estimadores de la cantidad de carbono almacenado en los bosques naturales de cada gradiente altitudinal. Posteriormente se obtuvo su variación potencial producto del cambio climático.

La segunda etapa emplea la misma metodología pero aplicada a la riqueza de especies. Se utilizó información climática futura simulada por medio de modelos climáticos en la cual se exploran diferentes escenarios posibles de emisiones: altas (A2), medias (A1B) y bajas (B1). El análisis se realizó por medio de Sistemas de Información Geográfica (SIG), principalmente el programa ArcInfo (ESRI ®) por la facilidad que presenta para el trabajo con una gran cantidad de variables así como procesos repetitivos.

3.3. Parcelas de muestreo

Se utilizó la información (diámetro a la altura del pecho –dap– e identificación de especies) proveniente de mediciones realizadas en parcelas de muestreo establecidas con anterioridad para otros estudios (Berner 1989; Orozco 1992; Camacho y Finegan 1997; Delgado et ál. 1997; Forero-Molina et ál. 2002; Ramos y Finegan 2006; Murrieta et ál. 2007; Chain 2009; Sesnie et ál. 2009; Hughes et ál. 2010).

Las parcelas de muestreo estaban ubicadas en bosques primarios, aunque algunos sitios fueron intervenidos para extracción de madera por lo que se buscó un dato anterior a la intervención. Para el cálculo de biomasa se utilizaron tres tamaños de parcelas (0.2 ha, 0.25 ha y 1 ha), en los casos que las parcelas eran menores a 1 ha sus valores fueron extrapolados hasta dicha medida. Para la identificación de especies se hizo uso solamente de las parcelas de 0.2 ha y 1 ha, realizando una curva de rarefacción con el programa Estimates (Colwell 2009) utilizando las subparcelas de 0.04 ha establecidas dentro de las parcelas de 1 ha, para encontrar la riqueza de especies en 0.2 ha. De manera tal que todos los valores de riqueza en la presente tesis son para 0.2 ha.

- Gradiente Cerro de la Muerte – Caribe:

Esta es la gradiente con el mayor rango altitudinal, pues va desde los 197 hasta los 3070 m.s.n.m. Para su evaluación se contó con un total de 39 parcelas de monitoreo, de las cuales 9 fueron establecidas y medidas en este estudio entre enero y febrero del año 2011 en la zona media del gradiente (entre 1000 y 2000 m.s.n.m. en el Parque Nacional Tapantí) siguiendo el protocolo de muestreo establecido en CATIE. El resto de parcelas corresponden a estudios realizados a finales de la década de 1980 y principios de 1990 (Orozco 1992 y Berner 1989), principalmente en la zona alta del gradiente. Además se utilizaron parcelas del estudio de Hughes et ál. (2010) distribuidas en todo el gradiente y muestreadas entre 2000 y 2002, así como parcelas de Murrieta et ál. (2007) (Cuadro 1).

El dap mínimo de medición en estas parcelas fue de 10 cm. Se encontraron individuos de hasta 197 cm dap en la parte alta del gradiente. Esta gradiente fue analizada sólo en términos de almacenamiento de carbono ya que no fue posible contar con la información de identificación de especies en las parcelas del Parque Nacional Tapantí. Estas parcelas representan un rango importante de elevación en esta gradiente y de haber analizado la riqueza de especies sin esa información se habría entrado en un grave error de estimación.

- Gradiente Cordillera Volcánica Central – Río San Juan:

El rango altitudinal de ésta gradiente va desde los 0 hasta los 1420 m.s.n.m. Cuenta con la mayor cantidad de parcelas (222), pertenecientes a estudios con mediciones realizadas desde principios de la década de 1990 (Camacho y Finegan 1997; Delgado et ál. 1997) hasta principios de 2000 (Forero-Molina et ál. 2002; Ramos y Finegan 2006; Sennie et ál. 2009; Hughes et ál. 2010). Los estudios en estas parcelas fueron establecidos para cumplir diferentes objetivos, por este motivo se encontraron dos diámetros mínimos de medición, 10 cm dap (78 parcelas) y 30 cm dap (144 parcelas). Esto motivó a que en este gradiente se realizaran las estimaciones de almacenamiento de carbono y riqueza de especies separadas según el dap mínimo (Cuadro 1).

Para el caso de las parcelas con datos ≥ 10 cm dap, el rango de medición alcanzó hasta los 197 cm dap, mientras que para las parcelas con datos ≥ 30 cm dap alcanzó los 300 cm dap, siendo esos pocos casos en la distribución de los datos. La riqueza de especies

también varió entre los grupos de parcelas, un promedio de 47 especies (± 8.27) en 0.2 ha para el grupo ≥ 10 cm dap, mientras solo 16 especies (± 3.91) en 0.25 ha se encontraron en las parcelas con datos ≥ 30 cm dap.

- Gradiente Cordillera de Talamanca – Golfo Dulce:

Esta gradiente va desde los 1 hasta los 1650 m.s.n.m. Cuenta solamente con 37 parcelas de muestreo distribuidas en todo el gradiente, las mismas establecidas y medidas en el estudio de Chain (2009), durante el año 2008. El diámetro mínimo de medición fue de 30 cm dap, encontrándose individuos de hasta 260 cm dap. Esta gradiente fue analizada en términos de almacenamiento de carbono y riqueza de especies (Cuadro 1).

Cuadro 1. Características de las parcelas utilizadas por gradiente altitudinal

Gradiente	Dap mínimo	Tamaño de parcela	Número de parcelas	Rango de elevación (m.s.n.m.)
Cerro de la Muerte - Caribe	≥ 10 cm dap	0.25 ha	7	197 - 3070
		1.0 ha	32	
Cordillera Volcánica Central - río San Juan	≥ 10 cm dap	0.2 ha	34	15 - 660
		1.0 ha	44	
Cordillera Volcánica Central - río San Juan	≥ 30 cm dap	0.25 ha	138	0 - 1420
		1.0 ha	6	
Cordillera de Talamanca - Golfo Dulce	≥ 30 cm dap	0.25 ha	37	1 - 1650

3.4. Construcción de modelos predictivos de biomasa aérea y riqueza de especies

La presencia de una relación entre la estructura de los bosques naturales y las condiciones ambientales es un supuesto básico de esta investigación. Para evaluar las variables ambientales que explican la relación de biomasa y riqueza de especies en las gradientes analizadas, se correlacionaron sus valores con la cantidad de biomasa aérea o riqueza de especies en cada parcela. En el Cuadro 2 pueden apreciarse cuales fueron las variables

estudiadas, separadas en variables climáticas y no climáticas. Las variables climáticas provienen de estudios en los cuales se utilizó la base de datos climáticos Worldclim, cuya climatología de referencia es 1950-2000, y cuentan con una resolución espacial de 1km².

Cuadro 2. Variables evaluadas en el modelo de biomasa y riqueza de especies en cada gradiente

Tipo	Nombre	Variable	Resolución/Período de tiempo promedio	Fuente
Climática	PPT/TEMP	Precipitación, temperatura	1km ² /1950-2000	Hijmans et ál. (2005)
Climática	ETR	Evapotranspiración real	1km ² /1950-2000	Imbach et ál. (2010)
Climática	ETPratio	Relación de evapotranspiración potencial	1km ² /1950-2000	Hijmans et ál. (2005)
Climática	ETR 3S	Cantidad de evapotranspiración en el trimestre más seco	1km ² /1950-2000	Imbach et ál. (2010)
Climática	ETR 3H	Cantidad de evapotranspiración en el trimestre más húmedo	1km ² /1950-2000	Imbach et ál. (2010)
Topográfica	SRTM	Elevación	90 m	Jarvis et ál. (2008)
Topográfica	SRTM P	Pendiente	90 m	Jarvis et ál. (2008)
Suelos	Suelos1	Porcentaje de arena, arcilla y limo en el horizonte superior	1:200 000	Pérez et ál. (1979)
Suelos	Suelos2	Profundidad de suelo	1:200 000	Pérez et ál. (1979)
Suelos	Suelos3	Tipo de suelo (clasificación FAO)	1:200 000	CCT (1989)

Se obtuvo el valor de todas las variables para cada punto en el que se encontraba una parcela. Luego se realizó el análisis de regresión con el método “Backward elimination” para buscar el modelo de regresión de biomasa y riqueza de especies que mejor explicara cada variable. Todas las variables independientes fueron evaluadas, pero no todas fueron seleccionadas.

Debido a los objetivos de la investigación fue necesario contar con variables explicativas climáticas, para determinar el cambio temporal en biomasa y riqueza de especies. Por eso se favorecieron en lo posible los modelos de regresión que tuvieran al menos una variable climática explicativa.

3.4.1. Estimación del carbono almacenado actual por gradiente altitudinal

Las estimaciones de biomasa aérea (BA) en este estudio fueron realizadas utilizando modelos alométricos con base en dap y densidad de madera, descritos por Chave et ál. (2005). Debido a la heterogeneidad de los fustes, no todas las mediciones fueron realizadas a la altura de 1.30 m como es usual, ésta fue cambiada de acuerdo a protocolos claros, pero no se hizo distinción en el cálculo de la biomasa aérea.

Los resultados en este estudio fueron reportados en valores de megagramos por hectárea (Mg ha^{-1}), al sumar la cantidad de biomasa aérea por árbol obtenida a partir de los modelos de Chave et ál. (2005). Cuando se encontraban parcelas con tamaños menores a 1 ha (0.20 ha, 0.25 ha), su valor fue extrapolado hasta llegar a obtener la biomasa aérea por hectárea.

Se seleccionó una ecuación para la estimación de la biomasa de acuerdo con la ubicación de cada parcela según la provincia de humedad en el sistema de zonas de vida de Holdridge. Los modelos según el tipo de bosque definido por Chave et ál. (2005) son las siguientes:

- Bosques de clima húmedo (provincia de humedad húmeda)

$$BA = \rho \exp(-1.499 + 2.148 \ln(D) + 0.207 (\ln(D))^2 - 0.0281 (\ln(D))^3)$$

- Bosques de clima muy húmedo (provincia de humedad superhúmeda)

$$BA = \rho \exp(-1.239 + 1.980 \ln(D) + 0.207 (\ln(D))^2 - 0.0281 (\ln(D))^3)$$

BA = Biomasa aérea estimada por individuo, medida en kilogramos por árbol

ρ = densidad de madera, medida en g/cm^3

D = diámetro del individuo, medido en cm

La densidad de madera es un dato necesario para el cálculo de biomasa aérea (Chave et ál. 2005). En este estudio se utilizó la densidad calculada a partir de la proporción entre peso verde y peso seco, expresado en g/cm^3 . Aunque este dato se expresa por especie, en muchos casos no se contó con una adecuada identificación o la especie había sido reportada como desconocida. Para estos casos se utilizó el protocolo de asignación desarrollado en la Cátedra de Ecología del CATIE, cuyas priorizaciones se muestran en el Cuadro 3. Por ejemplo, si una

especie identificada a nivel de género no contaba con medición directa en campo, se buscaba en fuentes secundarias, en caso que el dato de densidad hubiera sido medido en un bosque de la misma zona correspondía a la prioridad 4, si provenía de un bosque en otra zona la prioridad sería 5, si provenía de la lista de Chave et ál. (2006) sería 7 su valor de prioridad.

Cuadro 3. Protocolo para la asignación de valor de densidad de madera por individuo según CATIE. Los casos 2 - 10 son fuentes de información publicada.

Prioridad	Descripción
1	Dato de medición directa en campo
2	Dato a nivel de especie en bosque local
3	Dato a nivel de especie en bosque no local
4	Dato a nivel de género en bosque local
5	Dato a nivel de género en bosque no local
6	Dato a nivel de especie de la lista de Chave et ál. 2006
7	Dato a nivel de género de la lista de Chave et ál. 2006
8	Datos a partir de fuentes utilizadas en la tesis de Marinidou 2010
9	Dato a nivel de familia de la lista de Chave et ál. 2006
10	Promedio de los datos de densidad de madera en la parcela

Las parcelas establecidas en el Parque Nacional Tapantí, pertenecientes a la gradiente Cerro de la Muerte – Caribe no cuentan con identificación botánica al finalizar este trabajo. Esto imposibilita el uso de las fórmulas de Chave et ál. (2005), por lo que para estas nueve parcelas se utilizaron las fórmulas de Brown (1997), que al igual que las de Chave et ál. (2005) están separadas por tipo de bosque. Los valores de biomasa por árbol fueron sumados por parcela para obtener la cantidad de biomasa área por hectárea (el área de éstas parcelas fue de 1 ha).

