CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

Los efectos de intervenciones forestales y la variabilidad climática sobre la dinámica a largo plazo de bosques tropicales en el noreste de Costa Rica

por:

Paúl Alexander Eguiguren Velepucha

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado como requisito para optar por el grado de
Magister Scientiae en Manejo y conservación de bosques tropicales y biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2013

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa 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.
Codirector de tesis

Miguel Cifuentes, Ph.D.
Codirector de tesis

Pablo Imbach, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

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

Paúl Alexander Eguiguren Velepucha
Candidato

I. ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente investigación abarco el análisis de la recuperación del boque húmedo tropical bajo diferentes intensidades de manejo forestal sostenible, a través del entendimiento de la dinámica. Además se observó la relación entre las variables de crecimiento con respecto a las variables climáticas de los últimos 20 años.

El documento de tesis incluye una lista de unidades, abreviaturas y siglas. La estructura de los artículos se basan en el formato de la revista *Forest* (artículo 1) y *Forest Ecology and Management* (artículo 2). El documento de tesis contiene las siguientes partes:

1. Introducción general, una síntesis referencial de los aspectos más relevantes del conocimiento actual del tema y los resultados más importantes de la presente investigación.
2. Artículo 1 trata el análisis del comportamiento de la dinámica y estructura del bosque muy húmedo tropical, luego de ser sometido a diferentes intensidades de manejo forestal sostenible.
3. Artículo 2 observó la relación que tiene el crecimiento de los árboles con respecto a variables climáticas.
4. Capítulo de la Especialización en Prácticas del Desarrollo en el cual se menciona un breve análisis de las implicaciones de los resultados de la tesis para el desarrollo.

II. DEDICATORIA

A mi esposa Tatiana por ser la persona que me impulsa a luchar y alcanzar cada una de mis metas. Con tu amor incondicional siempre me estimulaste a seguir adelante y romper todas las barreras que se me presentan.

A mis padres Darío (†) y Betty por ser siempre un ejemplo de vida. Siempre me guiaron en cada uno de mis pasos. Nunca te apartas de mi mente ni un segundo, me hubiera gustado que vieras la cristalización de este logro.

A mis hermanos Fabricio y Jamil que aun en la distancia siempre han estado conmigo con sus oportunos consejos y ánimos.

III. AGRADECIMIENTO

A la Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT), por el apoyo financiero a través del programa de becas.

A Bryan Finegan y Miguel Cifuentes gracias por todo su apoyo, entusiasmo y el tiempo que me brindaron durante la ejecución de la investigación. Gracias por sus comentarios, lecciones y confianza.

A Fernando Casanoves y Pablo Imbach por su tiempo y mantener siempre abiertas las puertas de sus oficinas, sus oportunos comentarios y recomendaciones fueron muy valiosos para el desarrollo de esta investigación.

A Vicente Herrera y Edwin Pereira, por la colaboración en la fase de campo. A Hugo Brenes, por su predisposición y el apoyo en la interpretación de las bases de datos.

Finalmente gracias a todas las personas que de una u otra manera contribuyeron a este logro profesional.

IV. CONTENIDO

I. ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS III
II. DEDICATORIA IV
III. AGRADECIMIENTO V
IV. CONTENIDO VI
V. ÍNDICE DE CUADROS VIII
VI. ÍNDICE DE FIGURAS IX
VII. LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS Y UNIDADES XI
VIII. RESUMEN XII
IX. SUMARY XIII
1. INTRODUCCIÓN GENERAL 1
1.1. OBJETIVOS DEL ESTUDIO 3
1.2. HIPÓTESIS DEL ESTUDIO 3
1.3. SÍNTESIS REFERENCIAL 3
1.3.1. Bosques húmedos tropicales 3
1.3.2. Manejo Forestal Sostenible (MFS) 4
1.3.3. Cambio climático, su variabilidad y el manejo forestal 6
1.3.4. Resultados más relevantes de la investigación 8
1.4. Literatura citada 10
2. ARTÍCULO 1. CAMBIOS A LARGO PLAZO EN LA ESTRUCTURA, BIOMASA Y CARBONO EN BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES DE MESOAMÉRICA BAJO MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE 14
2.1. RESUMEN 14
2.2. ABSTRACT 14
2.3. INTRODUCCIÓN 15
2.4. METODOLOGÍA 16
2.4.1. Área de estudio y diseño experimental 16
2.4.2. Análisis de datos 18
2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN 19
2.5.1. Densidad 19
2.5.2. Mortalidad y reclutamiento 20
2.3.1. Cambios en la estructura 22
2.6. CONCLUSIÓN 27
2.7. LITERATURA CITADA 28
3. ARTÍCULO 2. RESPUESTA EN EL CRECIMIENTO DE LOS BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES BAJO MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE A LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA 32

3.2. RESUMEN 32
3.3. ABSTRACT 32
3.4. INTRODUCCIÓN 33
3.5. METODOLOGÍA 34
3.5.1. Área de estudio y parcelas permanentes 34
3.5.2. Datos climáticos 36
3.5.3. Análisis de Datos 36
3.6. RESULTADOS 40
3.6.1. Comportamiento del crecimiento frente a la temperatura 42
3.6.2. Comportamiento del crecimiento frente a la precipitación 45
3.6.3. Comportamiento del crecimiento frente a días sin lluvia y radiación 50
3.7. DISCUSIÓN 51
3.8. ANEXOS 55
Anexo 1. Correlación de Pearson entre variables climáticas. Periodo 1982– 2011 55
Anexo 2. Recuperación del Bosque luego de la intervención forestal 56
Anexo 3. Grupos de Crecimiento de Tirimbina Primario basado en el crecimiento diamétrico 57
Anexo 4. Grupos de Crecimiento de Corinto Primario basado en el crecimiento diamétrico 61
Anexo 5. Grupos de Crecimiento de Tirimbina Secundario basado en el crecimiento diamétrico 65
4. LITERATURA CITADA 67
5. CAPÍTULO DE LA ESPECIALIZACIÓN EN PRÁCTICA DEL DESARROLLO 71
5.2. ANÁLISIS DE LAS IMPLICACIONES DE LOS RESULTADOS DE LA TESIS PARA EL DESARROLLO 71
5.2. ANÁLISIS DEL POTENCIAL DE LOS RESULTADOS PARA LA FORMACIÓN DE POLÍTICAS 73
5.3. LITERATURA CITADA 74

V. ÍNDICE DE CUADROS

ARTÍCULO 1. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA Y LA DINÁMICA DE LOS BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES BAJO MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE.

Cuadro 1. Detalles del aprovechamiento y tratamientos silviculturales en los sitios de estudio……17
Cuadro 2. Años de medición utilizados para el análisis……18

ARTÍCULO 2. RESPUESTA EN EL CRECIMIENTO DE LOS BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES BAJO MANEJO FORESTAL A LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA

Cuadro 1. Años de medición utilizados para los análisis..... 37
Cuadro 2. Resultados de las regresiones entre la temperatura promedio anual y las variables de crecimiento..... 43
Cuadro 3. Resultados de la regresión entre la temperatura máxima y las variables de crecimiento..... 44
Cuadro 4. Resultados de la regresión entre la temperatura mínima y las variables de crecimiento..... 44
Cuadro 5. Resultados de la regresión entre la precipitación anual y las variables de crecimiento 45
Cuadro 6. Resultados de la regresión entre la precipitación i cuatrimestre y las variables de crecimiento..... 46
Cuadro 7. Resultados de la regresión entre la precipitación I trimestre y las variables de crecimiento..... 47
Cuadro 8. Resultados de la regresión entre la precipitación II trimestre y las variables de crecimiento..... 48
Cuadro 9. Resultados de la regresión entre la precipitación III trimestre y las variables de crecimiento..... 49
Cuadro 10. Resultados de la regresión entre la precipitación IV trimestre y las variables de crecimiento..... 49
Cuadro 11. Resultados de la regresión entre la días sin lluvia y las variables de crecimiento 50
Cuadro 12. Resultados de la regresión entre radiación y las variables de crecimiento 51

VI. ÍNDICE DE FIGURAS

ARTÍCULO 1. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA Y LA DINÁMICA DE LOS BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES BAJO MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE.

Figura 1. Número de Individuos por hectárea de los bosques primarios y secundarios. Barras con letra distinta son estadísticamente diferentes con un P<0.05 (LSD Fisher)……20
Figura 2. Tasa de mortalidad exponencial y tasa de reclutamiento para cada uno de los bosques primarios y secundarios. Barras con letra distinta son estadísticamente diferentes con un P<0.05 (LSD Fisher). ……22
Figura 3. Área Basal Total (m2), Biomasa Total (t/ha) y Carbono (t/ha) de los Sitios Corinto Primario, Tirimbina Primario y Tirimbina Secundario. Letra distinta son estadísticamente diferentes con un P<0.05 (LSD Fisher)…….23
Figura 4. Área Basal Total (m2), Biomasa Total (t/ha) y Carbono (t/ha) por clase diamétrica de los Sitios Corinto Primario, Tirimbina Primario y Tirimbina Secundario. Letra distinta son estadísticamente diferentes con un P<0.05 (DGC)……26

ARTÍCULO 2. RESPUESTA EN EL CRECIMIENTO DE LOS BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES BAJO MANEJO FORESTAL A LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA

Figura 1. Regresiones lineales entre variables climáticas y el tiempo. Temperatura promedio (R^2 = 0.15; *p* = 0.09). Temperatura máxima (R^2 = 0.16; *p* = 0.0284). Temperatura mínima (R^2 = 0.33; *p* = 0.0008). Precipitación anual (R^2 = 0.20; *p* = 0.014). Precipitación I Cuatrimestre (R^2 = 0.41; *p* = 0.0001). Precipitación I Trimestre (R^2 = 0.29; *p* = 0.0023). Precipitación II trimestre (R^2 = 0.13; *p* = 0.0518). Radiación (R^2 = 0.24; *p* = 0.0265). 40
Figura 2. Ejemplo de patrones de temperatura promedio anual, temperatura promedio mínima anual con respecto a variables de crecimiento como el AGR (Residuo AGR/Área Basal)..... 41
Figura 3. Ejemplo de patrones de precipitación anual (mm), con respecto a variables de crecimiento como el AGR (Residuo AGR/Área Basal) 42
Figura 4. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa inicial versus la temperatura promedio anual..... 43
Figura 5. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial versus la temperatura máxima. 44
Figura 6. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa inicial versus la temperatura mínima. 45
Figura 7.Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa inicial versus la precipitación anual 45
Figura 8. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial versus la precipitación I cuatrimestre 46
Figura 9. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial versus la precipitación I trimestre..... 47
Figura 10. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial versus la precipitación II trimestre 48
Figura 11. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa total inicial versus la precipitación III trimestre..... 49
Figura 12. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa total inicial versus la precipitación IV trimestre 50

Figura 13. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa inicial versus días sin lluvia 50
Figura 14. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa total inicial versus radiación 51

VII. LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS Y UNIDADES

AIC	:	Criterio de Akaike
ANOVA	:	Análisis de Varianza
AGR	:	Incremento Diamétrico Absoluto
AGR G	:	Incremento en Área Basal Absoluto
BIC	:	Criterio Bayesiano
bmh-T	:	Bosque muy húmedo tropical
BM	:	Banco Mundial
CATIE	:	Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
DAP	:	Diámetro a la altura del pecho
ENSO	:	El Niño Southern Oscillation
FAO	:	Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura
G	:	Área Basal
IPCC	:	Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático
ITTO	:	Organización Internacional de las Maderas Tropicales
MANOVA	:	Análisis de Varianza Multivariado
MFS	:	Manejo Forestal Sostenible
NOAA	:	National Oceanic and Atmospheric Administration
RGR	:	Incremento Diamétrico Relativo
RGR G	:	Incremento en Área Basal Relativo
SOI	:	Southern Oscillation Index
SPL	:	Sea Level Pressure
t/ha	:	Toneladas por Hectárea
Δ AGB	:	Incremento de Biomasa Absoluto
Δ	:	Incremento

VIII. RESUMEN

Los bosques muy húmedos tropicales (bmh-T) son ecosistemas muy importantes debido a su alta riqueza, biodiversidad y provisión de servicios ecosistémicos. Sin embargo son ecosistemas frágiles que se encuentran bajo continuas presiones debido a la deforestación, la degradación y el avance de la frontera agrícola. El manejo forestal sostenible (MFS) permite el uso y conservación de los recursos forestales. Además contribuye a mantener la producción continua de madera y de servicios ecosistémicos deseados. Dentro del MFS en las últimas décadas se han desarrollado técnicas que disminuyan la degradación del bosque durante la intervención forestal. Técnicas como el aprovechamiento de impacto reducido (AIR), permiten reducir el impacto y la degradación del bosque durante la actividad forestal. El MFS en la actualidad se basa en la hipótesis que el clima no cambiara durante el proceso de recuperación luego de la intervención forestal. El cambio climático en el futuro provocará cambios en la temperatura (promedio, máxima promedio y mínima promedio) y en las precipitaciones anuales, así como también en otras variables climáticas en diferentes regiones del planeta. El cambio climático sumado a la presión humana desencadenara en cambios de la densidad, mortalidad, crecimiento, funcionalidad, composición florística y los servicios ecosistémicos de los cuales los seres humanos dependen. Según escenarios de cambio climático en América Central se espera un aumento de 2 a 3 °C en temperatura promedio para fines del presente siglo, mientras que la precipitación anual no presenta una tendencia clara de su comportamiento futuro.

La presente investigación se desarrolló en la región del Atlántico Norte de Costa Rica, en donde se ha ejecutado el monitoreo durante los últimos 22 años de 18 parcelas de 1ha, de estas 15 pertenecen a bosque primario y 3 a bosque secundario. Las parcelas de bosque primario fueron sometidas a técnicas adecuadas para el manejo forestal, como el aprovechamiento de impacto reducido y el uso de una intensidad moderada. Disminuyendo la perturbación de los bosques producto de la intervención forestal. Uno de los objetivos del estudio fue analizar la recuperación y el comportamiento de la dinámica y la estructura en las pasadas dos décadas del bosque bajo diferentes intensidades de manejo forestal. Se esperaba que la intensidad del manejo forestal afecte a la dinámica del bosque. La tasa anual de mortalidad no mostró ningún cambio significativo pese a la influencia del aprovechamiento con los tratamientos silviculturales. En contraste la tasa anual de reclutamiento fue más alta en las parcelas con mayores intensidades de intervención forestal. En cuanto a las variables estructurales en las parcelas testigo (sin intervención o con baja intensidad de aprovechamiento) siempre fueron superiores el área basal (G), biomasa (AGB) y carbono (C). Por otro lado, también se observó la relación que existe entre las variables de crecimiento de los bmh-T de Costa Rica, frente a variables climáticas (temperatura promedio anual, precipitación anual, entre otras). Los resultados demuestran una correlación negativa entre el crecimiento (diamétrico, área basal y biomasa) con el aumento de la temperatura promedio anual y la temperatura máxima y mínima anual. También existió una relación negativa entre el crecimiento con el aumento de la precipitación anual. Finalmente hay una correlación positiva entre el crecimiento y la variable de radiación anual. Estos resultados tienen una gran relevancia, debido a que muchas de las

tendencias encontradas a lo largo de los trópicos, han sido evaluadas dentro de bosques sin intervención forestal. El entender la relación del clima con respecto a variables de crecimiento en bosques manejados es importante, pues permitirá integrar en el futuro estas tendencias a un mejor manejo de los recursos. Por este motivo primero es necesario conocer cuál es el comportamiento de los ecosistemas frente a las variaciones climáticas pasadas.

IX. SUMARY

Tropical rain forests are very important ecosystems due to their high richness, biodiversity and ecosystem service. However they are fragile ecosystems that are under continuous pressure because of deforestation, degradation and increment of the agricultural frontier. Sustainable forest management (SFM) allows the use and conservation of forest resources as well as to maintain continuous production of timber and desired ecosystem services. The SFM in recent decades have developed techniques that reduce forest degradation in forestry intervention. Techniques such as reduced impact logging (RIL), can reduce the impact and forest degradation. The SFM is currently based on the assumption that the climate does not change during the recovery process after forestry intervention. Climate change in the future will lead to changes in temperature (annual mean, minimum and maximum temperatures) and annual rainfall, as well as other climate variables in different world regions. Climate change and the human pressure will provoke a change in density, mortality, recruitment, growth, species composition and ecosystem services on which humans depend. According to climate change scenarios in Central America is expected to increase by 2 - 3 °C by the end of this century, while precipitation does not show a clear trend of future behavior.

The present study take place in the North Atlantic region of Costa Rica, where a network of 18 plots of 1 ha, has been implemented for the past 22 years, 15 plots belong to old growth forest and 3 plots to a second growth forest. Old growth forest plots were logged by adequate techniques of SFM, such as reduced impact logging and the use of a moderate intensity forest management, reducing forest disturbance forest product intervention. One of the objectives the study was to analyze the recovery and the behavior of the dynamics and structure in the past two decades of the forest under different intensities of management. It was expected that the intensity of forest management affects forest dynamics. The annual mortality rate showed no significant change despite the influence of land use with silvicultural treatments. In contrast, the annual recruitment rate was much higher in the plots with higher intensities of forest intervention. The structural variables in the control plots (without intervention or low intensity of use) were always higher in the basal area (G), biomass (AGB) and carbon (C). On the other hand we also observed the relationship between tree growth in logged and silviculturally treated natural tropical forests in Costa Rica, and variability and change in temperature, precipitation and solar radiation. The results show a negative correlation between growth (DBH, basal area and biomass) with increasing mean annual temperature and annual maximum and minimum temperature. There was also a negative relationship between growths with increasing annual precipitation. Finally there is a positive correlation between growth and the variable annual radiation. These results are highly relevant, because many of the trends found

throughout the tropics, have been evaluated in forests without forestry intervention. Understanding the relationship of climate variables with respect to growth in managed forests is important because it will integrate in the future these trends to better forest management. For this reason we first need to know how is the behavior of ecosystems to past climate variations.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques tropicales son uno de los ecosistemas más importantes del planeta, en América Latina y el Caribe se localizan el 22% (891 millones de hectáreas) (FAO 2011). En Costa Rica los bosques naturales comprenden alrededor de 2.6 millones de hectáreas (46% del territorio nacional) (FAO 2010). Alrededor de 700000 hectáreas corresponden al bosque muy húmedo tropical (bmh-T) (SINAC 2007). El bmh-T es una de las zonas de vida de mayor relevancia, debido a su alta riqueza y diversidad (Delgado *et al.* 1997). Pese a su importancia estos ecosistemas son constantemente amenazados por la degradación y el avance de la frontera agrícola. Esto ha desencadenado en altas tasas de deforestación (Gunter *et al.* 2011). Por este motivo su manejo y conservación es de vital importancia, pues en ellos se desarrollan servicios ecosistémicos vitales para las comunidades.

El manejo forestal sostenible (MFS) permite ejecutar una gestión adecuada de los recursos forestales manteniendo la producción continua de bienes y servicios (ITTO 2004), así como también su biodiversidad y capacidad de regeneración (Larsen 1996; Montagnini y Jordan 2005). Las técnicas de aprovechamiento de impacto reducido han contribuido a que exista menos disturbios en el bosque comparados con la intervención forestal tradicional (Montagnini y Jordan 2005; Sist y Nascimiento 2006). Sin embargo, el aprovechamiento dentro de los bosques constituye una perturbación, lo cual afecta principalmente su composición, estructura, funcionalidad y biodiversidad.

Las acciones del MFS que se aplican en la actualidad tendrán un efecto en el futuro, pudiendo contribuir a que los ecosistemas boscosos se adapten ante un clima cambiante. Las actividades forestales podrían mejorar las condiciones de luz, disponibilidad de agua y de nutrientes, eliminando la competencia de individuos enfermos dentro del ecosistema (Spittlehouse y Stewart 2003). El equilibro de la dinámica y los cambios estructurales permiten la diversidad del ecosistema, así como también su estabilidad. Procesos como el crecimiento, regeneración, mortalidad y reclutamiento, son los principales actores de cambios temporales dentro de los ecosistemas forestales. Los bosques que han sido sometidos a MFS aumentan su dinámica, sobre todo dentro del periodo de recuperación del bosque luego de la intervención forestal. Es importante conocer cómo los cambios en el crecimiento en los bosques bajo este tipo de intervención se relacionan con las variaciones climáticas (Taylor *et al.* 1997). Los escenarios futuros de cambio climático sugieren un aumento en la temperatura y altas variaciones en la precipitación (IPCC 2002; Aguilar *et al.* 2005), que podrían generar cambios drásticos en el crecimiento, mortalidad y estructura de los bosques (Clark y Clark 2010).

El manejo y conservación de los bosques tropicales en el contexto de cambio climático se ha centrado más en la mitigación que en analizar cuál podría ser el efecto del clima sobre la dinámica de los bosques y si el MFS podría disminuir dicho efecto. Costa Rica es una de las zonas donde se esperan mayores impactos del cambio climático, debido a un posible incremento entre 1 y 3 °C en la temperatura media anual y un aumento en la precipitación anual de hasta un 10% para la región atlántica de Costa Rica (IPCC 2013) La variabilidad climática y

el cambio climático podrían incidir de forma negativa sobre el bmh-T a través de la reducción de su productividad, la disminución en el crecimiento anual de las especies y su impacto en servicios ecosistémicos como la de regulación de clima (captura del carbono) y aprovisionamiento de productos de la madera (Feeley *et al.* 2007; Clark *et al.* 2010).

Para poder entender el comportamiento de los bosques bajo MFS es necesario tener observaciones a largo plazo, que permitan conocer las tendencias, fluctuaciones e impactos por causas externas al sistema ecológico. El monitoreo posee importante información sobre la evolución de la dinámica y variables estructurales, así como también del rango histórico de la variabilidad de los ecosistemas forestales (Gimmi *et al.* 2009). El estudio de los bosques que han sido sometidos a diferentes tratamientos silviculturales, sus cambios en la dinámica y estructura lo a lo largo del tiempo y la relación del crecimiento con variables climáticas podrían en el futuro servir como insumos para un mejor manejo forestal.

El bmh-T de Costa Rica es uno de los ecosistemas más biodiversos del planeta. La gran riqueza, diversidad, y la compleja estructura con la que cuenta es una de las principales razones por las que su conservación, manejo y estudio es prioridad (Delgado *et al.* 1997). Para la presente investigación se han seleccionado los bosques localizados en la región del Atlántico Norte de Costa Rica, en la Reserva Biológica la "*Tirimbina Rain Forest Center*" y de la Finca "Los Laureles de Corinto". Estos sitios fueron sometidos a aprovechamiento y tratamientos silviculturales, y han sido monitoreados por las últimas dos décadas. El seguimiento que se le ha dado a las parcelas es fundamental para analizar el crecimiento y variables estructurales como el área basal, biomasa y carbono dentro de los bmh-T, pues para la visualización de los cambios, su aumento o disminución, se necesitan estudios durante décadas (Ravindranath y Ostwald 2008).

Este estudio busca entender: i) la recuperación y el comportamiento de la dinámica y de la estructura del bmh-T, bajo diferentes intensidades de MFS. ii) Identificar la relación de las variables de crecimiento con respecto a las variables climáticas de los últimos 20 años. Muchos de los estudios ejecutados en las pasadas cuatro décadas (Phillips *et al.* 1998; Baker *et al.* 2004; Feeley *et al.* 2007; Clark y Clark 2010) que evalúan la relación del crecimiento con el clima han sido ejecutados en ecosistemas forestales sin intervención. En contraste con el presente estudio que busca conocer si la relación (crecimiento/clima), se mantiene en ecosistemas que ha sido influenciados por la intervención forestal a través del manejo. Se espera que los resultados contribuyan al conocimiento, sobre el comportamiento de un bosque manejado bajo criterios de sostenibilidad.

1.1. OBJETIVOS DEL ESTUDIO

Objetivo general:

Entender la influencia a lo largo del tiempo del manejo forestal sostenible sobre la dinámica y estructura de los bosques húmedos tropicales; así como también la relación entre su crecimiento y la variabilidad climática regional del Atlántico Norte de Costa Rica

Objetivo específico

Observar los cambios en el tiempo de la dinámica en términos de densidad, mortalidad y reclutamiento del bosque muy húmedo tropical bajo manejo forestal sostenible.

Analizar la influencia de las técnicas de manejo forestal sostenible sobre la recuperación del área basal, biomasa y carbono en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

Identificar la relación a lo largo del tiempo de las variables climáticas con el crecimiento de los bosques muy húmedos tropicales de Costa Rica.

1.2. HIPÓTESIS DEL ESTUDIO

El manejo forestal sostenible aumenta las tasas de reclutamiento y mortalidad en el bosque bajo manejo y los tratamientos silviculturales.

El área basal, biomasa y carbono a lo largo del tiempo son mayores en el bosque testigo que en los bosques bajo aprovechamiento y con tratamientos silviculturales.

Las variables de temperatura en los bosques húmedos tropicales de Costa Rica tienen una correlación negativa sobre el crecimiento

El aumento en la precipitación promedio anual tiene una correlación negativa sobre el crecimiento dentro de los bosques húmedos tropicales.

1.3. SÍNTESIS REFERENCIAL

1.3.1. Bosques húmedos tropicales

A nivel mundial existen alrededor de 4000 millones de hectáreas de bosque; en América Latina y el Caribe se localizan el 22% (891 millones de hectáreas) de los bosques primarios (FAO 2011). Estos ecosistemas poseen una alta riqueza y diversidad, por lo que son zonas donde el manejo forestal y la conservación tienen un papel preponderante (Delgado *et al.* 1997; Louman *et al.* 2001). Poseen una temperatura promedio anual superior a 18 °C y una precipitación anual superior a 1500 mm, por lo que se encuentran en zonas climáticas muy húmedas dentro de los trópicos (Louman *et al.* 2001).