- Bosque húmedo (provincia de humedad húmeda)

$$BA = \exp (-2.134 + 2.53 \ln(D))$$

- Bosque muy húmedo (provincia de humedad superhúmeda)

$$BA = 21.297 - 6.953 D + 0.74 (D^2)$$

BA = Biomasa aérea estimada del individuo, medida en kilogramos

D = diámetro del individuo, medido en cm

Los valores estimados de biomasa aérea son útiles para calcular el total de carbono. Según mediciones hechas, el carbono representa la mitad del total de biomasa en un bosque (Brown 2002; IPCC 2006; Phillips et ál. 2008), por lo cual se utilizó esta constante para los cálculos de esta investigación. Aplicando la siguiente fórmula:

$$C = BA * 0.5$$

C= Carbono almacenado total.

BA= Biomasa aérea

3.4.2. Identificación de la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes

La información sobre riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes se obtuvo a partir de conteos en las parcelas de la base de datos. En este caso por razones logísticas se utilizaron solamente las parcelas de 0.2 ha en el grupo ≥ 10 cm dap. Para el grupo de parcelas ≥ 30 cm dap se utilizaron parcelas de 0.25 ha. La cantidad de parcelas fue diferente según el gradiente analizado (Cuadro 4).

Cuadro 4. Cantidad de parcelas utilizadas para el cálculo de la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes según gradiente altitudinal

Gradiente	Dap mínimo	Tamaño de parcela	Número de parcelas	Rango de elevación (m.s.n.m.)
Cordillera Volcánica Central - río San Juan	≥ 10 cm dap	0.2 ha	61	0 – 609
Cordillera Volcánica Central - río San Juan	≥ 30 cm dap	0.25 ha	138	0 – 1470
Cordillera de Talamanca - Golfo Dulce	≥ 30 cm dap	0.25 ha	37	8 – 1555

3.4.3. Escenarios climáticos futuros

Los modelos de regresión para cada gradiente se construyeron con datos climáticos históricos, dado que los datos de biomasa y riqueza de especies también lo son. Para la construcción de los escenarios futuros de biomasa aérea o riqueza de especies se cambiaron

los datos climáticos históricos por datos climáticos simulados (climatología 2070-2099). Se utilizaron tres escenarios de emisiones modelados en la base de datos WCRP CMIP3 (A2, A1B y B1).

Los escenarios climáticos futuros se generaron a través de modelaciones con 23 tipos diferentes de Modelos de Circulación General (en adelante MCG), realizándose varias simulaciones para algunos modelos, para un total de 136 simulaciones (A2 = 36, A1B = 52 y, B1 = 48) de datos climáticos futuros (Meehl et ál. 2007). Esta fue la cantidad total de simulaciones futuras de biomasa aérea o riqueza de especies que se realizaron para comparar el cambio potencial en cada una de esas variables.

Los datos utilizados de WCRP CMIP3 son datos globales, por lo que fue necesaria la reducción de escala para trabajar en una región tan pequeña como Costa Rica. Se utilizó la base de datos de *The Nature Conservancy* (TNC), que aplica un método estadístico para reducir la escala de los datos de CMIP3, pasando de una resolución espacial de aproximadamente 125 km² a 1 km² (Klausmeyer y Shaw 2009).

Las simulaciones de escenarios climáticos para Costa Rica indican comportamientos diferenciados para precipitación y temperatura. En el caso de la precipitación no se espera una señal clara del cambio, puesto que hacia el norte del país se esperan disminuciones potenciales, mientras que el sector sur del país la señal de cambio indica aumentos en la precipitación. Cuando se evaluó la temperatura todas las simulaciones indicaron un aumento en esta variable para todo el país, por lo que la señal de cambio es más clara en temperatura (CRRH *sf*).

3.5. Modelo de regresión múltiple de biomasa y riqueza de especies

La relación entre las variables ambientales y las respuestas de la vegetación se estableció a través de análisis de regresión múltiple utilizando el software de estadística InfoStat (Di Rienzo et ál. 2010). Se construyeron modelos diferenciados por gradiente y diámetro mínimo de medición, ya que los datos eran distintos y no podía aplicarse la misma relación a todos los sitios.

La construcción de los modelos de regresión se realizó por medio del procedimiento “Backward elimination”. El programa evalúa todas las variables regresoras (variables ambientales) en función de la variable respuesta (biomasa aérea o riqueza de especies) para encontrar cuales son las más importantes, eliminando del modelo aquellas que alcanzan un valor de significancia (p) inferior a 0.15. Luego indica cuales son las variables con mayor significancia, mismas con las que se construye el modelo probando y descartando variables hasta alcanzar el mejor ajuste posible. Para ser considerado el mejor modelo también debía contar con variables climáticas.

Las variables fueron analizadas en función de su valor de significancia p , y por el valor del ajuste del modelo (r^2 ajustado). Debido a la posible correlación entre las variables, se realizaron pruebas de coeficientes de correlación con el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo et ál. 2010) para encontrar cuáles de las variables seleccionadas por el modelo estaban correlacionadas entre sí. Luego se evaluaron las variables correlacionadas en función de su valor de significancia (p) en el modelo de regresión, eliminando aquella variable que tuviera el menor valor.

3.6. Cálculo del cambio potencial en el carbono almacenado y riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes

En esta etapa se construyeron valores predichos de carbono almacenado y riqueza de especies, haciendo uso de los modelos de regresión construidos en la etapa anterior. Los predichos fueron construidos con las variables climáticas de la climatología base para obtener el valor actual, y con las 136 simulaciones de cambio climático para los valores futuros simulados de biomasa y riqueza de especies. Luego estos valores se compararon entre sí para encontrar las diferencias entre el valor actual y el futuro predicho.

El cambio en la cantidad de carbono almacenado o la riqueza de especies tuvo un rango muy amplio de variación, por lo que fue necesario incluir un umbral de cambio potencial para observar con mayor facilidad los cambios significativos. Tomando como base la metodología de Imbach et ál. (*In press*) se definió el umbral de cambio significativo en 20%, es decir, si el aumento o disminución en la variable analizada representaba ese porcentaje del valor actual, entonces se marcaría como cambio en esa simulación climática.

Por medio del programa ArcInfo (ESRI®) se realizó la resta entre estos valores por gradiente altitudinal y por escenario de emisiones. A la vez se aplicó un condicional a los resultados de esta resta, separando las áreas que superaban el umbral de cambio y las que no. Las diferencias entre el valor futuro y el actual son positivas o negativas, por lo que se evaluó el umbral negativo y el positivo. El cálculo se esquematiza de la siguiente manera:

$$\Delta_{\text{pot}} = (\text{con } ((\text{VF} - \text{VA}) / \text{VA}) > 0.20, 1, 0)$$

$$\Delta_{\text{pot}} = (\text{con } ((\text{VF} - \text{VA}) / \text{VA}) < - 0.20, 1, 0)$$

Δ_{pot} = Cambio potencial en biomasa aérea o riqueza de especies

VF = Variable (biomasa aérea o riqueza de especies) futura potencial

VA = Variable (biomasa aérea o riqueza de especies) actual potencial

Luego las simulaciones de carbono almacenado o riqueza de especies con cambios por encima del umbral se sumaron para obtener el porcentaje por escenario climático, y finalmente se utilizó una simbología en la cual se asignaban los colores más oscuros a las áreas con mayor porcentaje de cambio, con una tonalidad de rojo para las áreas con disminuciones y azul para las áreas con aumentos (Scholze et ál. 2006).

4. RESULTADOS

4.1. Variables climáticas futuras

Las simulaciones de cambio climático de WCRP CMIP3 con reducción de escala hecha por TNC, indican cambios importantes en el clima de Costa Rica. Las señales de cambio no son claras respecto a la precipitación, ya que se simulan disminuciones en algunas regiones, principalmente al norte del país y aumentos en el sur del mismo. Al evaluar los promedios anuales de las variables climáticas obtenidos de las 136 simulaciones de cambio climático se encontró una disminución de hasta 1200 mm/año en precipitación, mientras que el máximo aumento en la misma variable fue de 326 mm/año (Cuadro 5).

Por su parte la temperatura indica una clara señal de aumento en todos los escenarios (Cuadro 5). Las implicaciones de estos cambios en las variables climáticas se ven reflejadas en la cantidad de carbono almacenado o la riqueza de especies futura potencial, puesto que los modelos de regresión construidos en este estudio dependen del comportamiento de dichas variables.

Cuadro 5. Comportamiento futuro potencial de las variables climáticas en Costa Rica para la climatología 2070-2099. La primera fila indica el promedio anual actual mínimo y máximo para cualquier escenario, mientras en las tres siguientes filas se indica el cambio potencial en esos valores según escenario de emisiones. En total se evaluaron 136 simulaciones de clima futuro

	PPT (mm)		TEMP (°C)		ETR (mm)	
	Promedio mínimo	Promedio máximo	Promedio mínimo	Promedio máximo	Promedio mínimo	Promedio máximo
Promedio actual	1365	6303	4.74	27.23	337	1779
Escenario A2 (36 simulaciones)	600	6629	6.74	31.65	568	3475
Escenario A1B (52 simulaciones)	576	6565	6.38	31.99	570	3366
Escenario B1 (48 simulaciones)	156	6529	5.7	31.18	469	3285

4.2. Carbono almacenado

4.2.1. Cantidad de biomasa aérea actual

Se obtuvo la cantidad de biomasa aérea por gradiente altitudinal de acuerdo a los dos diámetros mínimos de medición en las parcelas. La gradiente Cerro de la Muerte-Caribe presentó el mayor valor promedio de biomasa aérea de todas las gradientes (367 Mg ha⁻¹), sin importar el dap mínimo medido, aunque individualmente el valor máximo medido en una parcela (702 Mg ha⁻¹) se encontró en la gradiente del río San Juan ≥ 10 cm dap (Cuadro 6).

Los valores de biomasa aérea en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce con mediciones ≥ 30 cm dap son similares, además fueron calculados utilizando el mismo modelo alométrico y procedimiento. Por esta razón se decidió obtener un único modelo de extrapolación de biomasa para ambas gradientes. Se intentó realizar modelos por separado pero los valores de ajuste fueron siempre menores; el mejor ajuste se daba juntando ambas gradientes. En el caso de las gradientes Cerro de la

Muerte-Caribe y Cordillera Volcánica Central-río San Juan con mediciones ≥ 10 cm dap no se hizo este procedimiento ya que sus datos fueron calculados con fórmulas distintas, además sus valores mostraron en promedio mayores diferencias.

Cuadro 6. Medidas resumen para biomasa aérea en parcelas. Valores expresados en Mg ha⁻¹

Gradiente analizada	Rango (Mg ha ⁻¹)		Promedio	Desviación estándar
	Mínimo	Máximo		
Cerro de la Muerte - Caribe (≥ 10 cm dap)	123	641	367	162
Cordillera Volcánica Central - Río San Juan (≥ 10 cm dap)	95	702	274	103
Cordillera Volcánica Central - Río San Juan (≥ 30 cm dap)	80	507	205	84
Cordillera de Talamanca - Golfo Dulce (≥ 30 cm dap)	68	453	225	98

Respecto a los valores medidos en las parcelas de monitoreo (Cuadro 6), es el modelo de la gradiente Cerro de la Muerte-Caribe, el que tiene un mejor ajuste con los datos extrapolados. Mientras que los modelos en las gradientes con mediciones ≥ 30 cm dap son los que modelan de forma más deficiente la biomasa aérea. En el caso de la gradiente Cordillera Volcánica Central - río San Juan (≥ 10 cm dap y ≥ 30 cm dap), se nota cómo el dap mínimo de medición afecta los valores de biomasa reportados. Este comportamiento es atribuido a una menor cantidad de individuos cuando se mide solamente ≥ 30 cm dap, además los coeficientes de regresión en los modelos son diferentes por lo que los cambios en las variables climáticas no afectan en la misma manera los diámetros mínimos de medición.

4.2.2. Modelos de regresión múltiples para biomasa aérea

Los modelos de regresión fueron utilizados para obtener los valores predichos de biomasa aérea actual por hectárea en cada gradiente altitudinal (Figura 2). Se puede observar que la gradiente Cerro de la Muerte-Caribe posee el mayor rango de biomasa de todos, lo cual indica que los bosques de altura y con medidas en individuos ≥ 10 cm dap reportan la mayor cantidad de megagramos de biomasa aérea por hectárea.