Los bosques muy húmedos tropicales (bmh-T) se caracterizan por tener una alta densidad (más de 300 individuos/ha), la cual está dada por las condiciones ambientales del sitio, el suelo, drenaje, fertilidad y procesos ecológicos (Clark y Clark 2000; Dewalt y Chave 2004; Sabogal *et al.* 2004; Sist y Nascimiento 2006). El área basal de los bmh-T de la región atlántica de Costa Rica es de alrededor 25 m^2/ha, mientras que la biomasa esta entre 180 t/ha y 250 t/ha (Dewalt y Chave 2004). La capacidad del bosque para recuperarse y mantener sus funciones ecológicas depende principalmente de la intensidad de la extracción y del grado del daño provocado por las intervención forestal (Sist y Nascimiento 2006). Su dinámica está caracterizada por la heterogeneidad de las comunidades de árboles dentro del ecosistema. A esto se suma la discontinuidad espacial del ambiente y los disturbios tanto naturales como antrópicos.

La dinámica estudia los cambios estructurales y demográficos, incluyendo su comportamiento durante y después de perturbaciones naturales o antrópicas (Oliver y Larson 1990; Veblen *et al.* 2002). La estabilidad del bosque se mantiene en equilibrio debido a procesos ecológicos como el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento. Estos procesos están relacionados, donde los individuos que mueren son reemplazados por nuevos reclutas (Mostacedo *et al.* 2001; Gourlet-Fleury *et al.* 2004). La mortalidad es la disminución de individuos dentro de la población como resultado de enfermedades, parasitismo, herbivoría, competencia y efectos de estrés ambiental (Kimmins 2004; Lambers *et al.* 2008). La tasa de mortalidad normalmente está entre 0.7% y 2.8% (bosques no intervenidos) (Phillips *et al.* 1994; Gourlet-Fleury *et al.* 2004). El reclutamiento es el proceso de ingreso de nuevos individuos a una población, como resultado de la reproducción sexual o vegetativa. La tasa de reclutamiento está entre 0.7% y 3% (Kimmins 2004).

Dentro de los bmh-T la estructura es dada por una distribución diamétrica en J invertida, en donde hay un gran número de individuos con diámetros pequeños. Su número va en descenso conforme aumenta el diámetro de los individuos (Whitmore 1998). Las características estructurales del bosque pueden de forma indirecta, mostrar las condiciones del ecosistema. Están dadas por el área basal, la altura del dosel, la biomasa y los contenidos de carbono. Estas se encuentran afectadas por la dinámica propia del bosque o por actividades de manejo, ya que el aprovechamiento y la ejecución de los tratamientos silviculturales resultan en reducciones de estas variables (Finegan *et al.* 2004). La estructura horizontal de un bosque contribuye a entender el comportamiento de los individuos y de las especies en una superficie específica. Dicha estructura se evalúa a partir de índices que pueden expresar la ocurrencia de las especies o su importancia ecológica dentro de los ecosistemas de interés (Alvis 2009). Al conocer la estructura se pueden establecer las intervenciones de manejo, el rendimiento (Prodan *et al.* 1997) y comprender cuál es la dinámica de un bosque particular.

1.3.2. Manejo Forestal Sostenible (MFS)

Dentro del manejo forestal la dinámica del bosque es muy importante, porque los tratamientos silviculturales influyen en la composición y la estructura de las poblaciones de

árboles; en consecuencia necesario entender los procesos de regeneración natural, crecimiento, mortalidad y reclutamiento, lo cuales son procesos que permanecen bajo cierto balance, cuando los ecosistemas no son perturbados drásticamente (Louman *et al.* 2001; Mostacedo *et al.* 2001; Parrotta *et al.* 2002; Pariona *et al.* 2003).

La definición del MFS ha cambiado, desde el enfoque puramente biológico o productivo a un concepto más holístico para integrar componentes económicos, ecológicos y sociales a las actividades forestales (Louman y De Camino 2002; Sabogal *et al.* 2004). Esto incluye la madera, los productos forestales no maderables, así como también la conservación de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos (Montagnini y Jordan 2005). El MFS es un proceso de gestión que debe cumplir con objetivos claros en cuanto a la producción continua de bienes y servicios forestales deseados (ITTO 2004), manteniendo la biodiversidad, la capacidad de regeneración y la productividad (Larsen 1996) de los bosques. Las acciones de manejo forestal sostenible deben permitir la satisfacción de las generaciones actuales, permitir el beneficio de las futuras y establecer un balance entre los componentes sociales, económicos y ecológicos asociados a los recursos forestales (Szaroa *et al.* 2000).

Durante las últimas décadas se han diseñado lineamientos de MFS para mitigar el impacto de las actividades forestales dentro de los ecosistemas. Esto ha conducido a la generación de técnicas de aprovechamiento de impacto reducido (Putz *et al.* 2008). Estas consisten en la ejecución de operaciones de extracción planificadas y controladas (construcción de caminos, marcación de árboles, cartográfica de ubicación de los árboles, tala direccionada, entre otras). El objetivo es disminuir el impacto sobre el bosque, el suelo y las fuentes de agua. Se cosecha algunos individuos maduros dentro del bosque, a partir de la dinámica de las poblaciones y de las especies comerciales. Se considera que no debe de aprovecharse más de un tercio del área basal. Y siempre se recomienda poseer inventarios previos a la intervención (Louman *et al.* 2001; Orozco *et al.* 2006; Peña-Claros *et al.* 2008; Putz *et al.* 2008).

En el MFS es muy importante la silvicultura, a través del cual se ejecutan acciones que ayudan a incrementar rendimientos (madera) dentro de los ecosistemas hasta alcanzar un nivel que permita el manejo forestal no deficitario (Lamprecht 1990). En la actualidad el MSF incluye el componente económico y el ecológico. El reto para este siglo es manejar de forma simultánea la madera, biodiversidad, secuestro de carbono, calidad y cantidad de agua (Burger 2009).

En los bmh-T un factor limitante para el crecimiento de los árboles es la luz y la competencia entre los individuos. Debido a esto muchos de los tratamientos silviculturales tienen como objetivo cambiar la estructura para aumentar la intensidad de luz dentro del ecosistema (Mostacedo *et al.* 2001). En este sentido la silvicultura es una intervención al bosque donde se asegura que los productos forestales que se extraen sean remplazados por árboles maderables, por medio de la regeneración natural y adquiriendo un mayor rendimiento del ecosistema. De esta manera se garantiza la continuidad de la producción de la madera y otros servicios ecosistémicos.

El tratamiento silvicultural de liberación (Finegan *et al.* 2004), se enfoca directamente en los árboles que se han seleccionado para una futura cosecha. Consiste en la eliminación de individuos inmaduros que están compitiendo por espacio, luz y nutrientes con los árboles de interés. Por lo general para esta eliminación se seleccionan algunos árboles con diámetros superiores a 10 cm de DAP (Louman *et al.* 2001; Sabogal *et al.* 2004).

1.3.3. Cambio climático, su variabilidad y el manejo forestal

El cambio climático se atribuye directa o indirectamente a las actividades antrópicas que han alterado la composición de la atmosfera mundial y se suma a la variabilidad natural del clima, la misma que ha sido observada durante periodos de tiempo comparables entre sí (IPCC 2001; IPCC 2007; IPCC 2013). Las actividades antrópicas han provocado un incremento en la concentración de los gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera. Los GEI son generados en su gran mayoría por el cambio del uso del suelo, la quema de combustibles fósiles, la deforestación, los incendios forestales, etc. (Chapin *et al.* 2000; IPCC 2007; BM 2009). Esto provoca cambios en las precipitaciones anuales y temperaturas medias promedio del planeta (diurnas, nocturnas y estacionales), así como en la frecuencia e intensidad de ondas de calor (IPCC 2000; Aguilar *et al.* 2005; Bernier y Schoene 2009). Según los escenarios de cambio climático, de manera generalizada para todo el planeta, se prevé un aumento de la temperatura de entre 1 °C y 3 °C en el promedio de la temperatura mundial entre 2090 y 2099 (IPCC 2007).

En las pasadas 5 décadas en Centroamérica se ha observado que la región se está calentando y las temperaturas extremas están cambiando consecuentemente (Aguilar *et al.* 2005; Alexander *et al.* 2006). El porcentaje anual de días y noches cálidas ha incrementado significativamente entre 1.7 y 2.5% por década desde 1961, mientras que los días y noches frías han disminuido a una tasa de 2.2% y 2.4% por década (Aguilar *et al.* 2005). Por otro lado, predicciones para fines de siglo sugieren un aumento entre 2 y 3 °C de temperatura promedio anual como también un aumento de la precipitación de un 10% para región atlántica de Costa Rica (IPCC 2013).

Los cambios predichos por los modelos de circulación general tienen consecuencias biológicas en la fenología, la distribución de especies, la fisiología, la productividad de los bosques. (Hannah *et al.* 2005). Se prevé que los efectos del cambio climático sean mucho más fuertes en la biodiversidad de los trópicos, debido a que muchas especies poseen nichos ecológicos bastantes restringidos (Bush y Hooghiemstra 2005). Es posible que el cambio climático impulse a las especies hacia los polos y hacia elevaciones más altas en latitudes templadas. Sin embargo para las especies tropicales su desplazamiento parece ser más factible hacia mayores altitudes en lugar de cambios latitudinales. Las especies con distribución restringida hacia los extremos altitudinales (páramo y tierras bajas tropicales) serían las más afectadas. Finalmente considerando que la temperatura futura va a ser superior al actual es importante reflexionar que en las tierras bajas no se conoce de especies que puedan repoblar estas zonas en el futuro. Esto podría provocar un desgaste biótico observado en la pérdida neta de las especies en las tierras bajas (Colwell *et al.* 2009).

La variabilidad climática se puede deber a procesos internos naturales del sistema climático o a variaciones en el forzamiento externo natural o antrópico. Incluye variaciones en las condiciones climáticas medias, extremos etc. en escalas temporales y espaciales que se extienden más allá de la manifestación de un fenómeno meteorológico particular (IPCC 2007; IPCC 2013). La variabilidad del clima normalmente se visibiliza con fenómenos que han producido impactos con consecuencias socioeconómicas y ambientales, los que se verían acentuados por el calentamiento global y sus cambios meteorológicos (IPCC 2001).

El cambio climático y su variabilidad climática podrían desencadenar efectos negativos dentro del desarrollo de los bosques tropicales. Por ejemplo, investigaciones ejecutadas en las últimas dos décadas en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, muestran que años muy cálidos pueden provocar una reducción en el crecimiento en los árboles (Clark y Clark 2010). Una tendencia similar ocurre en la isla de Barro Colorado, Panamá, donde se ha observado una disminución de las tasas de crecimiento en 24 - 71% de las especies con madera de densidad mediana (Feeley *et al.* 2007). Además, periodos con bajas precipitaciones son suficientes para reducir la producción de madera. Estas reducciones podrían llegar a resultar en 20% menos de producción de madera en periodos secos en contraste con años más lluviosos (Clark *et al.* 2010). Por otro lado, se espera que el cambio climático también altere las existencias de carbono dentro de los bosques tropicales y contribuya a aumentar aún más los niveles atmosféricos de CO_2 (Raich *et al.* 2006). La disminución de las existencias de carbono dentro de las comunidades vegetales se encuentra determinado y expresado por el nivel de sequía que puede existir en una región (Bush y Hooghiemstra 2005).

La relación entre el cambio climático y los bosques tropicales principalmente ha estado ligada a la mitigación del fenómeno (Spittlehouse y Stewart 2003; Guariguata *et al.* 2008). Los bosques juegan un papel importante, pues aquellos protegidos y manejados de forma adecuada y sostenible contribuyen a la captura y almacenamiento de carbono (CCMSS 2010). Estos ecosistemas absorben y mantienen miles de millones de toneladas de CO_2 a nivel mundial, convirtiéndose en componentes importantes dentro del ciclo global del carbono (Canadell y Raupach 2008).

Se estima que el cambio climático en los siguientes 100 años tendrá impactos significativos sobre los ecosistemas boscosos (Spittlehouse y Stewart 2003), sobre todo con consecuencias ecológicas y cambios en su crecimiento (Papadopol 2000). Es necesario enfatizar como el manejo podría influir en la adaptación de los bosques (Spittlehouse y Stewart 2003); contribuyendo a mantener los bienes y servicios ecosistémicos para las comunidades que dependen de ellos (Guariguata *et al.* 2008). Es posible que el uso de técnicas silviculturales para la eliminación de los individuos suprimidos, enfermos, o que no son de interés, mejore la disponibilidad luz, agua y nutrientes (Spittlehouse y Stewart 2003).

La aplicación de técnicas silviculturales como la corta de lianas sería una alternativa para aumentar la resilencia. Estas suprimen el crecimiento de algunos individuos y fomentan la mortalidad de los árboles. El aumento en el crecimiento de las lianas es provocado

aparentemente por el incremento de las concentraciones de CO_2. Esto afecta el equilibrio competitivo entre los árboles, de manera desproporcionada infestando algunas especies y suprimiendo la regeneración (Phillips *et al.* 2002; Guariguata *et al.* 2008).

1.3.4. Resultados más relevantes de la investigación

El presente estudio se realizó en los bmh-T de la región del Atlántico Norte de Costa Rica, en donde se desarrollan monitoreos continuos de experimentos silviculturales bajo técnicas de aprovechamiento de impacto reducido. Esta investigación a largo plazo se inició a finales de la década de los ochentas y monitorea 18 parcelas de 1 ha. En la Reserva Biológica La Tirimbina (en adelante, "Tirimbina Primario") se localizan 6 parcelas, en la Finca "Los Laureles de Corinto" (en adelante, "Corinto Primario") existen 9 parcelas y en los bosques secundarios se instalaron 3 parcelas (en adelante "Tirimbina Secundario").

- **Dinámica**

La densidad observada a lo largo de las ultimas 2 décadas en el bosque de Corinto Primario es en promedio de 326 y 418 individuos/ha. En Tirimbina Primario existen en promedio entre 299 y 472 individuos/ha. Los cambios en el número de individuos dentro y entre tratamientos no son estadísticamente diferentes y coinciden con valores de bmh-T sin intervención forestal. Las técnicas de aprovechamiento de impacto reducido aplicadas no influyen negativamente dentro del comportamiento de la densidad a largo plazo. Se observó que incluso que la media de las parcelas bajo aprovechamiento con el tratamiento de liberación, el tratamiento de mayor intensidad, logra recuperarse a niveles pre-intervención luego de alrededor de 15 años. En Tirimbina Secundario se observó una densidad mucho mayor que en los bosques primarios analizados. Los bosques secundarios estudiados pueden llegar hasta más de 700 individuos/ha.

Las tasas de mortalidad anual de Corinto Primario y Tirimbina Primario están entre 1.59 – 3.03% y 1.85 – 2.71%, respectivamente. El ANOVA no mostro diferencias significativas entre la interacción de periodo con tratamientos, lo cual indica que los cambios en la tasa de mortalidad anual entre tratamientos a lo largo del tiempo no son estadísticamente diferentes entre sí. En Tirimbina Secundario la mortalidad anual está entre 1.68 y 3.58%. El reclutamiento anual para Corinto Primario está entre 0.90 – 4.89%, en contraste con Tirimbina Primario que posee una tasa entre 1.82 y 6.44%. En Tirimbina Secundario la tasa de reclutamiento anual está entre 1.14 – 4.21%.

El reclutamiento más alto se observó en el tratamiento de aprovechamiento con liberación para el periodo 1996 – 2000 en Corinto Primario y para 1994 – 1998 en Tirimbina Primario. Este incremento está relacionado con una mayor apertura en el dosel y generación de claros asociados a este tratamiento, permitiendo el establecimiento de especies heliófilas.

- **Estructura del bosque**

Después de la intervención forestal se redujeron entre el 10 y 30% del área basal (G), la biomasa (AGB) y el carbono (C). Este efecto del tratamiento no se mantiene más allá de 6 años después la intervención, iniciando luego la recuperación del bosque, la cual llega a tener valores similares al bosque testigo. En Corinto Primario la recuperación toma alrededor de 15 años luego del aprovechamiento y el aprovechamiento con liberación. En Tirimbina Primario se demostró que al hacer un aprovechamiento y la aplicación de un tratamiento silvicultural, la recuperación del G, AGB y C se da luego de aproximadamente 18 años. Finalmente, Tirimbina Secundario, tuvo un comportamiento propio de su estado de sucesión, dos de sus parcelas mostraron un aumento constante en G, AGB y C luego de su abandono.

En la última medición de Corinto Primario (2010) las parcelas sin intervención forestal (bosque testigo de Corinto Primario) obtuvieron una media de G de 29 m^2/ha y una AGB 233 t/ha (C = 116.5 t/ha), aquellas con intervención forestal de aprovechamiento o aprovechamiento con un tratamiento silvicultural, poseen un G de 26 m^2/ha y una AGB entre 196 y 200 t/ha respectivamente (C = 100 t/ha aprox.). En Tirimbina Primario la media de G de las parcelas bajo aprovechamiento para su última medición (2011) fue de 24 m^2/ha, mientras que su AGB es de 180 t/ha (90 t/ha de carbono). Las parcelas de aprovechamiento más un tratamiento silvicultural tuvieron un G de 21 m^2/ha y una AGB de 154 t/ha (C = 77 t/ha). En el caso de Tirimbina Secundario, para el 2012, la parcela denominada Manu posee un G de 23 m^2/ha, en tanto que Botarrama y Aceituno tienen 32 m^2/ha y 31m^2/ha respectivamente, en donde se observa una tendencia de aumento que se mantiene más allá de los 40 años de abandono.

En Corinto Primario la clase diamétrica de >= 60 cm representa el 4% de todos los individuos y contiene aproximadamente entre el 25 y 35% del G y AGB del bosque por hectárea. En Tirimbina Primario, por otro lado, el porcentaje de individuos >= 60 cm está entre 1 y 3% y representan entre el 14 y 35% del G y AGB del bosque por hectárea. Por el contrario, el comportamiento de Tirimbina Secundario es diferente: existe una mayor acumulación de G, AGB y C en las clases diamétricas < 39 cm, representando entre 50 y 80% de la biomasa y carbono, respectivamente. En estas clases diamétricas es donde existió un mayor número de individuos, representando entre el 80 y 90% de los individuos en una hectárea.

- **Crecimiento y clima**

Las variables climáticas temperatura promedio anual, temperatura máxima y mínima promedio anual, precipitación anual, precipitación del I cuatrimestre, precipitación del I trimestre y precipitación II trimestre muestran un aumento significativo para el periodo 1982 - 2011. Mientras que la radiación anual disminuyo en las pasadas dos décadas.

El aumento de las temperaturas promedio anual, máxima y mínima promedio anual, tuvo una correlación negativa con el crecimiento (diamétrico, área basal y biomasa) en todos los sitios analizados (Tirimbina Primario, Corinto Primario y Tirimbina Secundario). Es decir, conforme se incrementaron las variables de temperatura disminuyó el crecimiento de los árboles. Las variables de precipitación también mostraron una relación negativa sobre el crecimiento de los árboles y sobre los diferentes grupos de crecimiento. Esta reducción en el crecimiento podría explicarse por un exceso en la disponibilidad de agua o a una disminución en la radiación solar, debida a un aumento en la nubosidad asociada con la mayor precipitación.

En contraste, la radiación anual tuvo un efecto positivo en Corinto Primario, es decir a mayor radiación, se produce un aumento en el crecimiento. Esta tendencia también se observó en Corinto Secundario pero con el indicador de días sin lluvia: cuando hubo un mayor número de días sin lluvia se dio un aumento en el crecimiento del bosque.

Sin bien para el presente estudio en Tirimbina Primario, Corinto Primario y Tirimbina Secundario existe una tendencia de reducción de crecimiento a mayores temperaturas y precipitaciones, esta correlación negativa a parecer no provoca una reducción en los valores totales de área basal o biomasa de cada uno de los sitios analizados. Es posible que la influencia del clima sea todavía baja, lo que permite que exista una recuperación del bosque luego de la intervención forestal.

1.4. Literatura citada

Aguilar, E.; Peterson, T.C.; Ramırez Obando, P.; Frutos, R.; Retana, J.A.; Solera, M.; Soley, J.; Gonzalez, I.; Araujo, R.M.; Santos, A.R.; Valle, V.E.; Brunet, M.; Aguilar, L.; Alvarez, L.; Bautista, M.; Castañon, C.; Herrera, L.; Ruano, E.; Sinay, J.J.; Sanchez, E.; Hernandez Oviedo, G.I.; Obed, F.; Salgado, J.E.; Vazquez, J.L.; Baca, M.; Gutierrez, M.; Centella, C.; Espinosa, J.; Martınez, D.; Olmedo, B.; Ojeda Espinoza, C.E.; Nuñez, R.; Haylock, M.; Benavides, H.; Mayorga, R. 2005. Changes in precipitation and temperature extremes in Central America and northern South America, 1961–2003 Journal of Geophysical Research 110: 15.

Alexander, L.; Zhang, X.; Peterson, J.; Caesar, J.; B;, G.; Klein, A.; Haylock, M.; Trewin, B.; Rahimzadeh, F.; Tagipour, A.; Rupa, K.; Revadekar, J.; Griffiths, G.; Vincent, L.; Stephenson, D.; Burn, J.; Aguilar, E.; Brunet, M.; Taylor, M.; New, M.; Zhai, P.; Rusticucci, M.; Vazquez-Aguirre, L. 2006. Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation Journal of Geophysical Research 111: 1 - 22.

Alvis, J. 2009. Análisis estructural de un bosque natural localizado en zona rural del municipio de popayan Facultad de Ciencias Agropecuarias. Grupo de Investigación TULL. 7: 8.

Baker, T.; Phillips, O.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arrollo, L.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Higuchi, N.; Killeen, T.; Laurance, S.; Laurance, W.; Lewis, S.; Monteagudo, A.; Neill, D.; Núñez Vargas, P.; Pitman, N.; Silva, N.; Vásquez - Martinez, R. 2004. Increasing biomass in Amazonian forest plots Philolosophical Tranasctions of The Royal Society (359): 353 – 365.

Bernier, P.; Schoene, D. 2009. La adaptacion de los bosques y su ordenación al cambio cliamtico: una vision de conjunto Unasylva 60: p. 231 - 232.

BM. 2009. Desarrollo con menos carbono. Respuestas latinoamericanas al desafío del cambio climático Agusto, T.; Fajnzylber, P.; John, N. eds. Washington DC; USA, Banco Mundial

Burger, J. 2009. Management effects on growth, production and sustainability of managed forest ecosystems: Past trends and future directions Forest Ecology and Management 258: 2335 – 2346.

Bush, M.; Hooghiemstra, H. 2005. Tropicla biotic responses to climate change *In* Lovejoy, T.; Lee, H. eds. 2005. Climate change and biodiversity Michigan, USA, Yale University p. 418.

Canadell, J.; Raupach, M. 2008. Managing Forests for Climate Change Mitigation Science 320: 1456 - 1457

CCMSS, C.C.M.p.l.s. 2010. El manejo forestal sostenible como una estrategia de combate al cambio climatico: las comunidades nos muestran el cambio Mexico

Clark, D.; Clark, D. 2010. Assessing Tropical Forests' Climatic Sensitivities with Long-term Data Biotropica 1-10: p. 10.

Clark, D.; Clark, D.; Oberbauerz, S. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO2 Global Change Biology 16: 747 – 759.

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

Colwell, R.; Brehm, G.; Cardelús, C.; Gilman, A.; Longino, J. 2009. Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics Science 322: 258 - 261.

Chapin, F.; Zavaleta, S.; Eviner, V.; Naylor, R.; Vitousek, P.; Reynolds, H.; Hooper, D.; Lavorel, S.; Sala, O.; Hobbie, S.; Mack, M.; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity Nature 405: 234 - 242.

Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noroeste de Costa Rica. Cambios en la riqueza y composición de la vegetación Unidad de Manejo de Bosques.. Collección de Manejo Diversificado de Bosques Naturales. CATIE 43.

DeWalt, S.; Chave, J. 2004. Structure and Biomass of Four Lowland Neotropical Forests Biotropica 36(1): 7 - 19.

FAO. 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010 Informe principal, (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación)

_____. 2011. Situación de los bosques del mundo. Roma, Ita. , (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación)

Feeley, K.; Wright, J.; Supardi, N.; Rahman, A.; Davie, S. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees Ecology Letters 10: 461 – 469.

Finegan, B.; Hayes, J.; Delgado, D.; Gretzinger, S. 2004. Monitoreo ecológico del manejo forestal en el trópico húmedo: Una guía para operadores forestales y certificadores con énfasis en Bosques de Alto Valor para la Conservación Centroamerica

Gimmi, U.; Wolf, A.; Bürgi, M.; Scherstjanoi, M.; Bugmann, H. 2009 Quantifying disturbance effects on vegetation carbon pools in mountain forests based on historical data Reg Environ Change 9: 121 - 130

Gourlet-Fleury, S.; Favrichon, V.; Schmitt, L.; Petronelli, P. 2004. Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. *In*. 2004. Ecology and management of a neotropical rainforest. p. 254 - 278.

Guariguata, M.; Cornelius, J.; Locatelli, B.; Forner, C.; Sánchez-Azofeifa, A. 2008. Mitigation needs adaptation: Tropical forestry and climate change Mitig Adapt Strateg Glob Change 13: 793 – 808.

Gunter, S.; Weber, M.; Stimm, B.; Mosand, R.; (edit). 2011. Silviculture in the Tropics,

Hannah, L.; Lovejoy, T.; Schneider, S. 2005. Biodiversity and climate change in context. *In* Lovejoy, T.; Hannah, L. eds. 2005. Climate change and biodiversity Michigan, USA, Yale University. p. 418.

IPCC. 2000. Impactos Regionales del cambio climático: evaluación de la vulnerabilidad. America Latina Climático, G.I.d.E.S.e.C. ed., p. 53 p.

_____. 2001. Cambio climático 2001. Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Parte de la contribución del Grupo de trabajo II al Tercer Informe de Evaluación Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático Ginebra, Sui., Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. 93 p. p.

_____. 2002. Cambio Climático y Biodiversidad. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático Change, I.P.o.C. ed., 89 p. p.

_____. 2007. Cambio climático 2007: Informe de sintesis Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático Ginebra, Su,

_____. 2013. IPCC 5th Assessment Report "Climate Change 2013: The Physical Science Basis" First Draft Change, I.P.o.C. ed. Stockholm, Su. ,

ITTO. 2004. Sustainable forest management International Tropical Timber Organization (ITTO). Consultado el 25 de sep. del 2012. Disponible en http://www.itto.int/sustainable_forest_management/

Kimmins, J. 2004. Forest Ecology. A foundation for sustainable forest management and enviromental ethics in forestry. Third edition ed. New Jersey, USA,

Lambers, H.; Chapin, S.; Pons, T. 2008. Plant Physiological Ecology Segunda Edición ed. New York, USA,

Lamprecht, H. 1990. Silviculrura en los Tropicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas - posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Deutsche Gesellschaft für Techishe Zusammenarbeit ed. Berlin, Ale. ,

Larsen, J.B.e. 1996. Sustainable forest management. Contribution from workshop in Dennmark Copenhague, Di. , 101 p.

Louman, B.; Quiros, D.; Nilsson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con enfasis en América Central Turrialba, CR, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Serie Tecnica. Manual Tecnico/ No. 46. 265 p.

Louman, B.; de Camino, R. 2002. Aspectos generales. . *In* Orozco, L. ed. 2002. Planificación del manejo diversificado de bosques latifoliados húmedos tropicales. Turrialba, Cr, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). p. 315.

Montagnini, F.; Jordan, C. 2005. Tropical Forest Ecology. The basis for conservation and management Holanda, 281 p.

Mostacedo, B.; Fredericksen, T.; (edit). 2001. Regeneración y Silvicultura de Bosques Tropicales en Bolivia: 224.

Oliver, C.; larson, B. 1990. Forest stand dynamics New York, USA, 467 p.

Orozco, L.; Brumér, C.; Quiros, D.; (edit). 2006. Aprovechamiento de impacto reducido en bosques latifoliados húmedos tropicales. Manual Técnico N°. 63. Turrialba, CR.,

Papadopol, C. 2000. Impacts of climate warming on forest Ontario: Options for adaptation and mitigation The Forest Chronicle 76: 139 - 149

Pariona, W.; Fredericksen, T.; Licona, J. 2003. Natural regeneration and liberation of timber species in logging gaps in two Bolivian tropical forests Forest Ecology and Management 181(3): 313 - 322.

Parrotta, J.; Francis, J.; Knowles, O. 2002. Harvesting intensity affects forest structure and composition in an upland Amazonian forest Forest Ecology and Management 169: 243 - 255.

Peña-Claros, M.; Fredericksen, T.; Alarcón, A.; Blate, G.; Choque, U.; Leaño, C.; Licona, J.; Mostacedo, B.; Pariona, W.; Villegas, Z.; Putz, F. 2008. Beyond reduced-impact logging: Silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees Forest Ecology and Management 256: 1458 – 1467.

Phillips, O.; Hall, P.; Gentry, A.; Sawyer, S.; Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests Ecology 91: 2805 - 2809.

Phillips, O.; Malhi, Y.; Higuchi, N.; Laurance, W.; Nuñez, P.; Vasquez, R.; Laurance, S.; Ferreira, L.; Stern, M.; Brown, S.; Grace, J. 1998. Change in carbon balance of tropical forest: Evidence for long-term plots Science 282: 439 - 432.

Phillips, O.; Vasquez Martınez, R.; Arroyo, L.; Baker, T.; Killeen, T.; Lewis, S.; Malhi, Y.; Monteagudo Mendoza, A.; Neill, D.; Nuñez Vargas, P.; Alexiades, M.; Ceron, C.; Di Fiore, A.; Erwinkk, T.; Jardim, A.; Palacios, W.; Saldias, M.; Vinceti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests Nature 418: 770 - 774.

Putz, F.; Sist, P.; Fredericksen, T.; Dykstra, D. 2008. Reduced-impact logging: Challenges and opportunities Forest Ecology and Management 256: 1427 – 1433.

Raich, J.; Russel, E.; HKitayama, K.; Parton, W.; Vitousek, P. 2006. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests Ecology 87: 76 - 87.

Ravindranath, N.; Ostwald, M. 2008. Carbon Inventory Methods Handbook for Greenhouse Gas Inventory, Carbon Mitigation and Roundwood Production Projects, Springer 299 p.

Sabogal, C.; Carrera, F.; Colán, V.; Pokorny, B.; Louman, B. 2004. Manual de planificiación y evaluación del manejo forestal operacional en bosques de la amazonia Peruana Lima, Pe. ,

SINAC. 2007. Estrategia para la sostenibilidad de la producción bienes y servicios de bosques y plantaciones forestales en terrenos privados en Costa Rica 2007-2010.

Sist, P.; Nascimiento, F. 2006. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon Forest Ecology and Management 243: 199 – 209.

Spittlehouse, D.; Stewart, R. 2003. Adaptation to climate change in forest management BC Journal of Ecosystems and Management 4: 11.

Szaroa, R.C.; Langora, D.; Yapib, A.M.; Rolf, A.d.B. 2000. Sustainable forest management in the developing world: Science challenges and contributions Landscape and Urban Planning 47: 135 - 142.

Taylor, E.; Taylor, B.; (edit);. 1997. Responding to global climate change in British Columbia and Yukon Vancouver, Ca. , 362 p.

Veblen, T.; Kitzberger, T.; Villalba, R. 2002. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile,

Whitmore, T.C. 1998. Tropical Rain Forests, Oxford University Press.

2. ARTÍCULO 1. CAMBIOS A LARGO PLAZO EN LA ESTRUCTURA, BIOMASA Y CARBONO EN BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES DE MESOAMÉRICA BAJO MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE

2.1. RESUMEN

La aplicación de técnicas apropiadas para el manejo forestal, como el aprovechamiento de impacto reducido y el uso de intensidades moderadas de manejo forestal, reduce los disturbios forestales y puede contribuir a la resilencia del ecosistema y la provisión de servicios ecosistémicos. En este estudio se observó el comportamiento a largo plazo de la estructura y dinámica de tres sitios de bosque muy húmedo tropical en la región del Atlántico Norte de Costa Rica. Los sitios de estudio son parte de una red de parcelas permanentes de 1,0 ha (individuos >= 10 cm dap), monitoreado desde 1990. Dos son bosques primarios (6 parcelas en Tirimbina y 9 parcelas en Corinto) aquí se implementaron experimentos con diferentes intensidades de aprovechamiento y tratamientos silviculturales, y el tercer estudio corresponde a un bosque secundario (3 parcelas en Tirimbina). Los datos se analizaron con modelos lineales mixtos teniendo en cuenta la autocorrelación espacial y temporal. Se observó que después de la intervención, no hubo cambios significativos en la mortalidad y la densidad, lo que sugiere que la intervención bajo intensidades adecuadas no cambia la dinámica del bosque. En contraste, las variables estructurales de área basal (G), biomasa por encima del suelo (AGB) y carbono (C) se redujeron inicialmente por la intervención. Por ejemplo en el sitio de Corinto, la AGB bajo tratamiento silvicultural se redujo en un 15%, y bajo aprovechamiento sólo en un 5 %. Sin embargo después de 15 años de la intervención, todas las variables estructurales mostraron una recuperación igual a sus valores originales. El aprovechamiento 20 años después de la intervención no mostró efectos significativos sobre Tirimbina, a diferencia de la recuperación en Corinto. El tratamiento silvicultural redujo en Tirimbina la AGB y el C y los valores medios eran un 15% más bajo que las parcelas sólo con aprovechamiento. Estos resultados sugieren que el aprovechamiento de mediana intensidad es compatible con el mantenimiento de la AGB y almacenamiento de carbono, la recuperación de las variables estructurales es rápida, incluso después del tratamiento silvícola.

Palabras clave: Mortalidad, Reclutamiento, Área basal, Biomasa, Carbono, Mitigación del Cambio Climático.

2.2. ABSTRACT

The application of appropriate techniques for forest management, such as reduced impact logging and the use of a moderate intensity forest management, reduces forest disturbance and may contribute forest resilience and ecosystem service provision. In this study we determine the long-term behavior of the structure and dynamics of three tropical rainforest sites in the North Atlantic region of Costa Rica. Study sites are part of a network of permanent plots of 1.0 ha (individuals >=10 cm dbh), monitored since 1990. Two are originally old growth forest (6 plots at the Tirimbina site and 9 plots at the Corinto site) in which experiments with different combinations of logging and silviculture were implemented, and the third is a second growth

forest (3 plots at Tirimbina). . Data were analysed with general linear mixed models taking into account spatial and temporal autocorrelation. It was observed that after intervention there were no significant changes for mortality and density, suggesting that intervention under appropriate intensities doesn´t change forest dynamics. In contrast, structural variables basal area (G), above-ground biomass (AGB) and carbon (C) were initially reduced by intervention. For example at the Corinto site, mean AGB under silvicultural treatment was reduced by xx %, though only by yy% under logging only. . By 15 years after intervention, however, all structural variables had recovered to their original values. . Logging showed no significant effect on the stand at the Tirimbina site, though in contrast to the recovery at Corinto, silvicultural treatment reduced AGB and C and mean values were still xx% lower than plots with logging only, 20 years after intervention. These results suggest that medium-intensity logging is compatible with the maintenance of AGB and carbon storage and that at some sites, full recovery if these structural parameters is rapid even after silvicultural treatment.

2.3. INTRODUCCIÓN

América latina y el Caribe es una de las regiones del planeta con los mayores recursos naturales. Esta región poseen el 22% de los bosques primarios del mundo (891 millones de hectáreas) (FAO 2011), siendo el bosque húmedo tropical uno de los ecosistemas más representativos. Los bosques muy húmedos tropicales (bmh-T) se caracterizan por tener una alta riqueza, diversidad y complejidad estructural ya que poseen diferentes formas de vida y estratos en los cuales se desarrollan interacciones entre las especies y el ambiente (Susan 2001). Pese a su importancia los ecosistemas forestales se encuentran amenazados debido a las altas tasas de deforestación, degradación y el avance de la frontera agrícola (Gunter *et al.* 2011). El manejo forestal sostenible (MFS) implementado a intensidades adecuadas permite la recuperación del bosque en umbrales aceptables contribuyendo también a la conservación (Delgado *et al.* 1997; Louman *et al.* 2001) y a los medios de vida de las comunidades. Al igual que los ecosistemas primarios, los bosques secundarios ocupan grandes extensiones en Centro América producto de la reducción del bosque primario y por la presencia de áreas cultivos abandonados debido a prácticas insostenibles (Montagnini y Jordan 2005). Por lo que está incrementando su interés económico y de conservación (Chazdon *et al.* 2005).

Entender la dinámica y los cambios estructurales de estos ecosistemas es muy importante, sobre todo de aquellos que han sido sometidos a MFS. El MFS es un proceso de gestión que debe cumplir con objetivos claros de producción continua de bienes y servicios forestales deseados (ITTO 2004). La administración y el aprovechamiento de los recursos forestales se debe efectuar de manera que se mantenga su biodiversidad, su capacidad de regeneración y la producción forestal, reduciendo los daños a la dinámica y estructura del bosque (Larsen 1996; Montagnini y Jordan 2005). El interés en la conservación del potencial de producción de un bosque tropical ha permitido que las últimas décadas se desarrollen técnicas que disminuyan la degradación del bosque luego de la intervención forestal. Estas técnicas se las conoce como aprovechamiento de impacto reducido (AIR) (Montagnini y Jordan 2005; Sist y Nascimiento 2006). Toda intervención dentro de los bosques constituye una perturbación, lo cual afecta

principalmente a la composición, dinámica, estructura y la biodiversidad de los mismos. Si se desea que los bosques mantengan sus bienes y servicios ecosistémicos es necesario entender la dinámica de los mismos bajo técnicas de manejo (Kammesheidt 1998; Parrotta *et al.* 2002).

El MFS podría ser una buena estrategia para conservar la masa forestal y mitigar los efectos del cambio climático, a través de un mecanismo REDD+ (La reducción de emisiones de la deforestación y degradación de los bosques y el aumento de las reservas forestales de carbono). La reducción de la deforestación y degradación en los ecosistemas forestales a través del MFS podría disminuir las emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) (Agrawal y Angensel 2010). Además la captura de carbono en los bosques bajo manejo podría aumentar a por la efecto de la recuperación generada luego de la intervención forestal (Putz y Nasi 2010).

La presente investigación se desarrolló en la región del Atlántico Norte de Costa Rica, en donde se ha ejecutado el monitoreo por alrededor de 20 años en 18 parcelas de 1ha, de las cuales 15 pertenecen a bosque primario y 3 a bosque secundario. Durante este periodo se han medido 13040 individuos en los tres estudios. El objetivo de la presente investigación fue analizar el comportamiento y recuperación a lo largo de las pasadas dos décadas de la dinámica (densidad, mortalidad y reclutamiento) y la estructura (área basal, biomasa y carbono) del bosque bajo diferentes intensidades de manejo forestal. En este sentido se planteó como hipótesis que la intensidad del manejo forestal afecta a la dinámica del bosque. Se esperaba que las tasas de reclutamiento y mortalidad fueran más altas en las parcelas con mayores intensidades de intervención forestal mientras que variables estructurales como el área basal (G), biomasa (AGB) y carbono (C) serían siempre superiores en las parcelas testigo.

2.4. METODOLOGÍA

2.4.1. Área de estudio y diseño experimental

El presente estudio se realizó en la región del Atlántico Norte de Costa Rica. Los bosques de los tres estudios pertenecen a la zona de vida bosque muy húmedo tropical (bmh-T) según el sistema de Holdrigde (1982) y son clasificados florísticamente como bosque de *Pentaclethra* con palmas (Sesnie *et al.* 2009). Los estudios están en altitudes entre 180 y 320 msn.m. Están influenciados por similares condiciones climáticas de la región con una temperatura promedio anual entre 25 y 26 °C y una precipitación anual entre 3721 y 4346 mm. Los suelos de Tirimbina Primario y Secundario son del orden ultisoles, con pH entre 3.9 y 4.5. En Corinto Primario los suelos son franco arcilloso, arcilloso y franco arenoso, con un pH de 5.2 y 5.4 (Carrera 1993; Finegan *et al.* 1999; Chazdon *et al.* 2010).

Las parcelas utilizadas pertenecen a investigaciones a largo plazo de experimentos silviculturales que iniciaron a finales de la década de los ochentas, en donde se implementaron técnicas de aprovechamiento de impacto reducido. Se cuenta con registros de variables estructurales para árboles de DAP >=10 cm de 18 parcelas de 1.0 ha. En la Reserva Biológica La Tirimbina (en adelante, “Tirimbina Primario”) existen 6 parcelas con 11 re-mediciones, mientras que para la Finca “Los Laureles de Corinto” (en adelante, “Corinto Primario”) se

monitoreo 9 parcelas con 12 re-mediciones. A estas se suman tres parcelas de bosque secundario (en adelante Tirimbina Secundario) localizadas en la Reserva Biológica la Tirimbina. Estas parcelas tenían entre 18 y 28 años de abandono antes de 1990 (Finegan *et al.* 1998; Finegan *et al.* 1999; Chazdon *et al.* 2010). El protocolo de medición dentro de las parcelas permanentes es estándar para estudios de crecimiento y rendimiento de bosques tropicales. Las variables recabadas son la especie, identificada a través de procedimientos rigurosos (Finegan et al. 1999) el DAP (>= 10 cm), exposición a la luz, forma de copa entre otras (Alder y Synnott 1992). El monitoreo se mantuvo anual hasta mediados de los noventas. Posteriormente, las mediciones se hicieron en lapsos de tiempo más extendidos.

El bosque de Tirimbina Primario tiene una extensión de 80 ha. Este sitio ha sido aprovechado en diferentes épocas, desde 1962 hasta 1990. Dentro de la zona se encuentran alrededor de 500 individuos/ha y un área basal (G) entre 21 y 25 m^2/ha. El sitio tiene un diseño experimental en bloques completos al azar con dos tratamientos y tres repeticiones (parcelas) cada uno. El primer tratamiento es el bosque con aprovechamiento (testigo). El segundo tratamiento es aprovechamiento más liberación de árboles de futura cosecha. Los tratamientos tuvieron una intensidad moderada para mantener la estructura no coetánea del rodal, y no se eliminaron especies de importancia ecológica, ni árboles semilleros o nichos. El aprovechamiento se hizo a finales de 1989 e inicios de 1990 (Finegan y Camacho 1999). Se cosechó en promedio 4.3 individuos/ha (>= 60 cm de DAP), un V = 10.0 m^3/ha y una G =1.6 m^2/ha (Cuadro 1). Para el tratamiento de liberación se eliminaron en promedio 55 individuos/ha; individuos con DAP entre 10 y 60 cm (Delgado *et al.* 1997). Tirimbina Secundario no posee un diseño experimental formal. Para el análisis de los datos se identificaron arboles con diámetros grandes que estuvieran a inicios del monitoreo, a estos se los considero como árboles remanentes. Estos árboles fueron eliminados con el objetivo que su presencia no causara una influencia dentro de las variables analizadas.

Cuadro 1. Detalles del aprovechamiento y tratamientos silviculturales en los sitios de estudio

Estudio	**Densidad**	**Aprovechamiento (año)**	**Tratamiento de liberación (Año)**	**Aprovechado (área basal)**	**Tratamiento de liberación**
Tirimbina Primario	500 Individuos/ha	1989 - 1990	1991	1.6 m^2/ha	55 individuos/ha
Corinto Primario	433 individuos/ha	1992	1996	2,5 m^2/ha	40 individuos/ha

En Corinto Primario se pueden encontrar 433 individuos/ha en promedio y un G de 26 m^2/ha. Se establecieron tres tratamientos con tres repeticiones cada uno. El primer tratamiento es un bosque no intervenido (testigo), el segundo tratamiento es un aprovechamiento mejorado y el tercer tratamiento es aprovechamiento en conjunto con una técnica silvicultural de liberación. En las parcelas se aprovecharon en promedio 4.6 individuos/ha, con un volumen promedio de 14.6 m^3/ha y una G = 2.5 m^2/ha. En la liberación, se eliminaron 40 individuos/ha

con DAP >= 10 cm (Cuadro 1), los cuales estaban compitiendo con los individuos de interés. (Carrera 1993; Finegan *et al.* 1998).

2.4.2. Análisis de datos

Los análisis para cada estudio se hicieron por separado, ya que cada uno de estos lugares cuenta con un diseño experimental diferente. Además se consideraron diferentes años de medición debido a que durante las pasadas dos décadas no se realizaron mediciones anuales continuas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Años de medición utilizados para los análisis

Corinto Primario	Tirimbina Primario	Tirimbina Secundario
1990	1990	1990
1996	1994	1995
2000	1998	1998
2006	2003	2003
2010	2008	2008
	2011	2012

A partir de la información del monitoreo se calculó el cambio en todas las variables de respuesta usando los periodos de tiempo identificados en el Cuadro 2. Para la tasa de mortalidad anual se separó los individuos que murieron por efecto del aprovechamiento o del tratamiento silvicultural para así obtener la mortalidad natural (Sheil y May 1996; Finegan *et al.* 1998; Lewis *et al.* 2004; Lewis *et al.* 2010).

$$\lambda = \frac{\ln n_0 - \ln(n_0 - D_t)}{t} \times 100 \qquad \text{(Ec. 1)}$$

Donde λ es el coeficiente de mortalidad exponencial (expresado en porcentaje por año), n_o es el número de individuos a inicios del intervalo, D_t es el número de individuos que mueren en el intervalo, t es tiempo en años del intervalo.

$$\mu = \frac{\ln n_t - \ln(n_0 - D_t)}{t} \qquad \text{(Ec. 2)}$$

Donde μ es el reclutamiento, n_t es el número de individuos al final del intervalo.

Para conocer la recuperación del bosque después de la intervención forestal, se usó el área basal total (G) en cada uno de los tratamientos. Además se evaluó el comportamiento de G en diferentes clases diamétricas (10 cm – 19.9 cm; 20 cm – 29.9 cm; 30 cm – 39.9 cm; 40 cm – 49.9 cm; 50 cm – 59.9 cm; >= 60 cm).

La biomasa viva arriba del suelo (AGB) del bosque primario se calculó con la ecuación de Chave *et al.* (2005) (Ec. 3), y para el bosque secundario (Ec. 4) se empleó la ecuación de Breugel *et al.* (2011). Para calcular el carbono (C) almacenado se multiplicó la AGB por 0.5 (IPCC 2003; Ravindranath y Ostwald 2008). También se consideró el G y AGB total y

también de acuerdo a sus clases diamétricas (10 cm – 19.9 cm; 20 cm – 29.9 cm; 30 cm – 39.9 cm; 40 cm – 49.9 cm; 50 cm – 59.9 cm; >= 60 cm).

$$Y = \rho \times \exp\left(-1.239 + 1.980 \ln(DAP) + 0.207 (\ln(DAP))^2 - 0.0281 (\ln(DAP))^3\right) \qquad \text{(Ec. 3)}$$

$$\ln ABG = -1.130 + 2.267 \times \ln(DAP) + 1.186 \times \ln(\rho) \qquad \text{(Ec. 4)}$$

Donde ρ corresponde a la densidad de madera en g/cm^3, DAP es el diámetro a la altura del pecho en centímetros, medido a una altura de 1.3 m sobre el fuste del árbol.

Los valores de densidad de madera se obtuvieron de la base de datos de la Cátedra de Ecología en el Manejo de Bosques Tropicales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), que incluye datos originales recolectados en la zona de estudio. Para complementar esta base de datos, se midió densidad de madera en especies adicionales para tener valores para las especies que representaron el 90% de la biomasa de cada una de las parcelas de estudio. Se aplicó para este fin los protocolos de Chave (2006) y Williamson y Wiemann (2010). Para las especies que no estaban dentro de la base de datos del CATIE, que no contaban con suficiente tamaño de muestra en campo, o que representaban al 10% de la biomasa restante de los sitios, se usó la base de datos del Dryad (Chave *et al.* 2009b; Chave *et al.* 2009a).

Para comprobar las hipótesis del estudio se usó el módulo de modelos mixtos del programa estadístico Infostat con el cual se realizó un análisis de varianza considerando los efectos fijos (tratamientos, año y su interacción) y los efectos aleatorios (bloque y parcela), dependiendo del diseño experimental. En Corinto Primario el modelo responde al diseño completamente aleatorizado con una estructura factorial de tratamientos bajo manejo forestal, que a su vez están en combinación con periodos de tiempo. Para Tirimbina Primario el diseño es de bloques completos al azar, el cual también tiene una estructura factorial de tratamientos bajo manejo forestal, en combinación con periodos de tiempo. Se consideró la estructura de correlación temporal (simetría compuesta, auto regresivo continuo) y la heteroscedastisidad residual. Criterios de verosimilitud penalizada (AIC – BIC) se consideraron para elegir el mejor modelo. Para poder observar si existían diferencias entre los tratamientos y los periodos se utilizó la prueba de comparaciones múltiples LSD Fisher con un nivel de significancia del 5% (Balzarini *et al.* 2008; Di Rienzo *et al.* 2013)

2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1. Densidad

El análisis de Corinto Primario para cada uno de sus tratamientos mostró que existieron en promedio entre 326 y 418 individuos/ha, a lo largo de los 20 años de monitoreo. En Tirimbina Primario se observó entre 299 y 472 individuos/ha. No hubo efecto significativo ni del tratamiento ni del tiempo en esta variación, en ninguno de los sitios (Fig. 1). El bosque

secundario tuvo una densidad mucho mayor a los primarios analizados. Las parcelas de Botarrama y Manú (28 años de abandono en 1990) se caracterizaron por una densidad de 528 y 640 individuos/ha, respectivamente, mientras que Aceituno (18 años de abandono en 1990) tiene entre 692 y 784 individuos/ha (Figura 1).