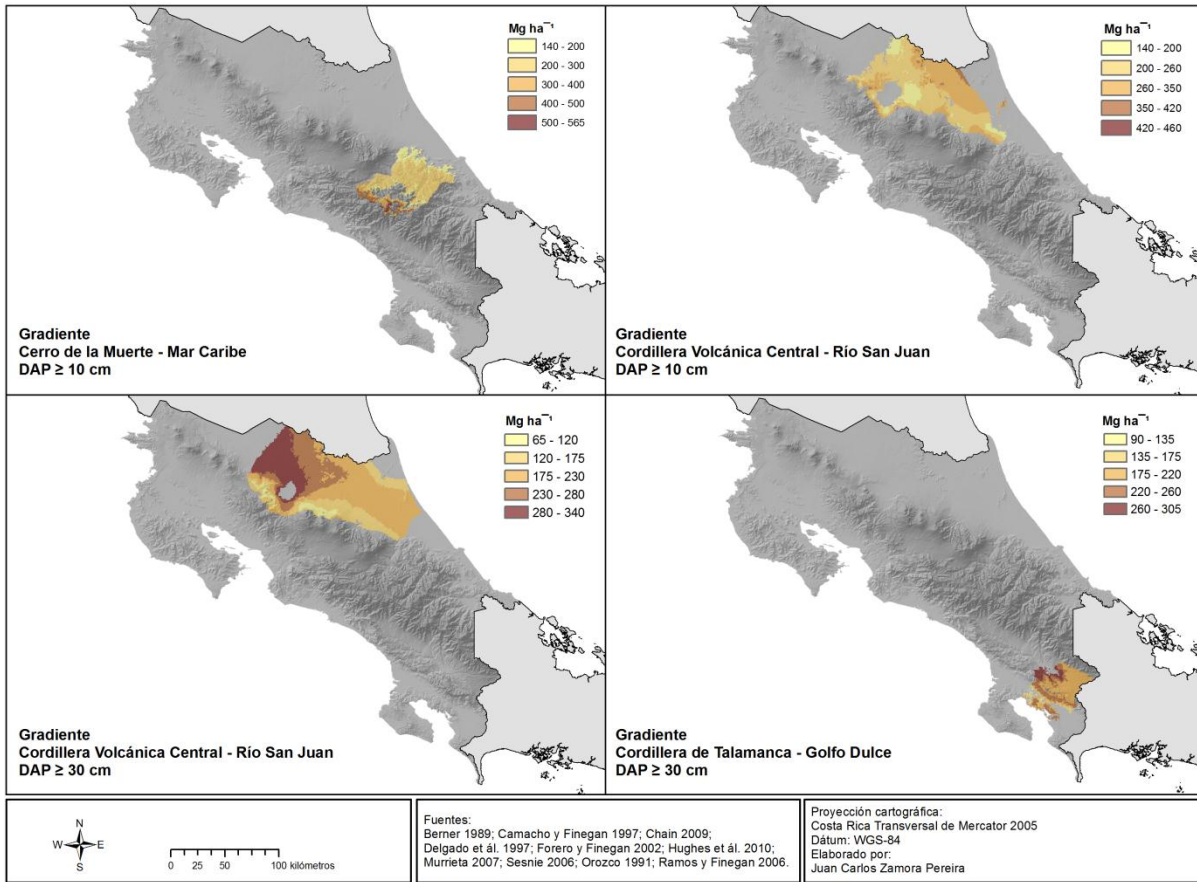


Figura 2. Biomasa aérea calculada con los modelos de regresión, según el gradiente altitudinal. Valores medidos en $Mg\ ha^{-1}$. Los tonos oscuros indican los mayores valores de biomasa aérea.

El modelo de regresión múltiple en la gradiente Cerro de la Muerte-Caribe reportó el mejor ajuste de todas las gradientes analizadas ($r^2 = 0.71$). La biomasa aérea se correlacionó con variables climáticas solamente, específicamente precipitación y temperatura, y ambas se correlacionaron negativamente con la biomasa. Las dos variables climáticas poseen un alto valor de correlación con la biomasa aérea, pero entre ellas, es la precipitación la de mejor ajuste (Cuadro 7). En el caso de la precipitación el rango en el cual se construyó este modelo fue de 2338 a 4643 mm/año, mientras que el rango en temperatura en esta gradiente estuvo entre 10.3 y 25.6 °C, por lo que la predicción de valores fuera de éste rango está condicionada por el sesgo que dicha práctica pueda introducir en los resultados.

Cuadro 7. Modelo de regresión múltiple en la gradiente Cerro de la Muerte-Caribe (≥ 10 cm dap). Los valores de biomasa aérea en esta gradiente fueron transformados a su logaritmo natural para un mejor ajuste del modelo de regresión. Se muestran la pendiente para el valor predicho de biomasa aérea (b), r^2 parcial de cada variable y nivel de significancia (p). La línea discontinua indica que esa variable no se tomó en cuenta para el modelo de regresión

Variable	b	r^2	p
Constante	7.58704		<0.0001
PPT	-0.00034	-0.81	0.0006
TEMP	-0.04924	-0.78	0.0047
ETR	-----	-----	-----
Modelo		0.71	<0.0001

La gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan con mediciones ≥ 10 cm dap presenta un modelo de regresión múltiple con ajuste bastante aceptable también ($r^2 = 0.55$). En este caso el modelo ponderó una variable climática más en relación a la gradiente Cerro de la Muerte-Caribe. Fueron seleccionadas la precipitación, temperatura y la evapotranspiración real, de las cuales solamente la precipitación presenta una pendiente positiva con la biomasa aérea. El ajuste parcial de las variables indica que la biomasa aérea es más sensible respecto a los cambios en temperatura (Cuadro 8). Precisamente el rango de temperatura de las parcelas muestreadas estuvo entre 17 y 26 °C, mientras que para la precipitación el valor máximo encontrado fue de 4526 mm/año y el mínimo de 2894 mm/año. En el caso de la evapotranspiración real su rango se limitó entre 925 y 1540 mm/año.

Cuadro 8. Modelo de regresión múltiple en la gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 10 cm dap). Se muestran la pendiente para el valor predicho de biomasa aérea (b), r^2 parcial de cada variable y nivel de significancia (p)

Variable	b	r^2	p
Constante	1125.6		<0.0001
PPT	0.09	-0.47	0.033
TEMP	-31.17	-0.66	<0.0001
ETR	-0.33	-0.53	<0.0001
Modelo		0.55	<0.0001

La biomasa aérea en las gradientes con mediciones ≥ 30 cm dap (Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce), al igual que las anteriores gradientes se correlacionó solamente con variables climáticas. La evapotranspiración real presentó el mejor ajuste parcial, seguido por la precipitación, y en tercer lugar la temperatura (Cuadro 9). La precipitación y la evapotranspiración real tienen pendientes negativas mientras que la temperatura es positiva. De los tres modelos de regresión múltiple para biomasa aérea, éste presentó el peor valor de ajuste (0.22), sin embargo sigue siendo un valor aceptable para este tipo de estudios ecológicos. En ésta gradiente el rango de temperatura estuvo entre 18.6 y 26.3 °C, mientras la precipitación osciló entre 2655 y 4976 mm/año y una evapotranspiración real mínima de 911 y máxima de 1539.

Cuadro 9. Modelo de regresión múltiple en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (≥ 30 cm dap). Se muestran la pendiente para el valor predicho de biomasa aérea (b), r^2 parcial de cada variable y nivel de significancia (p)

Variable	b	r^2	p
Constante	258		<0.0001
PPT	-0.07	-0.33	0.0002
TEMP	15.37	0.13	0.0001
ETR	-0.14	-0.37	0.0045
Modelo		0.22	<0.0001

4.2.3. Cambio potencial en el carbono almacenado según la gradiente altitudinal

Los resultados generales en este apartado indican la disminución en carbono almacenado para todas las gradientes. Aunque también se encuentran pequeñas áreas en las gradientes para las cuales se simulan aumentos por encima del umbral de cambio, lo cual responde al comportamiento de las variables climáticas y la combinación entre ellas. Los resultados están separados según el escenario de emisiones al cual se refieren, ya sea emisiones altas (A2), medias (A1B) o bajas (B1). A continuación se detalla el cambio por gradiente.

- Gradiente Cerro de la Muerte-Caribe (≥ 10 cm dap)

El cambio potencial en carbono almacenado en esta gradiente fue el más bajo de todos; porcentualmente no superó el 25% de disminución en todo el gradiente. La señal de cambio en el carbono almacenado es clara respecto a las disminuciones, esto quiere decir que no hay

ningún escenario que simule un aumento superior al umbral de cambio en esta gradiente, por eso solamente se encuentran tonalidades de color rojo en los escenarios A2 y A1B. Sin embargo, la señal es débil ya que el escenario con mayores disminuciones (A2), es representado apenas por entre un 20% y un 30% de sus 36 simulaciones (Figura 3). El escenario de emisiones A1B es medio y las disminuciones están entre 20% y 24 % del carbono almacenado, según menos del 10% de sus simulaciones. Mientras tanto en el escenario de emisiones B1 ninguna de las simulaciones supera un 20% de disminución o aumento por lo cual toda la gradiente se representa con el color blanco.

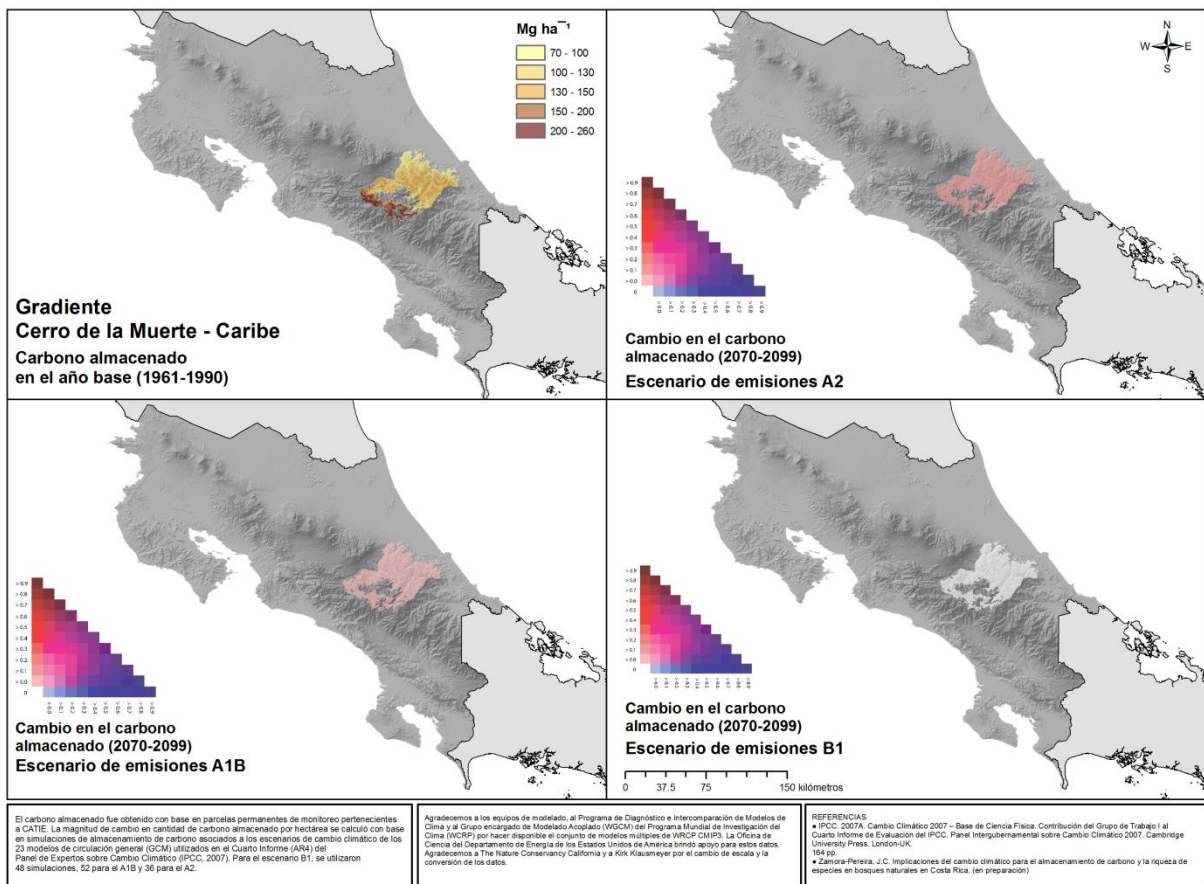


Figura 3. Comportamiento del carbono almacenado en la gradiente Cerro de la Muerte-Caribe (≥ 10 cm dap) respecto al cambio en las variables climáticas. La tendencia general indica que cuando la temperatura o la precipitación aumentan, el carbono almacenado disminuye. Los tonos en color rojo representan las disminuciones. Las tonalidades más intensas implican una mayor probabilidad de disminución. La probabilidad es expresada como el porcentaje de las simulaciones que modelan el cambio.

- Gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 10 cm dap)

La cantidad de carbono almacenado en esta gradiente indica una relación negativa con la temperatura. En esta gradiente puede asegurarse con una certidumbre alta (90 a 100% de las simulaciones en cada escenario) que el carbono almacenado va a disminuir en el futuro (Figura 4). Esta disminución representa entre el 25% y el 100% del carbono almacenado en el escenario más optimista (B1) y entre un 40% y un 100% en el escenario más pesimista (A2).

Estas tendencias en disminuciones exageradas de carbono almacenado están explicadas por los fuertes cambios esperados en las variables climáticas futuras para esta gradiente. En el modelo de regresión de esta gradiente las variables temperatura y evapotranspiración real están correlacionadas negativamente con la biomasa aérea, por lo que las tendencias de aumento en éstas variables hacen disminuir la biomasa y por ende el carbono almacenado. La relación de precipitación con biomasa es positiva, sin embargo es la zona norte de Costa Rica (en la cual se encuentra esta gradiente) se simulan disminuciones en precipitación, por lo que el carbono almacenado disminuye.

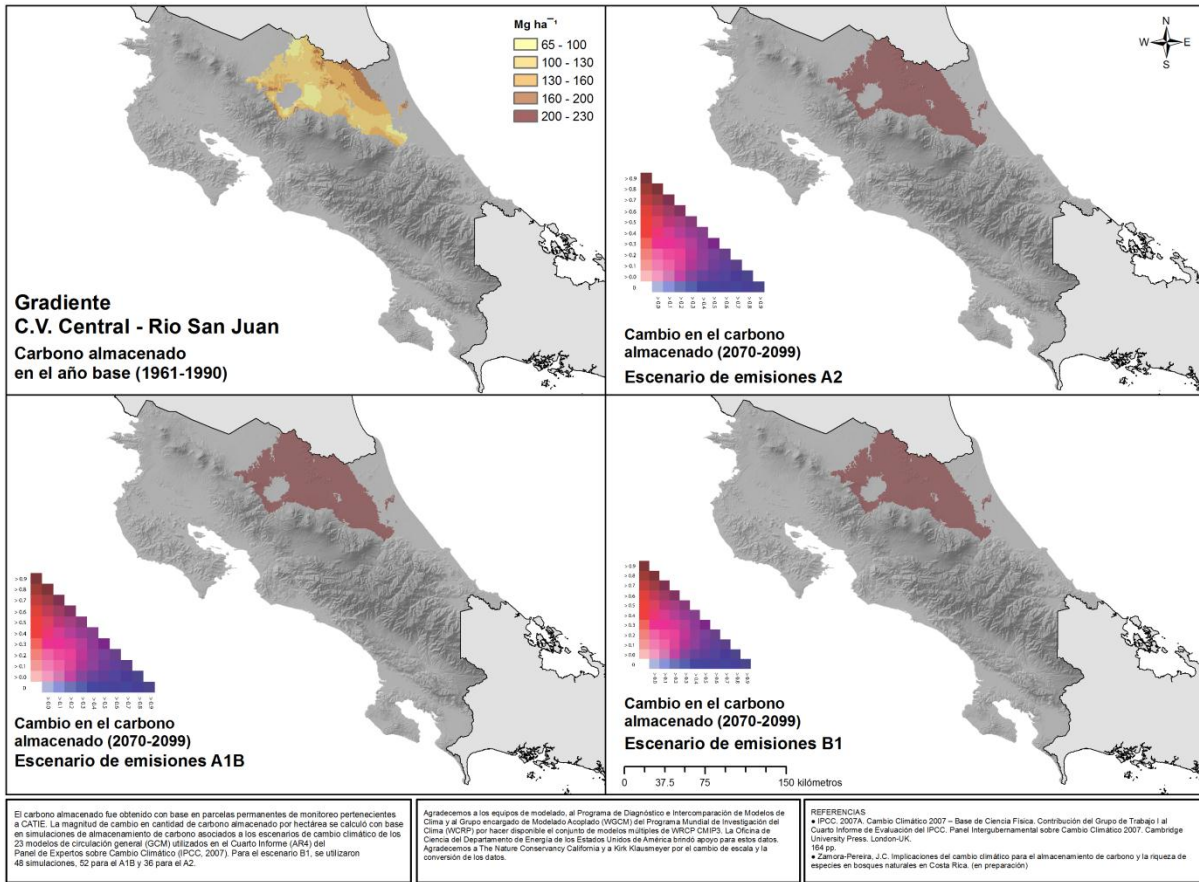


Figura 4. Comportamiento del carbono almacenado en la gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 10 cm dap) respecto al cambio en las variables climáticas. La tendencia general indica que cuando la temperatura o la evapotranspiración real aumentan y la precipitación disminuye, el carbono almacenado disminuye, llegando inclusive a desaparecer. Los tonos en color rojo representan las disminuciones. Las tonalidades más intensas implican una mayor probabilidad de disminución. La probabilidad es expresada como el porcentaje de las simulaciones que modelan el cambio.

- Gradientes: Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 30 cm dap) y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (≥ 30 cm dap)

Estas dos gradientes presentan la menor cantidad de carbono almacenado por hectárea, llegando apenas a 170 megagramos por hectárea. Se encontró que la disminución es el principal comportamiento del carbono almacenado en el futuro para estas gradientes, con áreas representadas entre el 10% y el 100% de todas las simulaciones por escenario de emisiones (Figura 5). Dichas disminuciones en carbono tienen un amplio rango de distribución, superando el umbral seleccionado (20%) y llegando inclusive a simularse la pérdida del 100%

de todo el carbono almacenado. Este comportamiento es similar en los tres escenarios de emisiones.

La relación entre temperatura y carbono almacenado en esta gradiente es positiva, diferenciándose del resto de gradientes. Dicho comportamiento supone que con un fuerte aumento de la temperatura en estas gradientes se deberían encontrar áreas con aumentos en el carbono. Precisamente en los escenarios de emisiones A2 y A1B se identificaron áreas con aumentos superiores al 20% de carbono, llegando inclusive a 60% en el escenario A2 y 30% en el A1B. Este comportamiento futuro del carbono almacenado sólo se encontró en estas gradientes (Figura 5). La intensidad del comportamiento en estas gradientes, al igual que las anteriores siempre fue correspondiente con el escenario de emisiones. Además en estas gradientes los cambios más grandes siempre se dieron al norte, donde los cambios en las variables climáticas fueron mayores.

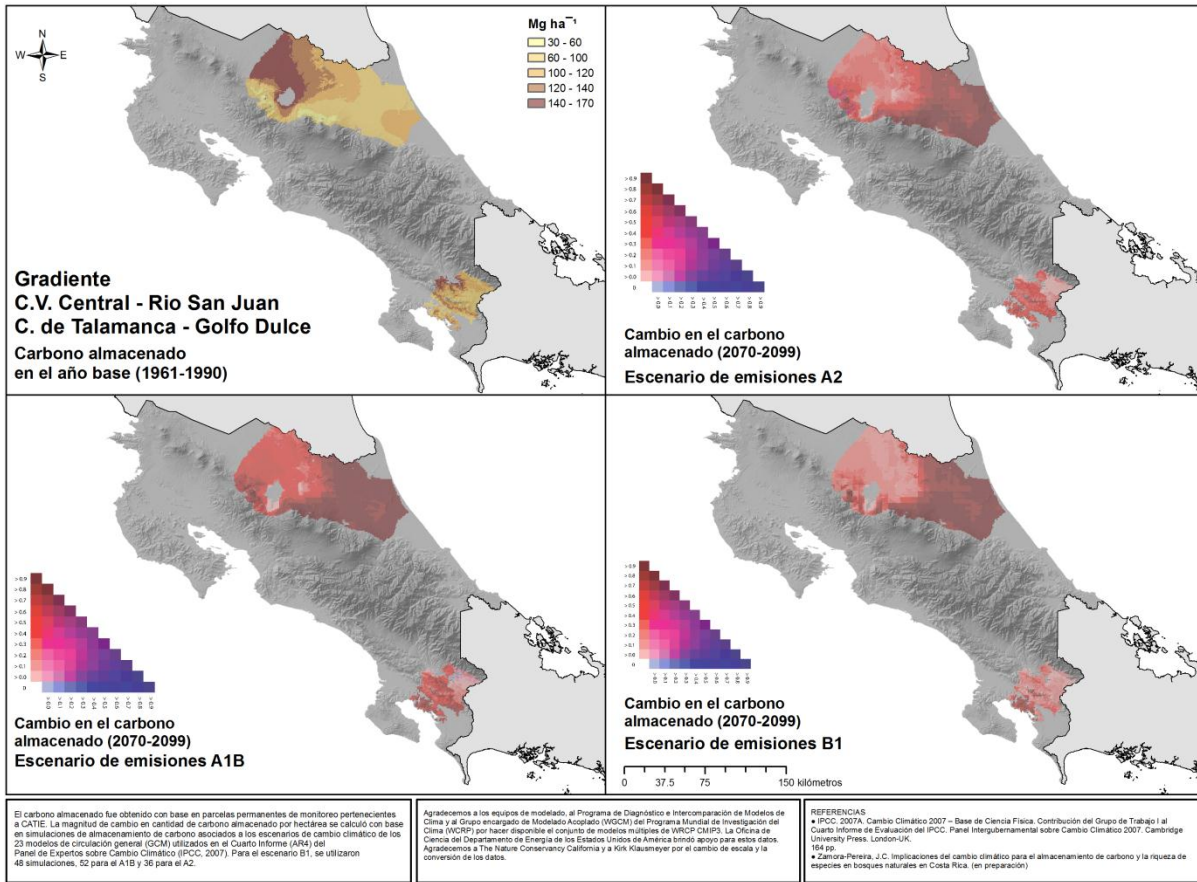


Figura 5. Comportamiento del carbono almacenado en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (≥ 30 cm dap) respecto al cambio en las variables climáticas. La tendencia general indica que cuando la precipitación o la evapotranspiración real aumentan, el carbono almacenado disminuye, y cuando la temperatura aumenta el carbono almacenado aumenta. Los tonos en color rojo representan las disminuciones y en color azul los aumentos. Las tonalidades más intensas implican una mayor probabilidad de cambio. La probabilidad es expresada como el porcentaje de las simulaciones que modelan el cambio. Riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes

4.2.4. Riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes actual

Se obtuvo el número de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes por gradiente altitudinal, diferenciándose entre diámetros mínimos de medición (Cuadro 10). La gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan ≥ 10 cm dap, contó con el mayor valor de riqueza de especies. Mientras tanto las gradientes con mediciones ≥ 30 cm dap contaron con valores promedios muy similares, a pesar de la separación espacial entre uno y otro.

Al igual que sucedió con las mediciones de biomasa, los valores de riqueza de especies en los gradientes medidos ≥ 30 cm dap son similares. Por esta razón se decidió obtener un

único modelo de regresión de riqueza de especies para las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce.

Cuadro 10. Medidas resumen para riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes en las parcelas de monitoreo. Los valores de riqueza se expresan en individuos por 0.2 ha en el caso de la gradiente con mediciones ≥ 10 cm dap, y en individuos por 0.25 ha para las gradientes con mediciones ≥ 30 cm dap

Gradiente analizada	Rango (número de especies)		Promedio	Desviación estándar
	Mínimo	Máximo		
Cordillera Volcánica Central - Río San Juan (≥ 10 cm dap)	29	69	47	8
Cordillera Volcánica Central - Río San Juan (≥ 30 cm dap)	11	25	18	4
Cordillera de Talamanca - Golfo Dulce (≥ 30 cm dap)	6	26	16	4

Por cada modelo de regresión de riqueza de especies se obtuvo un mapa con los valores predichos en toda la gradiente altitudinal (Figura 6). En la gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan ≥ 10 cm dap se observa una relación negativa entre la riqueza de especies y la evapotranspiración real (Cuadro 11), siendo las áreas con mayor evapotranspiración real las que contienen la menor cantidad de especies por unidad de área (Figura 6). En las gradientes con mediciones ≥ 30 cm dap (Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce) la riqueza de especies es dependiente en mayor medida de la distribución de la precipitación (Figura 6).