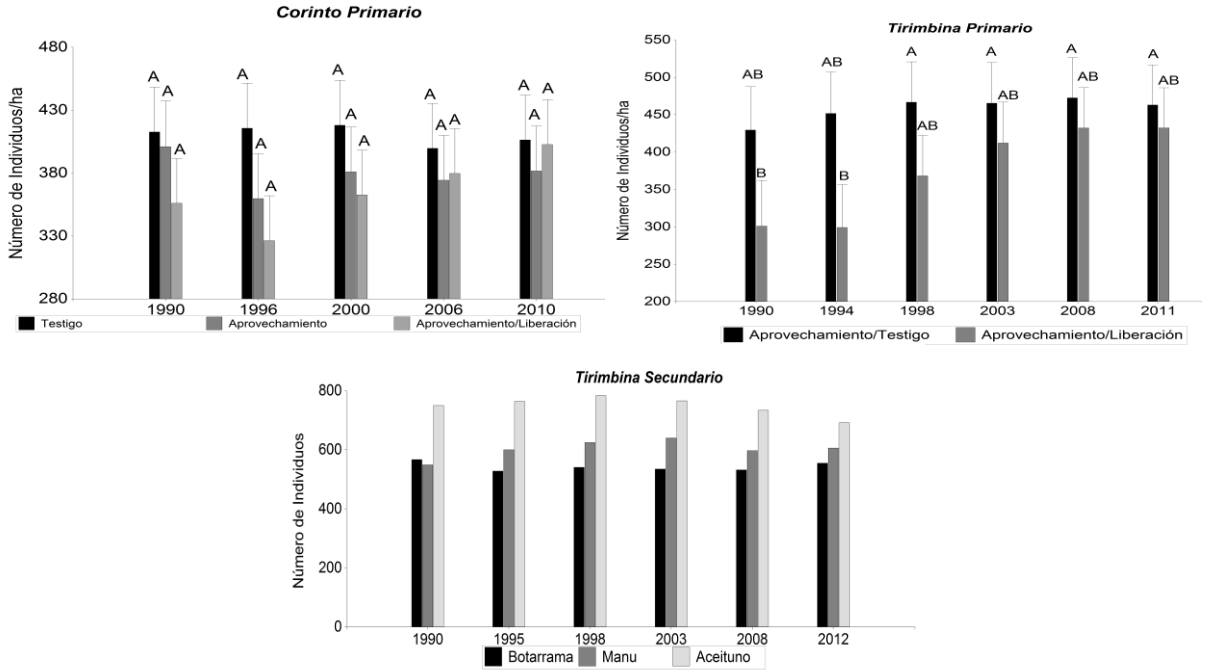


Figura 1. Número de Individuos por hectárea de los bosques primarios y secundarios. Letras iguales indican que no existe diferencia entre medias (Prueba LSD de Fisher, P<0.05).

La densidad dentro de los bosques primarios a lo largo de las últimas décadas coincide con valores de bmh-T sin intervención forestal (462 individuos/ha en promedio) (Clark y Clark 2000). La intervención forestal como tal no provocó una reducción significativa en la densidad de las parcelas de Corinto Primario. En Tirimbina Primario el aprovechamiento con tratamiento de liberación, el cual es la intervención con mayor intensidad, logró recuperarse luego de alrededor de 15 años, manteniendo una densidad igual a las parcelas solo con aprovechamiento. Esto muestra que las técnicas de aprovechamiento de impacto reducido no influyen a largo plazo negativamente sobre la densidad de estos bosques primarios.

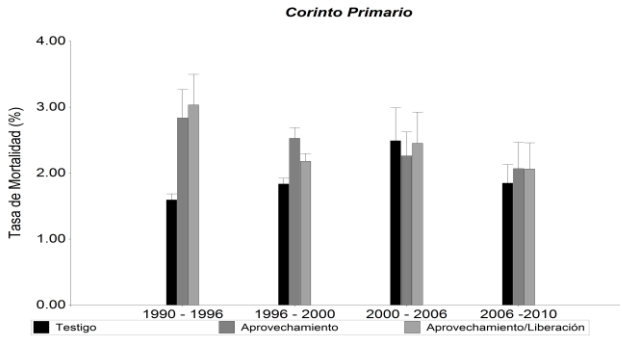
2.5.2. Mortalidad y reclutamiento

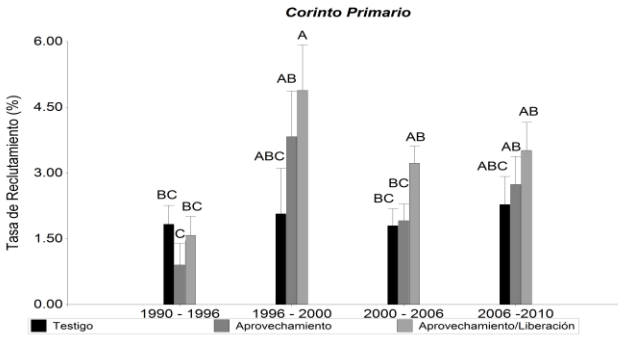
Las medias por tratamiento y por periodo del estudio de la tasa de mortalidad anual de Corinto Primario variaron entre 1.59 – 3.03%, sin efecto significativo de tratamiento, de tiempo, ni interacción. Se observaron diferencias estadísticas ($\alpha = 0.10$) en el reclutamiento al considerar la interacción del tiempo con el tratamiento ($p = 0.0806$). La tasa de reclutamiento para Corinto Primario fue entre 0.90 – 4.89%. El reclutamiento se elevó en el tratamiento de aprovechamiento con liberación para el periodo 1996 – 2000 (Figura 2). Esto probablemente está relacionado a que este tipo de tratamientos genera una mayor apertura en el dosel, permitiendo la regeneración de especies heliófilas.

En Tirimbina Primario la tasa anual de mortalidad natural fue entre 1.85 – 2.71%, nuevamente sin efectos significativos de tratamiento, tiempo, ni interacciones. El reclutamiento mostró una tasa anual entre 1.82 y 6.44%, con diferencias significativas entre tratamientos para el periodo de 1994 – 2003 (Figura 2) para el tratamiento de aprovechamiento con liberación con respecto a las parcelas solo con aprovechamiento. Este aumento en el reclutamiento en las parcelas donde la intervención fue más fuerte es igual a la tendencia encontrada en Corinto Primario, probablemente relacionada a una mayor generación de claros.

La dinámica de los ecosistemas forestales es altamente variable y depende de la composición florística, la estructura, fertilidad de la población y también de la intensidad de la intervención forestal (Gourlet-Fleury *et al.* 2004). El análisis de la mortalidad y el reclutamiento permite conocer mejor la dinámica de los bosques tropicales (Lewis *et al.* 2004). En general, la mortalidad natural de los bosques primarios analizados concuerda con lo encontrado por Lieberman *et al.* (1985), Phillips *et al.* (1994) y Lewis *et al.* (2004) en bosques tropicales de Costa Rica, Panamá, Venezuela, Ecuador, Perú y Brasil, donde la tasa de mortalidad varía entre 0.84 y 2.82%. Durante el periodo 1996 – 2000 en Corinto Primario y 1994 - 1998 en Tirimbina Primario se observó una alta tasa (el doble de la tasa normal) de reclutamiento producto de una mayor generación de claros debido al aprovechamiento con el tratamiento silvicultural de liberación (Parrotta *et al.* 2002). El reclutamiento es una variable crítica para mantener la producción de madera en los bosques tropicales, de esta manera se asegura la inclusión de nuevos individuos al bosque manejado (Pariona *et al.* 2003).

No se realizó un análisis de varianza para Tirimbina Secundario, sin embargo la mortalidad estuvo entre 1.68 y 3.58% (Figura 2). En bosques secundarios con edades entre 12 y 25 años de abandono cercanos a la zona de estudio se observa que la mortalidad para arboles >= 10 cm es aproximadamente de 2.2% (Chazdon *et al.* 2005). El reclutamiento fue de 1.14 – 4.21%, siendo Aceituno el sitio con mayor reclutamiento en los primeros 13 años del estudio.





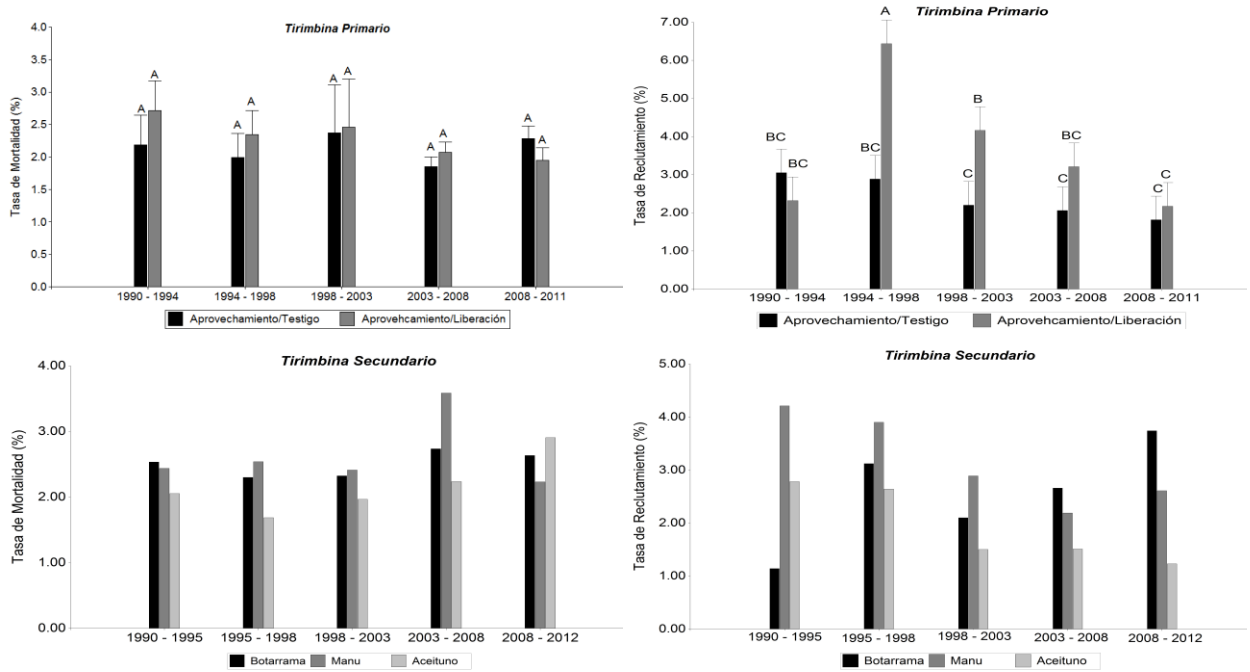


Figura 2. Tasa de anual de mortalidad y tasa anual de reclutamiento para cada uno de los bosques primarios y secundarios. Letras iguales indican que no existe diferencia entre medias (Prueba LSD de Fisher, P<0.05).

2.3.1. Cambios en la estructura

La intervención forestal provocó reducciones del G, AGB y C en ambos sitios, sin embargo no se mantuvieron después de la intervención, luego de esto se observó que inicia la recuperación del bosque, hasta tener un G, AGB y C igual a la del bosque testigo. En el caso de Corinto Primario, el G y la AGB se recupera en 15 años luego del aprovechamiento y el aprovechamiento con liberación. Esta tendencia de recuperación fue similar en Tirimbina Primario. Además, luego de 18 años de la intervención en este sitio, las parcelas solo con aprovechamiento mostraron valores medios de G, AGB y C mayores o iguales a los iniciales (Figura 3). En parcelas donde se realizó un aprovechamiento y se aplicó un tratamiento silvicultural la recuperación del G, AGB y C se da luego de 18 años (Figura 3).

Los bosques secundarios tuvieron un comportamiento propio de su estado de sucesión. Se observó un aumento en G, AGB y C constante hasta una edad de 46 años luego de su abandono (2008) para las parcelas de Botarrama y Manú. Aceituno, por otro lado, luego de 40 años de abandono pareciera que (2012) sigue aumentando (Figura 3).

Se observó una diferencia del G entre los dos sitios de bosques primarios a inicios del monitoreo. Esta diferencia está dada por la historia de intervención que tiene cada sitio, en donde Tirimbina Primario ha sido intervenido desde 1960 (Finegan *et al.* 1999) de manera irregular, lo cual podría haber provocado una reducción en el G de este bosque. Sin embargo el G encontrado dentro de los bosques al final del monitoreo es lo esperado para un bosque húmedo de esta región, el cual podría tener alrededor 25.8 m^2/ha, y la AGB entre 180 t/ha y

250 t/ha (Clark y Clark 2000; Dewalt y Chave 2004). La capacidad del bosque para recuperarse y mantener sus funciones ecológicas depende principalmente de la intensidad de la extracción y del grado del daño provocado por la intervención forestal (Sist y Nascimiento 2006). En este sentido, la reducción de los impactos del aprovechamiento forestal puede ser suficiente para mantener el rendimiento en la producción de madera para futuras cosechas (Fredericksen y Puig 2003).

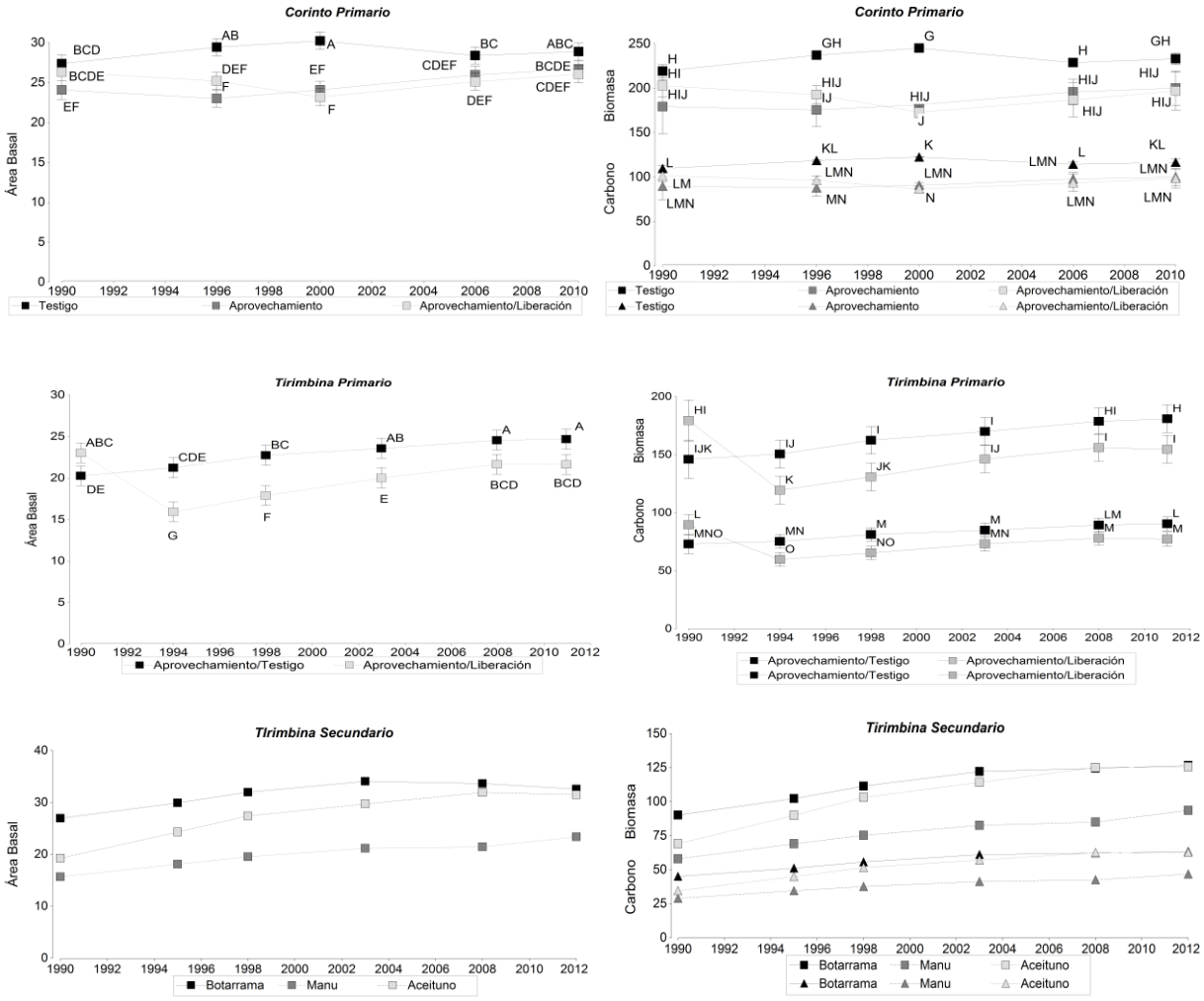


Figura 3. Área basal total (m^2), biomasa total (t/ha) y carbono (t/ha) de los estudios Corinto Primario, Tirimbina Primario y Tirimbina Secundario. Letras iguales indican que no existe diferencia entre medias (Prueba LSD de Fisher, $P<0.05$).

Los bosques tropicales juegan un papel muy importante dentro del ciclo global del carbono (Malhi *et al.* 2004). Los ecosistemas forestales bajo MFS pueden contribuir a la captación y almacenamiento de biomasa y carbono. Luego de la intervención las parcelas solo con aprovechamiento en Corinto Primario disminuyen 4 t/ha de AGB, mientras que aquellas que se han sometido a un aprovechamiento con liberación disminuyen 22 t/ha de AGB con respecto a sus valores iniciales. Esta reducción no se mantiene y al final del monitoreo (2010)

los contenidos de AGB alcanzados son estadísticamente iguales a los iniciales. Las parcelas sin intervención forestal (bosque testigo de Corinto Primario) tuvieron una media de AGB 233 t/ha al final del monitoreo. Aquellas con intervención forestal de aprovechamiento o aprovechamiento con un tratamiento silvicultural contienen una AGB entre 196 y 200 t/ha respectivamente (Figura 3).

En Tirimbina Primario el tratamiento de aprovechamiento con liberación tuvo una reducción de 60 t/ha, luego de la intervención. Sin embargo, se observó una recuperación del bosque en donde al final del monitoreo (2011) los contenidos de AGB fueron estadísticamente iguales a los valores iniciales. La media de las parcelas bajo aprovechamiento en Tirimbina Primario para el 2011 fue de 180t/ha para AGB. Las parcelas de aprovechamiento más un tratamiento silvicultural tuvieron una AGB de 154 t/ha.

El G luego de los 18 y 28 años de abandono de estos bosques secundarios está entre 15 y 26 m^2/ha, mientras que su AGB mostró valores entre 50 y 90 t/ha. Estas mismas variables para el 2012 mostraron que Manú posee un G de 23 m^2/ha, mientras que Botarrama y Aceituno tuvieron 32 m^2/ha y 31m^2/ha respectivamente (Figura 3), con una tendencia de aumento (Chazdon *et al.* 2010).

En lo referente a la AGB para el 2012 Manú alcanzó 93 t/ha, Botarrama 126 t/ha y Aceituno 125 t/ha. En 22 años estos bosques secundarios fijaron entre 35 y 56 t/ha de AGB. Brown y Lugo (1990) y Silver *et al.* (2000) mencionan que los bosques secundarios acumulan gran cantidad de biomasa durante las primeras décadas luego de su abandono. Ellos documentan aproximadamente un G de 26 m^2/ha y 100 t/ha de AGB después de 15 años de abandono. Los resultados observados en la presente investigación sugieren en términos del área basal se genera una recuperación bastante rápida, al compararla con los bosques primarios analizados en este mismo estudio y con otros bosques secundarios cercanos. Sin embargo la recuperación de biomasa de estos ecosistemas depende el tipo de uso anterior (Guariguata *et al.* 1997; Silver *et al.* 2000). La generación de información relacionada al comportamiento de las variables estructurales dentro de los bosques secundarios es muy valiosa, ya que nos permite entender mejor su comportamiento y diseñar acciones de manejo orientadas a un mejor aprovechamiento de madera en el futuro o a la conservación de los servicios ecosistémicos. En Costa Rica los bosques secundarios representan un gran porcentaje de la cobertura vegetal (586967 ha) (SINAC 2007). Este tipo de ecosistemas secundarios se transforman en un importante reservorio de carbono, por lo que son fundamentales para reducir la emisiones de CO_2 como una medida de mitigación para el cambio climático (Breugel *et al.* 2011).

En Corinto Primario, la clase diamétrica de >= 60 cm fue aquella que posee la mayor cantidad de G, AGB y C en los tres tratamientos (Figura 4). El aporte total de las clases diamétricas entre 10 y 59 cm fue estadísticamente igual entre ellas y entre tratamientos en cuanto a su área basal. En Tirimbina Primario, la distribución de G es homogénea a lo largo de las clases diamétricas, probablemente un reflejo del menor número de individuos >= 60 cm, en

comparación con Corinto Primario, esto puede estar relacionado a diferentes aprovechamientos en Tirimbina Primario entre 1962 y 1990. Tampoco hay variación significativa en esa estructura a lo largo de todo el periodo de medición.

En los bosques tropicales los árboles con diámetros >= 60 cm son los que contribuyen con la mayor proporción de AGB, y por ende son los individuos donde se almacenan grandes stocks de carbono por décadas o siglos (Clark y Clark 1996; Ferry *et al.* 2013). En Corinto Primario estos representaron cerca del 4% de todos los individuos >= 10 cm dap y contienen aproximadamente entre el 25 y 35% del G y AGB. Por otro lado, en Tirimbina Primario el porcentaje de individuos >= 60 cm fue entre 1 y 3% y representaron entre el 14 y 35% del G y AGB del bosque por hectárea. En la actualidad estas poblaciones de árboles grandes están rápidamente declinando en diferentes partes del planeta y en Costa Rica (Gibbons *et al.* 2008). Debido en muchos de los casos a factores climáticos, a su importancia como productores de madera (aprovechamiento), el avance de la frontera agrícola y los incendios forestales, que alteran la abundancia y la existencia de estos individuos con diámetros grandes. Por otro lado los individuos grandes poseen una elevada mortalidad, una tasa de reclutamiento reducida y pueden disminuir su densidad por efecto del aumento de la temperatura promedio o por estrés hídrico (Gibbons *et al.* 2008; Lindenmayer *et al.* 2012; Ferry *et al.* 2013). Además son pocas las especies que llegan a crecer hasta este rango diamétrico (Clark y Clark 1996). Sin duda la disminución de la densidad de los individuos grandes tendrá un efecto significativo en los ecosistemas, la biodiversidad y los contenidos de biomasa (Lindenmayer *et al.* 2012; Ferry *et al.* 2013). En Centro América y en particular Costa Rica, estudios en bosque húmedos tropicales sugieren la disminución del crecimiento de los bosques por el aumento de la temperatura promedio anual (Clark 2007; Feeley *et al.* 2007; Clark y Clark 2010), lo cual afectaría el desarrollo de individuos con diámetros grandes. De esta manera la disponibilidad de madera con diámetros de corta superiores a 60 cm se verá afectada. Por este motivo es importante mantener las estructuras de edad poblacionales dentro de los ecosistemas forestales, a través de técnicas y prácticas (silvicultura) que permitan el mejor crecimiento de estos individuos y la reducción de sus tasas de mortalidad.

El comportamiento de los bosques secundarios fue diferente al de los bosques primarios (Chazdon *et al.* 2005); se observó que en las clases diamétricas menores a 39 cm existió una mayor acumulación de G, AGB y C la cual llego a representar entre 50 y 80% del total. Esta tendencia está relacionada con el estado de sucesión en el que se encuentran estas parcelas, donde existe un mayor número de individuos (80-90% de la densidad) en clases diamétricas menores a 39 cm.

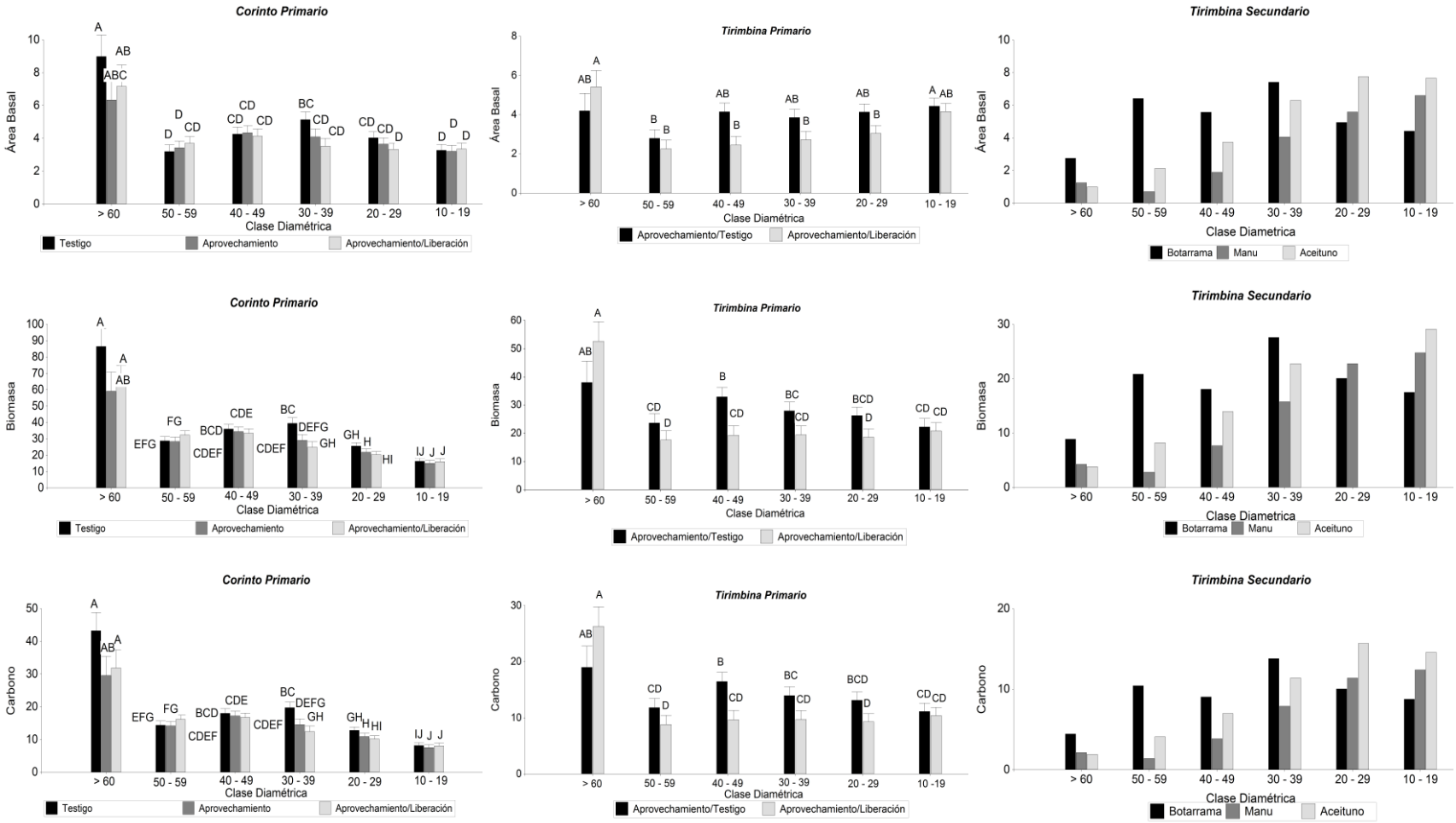


Figura 4. Área basal total (m^2), biomasa total (t/ha) y carbono (t/ha) por clase diamétrica de los estudios Corinto Primario, Tirimbina Primario y Tirimbina Secundario. Letras iguales indican que no existe diferencia entre medias (Prueba LSD de Fisher, $P<0.05$).

2.6.CONCLUSIÓN

El presente artículo detalla la dinámica y la estructura de los bmh-T de dos sitios en Costa Rica sometidos a un MFS durante 20 años. La dinámica del bosque en términos de su densidad y mortalidad natural a parecer no se vio afectada luego de la intervención forestal. Se puede concluir entonces que el aprovechamiento de impacto reducido contribuye a disminuir el impacto y la degradación del bosque. Las tasas de reclutamiento sí mostraron diferencias significativas, principalmente en aquellos periodos en donde se implementó el tratamiento silvicultural de liberación. Esto está relacionado un mayor dinamismo en el bosque producto de una mayor intensidad de intervención forestal (aprovechamiento + liberación).

Se observó en ambos sitios sometidos a la intervención forestal que sus variables estructurales (G, AGB y C) inician su recuperación aproximadamente luego de 6 años de la intervención forestal. Después de 15 y 18 años los bosques intervenidos no son diferentes de los bosques sin tratamiento silvicultural o sin intervención. La recuperación del bosque dentro de este umbral establecido en la Ley Forestal costarricense permite considerar un bosque como aprovechable en una segunda cosecha. En este sentido la ejecución adecuada de técnicas forestales de impacto reducido y dentro de las normativas establecidas permiten la recuperación del área basal y biomasa, esto contribuye a tener réditos económicos sin provocar una degradación significativa a largo plazo en el bosque.

Los bosques húmedos tropicales contribuyen a la remoción del CO_2 de la atmosfera. La información relacionada a la recuperación del bosque bajo técnicas de aprovechamiento de impacto reducido (AIR) en términos de carbono luego de una intervención forestal, es de vital importancia en el diseño de mecanismos para la disminución de emisiones derivadas de la deforestación y degradación. Los ecosistemas forestales tropicales acumulan el 40% de todo el carbono de la vegetación terrestre (Malhi y Grace 2000). Las técnicas de AIR en los bosques manejados podrían reducir las emisiones de dióxido de carbono en 0.5 Gt/año a nivel mundial (Putz et al. 2008; Putz y Nasi 2010). Además el carbono contenido en la madera extraída permanece por largos periodos de tiempo en bienes manufacturados o procesados, disminuyendo de esta manera su liberación a la atmosfera. En el presente estudio los bosques bajo MFS, en los últimos 20 años han capturado entre 10 y 17 t/ha (0.52 t/ha/año - 0.87 t/ha/año) de carbono. Lamentablemente la información actualizada de la cobertura forestal en Costa Rica es limitada, pero se estima que existen alrededor de 250000 ha de bosques tropicales de producción permanente. Con la normativa actual se podría someter anualmente 16500 ha (SINAC 2007). Si se ejecutara MFS en estos bmh-T, en los próximos 20 años estos ecosistemas podrían tener un potencial bruto de captación entre 8629.5 - 14421t/ha/año de carbono. Convirtiéndose en ecosistemas muy importantes para la mitigación del cambio climático a través de la implementación de mecanismos como REDD+.

También se observó que los arboles grandes (>= 60 cm) tienen una gran influencia dentro de la acumulación y retención de carbono. Pese que existen pocos individuos grandes estos pueden llegar a contener hasta el 35% del carbono del bosque. Debido a su importante aporte

en el almacenamiento de carbono y en otras funciones del ecosistema es necesario prestar mayor atención a la distribución de los árboles grandes dentro del ecosistema. Además debido a su posición en el dosel superior, están más expuestos al calor y a un ambiente de mayor evaporación, por lo que estos individuos podría esperarse que sean los primeros en ser afectados por el cambio climático (Clark y Clark 1996).

El avance de la frontera agrícola y la extracción de madera han resultado en la deforestación y degradación de los bosques primarios. El cambio de uso del suelo en Costa Rica fue el resultado principalmente de la incorporación de cultivos y áreas de pastoreo. Estas áreas luego fueron abandonadas ya que la producción sufrió un declive o fue afectada por la crisis ganadera en la década de los ochenta. En Costa Rica se estima que existen alrededor de 586967 ha de bosque secundario, lo cual representa cerca el doble del área de los bosques primarios disponibles para el aprovechamiento de madera. Los bosques secundarios analizados, mostraron un área basal entre 23 y 32 m^2/ha y biomasa entre 93 t/ha (C = 46 t/ha) y 126 t/ha (C = 63 t/ha) en 38 y 48 años (año 2012) después del abandono. Durante los 20 años de monitoreo los bosques secundarios han almacenado entre 18 y 28 t/ha de carbono. Este tipo de ecosistema se caracteriza porque puede tener una mayor productividad que los bosques primarios (Brown y Lugo 1990). Esto los convierte en ecosistemas importantes para la captura de carbono y la mitigación del cambio climático.

2.7. LITERATURA CITADA

Agrawal, A.; Angensel, A. 2010. El manejo forestal comunitario como instrumento para alcanzar las metas de REDD+. Angelsen, A. ed. Indonesia, (La implementación de REDD+. Estrategia nacional y opciones de política)

Alder, D.; Synnott, T. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest Oxford, Ing. , Oxford Forestry Institute. Department of Plant Sciences. University of Oxford. 140 p.

Balzarini, M.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Casanoves, F.; Di Rienzo, J.; Robledo, C. 2008. Manual del Usuario. InfoStat Córdova, Ar. ,

Breugel, M.v.; Ransijn, J.; Craven, D.; Bongers, F.; Hall, J. 2011. Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models Forest Ecology and Management 262: 1648 – 1657.

Brown, S.; Lugo, A. 1990. Tropical secondary forest Journal of Tropical Ecology 6(1): 1 - 32.

Carrera, F. 1993. Rendimientos y costos de las operaciones iniciales de manejo de un bosque primario de la zona Atlantica de Costa Rica. Master Turrialba, CR, Centro Agrnómico Tropicla de Investigación y Enseñanza (CATIE). 91 p.

Clark, D.; Clark, D. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest Forest Ecology and Management 80: 235 - 244.

Clark, D. 2007. Detecting Tropical Forests' Responses to Global Climatic and Atmospheric Change: Current Challenges and a Way Forward Biotropica 31: 4 - 19.

Clark, D.; Clark, D. 2010. Assessing Tropical Forests' Climatic Sensitivities with Long-term Data Biotropica 1-10: p. 10.

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

Chave, J.; Andalo, C.; Brown, S.; Cairns, M.A.; Chambers, J.Q.; Eamus, D.; Folster, H.; Fromard, F.; Higuchi, N.; Kira, T.; Lescure, J.P.; Nelson, B.W.; Ogawa, H.; Puig, H.; Riera, B.; Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests Ecosystem Ecology 145: 87 – 99.

Chave, J. 2006. Medición de densidad de madera en árboles tropicales Touluse, Fr. , Université Paul Sabatier. 7 p. (Manuales de campo)

Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.; Swenson, N.; Zanne, A. 2009a. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repositor.

_____. 2009b. Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecology Letters 12(4): 351 - 366.

Chazdon, R.; Redondo Brenes, A.; Vilchez, B. 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests Ecology 86(7): 1808 – 1815.

Chazdon, R.; Finegan, B.; Capers, R.; Salgado-Negret, B.; Casanoves, F.; Boukili, V.; Norden, N. 2010. Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica Biotropica 42(1): 31 - 40.

Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noroeste de Costa Rica. Cambios en la riqueza y composición de la vegetación Unidad de Manejo de Bosques.. Collección de Manejo Diversificado de Bosques Naturales. CATIE 43.

DeWalt, S.; Chave, J. 2004. Structure and Biomass of Four Lowland Neotropical Forests Biotropica 36(1): 7 - 19.

Di Rienzo, J.; Casanoves , F.; Balzarini, M.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat. FCA Universidad Nacional de Córdoba, Ar. , Disponible en http://www.infostat.com.ar

FAO. 2011. Situación de los bosques del mundo. Roma, Ita. , (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación)

Feeley, K.; Wright, J.; Supardi, N.; Rahman, A.; Davie, S. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees Ecology Letters 10: 461 – 469.

Ferry, J.; Paoli, G.; McGuire, K.; Amaral, I.; Barroso, J.; Bastian, M.; Blanc, L.; Bongers, F.; Boundja, P.; Clark, C.; Collins, M.; Dauby, G.; Ding, Y.; Doucet, J.-L.; Eler, E.; Ferreira, L.; Forshed, O.; Fredriksson, G.; Gillet, J.-F.; Harris, D.; Leal, M.; Laumonier, Y.; Malhi, Y.; Mansor, A.; Martin, E.; Miyamoto, K.; Araujo-Murakami, A.; Nagamasu, H.; Nilus, R.; Nurtjahya, E.; Oliveira, Á.; Onrizal, O.; Parada-Gutierrez, A.; Permana, A.; Poorter, L.; Poulsen, J.; Ramirez-Angulo, H.; Reitsma, J.; Rovero, F.; Rozak, A.; Sheil, D.; Silva-Espejo, J.; Silveira, M.; Spironelo, W.; Steege, H.t.; Stevart, T.; Navarro-Aguilar, G.; Sunderland, T.; Suzuki, E.; Tang, J.; Ida Theilade48; van der Heijden, G.; van Valkenburg, J.; Van Do, T.; Vilanova, E.; Vos, V.; Wich, S.; Wöll, H.; Yoneda, T.; Zang, R.; Zhang, M.-G.; Zweifel, N. 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics Global Ecology and Biogeography: 1 - 11.

Finegan, B.; Camacho, M.; Delgado, D.; Guillén, L.; Orozco, L.; Quiros, D.; Zamora, N. 1998. Produccion y conservación en bosques humedos tropicales de la vertiente atlantica de Centroamerica: resultados e implicaciones de ua decada de investigación en Costa Rica. Sin publicar.

Finegan, B.; Camacho, M. 1999. Stand Dinamics in a logged and silviculturally treated Costa Rica rain forest, 1988 - 1896. Forest Ecology and Management 121: 177 - 189

Finegan, B.; Camacho, M.; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest Forest Ecology and Management 121: 159 - 176.

Fredericksen, T.; Puig, H. 2003. Silvicultural intensification for tropical forest conservation Biodiversity and Conservation 12: 1445 – 1453

Gibbons, P.; Lindenmayer, D.; Manning, A.; Weinberg, A.; Seddon, J.; Ryan, P.; Barrett, G. 2008. The Future of Scattered Trees in Agricultural Landscapes Conservation Biology 22(5): 1309 – 1319.

Gourlet-Fleury, S.; Favrichon, V.; Schmitt, L.; Petronelli, P. 2004. Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. *In*. 2004. Ecology and management of a neotropical rainforest. p. 254 - 278.

Guariguata, M.; Chazdon, R.; Denslow, J.; Dupuy, J.; Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica Plant Ecology 132: 107 - 120.

Gunter, S.; Weber, M.; Stimm, B.; Mosand, R.; (edit). 2011. Silviculture in the Tropics,

Holdrigde, L. 1982. Ecología basada en zonas de vida. IICA San José, CR. , 219 p.

IPCC. 2003. Intergovernmental Panel on Climate Change. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry. Intergovernmental Panel of Climated Change. IPCC. Penman, J.; Gytarsky, M.; Hiraishi, T.; Krug, T.; Kruger, D.; Pipatti, R.; Buendia, L.; Miwa, K.; Ngara, T.; Tanabe, K.; Wagner, F. eds. Hayana, Ja. ,

ITTO. 2004. Sustainable forest management International Tropical Timber Organization (ITTO). Consultado el 25 de sep. del 2012. Disponible en http://www.itto.int/sustainable_forest_management/

Kammesheidt, L. 1998. Stand structure and spatial patterns of commercial species in logged and unlogged Venezualan forest Forest Ecology and Management 109: 163 – 167.

Larsen, J.B.e. 1996. Sustainable forest management. Contribution from workshop in Dennmark Copenhague, Di. , 101 p.

Lewis, S.; Phillips, O.; Sheil, D.; Vicenti, B.; Baker, T.; Browne, S.; Graham, A.; Higuchi, N.; Hilberth, D.; Laurance, W.; Lejoly, J.; Malhi , Y.; Monteagudo, A.; Nuñez Vargas, P.; Sonke, B.; Supardi, N.; Terborgh, J.; Vásquez Martínez, R. 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary Journal of Ecology. 1 - 16.

Lewis, S.; Phillips, O.; Baker, J.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Higuchi, N.; Laurance, W. 2010. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots Biological sciences. The Royal Society 359: 421 - 436.

Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R.; Hartshorn, G. 1985. Mortality patterns and stands turnover rates in wet tropical forest The journal of ecology 73(3): 915 - 924.

Lindenmayer, D.; Laurance, W.; Franklin, J. 2012. Global Decline in Large Old Trees Science 338: 1305 1306.

Louman, B.; Quiros, D.; Nilsson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con enfasis en América Central Turrialba, CR, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Serie Tecnica. Manual Tecnico/ No. 46. 265 p.

Malhi , Y.; Grace, J. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide Trends Ecology Evolution 15: 332 - 337.

Malhi, Y.; Baker, T.; Phillips, O.; Almeida, S.; Alvarez, E.; Arroyo, L.; Chave, J.; Czimczik, C.; Di Fiory, A.; Higuchi, N.; Killeen, T.; Laurance, S.; Laurance, W.; Lewis, S.; Mercado, L.; Monteagudo, A.; Neill, D.; Nuñez, P.; Patiño, S.; Pitman, N.; Quesada,

C.; Saloma, R.; Macedo, J.; Torres, A.; Vasquez, R.; Terborgh, J.; Vinceti, B.; Lloyd, J. 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots Global Change Biology 10: 563 – 591.

Montagnini, F.; Jordan, C. 2005. Tropical Forest Ecology. The basis for conservation and management Holanda, 281 p.

Pariona, W.; Fredericksen, T.; Licona, J. 2003. Natural regeneration and liberation of timber species in logging gaps in two Bolivian tropical forests Forest Ecology and Management 181(3): 313 - 322.

Parrotta, J.; Francis, J.; Knowles, O. 2002. Harvesting intensity affects forest structure and composition in an upland Amazonian forest Forest Ecology and Management 169: 243 - 255.

Phillips, O.; Hall, P.; Gentry, A.; Sawyer, S.; Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests Ecology 91: 2805 - 2809.

Putz, F.; Nasi, R. 2010. Beneficios de carbono resultantes de impedir y reparar la degradación de los bosques Angelsen, A. ed. Indonesia, (La implementación de REDD+. Estrategia nacional y opciones de política)

Ravindranath, N.; Ostwald, M. 2008. Carbon Inventory Methods Handbook for Greenhouse Gas Inventory, Carbon Mitigation and Roundwood Production Projects, Springer 299 p.

Sheil, D.; May, R. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous forest Journal of Ecology. British Ecological Society. 84: 91 - 100.

Silver, W.; Ostertag, R.; Lugo, A. 2000. The Potential for Carbon Sequestration Through Reforestation of Abandoned Tropical Agricultural and Pasture Lands Restoration Ecology 8(4): 394 – 407.

SINAC. 2007. Estrategia para la sostenibilidad de la producción bienes y servicios de bosques y plantaciones forestales en terrenos privados en Costa Rica 2007-2010.

Sist, P.; Nascimiento, F. 2006. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon Forest Ecology and Management 243: 199 – 209.

Susan, E. 2001. Tropical rainforest. Lalin America. Nature and Society in transition USA,

Williamson, B.; Wiemann, M. 2010. MEASURING WOOD SPECIFIC GRAVITY … CORRECTLY American Journal of Botany 97(3): 519 – 524.

3. ARTÍCULO 2. RESPUESTA EN EL CRECIMIENTO DE LOS BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES BAJO MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE A LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA

3.2. RESUMEN

En este estudio se determinó la relación entre el crecimiento de los árboles (individuos > = 10 cm dap) y la variabilidad y el cambio en la temperatura promedio anual, las precipitaciones y la radiación solar, en bosques primarios bajo aprovechamiento y bosques secundarios muy húmedos tropicales de Costa Rica. Se seleccionaron tres estudios de una red de parcelas permanentes de 1,0 ha monitoreadas desde 1990. Dos de ellos son bosques primarios (15 parcelas), mientras que un tercero es bosque secundario (3 parcelas). La temperatura promedio anual en este paisaje ha aumentado significativamente en las últimas décadas, y la precipitación muestra una amplia variación interanual. El área basal inicial fue el predictor más fuerte de crecimiento y su efecto fue retirado para el análisis de regresión con del clima. Las temperaturas medias, máximas y mínimas anuales, y la precipitación anual y el primer trimestre, se correlacionaron negativamente con crecimiento diamétrico, área basal y de biomasa. Por el contrario, la radiación solar y el número de días sin lluvia se correlacionaron positivamente, sobre todo en los bosques secundarios. A pesar de los efectos del clima sobre el crecimiento, la recuperación del bosque después de la intervención forestal se ha llevado a cabo como se esperaba, y se observó una acumulación rápida de biomasa en la sucesión secundaria. Sin embargo, si la temperatura y las precipitaciones siguen aumentando debido al cambio climático proyectado, la reducción de crecimiento a mediano plazo, mayores cambios en la estructura del bosque y una reducción de la capacidad de recuperación puede ocurrir. Esto a su vez podría conducir a ciclos de corta más largos, más emisiones netas de carbono y poner en peligro la viabilidad del manejo del bosque. El monitoreo continuo de los efectos del clima en la dinámica de los bosques tropicales manejados, y mejores datos meteorológicos, son vitales.

3.3. ABSTRACT

This study determined the relationship between tree growth (individuals >= 10 cm dbh) and variability and change in temperature, precipitation and solar radiation, in logged,silviculturally treated and secondary natural tropical rain forests in Costa Rica. We selected three sites from a network of 1.0 ha permanent plots monitored since 1990. Two are old growth forest (15 plots), while a third is second growth (three plots). Temperature in this landscape has increased significantly in recent decades, and precipitation shows a wide inter-annual variation. Initial stand basal area was the strongest predictor of growth and its effect was removed for mixed-model regression analysis of climate effects. Annual mean, minimum and maximum temperatures, and annual and first-quarter precipitation, were all negatively correlated with dbh, basal area and biomass increments. In contrast, solar radiation and number of rain-free days were positively correlated, especially in secondary forests. In spite of climate effects on growth, forest recovery after forestry intervention has taken place as expected, and biomass accumulates rapidly in secondary succession. However, if temperature and precipitation continue to increase in line with modeled climate change, a medium-term growth reduction, changes in forest

structure and a reduction of resilience could all occur. This in turn could lead to longer felling cycles, net carbon emissions and threaten the viability of management. Continued monitoring of climate effects on tropical managed forest dynamics, and more and better meteorological data, are vital.

3.4.INTRODUCCIÓN

El cambio climático y su variabilidad resultará en cambios en la temperatura (promedio, máxima promedio y mínima promedio anual) y en las precipitaciones anuales, así como también en otras variables climáticas en diferentes regiones del planeta (IPCC 2000; Bernier y Schoene 2009). La variabilidad climática podría ser más intensa en Centro América (Aguilar *et al.* 2005; Scholze *et al.* 2006 ; Imbach *et al.* 2012) afectando al bosque muy húmedo tropical (bmh-T) (Mccarty 2001; Robledo y Forner 2005) primario y secundario. Esto, sumado a la presión humana, podría causar alteraciones dentro de estos ecosistemas (Bernier y Schoene 2009), cambios en su densidad, mortalidad, crecimiento, funcionalidad, composición florística y los servicios ecosistémicos de los cuales los seres humanos dependen (IPCC 2002; Chazdon *et al.* 2005; MEA 2005; Clark y Clark 2010). Según escenarios de cambio climático en América Central se espera un aumento de 2 a 3 °C para fines del presente siglo, mientras que la precipitación no presenta una tendencia clara de su comportamiento futuro (IPCC 2002; IPCC 2013).

En estudios realizados durante las últimas dos décadas en Panamá y Costa Rica se observan cambios en el crecimiento de las plantas, asociados con la variabilidad climática regional que afecta a Mesoamérica (Clark 2004; Feeley *et al.* 2007; Clark y Clark 2010). En el futuro la producción de madera dentro de los bosques tropicales podría reducirse de forma drástica en zonas con características ligeramente más secas y/o calientes (Feeley *et al.* 2007; Clark *et al.* 2010). El cambio climático y su variabilidad también afectaría a la composición florística y diversidad de estos bosques, donde parte de la composición florística podría ser reemplazada por grupos menos diversos (IPCC 2002; IPCC 2007).

Según Clark *et al.* (2003) y Clark *et al.* (2010) en un bmh-T (bmh-T según Holdridge 1982), de Costa Rica, existe una correlación negativa entre la temperaturas nocturnas promedio anuales y el crecimiento anual de las especies. Ellos encontraron que crecimiento máximo se produjo en los años más fríos, mientras que el crecimiento más lento se desarrolló en los años más calurosos. Esta reducción puede deberse al aumento en la respiración relacionado a la fotosíntesis, resultando en la disminución de la asimilación neta del carbón (Clark 2004; Feeley *et al.* 2007). Feeley *et al.* (2007) encontró que en las pasadas dos décadas existió una disminución en el crecimiento, producto del aumento de la temperatura promedio anual. Por otro lado también analizaron la relación del crecimiento con la frecuencia de días sin lluvia, en donde se observó una correlación positiva, es decir existe un aumento en el crecimiento. Otras investigaciones en los trópicos muestran tendencias diferentes, en contraste Phillips *et al.* (2002) y Baker *et al.* (2004) observaron que bosques maduros localizados en la amazonia han generado un aumento en la biomasa, muestran que los contenidos de carbono responden a eventos

climáticos pasados, en donde años con influencia del Niño el bosque recibe menos precipitaciones, pero sus resultados revelaron un aumento antes, durante y después de eventos ENSO (1982 – 1983), lo cual podría estar relacionado a una recuperación del bosque a mayores perturbaciones de sequía. Por su parte Lewis *et al.* (2010) observaron que existe un aumento en el crecimiento del área basal y el reclutamiento, es posible que cambios en la radiación solar, el acrecentamiento del CO_2 atmosférico y de las temperaturas puedan incrementar la disponibilidad de recursos provocando cambios en la dinámica y una aceleración del crecimiento.

Muchas de las tendencias encontradas a lo largo de los trópicos han sido evaluadas dentro de bosques sin intervención forestal. El entender la relación del clima con respecto a variables de crecimiento en bosques manejados es importante, pues permitirá integrar estas tendencias a un mejor manejo de los recursos. Las prácticas de manejo forestal se basan principalmente en la premisa de que el clima no va a cambiar, a tal punto que la productividad y rentabilidad de los bosques no se vea afectada a largo plazo (Guariguata 2009). Los efectos en los ecosistemas dependerán de la fuerza del cambio climático futuro, así como de la habilidad de las especies para aclimatarse (Chmura *et al.* 2011). En la actualidad la necesidad de desarrollar estrategias de manejo que puedan hacer frente al cambio climático está tomando gran relevancia (D'amatoa *et al.* 2011), sobre todo con el objetivo de mejorar la adaptación de los ecosistemas a dichos cambios. El manejo forestal podría influenciar en el tiempo de la adaptación de los bosques, es posible que las técnicas silviculturales para la eliminación de individuos suprimidos o enfermos, permitirá mejorar la disponibilidad de luz, agua y nutrientes (Spittlehouse y Stewart 2003). Por este motivo primero es necesario conocer cuál es el comportamiento de los ecosistemas frente a las variaciones climáticas.

La presente investigación busca conocer cuál es la relación que existe entre las variables de crecimiento de los bosques húmedos tropicales (bmh-T) de Costa Rica, frente a variables climáticas. Como hipótesis se planteó que las variables de temperatura promedio, máxima, mínima promedio, en los bmh-T de Costa Rica bajo manejo forestal tienen una correlación negativa sobre el crecimiento. Además el aumento en la precipitación promedio anual tiene una correlación negativa sobre el crecimiento dentro de los bmh-T.

3.5. METODOLOGÍA

3.5.1. Área de estudio y parcelas permanentes

Para el presente estudio se consideraron tres estudios ubicados en el bosque muy húmedo tropical (bmh-T según Holdridge 1982), de la región del Atlántico Norte de Costa Rica. La información pertenece a un monitoreo a largo plazo (1987 – 2012), en el cual se han recabado variables estructurales de 18 parcelas de 1 ha. Las parcelas localizadas en la Reserva Biológica La Tirimbina (en adelante, "Tirimbina Primario") son 6 con 11 re-mediciones, mientras que para la Finca "Los Laureles de Corinto" (en adelante, "Corinto Primario") se han monitoreado 9 parcelas con 12 re-mediciones. A estas se suma tres parcelas de bosque secundario con 18 y 28

años de abandono (en adelante Tirimbina Secundario) localizadas en la Reserva Biológica la Tirimbina con 14 remediciones (Finegan *et al.* 1998; Finegan *et al.* 1999; Chazdon *et al.* 2010).