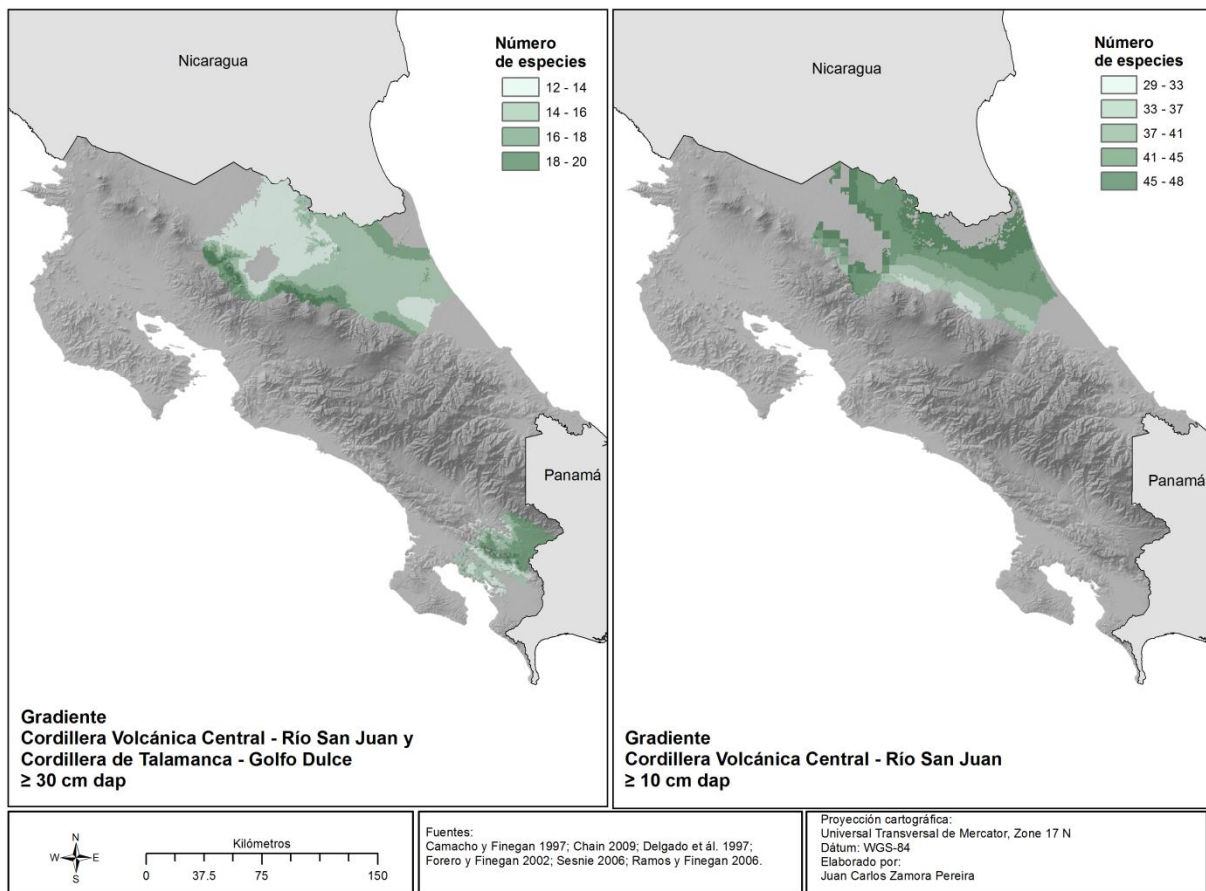


Figura 6. Riqueza actual de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes por 0.2 ha (≥ 10 cm dap) o por 0.25 ha (≥ 30 cm dap) según gradiente altitudinal. Los tonos oscuros de verde implican una mayor riqueza de especies por unidad de área.

4.2.5. Modelos de regresión para riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes

El modelo de regresión simple para la gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan ≥ 10 cm dap indica que la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes se correlaciona negativamente con la evapotranspiración real (ETR) de esa gradiente. El ajuste del modelo indica que el mismo es capaz de predecir el 34% de la riqueza de especies (Cuadro 11). Los valores de ETR con los que se construyó este modelo estaban entre 1112 y 1540 mm/año, por lo que el ajuste del modelo de regresión está condicionado cuando se usa para encontrar la riqueza de especies en valores fuera de este rango.

Cuadro 11. Modelo de regresión simple en la gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 10 cm dap). Se muestran la pendiente para el valor predicho de la riqueza de especies (b), r^2 parcial de cada variable y nivel de significancia (p). La línea discontinua indica que esa variable no se tomó en cuenta para el modelo de regresión

Variable	b	r^2	p
Constante	91.32		<0.0001
PPT	-----	-----	-----
TEMP	-----	-----	-----
ETR	-0.04	-0.59	<0.0001
Modelo		0.34	<0.0001

Las gradientes Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce y Cordillera Volcánica Central-río San Juan con mediciones ≥ 30 cm dap según este estudio tiene como variables regresoras de riqueza de especies la precipitación y la temperatura. Ésta última se correlaciona con mayor fuerza y de manera negativa, mientras que la precipitación se correlaciona positivamente con la riqueza de especies (Cuadro 12). El ajuste de este modelo de regresión múltiple fue apenas 0.1, sin embargo fue el mejor modelo posible con las variables ambientales analizadas. La precipitación en las parcelas de esta gradiente estuvo entre 2839 y 4976 mm/año y su temperatura entre 18.6 y 26.3°C

Cuadro 12. Modelo de regresión múltiple en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (≥ 30 cm dap). Se muestran la pendiente para el valor predicho de la riqueza de especies (b), r^2 parcial de cada variable y nivel de significancia (p). La línea discontinua indica que esa variable no se tomó en cuenta para el modelo de regresión

Variable	b	r^2	p
Constante	27.837		<0.0001
PPT	0.0023	0.08	0.0026
TEMP	-0.8259	-0.24	<0.0001
ETR	-----	-----	-----
Modelo		0.1	<0.0001

4.2.6. Cambio potencial en la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes según gradiente altitudinal

La disminución en riqueza de especies en todas las gradientes y escenarios de emisiones fue la tendencia general de las simulaciones en este apartado. Los resultados están expresados por escenario de emisiones, ya sean altas (A2), medias (A1B) o bajas (B1). A continuación se detalla el cambio por gradiente.

- Gradiente Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 10 cm dap)

El resultado general para esta gradiente fue una disminución en la riqueza de especies por 0.2 ha (Figura 7), siendo más altas las probabilidades en los sectores donde la evapotranspiración real se modela mayor. La tendencia en la disminución de la riqueza de especies es fuertemente marcada en todos los escenarios de emisiones, reportándose siempre entre el 80% y el 100% de todas las simulaciones con disminuciones superiores al 20% de la riqueza de especies actual. En los tres escenarios se modela una pérdida de hasta el 100% de todas las especies, lo cual es correspondiente con las simulaciones de pérdida de carbono en la misma gradiente. En esta gradiente y con esta medida de dap no se modelan áreas con aumentos en riqueza de especies (Figura 7).

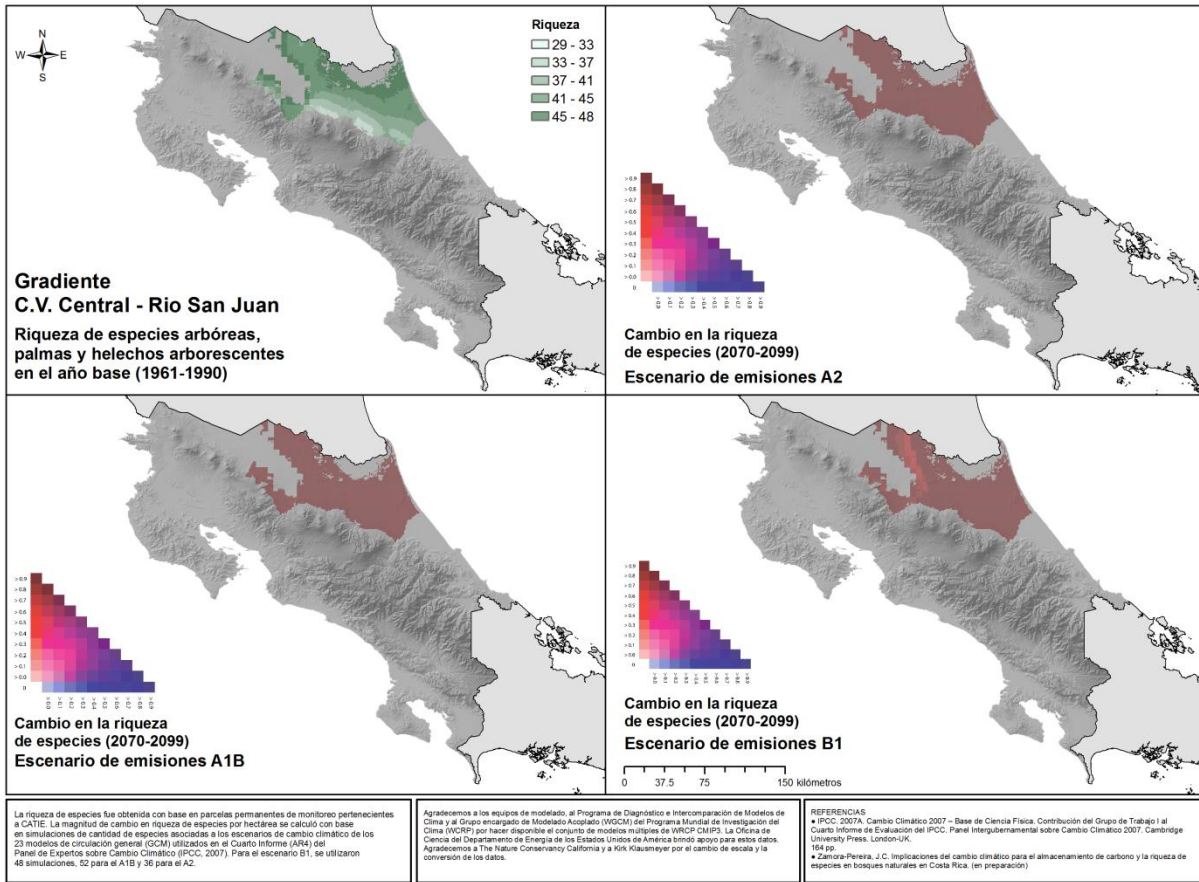


Figura 7. Cambio potencial en la riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes por 0.2 hectárea en la gradiente Cordillera Volcánica Central – Río San Juan (≥ 10 cm dap). Los tonos en color rojo representan las disminuciones. Las tonalidades más intensas implican una mayor probabilidad de disminución. La probabilidad es expresada como el porcentaje de las simulaciones que modelan el cambio.

- Gradientes: Cordillera Volcánica Central-río San Juan (≥ 30 cm dap) y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce (≥ 30 cm dap)

Estas dos gradientes presentan la menor riqueza de especies por unidad de área. Ambas gradientes poseen una riqueza de especies muy similar, siendo esta mayor cuando la temperatura promedio anual es menor. Para estas gradientes las disminuciones presentan señales medias y débiles, ya que la mayoría del área ocupada por éstas no supera el 50% de las simulaciones de cada escenario. Sin embargo sí se encuentran pequeñas zonas en las cuales el 100% de las simulaciones de cada escenario indican la pérdida completa de las especies. Se puede observar como conforme disminuye la intensidad de las emisiones, así mismo se comporta la señal de cambio en las gradientes (Figura 8).

Las pérdidas de riqueza de especies en estas gradientes son bajas en comparación con la gradiente anterior, ya que ningún escenario supera el 50% de disminución en cualquiera de sus simulaciones. En estas gradientes se encuentran áreas muy pequeñas con aumentos en la riqueza de especies (< 1 km²), principalmente bajo el escenario de emisiones B1 donde entre un 40% y un 50% de sus simulaciones indican el aumento. Dicho comportamiento es similar al observado cuando se analizó el cambio en carbono almacenado. Este aumento en la riqueza de especies no supera el 40% respecto a la riqueza actual y se encuentra al sur. A su vez el escenario de emisiones B1 es el que reporta más áreas con cambios menores al umbral o sin cambio alguno, por lo cual muchas áreas de sus gradientes tienen el color blanco (Figura 8).