En estas investigaciones se ha usado un protocolo estándar para estudios de crecimiento y rendimiento de bosques tropicales. Cada una de las parcelas tiene una extensión de 1 ha con una faja de amortiguamiento de 40 m, dentro de ellas se midió el DAP (>= 10 cm), la exposición de la copa a la luz, forma de copa, entre otras. Cada uno de estos individuos han sido medidos, etiquetados e identificados a nivel de especie para facilitar su seguimiento a largo plazo (Alder y Synnott 1992). Todas las parcelas fueron re-medidas anualmente hasta a mediados de la década de los noventas a partir de lo cual se midió por lapsos de tiempo más extendidos.

Los tres estudios que poseen condiciones similares ya que están localizados en la Región Huetar Norte, por lo que están relativamente cerca uno de otro (33 km aprox.), siendo influenciados por similares condiciones climáticas de la región con una temperatura promedio anual entre 25 y 26 °C y una precipitación anual entre 3721 y 4346 mm, además tienen semejanza en cuanto a su composición y estructura de bosque, caracterizándose por una Zona de Vida de bosque muy húmedo tropical (bmh-T según Holdridge, 1982), (Delgado *et al.* 1997; Finegan *et al.* 1998; Finegan y Camacho 1999; Chazdon *et al.* 2010). Los suelos de Tirimbina Primario y Secundario son del orden ultisoles, con pH entre 3.9 y 4.5 (Delgado *et al.* 1997; Finegan y Camacho 1999; Chazdon *et al.* 2005). En Corinto Primario los suelos son franco arcilloso, arcilloso y franco arenoso, con un pH de 5.2 y 5.4 (Carrera 1993).

Tirimbina Primario fue aprovechado en diferentes épocas (1962, 1980 y 1989-1990) (Camacho y Finegan 1997). Se encuentra dominado por *Pentaclethra macroloba*, *Qualea polychroma*, *Vochysia ferruginea* (Sesnie *et al*; Delgado *et al*. 1997), al igual que Corinto Primario en donde se destaca la presencia de *Pentaclethra macroloba* (Sesnie *et al.*). En estos bosques primarios en promedio se puede encontrar entre 433 y 500 individuos/ha. Pertenecen al tipo de bosque denominado *Pentaclethra*/palmas por Sesnie *et al*. (2009).

Cada sitio fue establecido con un diseño experimental diferente. Tirimbina Primario tiene un diseño bloques completos al azar con dos tratamientos y tres repeticiones (parcelas) cada uno. El primer tratamiento experimental es bosque con aprovechamiento mejorado. El segundo tratamiento es aprovechamiento con liberación de árboles de futura cosecha. Los tratamientos tuvieron una intensidad moderada para mantener la estructura no coetánea del rodal. Además, no se eliminaron especies de importancia ecológica, semilleros o nichos. El aprovechamiento de las parcelas fue a finales de 1989 e inicios de 1990 (Quiros y Finegan 1994; Delgado et al. 1997). Se cosechó 4.3 individuos/ha >= 60 cm de DAP en promedio; (V = 10.0 m^3 ha y G = 1.6 m^2/ha). Para el tratamiento de liberación se eliminaron en promedio 55 individuos/ha con DAP entre 10 y 60 cm (Delgado *et al.* 1997; Finegan y Camacho 1999). Tirimbina Secundario no fue implementado bajo ningún diseño experimental.

Para el caso de Corinto Primario se establecieron tres tratamientos con tres repeticiones cada uno. Los tratamientos son: un bosque no intervenido (testigo), aprovechamiento mejorado y

aprovechamiento en conjunto con un tratamiento silvicultural de liberación (Carrera 1993). Se aprovecharon en promedio 4.6 individuos/ha con un volumen promedio de 14.6 m^3/ha. En la liberación, se eliminaron alrededor de 40 individuos/ha con DAP >= 10 cm, los cuales estaban compitiendo con los individuos de interés (Carrera 1993).

3.5.2. Datos climáticos

Para observar la relación entre el clima y el crecimiento de los estudios antes mencionados, se usó la base de datos de la Estación Meteorológica localizada en la Estación Biológica la Selva (Disponible en: http://www.ots.ac.cr), la cual está a alrededor de 10 km de Tirimbina Primario y Secundario y a 27 km de Corinto Primario. Para la presente investigación se observó la necesidad de poseer datos desde 1987 – 2012, con el objetivo de poder hacer las relaciones con cada uno de los periodos existentes en cada sitio, sin embargo dentro de la base de datos de la Estación meteorología la Selva, existe un vacío para las variables de temperatura promedio anual y radiación anual, para las cuales solo existían información a partir de 1992, para el resto de variables el set de información estuvo completo.

Al inicio del análisis se pretendió obtener datos meteorológicos de alguna estación más cercana a Corinto Primario, con el objetivo de tener cierta independencia dentro de las relaciones del clima con el crecimiento anual de los árboles de cada estudio, sin embargo no se encontró ninguna estación meteorológica que tenga registros de calidad y continuos para el periodo 1987 – 2012. Esto sugiere que existe una limitación en lo referente a registros meteorológicos a largo plazo para esta parte de los trópicos húmedos. Por este motivo los datos de la Estación Bilógica la Selva se usaron para hacer el análisis en los tres estudios.

Con estos datos se calcularon la temperatura promedio anual, temperatura máxima y mínima promedio anual (°C), precipitación anual, precipitación anual, precipitación del I Cuatrimestre (Enero-Abril), precipitación del I trimestre, precipitación del II trimestre, precipitación del III trimestre, Precipitación del IV trimestre (mm), el número de días sin lluvia, y radiación promedio anual (MJ/d). Por otro lado para conocer la influencia del ENSO sobre el crecimiento se usaron SOI (*Southern Oscillation Index*), SLP (*Sea Level Pressure*) (NOAA 2013).

Las mediciones de los árboles dentro de cada estudio no fueron continuas, existiendo en algunos casos periodos de monitoreos mayores a un año. Por este motivo las variables climáticas que se usaron en aquellos periodos (Cuadro 1), fueron el resultado del promedio anualizado para el periodo de interés.

3.5.3. Análisis de Datos

Cada estudio posee un diseño experimental distinto, además sus mediciones fueron ejecutadas en diferentes tiempos, debido a que durante las pasadas dos décadas no se realizaron mediciones anuales continuas. Para el presente análisis se usaron los siguientes años de medición (Cuadro 1):

Cuadro 1. Años de medición utilizados para los análisis

Corinto Primario	Tirimbina Primario	Tirimbina Secundario
1990	1988	1987
1992	1989	1988
1993	1990	1989
1994	1991	1990
1995	1992	1992
1996	1993	1995
1997	1996	1998
1998	1998	2003
2000	2003	2006
2006	2008	2009
2010	2011	2012

Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2013), sólo para los árboles con DAP >= 10 cm. En cada uno de los estudios, para cada una de las parcelas, se calculó la media del incremento diamétrico absoluto (AGR) como la diferencia entre mediciones sucesivas de DAP/365, este proceso también se lo efectuó para el cálculo del incremento relativo en términos de diámetro (RGR), de esta manera se hizo el ajuste del crecimiento anual. Además se calculó el incremento en área basal absoluto por parcela (AGR G) y relativo (RGR G) (Ec. 3) (Feeley *et al.* 2007), y el incremento absoluto de biomasa arriba del suelo (AGB por sus siglas en inglés, ΔAGB) por parcela (Ec. 4). (Clark *et al.* 2010). Se usaron todos los incrementos anuales entre - 2 mm y 50 mm (Finegan y Camacho 1999). Es importante mencionar que los periodos de tiempo utilizados no son anuales en este sentido para periodos de tiempo de más de dos años se calculó el incremento medio periódico. Sin embargo para fines de simplificación de aquí en adelante todo incremento se lo llamará incremento medio anual.

Para el análisis también se consideraron especies de acuerdo a gremios de crecimiento. Las especies se agruparon de acuerdo a su similaridad en el incremento diamétrico a lo largo de los intervalos de medición. La mediana, el primer y el tercer cuartil de la distribución de los incrementos en cada sitio fueron usados para caracterizar el crecimiento de las especies (Finegan *et al.* 1999). Para esto se hizo un análisis clúster con el método jerárquico de Ward y la distancia Euclidea, y se comprobó si los grupos fueron estadísticamente diferentes mediante un MANOVA. Dentro de este análisis se consideraron todas las especies con al menos tres individuos a lo largo de todo el periodo de monitoreo. Para el caso de Tirimbina Primario se

trabajó con 168 especies, para Corinto Primario 148 y Tirimbina Secundario 90 (Anexo 3, 4 y 5).

$$RGR = \frac{\ln(DAP_t) - \ln(DAP_0)}{T}$$

(Ec. 1)

donde RGR es el incremento relativo diamétrico, *t* es el año final del intervalo, 0 representa al año inicial del intervalo, *T* es el tiempo entre el intervalo.

$$AGR\ G = \frac{(G_t) - (G_0)}{T}$$

(Ec. 2)

donde AGR G es el incremento absoluto del área basal, G es el área basal de toso los individuos, *t* es el año final del intervalo, 0 representa al año inicial del intervalo, *T* es el tiempo entre el intervalo.

$$RGR\ G = \frac{\ln(G_t) - \ln(G_0)}{T}$$

(Ec. 3)

donde RGR G es el incremento relativo del área basal, G es el área basal de todos los individuos, *t* es el año final del intervalo, 0 representa al año inicial del intervalo, *T* es el tiempo entre el intervalo.

$$\Delta\text{AGB} = \frac{(Biomasa_t) - (Biomasa_0)}{T}$$

(Ec. 4)

donde ΔAGB es el incremento de la biomasa, *t* es el año final del intervalo, 0 representa al año inicial del intervalo, *T* es el tiempo entre el intervalo.

En el caso de la biomasa se utilizó la ecuación de Chave *et al.* (2005) para bosques primarios (Ec. 5), mientras que para los bosques secundarios (Ec. 6) se empleó Breugel *et al.* (2011). En ambos se usó el DAP y la densidad de madera como variables predictoras. Los datos de densidad de madera son de mediciones hechas en árboles en los bosques de la zona de estudio siguiendo el protocolo de Chave (2006) y siguiendo a Wiemann y Williamson (2011); la mayoría de los datos se encuentran en la base de datos base de datos proveniente de la Cátedra de Ecología en el Manejo de Bosques Tropicales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Para las especies sin datos de densidad de madera en estas bases datos, se recabaron muestras en los alrededores de las parcelas de Corinto Primario con el

fin de trabajar con las especies que contengan el 90% de biomasa de las parcelas del área de estudio, y usando los protocolos indicados. En el caso de las especies para las que no se pudo encontrar el número suficiente de muestras o que representaban al 10% de la biomasa restante de los estudios se usó la base de datos del Dryad o se aplicó el promedio de todas las especies (Chave *et al.* 2009b; Chave *et al.* 2009a).

$$Y = \rho \times \exp\left(-1.239 + 1.980 \ln(DAP) + 0.207 (\ln(DAP))^2 - 0.0281 (\ln(DAP))^3\right) \quad \text{(Ec. 5)}$$

$$\ln ABG = -1.130 + 2.267 \times \ln(DAP) + 1.186 \times \ln(\rho) \quad \text{(Ec. 6)}$$

donde ρ corresponde a la densidad de madera en g/cm^3, DAP es el diámetro a la altura del pecho en centímetros, medido a una altura de 1.3 m sobre el fuste del árbol.

Los incrementos absolutos y relativos se obtuvieron para conocer su relación con el clima. Para esto se realizaron regresiones lineales en las que se utilizaron las medias de los incrementos de cada uno de los tratamientos a lo largo del periodo de medición, en cada sitio (Tirimbina Primario, Corinto Primario y Tirimbina Secundario).

Para el cálculo de las medias, se ejecutaron análisis de varianza, el modelo a utilizar dependió del diseño experimental de cada estudio. En Corinto el modelo responde al diseño completamente aleatorizado con una estructura factorial de tratamientos bajo manejo forestal, estos están en combinación con periodos de tiempo. Para Tirimbina el diseño es de bloques completos al azar, el cual también tiene una estructura factorial de tratamientos bajo manejo forestal, en combinación con periodos de tiempo. Las observaciones se realizaron en diferentes periodos de tiempo por lo que pueden estar correlacionadas, por lo que se consideró la estructura de correlación (simetría compuesta, auto regresivo continuo) y la heteroscedastisidad residual. Criterios de verosimilitud penalizada (AIC – BIC) se consideraron para elegir el mejor modelo que describiera a los datos. Para esto se usó el módulo de modelos mixtos del Programa Estadístico InfoStat (Di Renzo *et al.* 2010; Di Rienzo *et al.* 2013).

Con las medias se ejecutó las regresiones con las siguientes variables climáticas: temperatura promedio anual, temperatura mínima promedio, temperatura máxima promedio (°C), precipitación anual, precipitación del I Cuatrimestre (Enero-Abril), precipitación del I trimestre, precipitación del II trimestre, precipitación del III trimestre, precipitación del IV trimestre (mm), el número de días sin lluvia, y radiación promedio anual (MJ/d), SOI (*Southern Oscillation Index*), SLP (*Sea Level Pressure*) (NOAA 2013). En análisis preliminares se encontró que el área basal o la biomasa al inicio de cada periodo de medición fueron las predictoras más relacionadas con los incrementos, y que éstas están correlacionadas con el tiempo debido a la recuperación de estos bosques disturbados. Por esta razón, las regresiones usando variables climáticas como predictores se hicieron con los residuos de regresiones de incrementos sobre área basal o biomasa inicial. El caso de haber requerido la especificación del grado del polinomio para el ajuste, se observó los residuos/predichos, así como también el error cuadrático medio de predicción y los criterios de AIC y BIC.

3.6. RESULTADOS

De las variables climáticas utilizadas para analizar el efecto del clima sobre el crecimiento (AGR, RGR, AGR G, RGR G y Δ AGB), ocho de ellas presentan un cambio significativo a lo largo de las pasadas 2 o 3 décadas (Figura 1). De acuerdo con los modelos lineales ajustados, la temperatura promedio anual se ha incrementado desde 1992, 0,02 °C/año, mientras que los promedios anuales de la temperatura máxima y mínima 0.02 °C/año y 0.03 °C/año respectivamente. La precipitación anual aumento 29.64 mm/año, la precipitación del I cuatrimestre 22.94 mm/año, la precipitación del I trimestre 17.71 °C/año, la precipitación II trimestre 10.13 mm/año. Finalmente la radiación promedio anual disminuyó en las pasadas dos décadas 0.08 MJ/d/año.

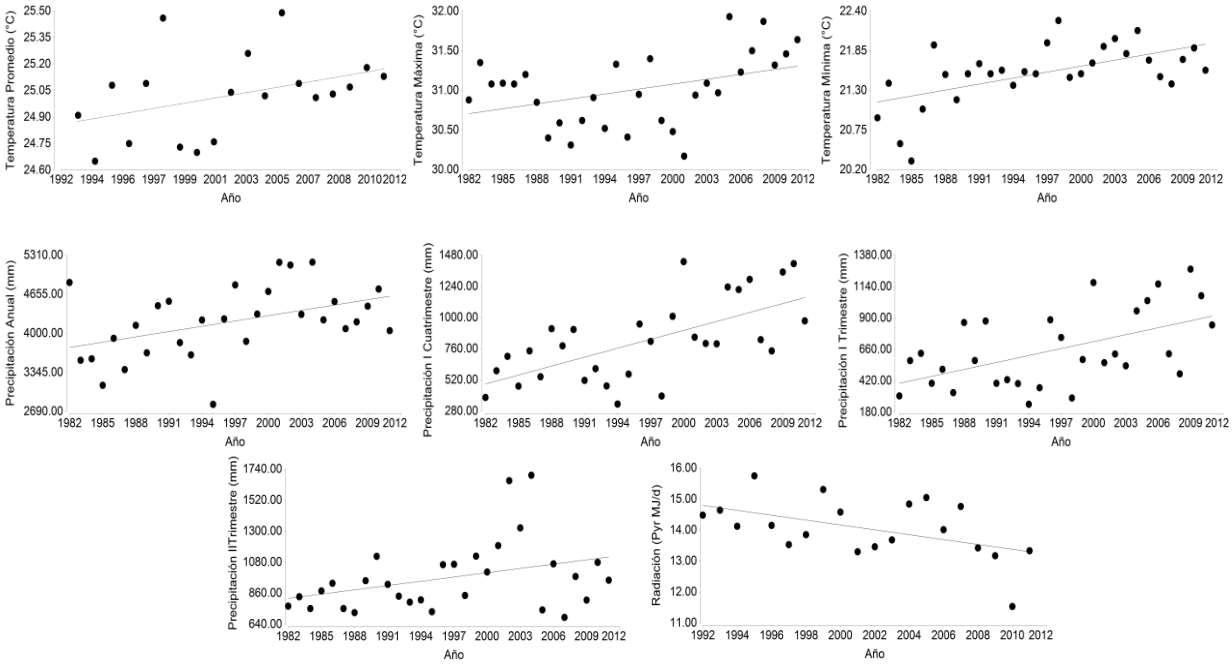


Figura 1. Regresiones lineales entre variables climáticas y el tiempo. Temperatura promedio (R^2 = 0.15; p = 0.09). Temperatura máxima (R^2 = 0.16; p = 0.0284). Temperatura mínima (R^2 = 0.33; p = 0.0008). Precipitación anual (R^2 = 0.20; p = 0.014). Precipitación I Cuatrimestre (R^2 = 0.41; p = 0.0001). Precipitación I Trimestre (R^2 = 0.29; p = 0.0023). Precipitación II trimestre (R^2 = 0.13; p = 0.0518). Radiación (R^2 = 0.24; p = 0.0265).

Para el presente capítulo no se presentan los resultados de los índices ENSO ya que estos mostraron un comportamiento errático debido al cual no se pudo observar una relación clara con respecto a las variables del crecimiento.

Los patrones que han tenido a lo largo del periodo de medición las variables climáticas, así como también el comportamiento de las variables de crecimiento para esos mismos periodos, indican que en los periodos donde ha aumentado la temperatura promedio anual o la temperatura promedio anual mínima, ha existido una reducción en el crecimiento (Figura 2). También se observa que en periodos con altas precipitaciones el crecimiento ha sido menor y viceversa (Figura 3).

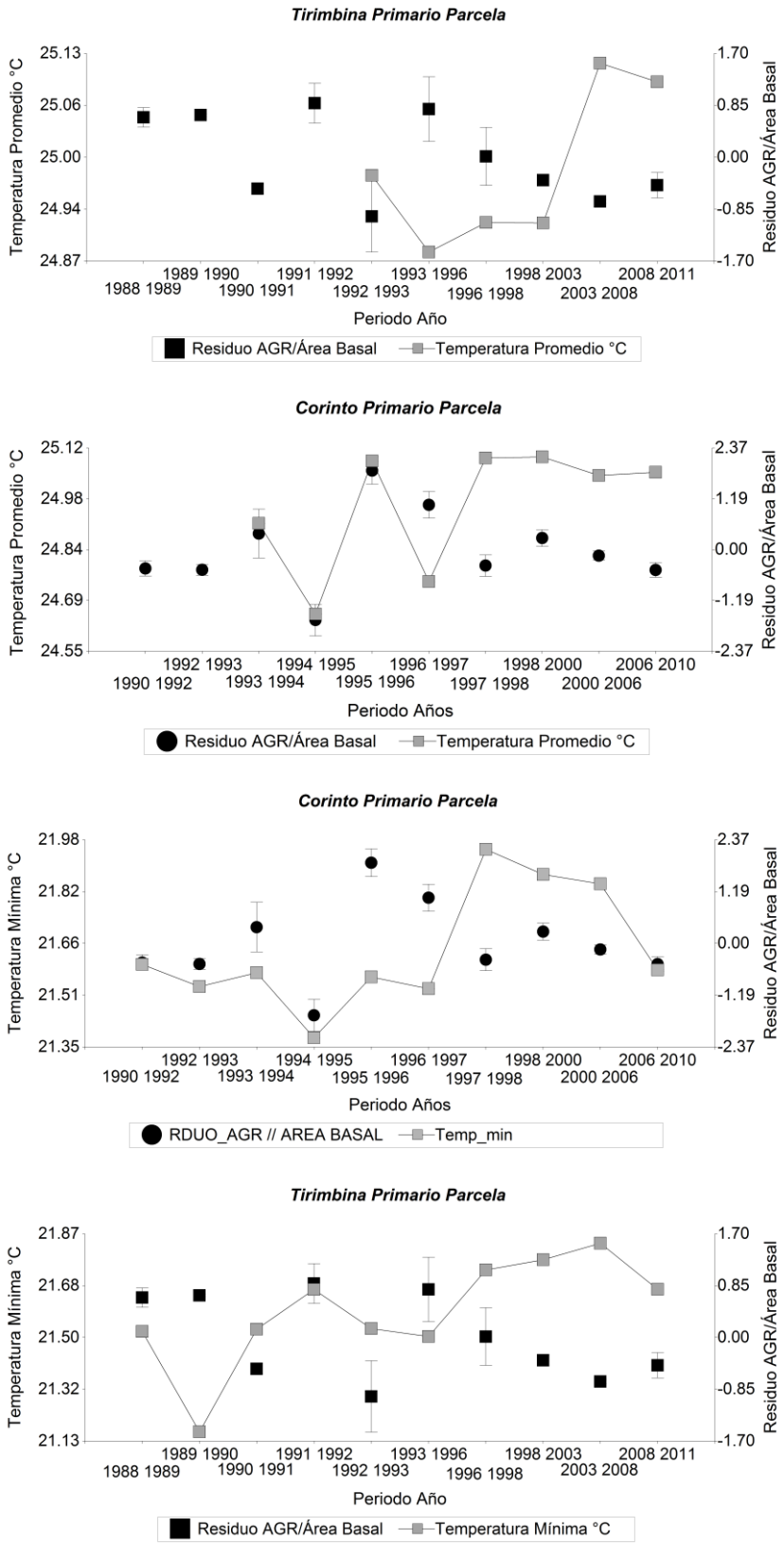


Figura 2. Ejemplo de patrones de temperatura promedio anual, temperatura promedio mínima anual con respecto a variables de crecimiento como el AGR (Residuo AGR/Área Basal)

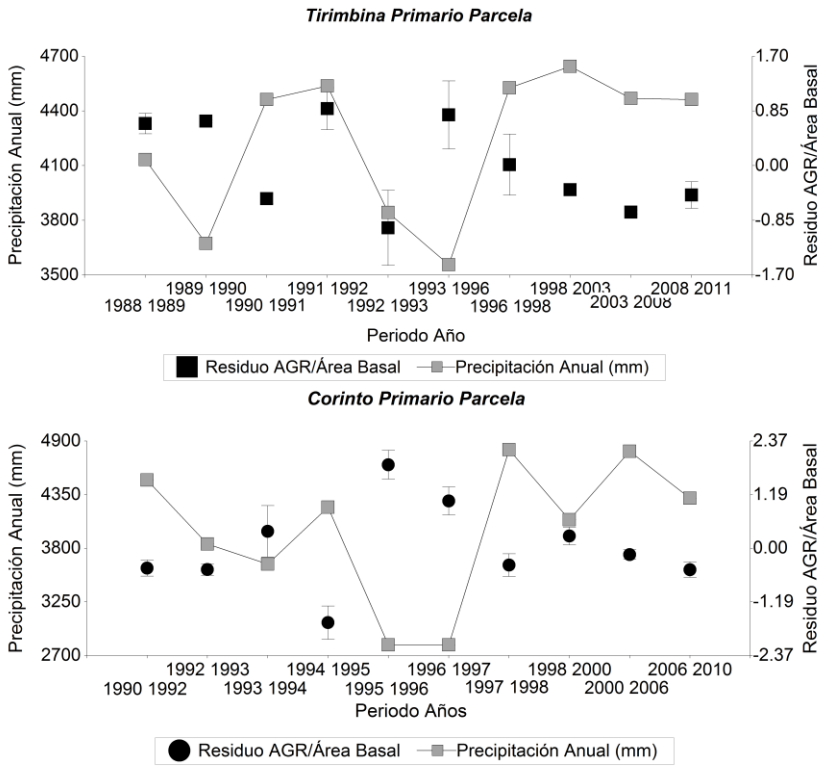


Figura 3. Ejemplo de patrones de precipitación anual (mm), con respecto a variables de crecimiento como el AGR (Residuo AGR/Área Basal)

3.6.1. Comportamiento del crecimiento frente a la temperatura

El aumento de la temperatura promedio anual está correlacionado con una reducción en las variables de crecimiento analizadas. La temperatura promedio anual, incide sobre el promedio del incremento diamétrico (AGR y RGR) de Tirimbina Primario, tanto a nivel de parcela como en aquellas especies de crecimiento moderado y rápido. En Corinto Primario la temperatura promedio anual influye principalmente en el incremento absoluto y relativo del área basal y la biomasa (AGR G y ΔAGB) a nivel de todos los individuos y en las especies de crecimiento rápido, moderado y lento (Cuadro 1). En Tirimbina Secundario por su parte se ve correlaciones con el incremento absoluto del área basal y la biomasa (AGR G y ΔAGB) en las especies de rápido y moderado crecimiento.

En Tirimbina Primario se observa una tendencia a la reducción del incremento diamétrico absoluto y relativo (AGR y RGR) (Cuadro 2) la cual luego se estabiliza al llegar al umbral de los 25 °C (Figura 4a). En Corinto Primario el comportamiento es diferente, existe un aumento en el incremento absoluto del área basal y biomasa (AGR G y ΔAGB) tanto a nivel de parcela como en cada uno de los grupos de crecimiento hasta llegar a un umbral (24,90 °C) a partir del cual comienzan a descender (Figura 4e). Podemos observar que el bosque primario responde de manera distinta a umbrales de temperatura. En cuanto a Tirimbina Secundario el incremento absoluto del área basal y biomasa (AGR G y ΔAGB) de las especies de rápido y moderado

crecimiento muestran una reducción lineal constante (Figura 4g) durante el periodo de medición.

Cuadro 2**.** Resultados de las regresiones entre la temperatura promedio anual y las variables de crecimiento

	TEMPERATURA PROMEDIO									
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
TPP	0.0280*	85.83	-	-	-	-	0.0342	-0.01	-	-
TPR	0.0110*	207.04	0.0410*	0.8	-	-	-	-	-	-
TPM	0.0492	-4.24	0.0345	-0.03	-	-	0.0374	-0.02	-	-
CPP	-	-	-	-	0.0043*	-6.3300	0.0138*	-0.24	0.0071*	-51836.62
CPR	-	-	-	-	0.0289*	-3.93	-	-	0.0387*	-32055.41
CPM	0.0526*	-24.110	-	-	0.0011*	-1.13	0.0008*	-0.35	0.0013*	-8551.53
CPL	-	-	0.0227*	-0.09	0.0098*	-0.94	0.0059*	-0.17	0.0358*	-7373.81
TSR	-	-	-	-	0.0077	-0.81	-	-	0.0144	-2731.43
TSM	-	-	-	-	0.0391	-0.33	-	-	0.019	-1636.75

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa. TPP, Tirimbina Primario Parcela; TPR, Tirimbina Primario Rápido; Tirimbina Primario Moderado; CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento; TSR, Tirimbina Secundario Rápido; TSM, Tirimbina Secundario Moderado. α = 0.05 (LSD Fisher). * Polinomio de Segundo Orden

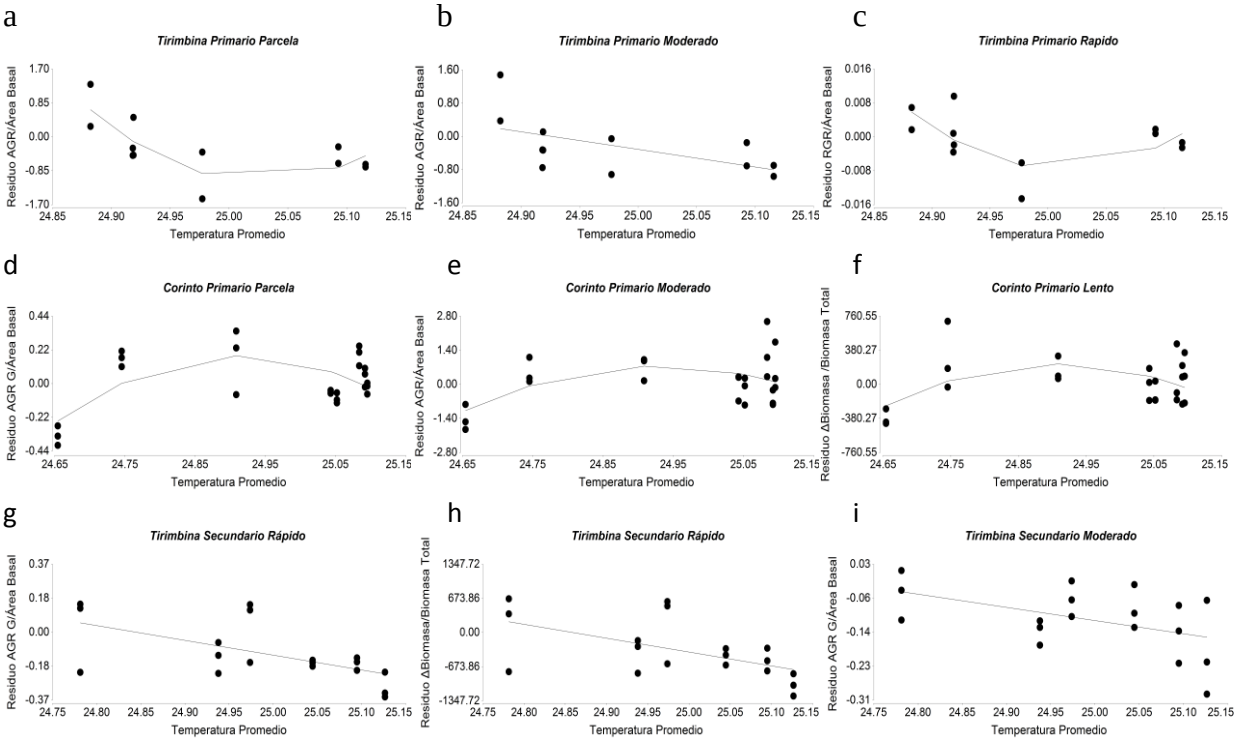


Figura 4. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa inicial versus la temperatura promedio anual.

Las relaciones del promedio de la temperatura máxima anual son de tipo lineal negativa, el aumento de esta variable climática muestra una tendencia en la reducción del crecimiento diamétrico absoluto y relativo, y en el absoluto y relativo del área basal y el incremento de la biomasa (AGR, RGR, AGR G, RGR G y ΔAGB). En Tirimbina Primario estas variables de crecimiento estuvieron relacionadas negativamente con el aumento de la temperatura promedio máxima anual a nivel de parcela y también para el grupo de especies de crecimiento moderado

y lento. Mientras que en Tirimbina Secundario se observó una relación negativa en las especies de rápido crecimiento.

Cuadro 3. Resultados de la regresión entre la temperatura máxima y las variables de crecimiento

	TEMPERATURA MÁXIMA									
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
TPP	-	-	0.0474	-0.01	0.0823	-0.06	0.0057	-4.10E-03	-	-
TPM	0.0606	-0.76	0.0224	-0.01	-	-	0.0277	-4.30E-03	-	-
TPL	-	-	-	-	-	-	0.0259	-0.01	0.0646	-142.55
TSR	-	-	-	-	0.0183	-0.27	-	-	0.0248	-867.7

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa TPP, Tirimbina Primario Parcela; Tirimbina Primario; TPM, Tirimbina Primario Moderado; TPL, Tirimbina Primario Lento; TSR Tirimbina Secundario Rápido. α = 0.05 (LSD Fisher). *Polinomio de Segundo Orden

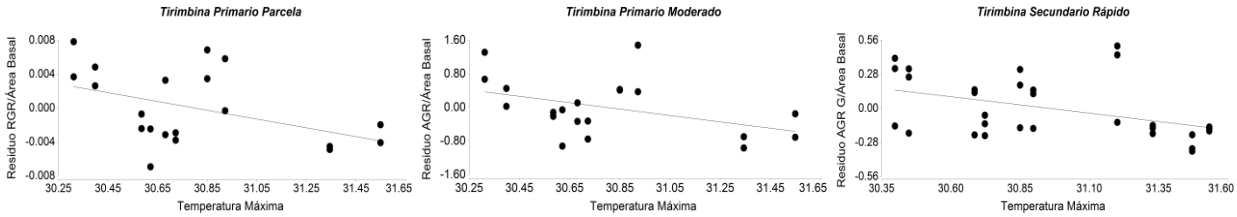


Figura 5. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial versus la temperatura máxima.

La temperatura promedio mínima anual también presentó correlaciones negativas con las variables de crecimiento. El incremento diamétrico absoluto y relativo, el incremento absoluto y relativo del área basal y el incremento de biomasa (AGR, RGR, AGR G, RGR G y Δ AGB) en Corinto Primario tanto a nivel de parcela como en los grupos de especies con crecimiento rápido, moderado y lento, mostro una tendencia de reducción (Figura 6b). Esta tendencia fue dada por una relación no lineal negativa (Cuadro 4). En Tirimbina Primario, se observó una relación lineal negativa (Figura 6a).

Cuadro 4. Resultados de la regresión entre la temperatura mínima y las variables de crecimiento

	TEMPERATURA MÍNIMA									
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
TPP	-	-	0.0575	-0.01	-	-	0.0397	-0.01	-	-
TPM	0.0474	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TPL	-	-	-	-	0.0477	-0.03	-	-	0.0175	-363.1
CPP	0.0048*	-18.16	0.0075*	-0.08	0.0016*	-3.27	-	-	0.0025*	-27225.23
CPR	0.0023*	-30.7	0.0173*	6.20E-05	0.0051*	-2.34	0.0039	0.01	0.0142*	-17617.01
CPM	0.0046*	-17.360	0.0185*	-0.08	0.0009*	-0.54	0.0010*	-0.17	0.0017*	-3993.07
CPL	0.0164*	1.6	0.021*	-0.04	0.0138	-0.43	0.0125*	-0.08	0.0431*	-3309.18

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa. TPP, Tirimbina Primario Parcela; TPM, Tirimbina Primario Moderado; CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento. α = 0.05 (LSD Fisher). * Polinomio de Segundo Orden.

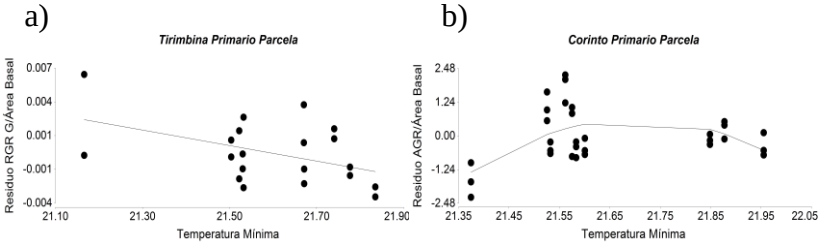


Figura 6. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa inicial versus la temperatura mínima.

3.6.2. Comportamiento del crecimiento frente a la precipitación

La precipitación anual incrementó en las últimas tres décadas (Figura 1), y su aumento presenta correlaciones con el crecimiento de los ecosistemas húmedos estudiados. Esta influencia se observó en todos los estudios analizados tanto a nivel de parcela, como en las especies de crecimiento rápido, moderado y lento (Cuadro 5). La gran mayoría de las regresiones mostró una relación lineal negativa, pero algunas no fueron lineales (Figura 7).

Cuadro 5. Resultados de la regresión entre la precipitación anual y las variables de crecimiento

	PRECIPITACIÓN ANUAL									
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
TPP	-	-	-	-	-	-	-	-	0.0385*	0.01
TPR	0.0258*	7.20E-06	-	-	-	-	-	-	-	-
TPL	-	-	-	-	0.0562*	-1.60E-05	0.0584	-5.40E-06	-	-
CPP	<0.0001	-9.9000E-04	0.0002	-4.20E-06	0.0499*	1.20E-07	0.0103*	6.8E-09	0.0474*	1.1E-03
CPR	0.0223*	-1.50E-03	0.0001	-6.00E-06	0.0165*	1.20E-07	0.0049	-6.20E-06	0.0328*	8.80E-04
CPM	0.0027	-7.30E-04	0.009	-3.60E-06	0.0500	-1.40E-05	-	-	0.0312	-0.12
CPL	0.0003	-4.70E-04	0.0003	-4.70E-04	0.0194	-1.70E-05	0.017	-3.00E-06	-	-
TSP	0.004	-1.40E-03	0.0089	-7.50E-06	0.0068	-4.70E-04	0.0088	-2.00E-05	0.0179	-1.49
TSR	0.0002	-3.00E-03	0.0003	-1.40E-05	0.0024	-3.30E-04	0.0014	-3.30E-05	0.0039	-1.08
TSM	0.0034	-1.50E-03	0.0038	-9.80E-06	0.0012	-2.90E-04	0.0005	-2.60E-05	0.0015	-1.29
TSL	0.0041	-9.40E-04	0.0027	-7.40E-06	0.0005	-2.90E-05	0.0011	-1.60E-05	0.0014	-0.12

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa. TPP, Tirimbina Primario Parcela; TPR, Tirimbina Primario Rápido; TPL, Tirimbina Primario Lento; CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento; TSP, Tirimbina Secundario Parcela; TSR, Tirimbina Secundario Rápido; TSM, Tirimbina Secundario Moderado; TSL, Tirimbina Secundario Lento. α = 0.05 (LSD Fisher). * Polinomio de Segundo Orden.

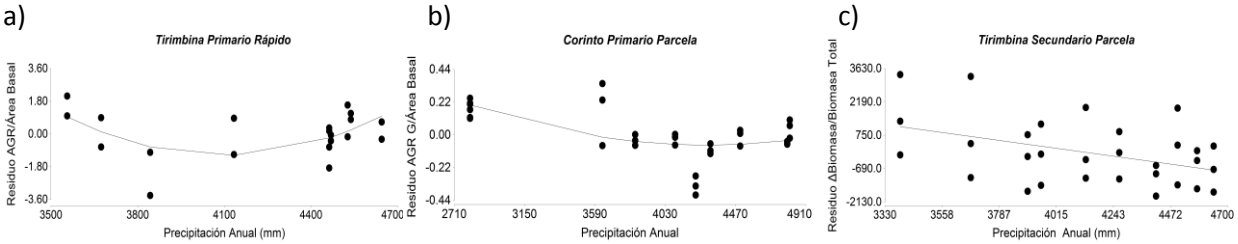


Figura 7.Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa inicial versus la precipitación anual

La precipitación en la zona de estudio es menor durante el primer cuatrimestre (Enero – Abril). El aumento de esta variable al igual que su equivalente anual tuvo una correlación en las variables de crecimiento analizadas. Conforme aumenta la precipitación del I cuatrimestre, se

observó una reducción del crecimiento. En Tirimbina Primario la precipitación del I cuatrimestre influyo principalmente en el incremento diamétrico absoluto y relativo y en el incremento relativo del área basal (AGR, RGR y RGR G) tanto a nivel de parcela como en el grupo de crecimiento moderado y lento. En Corinto Primario y Tirimbina Secundario la influencia se mostró en el incremento absoluto y relativo del área basal y biomasa (AGR G, RGR G y Δ AGB) (Cuadro5).

Para Tirimbina Primario y Tirimbina Secundario este incremento tiene una relación lineal negativa. En contraste con Corinto Primario el cual no mostro una tendencia clara; por ejemplo, el incremento absoluto del área basal en Corinto tiende a incrementar su crecimiento conforme hay un incremento en la precipitación, pero luego este desciende (Figura 8b), mostrando una relación no lineal.

Cuadro 6. Resultados de la regresión entre la precipitación i cuatrimestre y las variables de crecimiento

	PRECIPITACIÓN I CUATRIMESTRE									
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
TPP	0.0465	-1.50E-03	0.0592	-8.30E-06	-	-	0.03800	-5.40E-06	-	-
TPM	0.0024	-1.90E-03	0.0052	-1.20E-05	0.0804	-4.70E-05	0.0106	-8.10E-06	0.0422	-0.34
TPL	0.0189	-1.10E-03	0.043	-7.10E-06	-	-	0.0086	-1.20E-05	-	-
CPP	-	-	-	-	-	-	-	-	0.0020*	-0.02
CPR	0.0097*	9.30E-04	0.0413*	1.10E-06	0.0027*	-1.40E-06	0.0017*	-9.00E-08	0.0056*	-0.01
CPM	0.0243**	4.30E-08	-	-	0.0549*	-1.80E-07	0.014**	3.90E-10	0.0304**	8.70E-06
CPL	-	-	-	-	-	-	0.0212*	-3.80E-08	0.0596*	-1.70E-03
TSP	-	-	-	-	-	-	-	-	0.0626	-2.11
TSR	0.006	-4.10E-03	0.0341	2.80E-04	0.0016	-6.10E-04	0.0218	-4.30E-05	0.0019	-2.02
TSM	-	-	-	-	0.0099	-4.30E-04	0.0139	-3.40E-05	0.0086	-1.93
TSL	-	-	-	-	0.0115	-3.80E-05	0.0358	-1.90E-05	0.0135	-0.17

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa. TPP, Tirimbina Primario Parcela; TPL, Tirimbina Primario Lento; CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento; TSP, Tirimbina Secundario Parcela; TSR, Tirimbina Secundario Rápido; TSM, Tirimbina Secundario Moderado; TSL, Tirimbina Secundario Lento. α = 0.05 (LSD Fisher). * Polinomio de Segundo Orden.

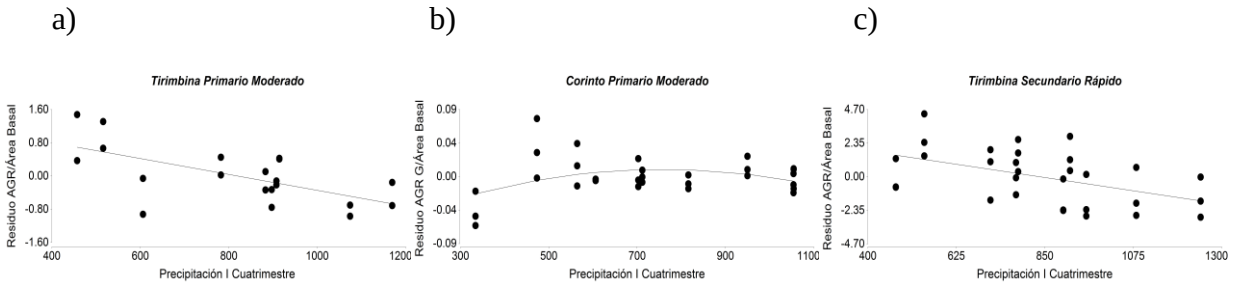


Figura 8. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial versus la precipitación I cuatrimestre

La precipitación del I trimestre, reveló un aumento a lo largo de las pasadas tres décadas. Este incremento parece influenciar el crecimiento en términos de diámetro, área basal y biomasa. Todos los estudios y grupos de crecimiento mostraron en al menos una de sus variables de crecimiento una correlación con respecto al aumento de la precipitación (Cuadro 7).

En los bosques primarios de Tirimbina y Corinto el comportamiento entre la precipitación del I trimestre y las variables de crecimiento depende del grupo de crecimiento que se esté analizando. Por ejemplo el grupo de especies de moderado crecimiento de Corinto Primario (Figura 9a) mostro una conducta no clara en donde conforme aumenta la precipitación lo hace también el crecimiento (AGR , AGR G y ΔAGB) hasta llegar a un umbral, para luego decrecer y nuevamente incrementarse (Figura 10a). Otro ejemplo de tendencias no consistentes en Corinto Primario es a nivel de parcela, en donde el incremento absoluto del área basal aumento (AGR G) conforme lo hace la precipitación anual pero luego de los 700 mm el crecimiento mostró una reducción (Figura 9c). Finalmente Tirimbina Secundario si mostró una consistencia en cuanto al análisis de las variables de crecimiento y la precipitación del I trimestre, en donde al aumentar la precipitación el crecimiento disminuyó (Figura 9b).

Cuadro 7. Resultados de la regresión entre la precipitación I trimestre y las variables de crecimiento

	PRECIPITACIÓN I TRIMESTRE									
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
TPP	-	-	-	-	-	-	-	-	0.0001**	-4.50E-04
TPR	0.0092**	-2.50E-07	-	-	0.0269**	-8.10E-09	-	-	0.0306**	-5.80E-05
TPM	0.0260	-0.0016	0.0695	-8.50E-06	-	-	0.0520	-6.80E-06	-	-
TPL	0.0366	-1.10E-03	-	-	-	-	0.0159	-1.20E-05	-	-
CPP	0.0013**	7.80E-08	0.0008**	3.7E-10	0.0260*	-1.90E-06	0.0049**	4.60E-10	0.0040**	9.30E-05
CPR	-	-	-	-	0.0402*	-1.40E-06	0.0325*	-9.40E-08	-	-
CPM	0.0012**	7.50E-08	0.0025**	3.90E-10	-	-	0.0024**	5.80E-10	0.0102**	1.20E-05
CPL	0.0019**	4.00E-08	0.0011**	2.30E-10	0.0096**	1.70E-09	-	-	-	-
TSP	-	-	-	-	0.0286	-7.10E-04	-	-	-	-
TSR	0.0185	-3.80E-03	0.054	-1.50E-05	0.0055	1.90E-04	0.0351	-4.20E-05	0.0056	-1.91
TSM	-	-	-	-	0.0156	-4.20E-04	0.0224	-3.30E-05	0.0146	0.73
TSL	-	-	-	-	0.0057	-4.30E-05	0.0351*	-2.00E-05	0.0067	-0.2

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa TPP, Tirimbina Primario Parcela; TPL, Tirimbina Primario Lento; CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento; TSP, Tirimbina Secundario Parcela; TSR, Tirimbina Secundario Rápido; TSM, Tirimbina Secundario Moderado; TSL, Tirimbina Secundario Lento. α = 0.05 (LSD Fisher). * Polinomio de Segundo Orden. ** Polinomio de Tercer Orden.

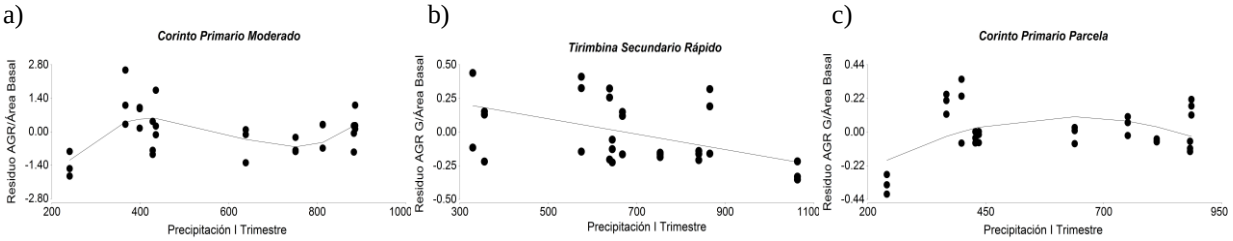


Figura 9. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial versus la precipitación I trimestre

La precipitación del II trimestre también presentó correlaciones negativas con el crecimiento sobretodo en el incremento diamétrico absoluto y relativo (AGR y RGR) en cada uno de los estudios analizados y en diferentes grupos de crecimiento. El grupo de especies de rápido crecimiento para el caso de los bosques primarios es el único que no muestra una relación con esta variable de precipitación (Cuadro 7).

Tirimbina Primario y Secundario mostro una relación negativa con el aumento de la precipitación del II trimestre (Figura 10a y c), sobre todo en lo que respecta al incremento diamétrico absoluto y relativo (AGR y RGR). Es decir conforme aumenta la precipitación existe una disminución en el crecimiento (Figura 11a y 11b). Corinto Primario no marca una tendencia clara en cuanto el aumento de la precipitación del II trimestre, en donde en un inicio conforme incremento la precipitación hasta los 850 mm disminuyo el incremento diamétrico absoluto y relativo y del incremento absoluto del área basal (AGR, RGR y AGR G) para luego esta tener un ligero aumento y finalmente volver a disminuir (Figura 10b).

Cuadro 8. Resultados de la regresión entre la precipitación II trimestre y las variables de crecimiento

	PRECIPITACIÓN II TRIMESTRE									
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
TPP	0.0427	-2.30E-03	0.0281	-1.50E-05	-	-	-	-	0.0591	4.78
TPM	0.0131	-2.50E-03	0.0075	-1.70E-05	-	-	-	-	-	-
TPL	0.0086	-1.90E-03	0.0106	-1.30E-05	0.0210	-5.00E-05	0.0336	-1.60E-05	0.0583	-0.38
CPP	0.0002**	-1.70E-07	0.0018**	-7.10E-10	0.0001**	-3.80E-09	-	-	-	-
CPM	0.0408**	-1.00E-07	-	-	-	-	-	-	-	-
CPL	0.0165**	-6.50E-08	-	-	-	-	-	-	-	-
TSP	0.0167	-0.0029	0.0265	-1.60E-05	-	-	0.0473	-3.80E-05	-	-
TSR	0.004	-0.01	0.0055	-2.80E-05	0.0382	-5.90E-04	-	-	0.0584	-1.8
TSM	0.0141	-3.10E-03	0.0151	-2.10E-05	0.0244	-5.30E-04	0.0085	-5.00E-05	0.0253	0.99

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa. TPP, Tirimbina Primario Parcela; TPM, Tirimbina Primario Moderado; TPL, Tirimbina Primario Lento; CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento; TSP, Tirimbina Secundario Parcela; TSR, Tirimbina Secundario Rápido; TSM, Tirimbina Secundario Moderado; TSL, Tirimbina Secundario Lento. α = 0.05 (LSD Fisher). * Polinomio de Segundo Orden. ** Polinomio de Tercer Orden.

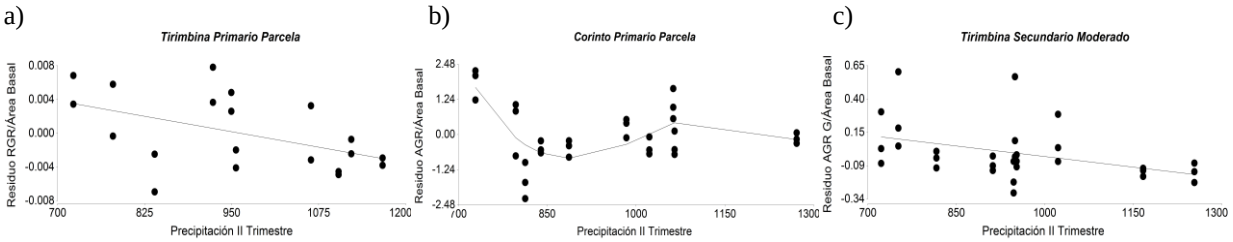


Figura 10. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial versus la precipitación II trimestre

Con respecto a la precipitación del III trimestre solo el crecimiento de Corinto Primario sobre todo a nivel de los grupos de especies de crecimiento rápido, moderado y lento, mostró nuevamente coeficientes negativos de la predictora (Cuadro 9).

Cuadro 9. Resultados de la regresión entre la precipitación III trimestre y las variables de crecimiento.