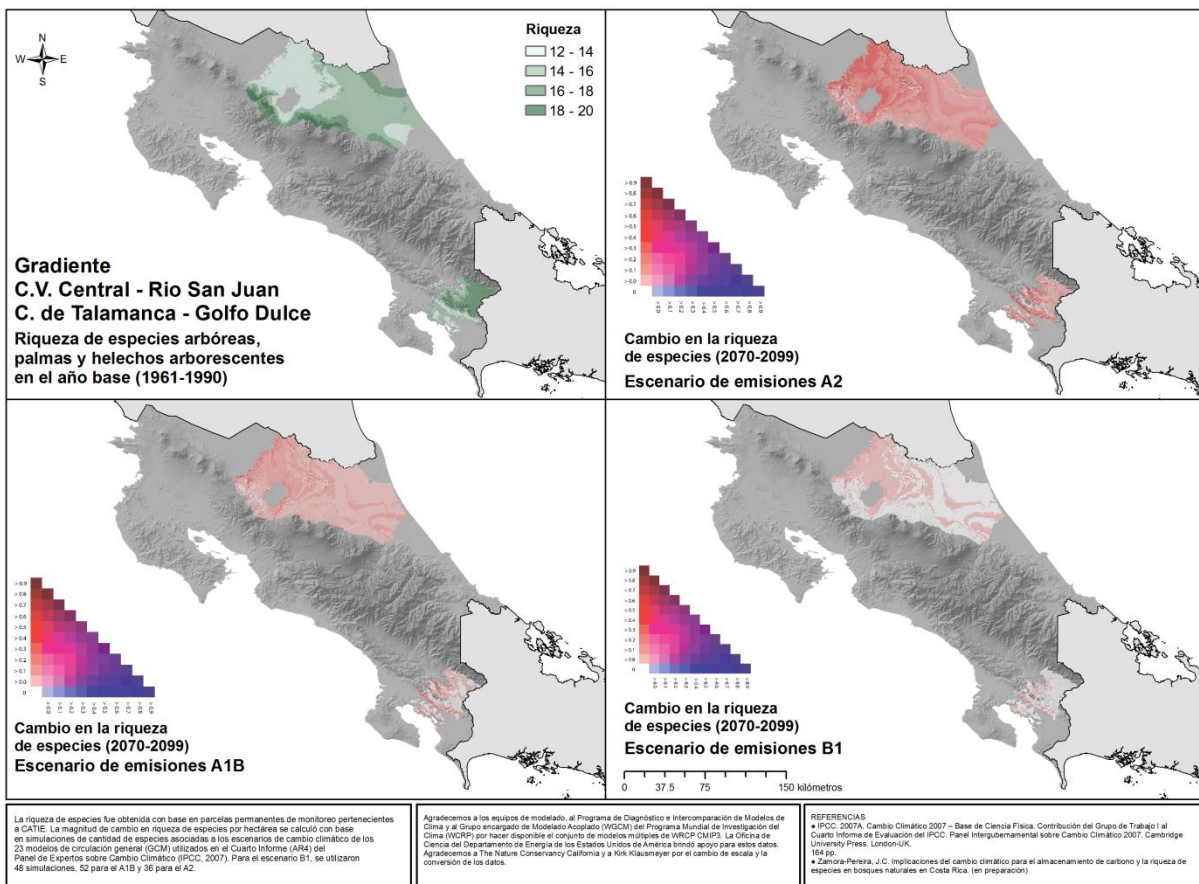


Figura 8. Comportamiento de la riqueza de especies en las gradientes Cordillera Volcánica Central-río San Juan y Cordillera de Talamanca-Golfo Dulce con mediciones ≥ 30 cm dap respecto al cambio en las variables climáticas. La tendencia general indica que cuando la temperatura o la precipitación aumentan la riqueza de especies disminuye. Los tonos en color rojo representan las disminuciones y en color azul los aumentos. Las tonalidades más intensas implican una mayor probabilidad de cambio. La probabilidad es expresada como el porcentaje de las simulaciones que modelan el cambio.

5. DISCUSIÓN

5.1. Fuentes de error en la estimación del carbono y riqueza de especies en bosques naturales tropicales

La calidad de los resultados de investigaciones en bosques naturales está ligada a la representatividad de las variables que definen ese espacio en los datos medidos. Además, en esta investigación fueron utilizados datos climáticos con reducción de escala, generados a partir de modelos globales, lo que conlleva a errores de tipo y magnitud difíciles de conocer en los resultados (Amador y Alfaro 2009). Chave et ál. (2004) señalan que los errores en la estimación de biomasa en bosques tropicales pueden ser separados en cuatro componentes, a saber: 1. Debido a la medición en campo, 2. Error en la escogencia del modelo alométrico adecuado, 3. Error en el muestreo, relativo al tamaño de parcela, y 4. Representatividad inadecuada de todo el bosque en las parcelas. Específicamente en esta investigación potencialmente se presentaron las siguientes fuentes de error:

1. Medición en campo: existen datos de investigaciones distintas a las realizadas por la Cátedra de Ecología del CATIE lo cual pudo generar errores en los cálculos ya que no se utilizaron los mismos protocolos para las mediciones e identificación de especies. La identificación de especies para las investigaciones de la Cátedra de Ecología fue asegurada a través de protocolos validados en otros proyectos de investigación (Ramos y Finegan 2006). Los errores en las mediciones pueden generar subestimaciones en la biomasa de los individuos (Clark y Clark 2000).
2. Escogencia del modelo alométrico adecuado: se buscaron modelos que pudieran utilizarse según el tipo de bosque encontrado, sin embargo no fue encontrada una fórmula para los bosques montanos. Las fórmulas de Chave et ál. (2005) utilizan la densidad de madera, que es una información ausente para muchas especies.
3. Error generado por diferencias del tamaño de las parcelas: en el caso de la riqueza de especies se realizaron rarefacciones para algunas parcelas, siendo esta una fuente de variación en los resultados, pero pequeña.
4. Representatividad de las parcelas: las investigaciones que generaron la información utilizada en este estudio fueron realizadas con objetivos distintos al buscado por este trabajo. Por esta razón el diseño de parcelas también puede haber introducido errores de estimación en los resultados, ya que de este depende en gran

parte el cumplimiento adecuado de los objetivos de la investigación (Clark y Clark 2000).

El ajuste de los modelos de regresión para biomasa aérea y riqueza de especies se ve afectado por estas fuentes de error. Sin embargo, los valores de ajuste son aceptables para biomasa aérea (0.71, 0.55 y 0.22) pero podrían mejorarse en el caso de la biomasa aérea con la búsqueda de modelos alométricos adecuados para las gradientes altitudinales estudiadas, además de un diseño de parcelas que contemple la representatividad de toda la gradiente (Alves et ál. 2010; Asner et ál. 2009). En el caso de la riqueza de especies las soluciones plantean una mejor cobertura en la identificación de especies, ya que con esta variable se presentaron los valores más bajos de ajuste del modelo por variable (0.34 y 0.10).

Los resultados de esta investigación dan a conocer una metodología para evaluar las implicaciones del cambio climático en una escala local. El uso de datos climáticos con promedios mensuales disminuyó los valores de ajuste de los modelos de regresión, sin embargo siguen siendo valores muy aceptables para el análisis de bosques naturales tropicales. Es necesario un adecuado monitoreo de las posibles respuestas de la vegetación ante el cambio climático, por lo que el uso de modelos dinámicos de vegetación surgen como una posible opción para futuras investigaciones (McMahon et ál. 2011). Con un enfoque complementario esos resultados podrían servir para validar las predicciones de este trabajo.

5.2. Medición y estimación de carbono almacenado en gradientes altitudinales

La presente investigación evaluó variables ambientales como regresoras del carbono almacenado en la biomasa aérea encontrando relación solamente con variables climáticas. Otras investigaciones toman en cuenta también la relación con variables físicas como tipo de suelo o cantidad de nutrientes, entre otros (Alves et ál. 2010), sin embargo en este trabajo para ningún modelo de regresión fue tomada como variable de importancia. También se encuentran investigaciones que basan sus estimaciones de carbono almacenado en mediciones de sensores remotos (Luther et ál. 2006, Asner et ál. 2009). Esta investigación al hacer uso de las variables climáticas para estimar la biomasa aérea permite ver de manera más directa cual es la incidencia del cambio climático sobre ella y de igual manera sobre el carbono almacenado.

La incertidumbre asociada a las simulaciones de cambio climático es un tema de alta importancia cuando se pretenden generar conclusiones que sirvan para la toma de decisiones en los países (Seppälä et ál. 2009). En esta investigación se evalúa la incertidumbre con 136 escenarios de cambio climático provenientes del Cuarto Informe sobre Cambio Climático del IPCC (AR4), puesto que es un método válido para analizar las posibilidades de cambio en la vegetación (Klausmeyer y Shaw 2009).

Las disminuciones en carbono almacenado modeladas en esta investigación indican una pérdida total en algunos escenarios climáticos para la zona norte de Costa Rica. Clark et ál. (2010) encontraron para la misma zona que el incremento diamétrico en los árboles estaba relacionado fuertemente al comportamiento de la temperatura nocturna y la precipitación en la estación seca. Las disminuciones del incremento diamétrico encontradas por Clark et ál. (2010) pueden ser relacionadas con disminuciones en el carbono almacenado en la biomasa, sin embargo no hay evidencia científica que así lo respalde.

Los estudios históricos sobre almacenamiento de carbono en los bosques naturales tropicales tienen conclusiones diferentes según el área evaluada. En la cuenca del Amazonas entre la década de 1980 y la de 1990 se encontraron aumentos en la cantidad de carbono almacenado de $0.62 (\pm 0.23) \text{ Mg ha}^{-1}$ (Phillips et ál. 2008) debido principalmente a la dinámica de los bosques donde la mortalidad fue menor al crecimiento promedio de los individuos. Mientras que estudios en la región mesoamericana han encontrado que la variabilidad climática puede reducir el incremento diamétrico en los individuos (Clark et ál. 2010; Feeley et ál. 2011), pudiendo relacionarse esto con disminuciones en carbono almacenado en la biomasa pero no comprobado aún.

5.3. Implicaciones de los cambios en almacenamiento de carbono y riqueza de especies

Las especies se adaptan a los estímulos del ambiente que los rodea, provocando ecosistemas naturales diversos y que pueden ser asociados a esas condiciones ambientales (Begon et ál. 1996). Los resultados de esta investigación muestran como las especies no son capaces de adaptarse a los acelerados cambios en las condiciones climáticas debidas al cambio climático. En la zona norte, por ejemplo, donde se dan los mayores cambios en las variables climáticas promedio se simulan pérdidas de hasta un 100% de todos sus individuos. Según Parmesan (2005) ante el cambio climático las especies tendrán tres alternativas: adaptarse, moverse o desaparecer. En nuestro caso, podemos hacer una evaluación de cuáles serían las implicaciones de cada una de ellas.

El cambio climático traerá consigo la modificación espacial de las áreas con condiciones adecuadas para el desarrollo de muchas especies vegetales (IPCC 2002). Ante este desplazamiento de los hábitats, la migración de tipos de vegetación principalmente promovida por la dispersión no es un mecanismo tan rápido como para asegurar la colonización de nuevos sitios con ambientes adecuados. Debido a la rapidez con que está ocurriendo el cambio climático es preciso pensar en respuestas de la vegetación como adaptación *in situ* o desapariciones de especies (Parmesan 2005).

Los resultados en esta investigación indican una señal clara respecto al efecto del cambio climático sobre los bosques naturales en esta región del planeta. En todos los escenarios evaluados siempre se dieron disminuciones en biomasa y riqueza de especies, lo cual afectará negativamente la capacidad de proveer el servicio ecosistémico de regulación del ciclo de carbono (Louman et ál. 2009).

La pérdida de biomasa en los bosques naturales significa una disminución en la capacidad de almacenamiento y secuestro de carbono por esos ecosistemas. Esta investigación indica cómo debido al aumento en la temperatura y disminución en precipitación en la zona norte de Costa Rica, los bosques perderán entre un 40% y un 100% del carbono almacenado, lo cual puede ser comparado con la investigación de Clark et ál. (2003) para la misma región aunque ellos no midieron el carbono directamente. No se puede tener certeza de que la disminución sea como se modela en el presente estudio, pero sí es claro que sugiere un aumento en las emisiones de dióxido de carbono a la atmósfera, con su consecuente efecto negativo sobre el calentamiento global (IPCC 2006).

El hecho de que los bosques naturales se conviertan en fuentes de carbono no depende solamente de la disminución de biomasa, sino que también intervienen factores antrópicos en este proceso (Beaumont et ál. 2011). Factores como la deforestación o los incendios forestales inducidos por el ser humano implican un aumento en las emisiones de carbono a la atmósfera, lo cual en la región tropical significa grandes pérdidas en adaptación de los sistemas naturales (Locatelli et ál. 2011).

La adaptación de las especies vegetales implica modificaciones en la estructura y composición de los ecosistemas (Hansen y Biringer 2003). La adaptación al cambio climático incluye modificaciones genéticas y fenotípicas a nivel de especie que no son abordadas en este estudio, sin embargo se pueden sugerir las gradientes altitudinales analizadas en esta investigación como sitios de estudio para ver esas posibles adaptaciones.

Estudios en la región mesoamericana (Clark et ál. 2003) indican reacciones fisiológicas por parte de los individuos ante los cambios en las condiciones climáticas. Se señalan principalmente el aumento en la tasa de respiración y fotosíntesis de las plantas, lo cual podría producir más biomasa y por ende almacenar más carbono, pero después de sobrepasar un umbral en el cual la fotosíntesis de la planta disminuye, entonces la producción primaria neta del individuo también. Cuando esto sucede los bosques naturales se convierten en fuentes de dióxido de carbono para la atmósfera (Clark et ál. 2010).

Los estudios llevados a cabo por Beaumont et ál. (2011) analizando el efecto potencial del cambio climático sobre las principales ecoregiones del planeta, refuerzan el consenso actual de que habrá impactos negativos sobre la región mesoamericana. Sus resultados indican pérdida de biodiversidad y disminución de biomasa debido a aumentos en temperatura y disminuciones en la precipitación, similares a los resultados en esta investigación. La investigación de Feeley et ál. (2011) en los ecosistemas de la Isla Barro Colorado en Panamá, también indica cambios en especies en los últimos 25 años relacionados a variaciones en las condiciones climáticas. Se encontró mayor cantidad de especies con rasgos de tolerancia a la sequía, así como especies con mayor densidad de madera, por lo cual los balances de biomasa no varían significativamente en el tiempo para este sitio.

Las variaciones debido al cambio climático antropogénico implican la pérdida de especies, pero también el reclutamiento de otras. Para las zonas bajas por ejemplo, este reclutamiento podría no darse ya que debido al desgaste biótico no tendrán ecosistemas cercanos de los cuales reclutar especies (Colwell et ál. 2008). La disminución en la riqueza de

especies es una realidad que enfrentan los bosques naturales ante el calentamiento global (Miles et ál. 2004). Los resultados en esta investigación indican disminuciones significativas de hasta un 100% de las especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes debido al cambio climático en la zona norte Costa Rica. En la investigación de Sommer et ál. (2010) se estima la disminución global de la riqueza de especies de hasta 11%, lo cual es bajo si lo comparamos con los resultados de este trabajo. Es necesario recordar que las escalas de trabajo y las limitaciones en los cálculos pueden forzar diferencias tan grandes.

La riqueza de especies disminuiría como efecto del cambio climático, principalmente por el aumento en la temperatura promedio y la disminución de la precipitación, dando lugar a especies con rasgos más tolerables a la sequía (O'Brien et ál. 2008). Las especies buscan adaptarse a las nuevas condiciones de su ambiente, mediante la aclimatación, o la búsqueda de nuevos sitios con características favorables para su desarrollo (Colwell et ál. 2008). En caso de que las especies se logren adaptar rápidamente a las nuevas condiciones puede implicar que la producción de biomasa no decaiga como se espera (Clark et ál. 2010).

Los cambios futuros probables en riqueza de especies arbóreas, palmas y helechos arborescentes al norte de Costa Rica pueden ser relacionados con estudios realizados en el pasado que analizan la dinámica de los bosques naturales (Chave et ál. 2003, Clark et ál. 2003). En la investigación llevada a cabo por Chave et ál. (2003) en la isla Barro Colorado en Panamá, se determina que los bosques tienen una acelerada dinámica de especies entre el año 1985 y 2000 que concluyó el estudio, en los cuales el reclutamiento y mortalidad son dos componentes muy importantes en este proceso. Resultados similares pero en los bosques del norte de Costa Rica fueron encontrados por Clark et ál. (2003).

Los cambios en las condiciones climáticas de los hábitats actuales podrían generar nuevos tipos de bosque en busca de la adaptación al cambio climático (Jiménez 2009). Con las variaciones en los hábitats sumado a la disminución en la riqueza de especies, se da la opción para que especies invasoras con rangos de tolerancia más altos se establezcan en los bosques naturales (Miles et ál. 2004). La introducción de especies de rápido crecimiento fue analizada en la investigación de Bunker et ál. (2005) en la Isla Barro Colorado, Panamá, en la que se indican disminuciones de 34% de biomasa debido a este proceso.

En el estudio de Imbach et ál. (*In press*) se analiza el cambio potencial de índice de área foliar en la región mesoamericana, encontrando disminuciones debidas al cambio climático lo cual podría indicar pérdida en la complejidad del bosque. Bunker et ál. (2005) modelaron escenarios de riqueza y composición del bosque debida a diferentes factores y encontraron que cuando se disminuyó la riqueza y la composición fue más simple, también bajó el almacenamiento de carbono entre un 21% y un 70%. Aunque cuando esas disminuciones en riqueza significaban una mayor cantidad de especies tolerantes a la sequía, el carbono almacenado llegaba a aumentar 10%.

Las posibilidades de adaptación de los bosques naturales al cambio climático tienen una influencia directa sobre su aprovisionamiento de servicios ecosistémicos (Louman et ál. 2009). En el proceso de adaptación, los bosques pueden convertirse en fuentes o sumideros de carbono, lo cual podría ser aprovechado para la implementación de estrategias que ayuden a la mitigación de los efectos del cambio climático, como por ejemplo mercados de carbono o algún otro mecanismo económico (Locatelli et ál. 2011). La metodología utilizada en esta investigación puede ser utilizada como una manera sencilla de cuantificación de la pérdida de servicios ecosistémicos y la priorización de sitios de importancia.

6. CONCLUSIONES

No existe un único conjunto de variables para explicar la biomasa aérea o la riqueza de especies

La diferenciación por diámetros mínimos de medición indica un efecto mayor sobre los individuos de pequeño tamaño, siendo éstos más vulnerables ante el cambio climático

Los climas futuros con temperaturas promedio anuales superiores a las actualmente conocidas representan un desafío para la simulación de impactos potenciales del cambio climático usando enfoques como este

Los resultados de almacenamiento de carbono y riqueza de especies en este estudio son congruentes con la poca información para Mesoamérica

Los resultados indican que los bosques de Costa Rica pueden perder su valor para el servicio ecosistémico de regulación del clima, implicando un aumento en las emisiones de dióxido de carbono a la atmósfera

El bosque natural por sí solo no será capaz de asegurar el almacenamiento de carbono necesario para regular el clima, por lo que deben utilizarse soluciones como plantaciones forestales o aprovechamiento de bajo impacto en los bosques naturales para aumentar la capacidad de almacenamiento de carbono en el país

El análisis de la incertidumbre en las modelaciones climáticas es necesario para encontrar resultados con mayor grado de certidumbre

Las gradientes altitudinales son una adecuada herramienta para el análisis de los potenciales impactos del cambio climático sobre los ecosistemas

7. RECOMENDACIONES

Adeuar la red de parcelas permanentes para investigaciones en cambio climático

Los modelos estadísticos de regresión lineal no son los únicos utilizados para explorar la relación entre las variables ambientales y las respuestas de la vegetación, por lo que podrían buscarse nuevas opciones en futuras investigaciones

Los modelos de regresión son útiles dentro de los rangos en los que fueron creados, por lo que para investigaciones futuras es recomendable el uso de modelos dinámicos de vegetación, aunque su uso conlleve mayor esfuerzo temporal y económico.

Aumentar los esfuerzos de investigación en los sitios donde los cambios potencialmente van a ser mayores

Buscar mayor cantidad de variables locales que ayuden a explicar de mejor manera la relación entre clima y respuestas de la vegetación, para poder reducir los límites de predicción de los modelos de regresión

Profundizar la búsqueda de ecuaciones alométricas adecuadas a cada tipo de bosque, principalmente el caso de los bosques de montaña

8. BIBLIOGRAFÍA

Alves, L.F; Vieira, S.A; Scaranello, N.A; Camargo, P.B; Santos, F.A.M; Joly, C.A y Martinelli, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260: 679 – 691.

Amador, J.A. y Alfaro E.J. 2009. Métodos de reducción de escala: aplicaciones al tiempo, clima, variabilidad climática y cambio climático. *Revista Iberoamericana de Economía Ecológica* 11: 39 – 52.

Asner, G.P, Hughes, R.F; Varga, T.A; Knapp, D.E. y Kennedy-Bowdoin, T. 2009. Environmental and biotic controls over aboveground biomass throughout a tropical rain forest. *Ecosystems* 12: 261 – 278.

Baede, A.; van der Linden, P. y Verbruggen, A. 2007 (eds). Anexo II, Cambio climático 2007, informe de síntesis (en línea). Consultado 12 jun. 2009. Disponible en http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_sp.pdf

Baker, T.R.; Phillips, O.L.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Killen, T.J.; Laurance, S.G.; Laurance, W.F.; Lewis, S.L.; Lloyd, J.; Monteagudo, A.; Neill, D.A.; Patiño, S., Pitman, N.C.A.; Silva, J.N.M. and Vásquez-Martínez, R. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forests biomass. *Global Change Biology* 10: 545-562.

Beaumont, L.J; Pitman, A; Perkins, S; Zimmermann, N.E; Yoccoz, N.G. y Thuiller, W. 2011. Impacts of climate change on the world's most exceptional ecoregions. *PNAS* 108 (6): 2306 – 2311.

Begon, M; Townsend, C.R; Harper, J.L. 1996. *Ecology. From individuals to Ecosystems*. 3th edition. Blackwell Publishing. Oxford, UK. 759 p.

Bergoeing, J.P. 2007. *Geomorfología de Costa Rica*. 2 ed. Librería Francesa. San José, C.R. 328p.

Berner, P.O. 1989. Investigación en manejo forestal y agroforestal: el enfoque científico en el contexto de una carrera contra el reloj. *El Chasqui (CATIE)* 21: 4 – 5.

- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. FAO Forestry Paper 134. Roma, Italia. 62 p.
- Brown, S. 2002. Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environmental Pollution* 116: 363-372.
- Bunker, D.E., DeClerck, F., Bradford, J.C., Colwell, R.K., Perfecto, I., Phillips, O.L., Sankaran, M. and Naeem, S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a Tropical forest. *Science* 310, 1029.
- Camacho, M. y Finegan, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: el crecimiento diamétrico con énfasis en el rodal comercial. CATIE (serie técnica no. 295). 54 p.
- Casanoves, F., L. Pla, J. A. Di Rienzo, and S. Díaz. 2010. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. [doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x].
- CCT (Centro Científico Tropical) 1989. Tipo de suelos en Costa Rica según la clasificación FAO (escala 1:200 000). San José, CR.
- Chain, A. 2009. Factores que influyen en la composición y diversidad de bosques en una red de conectividad ecológica en un paisaje fragmentado mesoamericano. Tesis M.Sc. Turrialba, CR. CATIE. 162 p.
- Chave, J; Condit, R; Lao, S; Caspersen, J; Foster, R.B y Hubbell, S. 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*. 91: 240 – 252.
- Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Hernandez, A; Lao, S. y Perez, R. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359: 409 – 420.
- Chave, J; Andalo, C; Brown, S; Cairns, M. A; Chambers, J. Q; Eamus, D; Fölster, H; Fromard, F; Higuchi, N; Kira, T; Lescure, J. P; Nelson, B. W; Ogawa, H; Puig, H; Riéra, B and Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forest. *Oecologia*. 145: 87 – 99.
- Chave, J.C; Muller Landau, H.C; Baker, T.R; Easdale, T.A; ter Steege, H; Webb, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356 - 2367

Cifuentes-Jara, M. 2009. ABC del cambio climático en Mesoamérica. Programa Cambio Climático, CATIE. Turrialba, CR. 60p.

Clark, D.A; Piper, S.C; Keeling, C.D y Clark, D.B. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. PNAS 100: 5852 – 5857.

Clark, D.A. 2004. Tropical forests and global warming: slowing it down or speeding it up? *Frontiers in ecology and the environment* 2(2): 73-80.

Clark, D.B. y Clark, D.A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137: 185-198.

Clark, D.B; Clark, D.A y Oberbauer, S.F. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climate variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology* 16: 747 – 759.

Colwell, R.K; Brehm, G; Cardelús, C.L; Gilman, A.C. y Longino, J.T. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322: 258 – 261.

Colwell, R. K. 2009. *EstimateS*, Version 8.2: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide). Freeware for Windows and Mac OS.

CRRH (Comité regional de recursos hidráulicos) s.f. Escenarios de cambio climático para Costa Rica. Proyecto “Fomento de las capacidades para la etapa II de adaptación al cambio climático en Centro América, México y Cuba”. S.L. 105p.

Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N. y Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: cambios en la riqueza y composición de la vegetación. CATIE (serie técnica no. 298). 55 p.

Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. 2010. InfoStat versión 2010. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Enquist, C.A.F. 2002. Predicted regional impacts of climate change on the geographical distribution and diversity of tropical forests in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 29: 519-534.

Feeley, K.J; Davies, S.J; Perez, R; Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 2011. Directional changes in the species composition of a tropical forest. *Ecology* 92 (4): 871 – 882.

Forero-Molina, A; Finegan, B; Kanninen, M. y Delgado, D. 2002. Efectos de borde en la vegetación de remanentes de bosque muy húmedo tropical en el norte de Costa Rica, y sus implicaciones para el manejo de la biodiversidad. *Revista forestal centroamericana* 38: 39 – 43.

Gentry, A.H. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó Region plant communities. *Caldasia* 15(71-75): 71-91.

Gotelli, N.J. and Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.

Hansen, L. y Biringer, J. 2003. Building resistance and resilience to climate change. *In* Hansen, L.; Biringer, J.; and Hoffman, J. (eds.) *A user's manual for building resistance and resilience to climate changes in natural systems*. WWF Climate Change Program. Berlin, Germany. p 9-14.

Hijmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones PG and 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 José, CR. IICA. 216 p.

Hughes, R.F; Kauffman, J.B; Watson, V; Liu, S; Cifuentes-Jara, M; Jobse, J.C; y Tosi, J. 2010. Patterns of carbon and nitrogen storage in mature forests across life zones of Costa Rica. *In review*. *Ecological Applications*.

IGN (Instituto Geográfico Nacional) 2005. *División territorial administrativa de la República de Costa Rica*. Comisión Nacional de división territorial administrativa. San José, CR. Sp.

Imbach, P; Molina, L; Locatelli, B; Roupsard, O; Ciais, P; Corrales, L and Mahé, G. 2010. Climatology-based regional modelling of potential vegetation and average annual long-term runoff for Mesoamerica. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 14, 1801–1817

Imbach, P; Molina, L; Locatelli, B; Roupsard, O; Mahé, G; Neilson, R; Corrales, L. y Ciais, P. (In press). Changes and uncertainties in the vegetation and terrestrial water cycle of Mesoamerica under climate change scenarios.

IMN (Instituto Meteorológico Nacional) y CRRH (Comité regional de recursos hidráulicos) 2008. El clima, su variabilidad y cambio climático en Costa Rica. MINAET, IMN, PNUD, CRRH. San José, CR. 75p.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 2000. Informe especial: escenarios de emisiones. (en línea). Consultado 12 jun. 2009. Disponible en <http://www.grida.no/climate/ipcc/spmpdf/sres-s.pdf>

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 2002. Cambio Climático y Biodiversidad. Documento Técnico V del IPCC. Eds. H. Gitay; A. Suárez; RT. Watson; DJ. Dokken. 85 p.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 2006. Guidelines for national greenhouse gas inventories. Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme, Eggleston H.S., Buendia L., Miwa K., Ngara T. and Tanabe K. (eds). IGES. Kanagawa, Japan. Sp.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)). Cambridge University Press, New York, USA. 996p.

IPCC-TGICA 2007. General guidelines on the use of scenario data for climate impact and adaptation assessment. Version 2. Prepared by T.R. Carter on behalf of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Task Group on Data and Scenario Support for Impact and Climate Assessment. 66 pp.

ITCR. 2000. Atlas de Costa Rica 2000. CD-ROM con Mapas Digitales y Documentación. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, CR.

ITCR. 2008. Atlas de Costa Rica 2008. CD-ROM con Mapas Digitales y Documentación. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, CR.

Jarvis, A; Reuter, H; Nelson, A. and Guevara, E. 2008. Hole-filled seamless SRTM data, 4th ed., International Center for Tropical Agriculture (CIAT), Cali, Colombia.

Jiménez, M. 2009. Resiliencia de los ecosistemas naturales terrestres de Costa Rica al cambio climático. Tesis MSc. CATIE, Turrialba, CR. 140 p.

Karl y Trenberth 2005. What is Climate Change?. In Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. Climate Change and Biodiversity. Michigan, USA, Yale University Press. p 15-28.

Karmalkar, A.V.; Bradley, R.S.; and Diaz, H.F. 2008. Climate change scenario for Costa Rican montane forests. *Geophys. Res. Lett.*, 35, L11702, doi:10.1029/2008GL033940

Klausmeyer, K y Shaw, R. 2009. Climate Change, Habitat Loss, Protected Areas and the Climate Adaptation Potential of Species in Mediterranean Ecosystems Worldwide. *PLoS ONE* 4(7): e6392

Lewis, S.L.; Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Higuchi, N.; Laurance, W.F.; Neill, D.A.; Silva, J.N.M.; Terborgh, J.; Torres-Lezama, A., Vázquez-Martínez, R.; Brown, S.; Chave, J.; Kuebler, C.; Núñez-Vargas, P. y Vincenti, B. 2004. Concerted changes in tropical forests structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *The Royal Society* 359: 421-436.

Lewis, S.; Phillips, O.; and Baker, T. 2006. Impacts of global atmospheric change on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 21(4): 173-174.

Locatelli, B; Evans, V; Wardell, A; Andrade, A. y Vignola, R. 2011. Forests and climate change in Latin America: linking adaptation and mitigation. *Forests* 2: 431 – 450.

Louman, B.; Fischlin, A.; Glück, P.; Innes, J.; Lucier, A.; Parrotta, J.; Santoso, H.; Thompson, I.; Wreford, A. 2009. Forest ecosystem services: a cornerstone for human well-being. In Seppälä, R; Buck, A; Katila, P. (eds.) *Adaptation of forests and people to climate change - a global assessment report*. IUFRO. Viena, Austria. p 15-27.

Luther, J.E; Fournier, R.A; Piercey, D.E; Guindon, L. y Hall, R.J. 2006. Biomass mapping using forest type and structure derived from Landsat TM imagery. *International Journal of applied earth observation and geoinformation* 8: 173 – 187.

Marinidou, E. 2010. Estimación del aporte de la cobertura arbórea a la regulación climática y la conservación de la biodiversidad: diseño y aplicación de una metodología en Chiapas, México. Tesis M.Sc. Turrialba, CR. CATIE. 184 p.

McMahon, S.M; Harrison, S.P; Ambruster, W.S; Bartlein, P.J; Beale, C.M; Edwards, M.E; Kattge, J; Midgley, G; Morin, X. y Prentice, IC. 2011. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity. *Trends in ecology and evolution* 26 (5): 249 – 259.

MEA (Millenium Ecosystem Assessment), 2005. Evaluación de los ecosistemas del milenio, informe de síntesis. Washington D.C., USA. 43p.

Meehl, G, Covey, C, Delworth, T and Latif, M. 2007. The WCRP CMIP3 multimodel dataset: a new era in climate change research. *Bulletin of the American meteorological society*. 88: 1383-1394.

Miles, L; Grainger, A. y Phillips, O. 2004. The impact of global climate change on tropical forest biodiversity in Amazonia. *Global Ecology and Biogeography* 13: 553 – 565.

Murrieta, E; Finegan, B; Delgado, D; Villalobos, R; Campos, JJ. 2007. Identificación y caracterización florística de bosques naturales en el Corredor Biológico Cordillera Volcánica Central Talamanca, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* 51-52: 57-68.

O'Brien, J.J; Oberbauer, S.F; Clark, D.B. y Clark, D.A. 2008. Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotropica* 40 (2): 151 – 159.

Orozco, L. 1992. Estudio ecológico y de estructura horizontal de seis comunidades boscosas de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 33 p.

Parmesan, C. 2005. Biotic Response: Range and Abundance Changes. *In* Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. *Climate Change and Biodiversity*. Michigan, USA, Yale University Press. p 41-55

- Pérez, S; Ramírez, E; Alvarado, A. and Knox, E. 1979. Manual Descriptivo del Mapa de Asociaciones de Sub-grupos de Suelos de Costa Rica (escala 1:200 000), Oficina de Planificación Sectorial Agropecuaria. San José, CR. 236 pp.
- Phillips, O.L.; Hall, P.; Gentry, A.H.; Sawyer, S.A.; and Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 2805-2809.
- Phillips, O; Lewis, S; Baker, T; Chao, K y Hihuchi, N. 2008. The changing Amazon forest. *The Royal Society* 363: 1819-1827.
- Ramos, Z.S. y Finegan, B. 2006. Red ecológica de conectividad potencial: estrategia para el manejo del paisaje en el Corredor Biológico San Juan – La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente* 49-50: 112 – 123.
- Raper, SC; Giorgi, F. 2005. Climate Change Projections and Models. *In* Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. *Climate Change and Biodiversity*. Michigan, USA, Yale University Press. p 199-210.
- Reid, H; Huq, S. 2005. Climate Change-Biodiversity and Livelihood Impacts. *In* Robledo, C; Kanninen, M; Pedroni, L. eds. *Tropical Forest and Adaptation to Climate Change*. In search of synergies. Bogor, Indonesia, CIFOR. p 57-70.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 436p.
- Santoso, H.; Idinoba, M. and Impach, P. 2008. Climate scenarios: what we need to know and how to generate them. CIFOR. Bogos, Indonesia. 27p.
- Scholze, M; Knorr, W; Arnell, NW; Prentice, IC. 2006. A climate-change risk analysis for world ecosystems. *PNAS* 103;13116-13120
- Segura, M.; Kanninen, M. 2002. Inventarios para estimar carbono en ecosistemas forestales tropicales. En *Inventarios forestales para bosques latifoliados en América Latina*. Turrialba, Costa Rica, Serie Técnica, Manual Técnico No. 50, CATIE: p 202-212.

Seppälä, R (ed); Buck, A (ed) y Katila, P. 2009. Policy brief: making forests fit for climate change: a global view of climate-change impacts on forests and people and options for adaptation. Ministry for foreign affairs of Finland. Helsinki, Finlandia. 39 p.

Sesnie, S.E; Finegan, B; Gessler, P.E. y Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. *Biotropica* 41: 16 – 26.

Smith, J.B. and Hulme, M. 1998 Climate change scenarios. *In*: Feenstra, J.F., Burton, I. Smith, J.B. and Tol, R.S.J. (eds.) UNEP handbook on methods for climate change impact assessment and adaptation studies, 3-1–3-40. United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya and Institute for Environmental Studies, Amsterdam.

Sommer, J.H; Kreft, H; Kier, G; Jetz, W; Mutke, J. y Barthlott, W. 2010. Projected impacts of climate change on regional capacities for global plant species richness. *Proc. R. Soc. B* 277: 2271 – 2280.

Ter Steege, H.; Pitman, N.; Sabatier, D., Castellanos, H.; van der Hout, P.; Daly, D.; Silveira, M.; Phillips, O.; Vasquez, R.; van Andel, T.; Duivenvoorden, J.; de Oliveira, AA.; Ek, R.; Lilwah, R.; Thomas, R.; van Essen, J.; Baider, C.; Maas, P.; Mori, S.; Terborgh, J.; Núñez-Vargas, P.; Mogollón, H. and Morawetz, W. 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.

UNFCCC (United Nations Framework Convention on Climate Change) 1992. Convención marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (en línea). Consultado 12 jun. 2009. Disponible en <http://unfccc.int/resource/docs/convkp/convsp.pdf>