PRECIPITACIÓN III TRIMESTRE

SITIO	AGR		RGR		AGR-G		RGR - G		BIOMASA	
	P valor	Coef.	P valor	Coef.	P valor	Coef.	P valor	Coef.	P valor	Coef.
CPP	<0.0001	-2.10E-03	-	-	-	-	0.0017	-1.20E-05	-	-
CPR	-	-	0.0003	-1.10E-05	0.006	-1.90E-04	0.0061	-1.20E-05	0.0212	-1.37
CPM	0.0004	-1.70E-03	0.0022	-8.40E-06	0.0413	-2.90E-05	0.0082**	-1.40E-10	0.0061**	-3.60E-06
CPL	0.0001	-9.90E-04	0.0006	-4.90E-06	0.0031	-4.20E-05	0.0029	-7.40E-06	0.0068**	-4.40E-06

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento. α = 0.05 (LSD Fisher). ** Polinomio de Tercer Orden.

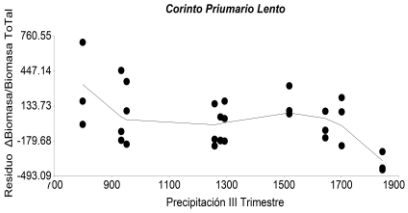


Figura 11. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa total inicial versus la precipitación III trimestre

La precipitación del IV trimestre esta correlacionada con las variables de crecimiento principalmente en Corinto Primario y Tirimbina Secundario (Cuadro 10). La influencia de la precipitación del IV trimestre en Tirimbina Secundario fue principalmente negativa a nivel de parcela y en todos los grupos de crecimiento, es decir al existir un aumento de la precipitación se hubo una tendencia a la reducción del crecimiento (Figura 12c).

En Corinto Primario no se observó una tendencia clara del aumento de la precipitación sobre el crecimiento. La precipitación mostró un descenso en el crecimiento conforme aumenta la precipitación, pero luego crecimiento nuevamente tiende a incrementar al irse aumentando la precipitación (Figura 12a y 12b).

Cuadro 10. Resultados de la regresión entre la precipitación IV trimestre y las variables de crecimiento

PRECIPITACIÓN IV TRIMESTRE

SITIO	AGR		RGR		AGR-G		RGR - G		BIOMASA	
	P valor	Coef.	P valor	Coef.	P valor	Coef.	P valor	Coef.	P valor	Coef.
CPP	0.0219**	-1.80E-08	-	-	0.0477	-2.40E-04	0.0231	3.40E-08	0.0259*	0.01
CPR	0.0012*	-2.20E-03	0.0012*	-8.60E-06	0.0304*	6.00E-07	0.0575*	3.40E-08	0.0260*	4.90E-03
CPM	0.0002*	7.10E-06	0.0005*	3.70E-08	0.0589*	1.10E-07	0.0450*	3.60E-08	0.048**	8.40E-04
CPL	0.0013*	3.50E-06	0.0014*	1.90E-08	0.0401*	1.20E-07	-	-	-	-
TSP	0.0354	-2.40E-03	-	-	0.0382	-8.30E-04	-	-	-	-
TSR	0.0079	-0.01	0.0175	-2.30E-05	0.0174	-6.10E-04	0.031	-5.20E-05	0.0238	-1.93
TSM	0.0257	-2.60E-03	0.0348	-1.70E-05	-	-	0.0104	-4.40E-05	0.01	-2.41
TSL	-	-	-	-	0.0424	-4.00E-05	-	-	-	-

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento; TSP, Tirimbina Secundario Parcela; TSR, Tirimbina Secundario Rápido; TSM, Tirimbina Secundario Moderado; TSL, Tirimbina Secundario Lento. α = 0.05 (LSD Fisher). * Polinomio de Segundo Orden. ** Polinomio de Tercer Orden.

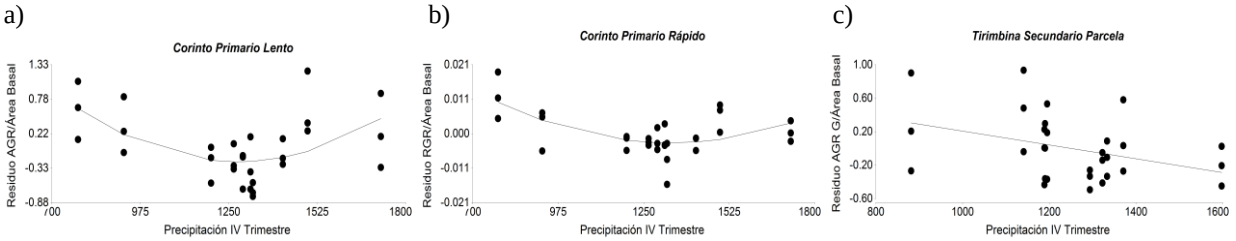


Figura 12. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa total inicial versus la precipitación IV trimestre

3.6.3. Comportamiento del crecimiento frente a días sin lluvia y radiación

El número de días sin lluvia presentó correlaciones positivas con el crecimiento (Figura 13a y 13b) en casi todas las variables analizadas (crecimiento diamétrico, basal y de biomasa) en el bosque de Tirimbina Secundario (Cuadro 11). Esto influye no solo en el crecimiento a nivel de parcela sino también en todos los grupos de crecimiento.

Cuadro 11. Resultados de la regresión entre la días sin lluvia y las variables de crecimiento

DÍAS SIN LLUVIA										
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
TSP	0.0049	0.03	0.01	1.40E-04	0.0229	0.01	0.0203	3.50E-04	0.0629	23.19
TSR	0.0002	0.06	0.0002	-1.60E-05	0.0064	0.01	0.0033	5.90E-04	0.0134	18.19
TSM	0.0071	0.03	0.0071	1.80E-04	0.0063	4.90E-03	0.0027	4.40E-04	0.0073	21.65
TSL	0.0019	0.02	0.0012	1.50E-04	0.0029	4.90E-04	-	-	0.0057	2.11

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa TPP, Tirimbina Primario Parcela; TPR, Tirimbina Primario Rápido; TPL, Tirimbina Primario Lento; CPP, Corinto Primario Parcela.. α = 0.05 (LSD Fisher). * Polinomio de Segundo Orden.

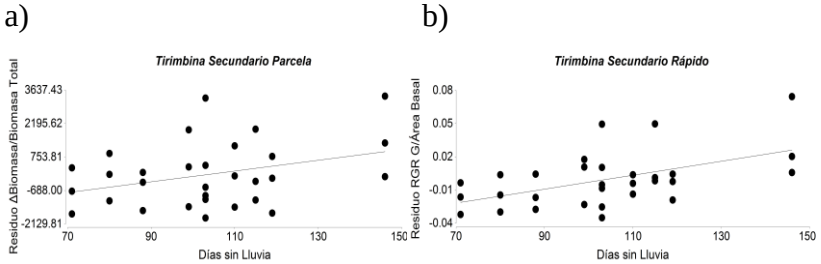


Figura 13. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa inicial versus días sin lluvia

La radiación promedio anual es una variable climática que para el presente estudio se correlaciono con coeficientes positivos, en el crecimiento de Corinto Primario. Este efecto se observó a nivel de parcela principalmente en el incremento diamétrico absoluto, en el incremento absoluto y relativo del área basal, y en el incremento de biomasa (AGR, AGR G. RGR G y Δ AGB). El grupo de especies de rápido crecimiento es aquel que se ve mejor influenciado en todas las variables de crecimiento analizadas (Cuadro 12).

Cuadro 12. Resultados de la regresión entre radiación y las variables de crecimiento

	RADIACIÓN									
SITIO	**AGR**		**RGR**		**AGR-G**		**RGR - G**		**BIOMASA**	
	P valor	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**	**P valor**	**Coef.**
CPP	0.0006	1.08	-	-	0.0381	0.12	0.0553	4.70E-03	0.0386	1005.9
CPR	0.0015	1.62	0.0011	0.01	0.0611	0.09	0.0652	0.01	0.0246	838.34
CPM	0.0015	0.94	0.0089	4.50E-03	-	-	-	-	0.0564	131.82
CPL	0.0117	0.43	0.0216	2.10E-03	-	-	-	-	-	-

AGR, incremento diamétrico absoluto. RGR, incremento diamétrico relativo. AGR G, incremento absoluto del área basal. RGR G, incremento relativo del área basal. ΔAGB, incremento absoluto de biomasa. CPP, Corinto Primario Parcela; CPR, Corinto Primario Rápido; CPM, Corinto Primario Moderado; CPL, Corinto Primario Lento; TSP, Tirimbina Secundario Parcela; TSR, Tirimbina Secundario Rápido; TSM, Tirimbina Secundario Moderado; TSL, Tirimbina Secundario Lento. α = 0.05 (LSD Fisher).

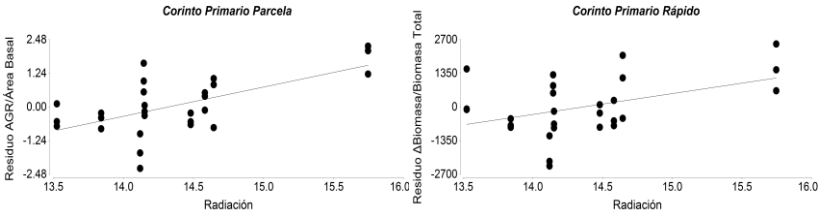


Figura 14. Ejemplo de regresiones entre el residuo de las variables de crecimiento con el área basal inicial o biomasa total inicial versus radiación

3.7. DISCUSIÓN

Las variables de temperatura promedio, mínima y máxima promedio medidas en la Estación Biológica la Selva entre 1982 y 2011, marcan una tendencia de aumento. Estos incrementos a concuerdan con las tendencias encontradas en otros estudios, en donde se observa una variedad de cambios en los valores extremos durante los últimos 40 años para Centro América. Para esta región se muestra que los extremos de temperaturas han tenido un incremento significativo entre 0.2 – 0.3 °C por década (Aguilar *et al.* 2005; Malhi y Wright 2005; Alexander *et al.* 2006). La precipitación anual (1982 – 2011) posee un aumento en estas últimas tres décadas. Sin embargo investigaciones desarrolladas para la región con un set de datos más extenso (1950 – 2003) presentan patrones menos coherentes, por lo que los cambios en la precipitación anual total no muestra un tendencia significativa, es decir la precipitación no tiene un aumento o disminución importante (Alexander *et al.* 2006; Clark y Clark 2010; Hastenrath y Polzin 2012). Esto puede deberse a que la precipitación posee ciclos más largos de cambio que otras variables climáticas, por lo que su aumento o disminución podría no estar totalmente influenciado por un cambio climático de corto plazo. Para interpretar el comportamiento de variables como la precipitación es importante poseer registros más amplios que indiquen estos cambios (Clark y Clark 2010; Hastenrath y Polzin 2012).

Lewis *et al.* (2004) menciona que los principales conductores de cambio en la dinámica de los bosques son la temperatura, precipitación, radiación, ENSO eventos, CO_2 atmosférico, cambio de uso del suelo y aumento en la densidad de las lianas. El efecto negativo en el crecimiento (AGR, RGR, AGR G, RGR G y Δ AGB) por el aumento de la temperatura máxima promedio para el presente estudio fue principalmente observado en Tirimbina Primario, mientras que para variables de temperatura promedio y promedio mínima anual, la correlación

negativa se mostró tanto a nivel de parcela como en los diferentes grupos de crecimiento en Tirimbina Primario, Corinto Primario y Tirimbina Secundario. Esta tendencia en reducción en el crecimiento podría estar relacionada con la temperatura óptima a la que las especies del trópico están adaptadas en esta región, ya que la actividad fotosintética inicia un descenso luego de pasar este óptimo. El calor excesivo altera las enzimas y la cadena de transporte de electrones y proteínas, disminuyendo la tasa fotosintética (Smith y Smith 2001; Loyd y Farquhar 2008). También se ha observado una relación negativa entre la productividad primaria bruta (fotosíntesis) y la respiración de la planta (a nivel de bosque) (Clark 2004; Clark y Clark 2010). Además el intercambio de gases a nivel de hojas y dosel decrece conforme incrementa la temperatura (Doughty y Goulden 2008). Las tendencias de reducción del crecimiento han sido evidenciadas en bosques húmedos sin perturbación y en el presente estudio bajo un manejo forestal (Clark *et al.* 2003; Feeley *et al.* 2007; Clark y Clark 2010).

En el caso de Tirimbina Primario se observó que el grupo de especies de rápido crecimiento y Corinto Primario no mostraron una influencia negativa por parte del aumento de la temperatura máxima promedio. Sin embargo si tomamos como referencia los escenarios de cambio climático futuros (IPCC 2000; IPCC 2002; Scholze *et al.* 2006 ; IPCC 2013), en donde la temperatura promedio aumentará (2 °C – 3° C) (IPCCIpcc 2002; 2013), es posible que la temperatura máxima y mínima promedio también lo haga. Este incremento traerá días más cálidos los mismos que estarán por encima de lo que requiere la tasa fotosintética optima (Clark y Clark 2010), afectando a bosques con y sin manejo. Por lo que aquellas especies que no mostraron una tendencia de disminución en el crecimiento lo podrían hacer en las próximas décadas.

La precipitación anual tiene una relación negativa sobre el crecimiento de los árboles en los estudios analizados, así como también sobre los diferentes grupos de crecimiento. Esta reducción en el crecimiento podría explicarse por un exceso en la disponibilidad de agua lo que desencadenaría dicha reducción (Smith y Smith 2001). Algunas investigaciones han observado que para la precipitación al igual que la temperatura existen óptimos para el crecimiento de los ecosistemas. Por encima de estos óptimos se produce estrés en las plantas por lo que su producción primaria neta (NPP por su siglas en inglés) disminuye, lo que conlleva a una reducción en el crecimiento (Schuur 2003; Lambers *et al.* 2008). Sin embargo, los sitios de estudio no sufren de anegamiento estacional. Es posible entonces que la reducción observada en el crecimiento podría estar más relacionada con la disminución en la radiación solar, debida a un aumento en la nubosidad en asociado con la mayor precipitación (Malhi *et al.* 1999; Schuur 2003).

La precipitación del I Cuatrimestre y del I Trimestre, que comprenden los meses de menos lluvia en el año, mostraron una tendencia igual de la precipitación anual para todos los estudios, en donde conforme aumento la precipitación existió una disminución en el crecimiento (AGR, RGR, AGR G, RGR G y Δ AGB). En contraste con la precipitación del III trimestre la cual solo influencia al sitio de Corinto Primario, en donde se observó una reducción en las variables de crecimiento (AGR, RGR, AGR G, RGR G y ΔAGB). El IV trimestre mostró una influencia

dependiendo del tipo de bosque, es así que Tirimbina Primario no se ve influenciado, mientras que en Corinto Primario tuvo una reducción en su crecimiento, pero conforme la precipitación aumentó al umbral de los 1800 mm el crecimiento aumenta con ella. Finalmente en Tirimbina Secundario la relación es decreciente lineal. Para algunos casos sobre todo en Corinto Primario, no se observó una tendencia clara del efecto del aumento de la precipitación en torno al crecimiento. Esta reducción de la influencia con respecto a los otros estudios puede ser debida a que esta variable (precipitación del III y IV trimestre) no muestra un cambio significativo a lo largo de las pasadas tres décadas. Para la gran mayoría de los casos existo una relación lineal negativa, dicha tendencia mostro que el crecimiento en sus diferentes variantes (AGR, RGR, AGR G, RGR G y ΔAGB), se reduce conforme aumenta la precipitación. Sin embargo, existen casos en donde se observaron relaciones no lineales.

Para las variables de precipitación mencionadas anteriormente las tendencias en la reducción del crecimiento podrían estar más relacionadas con la disminución de la disponibilidad de radiación (Schuur 2003). Por otro lado los resultados de los meses con menos precipitaciones del año, contrastan con lo observado por Clark y Clark (2010) ya que en su estudio los árboles pueden caer en un estrés por sequía lo bastante fuerte como para reducir su crecimiento. Esto demostró que incluso periodos cortos y extremos de sequía podrían contribuir a una reducción de hasta el 20% de la producción de madera.

El efecto de la radiación se observó Corinto Primario, mientras que la existencia de días sin lluvia está más relacionada a los bosques secundarios. La tendencia encontrada para estos dos estudios muestra que conforme aumentó la radiación o la existencia de días sin lluvia existió un aumento en el crecimiento del bosque. La radiación y la disponibilidad de luz son un factor importante del cual las plantas dependen para su desarrollo. Si la disponibilidad es la adecuada esta favorecerá a la fotosíntesis, por lo tanto a la ganancia de biomasa y al crecimiento de los árboles (Lambers *et al.* 2008; Lüttge 2008).

En relación con el cambio climático la variable climática más influyente sobre el crecimiento de los árboles en los bosques de Tirimbina y Corinto es la temperatura, ya que en las últimas décadas ha alterado su comportamiento de manera significativa, además su influencia mostró relaciones negativas consistentes. Pese a su correlación negativa en el crecimiento, no provocó una reducción en los valores totales de área basal o biomasa de cada uno de los estudios analizados (Anexo 2). Es decir pese a que el aumento de las variables de temperatura provocó una tendencia en la reducción en el crecimiento, se asumiría que la disminución es baja comparada con la tasa de crecimiento que tiene el bosque. La recuperación del bosque luego de la intervención forestal se desarrolla sin ningún inconveniente.

Sin embargo si las predicciones de cambio climático se mantienen, el aumento de la temperatura promedio (IPCC 2000; Aguilar *et al.* 2005; IPCC 2013) podría provocar una reducción mucho mayor, existiendo cambios más drásticos en el crecimiento y estructura de los bosques húmedos tropicales (Clark y Clark 2010). Lo que a su vez podría conllevar a que el

bosque luego de una intervención forestal requiera de más tiempo de lo esperado para su recuperación de acuerdo a sus umbrales.

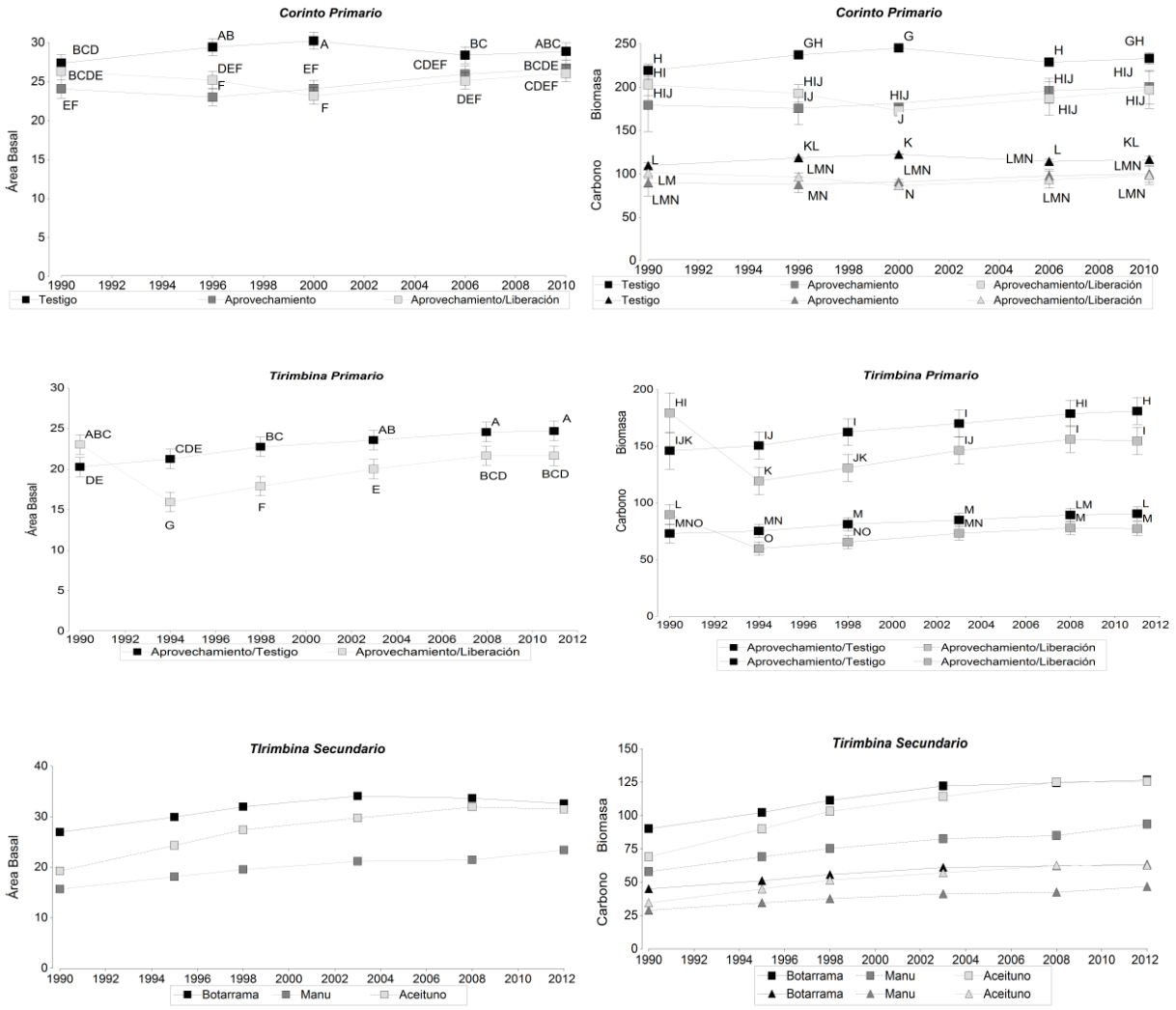
La relación del cambio climático, la variabilidad climática y los bosques está ligada principalmente a la mitigación del fenómeno; sin embargo, se estima que el cambio climático en los siguientes 100 años tendrá impactos significativos en los ecosistemas boscosos (Spittlehouse y Stewart 2003) con consecuencias ecológicas y cambios en el crecimiento (Papadopol 2000). El MFS podría influir en el tiempo de la adaptación de los bosques y contribuir a que se mantengan los bienes y servicios ecosistémicos (Spittlehouse y Stewart 2003; Guariguata *et al.* 2008). En este sentido necesario cambiar el enfoque en el que las prácticas de manejo forestal sostenible no consideran la influencia del clima, por lo que es necesario que en el diseño de las normativas forestales se considere el efecto que podría tener el cambio en las variables climáticas a futuro en el crecimiento, así como también en la recuperación del área basal y biomasa total. La adaptación del ecosistema forestal se puede dar a través del mantenimiento de la composición y complejidad de la estructura. También es posible que el desarrollo de técnicas silviculturales para la eliminación de los individuos suprimidos, enfermos, o que no son de interés, permita mejorar la calidad de la luz, disponibilidad de agua y nutrientes (Spittlehouse y Stewart 2003; D'amatoa *et al.* 2011).

3.8.ANEXOS

Anexo 1. Correlación de Pearson entre variables climáticas. Periodo 1982– 2011

	Temperatura promedio	Temperatura máxima	Temperatura mínima	Precipitación anual	Precipitación I cuatrimestre	Días sin lluvia	Precipitación I trimestre	Precipitación II trimestre	Precipitación III trimestre	Precipitación IV trimestre	Radiación
Temperatura promedio	1.00	0.00	0.00	0.46	0.85	0.71	0.68	0.35	0.76	0.61	0.51
Temperatura máxima	0.79	1.00	0.35	0.16	0.45	0.44	0.22	0.18	0.41	0.42	0.59
Temperatura mínima	0.80	0.18	1.00	0.04	0.09	0.16	0.10	0.67	0.13	0.37	0.29
Precipitación anual	-0.18	-0.27	0.38	1.00	0.01	0.02	0.00	0.04	0.01	0.00	0.04
Precipitación I cuatrimestre	0.05	0.14	0.32	0.48	1.00	0.00	0.05	0.17	0.87	0.03	0.32
Días sin lluvia	0.09	0.15	0.26	0.44	0.95	1.00	0.19	0.21	0.83	0.09	0.28
Precipitación I trimestre	-0.10	-0.23	0.30	0.65	0.36	0.25	1.00	0.60	0.67	0.03	0.37
Precipitación II trimestre	-0.23	-0.25	-0.08	0.38	-0.26	-0.24	0.10	1.00	0.23	0.72	0.36
Precipitación III trimestre	-0.08	-0.16	0.28	0.48	0.03	-0.04	0.08	-0.22	1.00	0.16	0.51
Precipitación IV trimestre	0.13	0.18	-0.20	-0.69	-0.46	-0.37	-0.47	-0.08	-0.31	1.00	0.63
Radiación	-0.16	-0.13	-0.25	-0.47	-0.24	-0.25	-0.21	-0.22	-0.16	0.11	1.00

Anexo 2. Recuperación del Bosque luego de la intervención forestal



Área basal total (m^2), biomasa total (t/ha) y carbono (t/ha) de los estudios Corinto Primario, Tirimbina Primario y Tirimbina Secundario. Letras iguales indican que no existe diferencia entre medias (Prueba LSD de Fisher, $P<0.05$).

Anexo 3. Grupos de Crecimiento de Tirimbina Primario basado en el crecimiento diamétrico

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Alchornea latifolia	Lento	1.65	1.12	0.37	2.42
Alchorneopsis floribunda	Lento	2.07	0.88	0	1.14
Alibertia atlantica	Lento	0.8	0.4	0	1.37
Anaxagorea crassipetala	Lento	1.19	1.09	0.61	1.29
Ardisia fimbrillifera	Lento	1.38	1	0.2	2.23
Aspidosperma spruceanum	Lento	2.63	0.59	0	2.38
Brosimum guianense	Lento	1.42	0.82	0	1.81
Brosimum lactescens	Lento	1.34	0.61	0	1.66
Capparis pittieri	Lento	1	0.66	0	1.49
Chrysophyllum colombianum	Lento	2.15	0.71	0	2
Chrysophyllum venezuelanense	Lento	0.68	0.36	0	1.01
Clethra costaricensis	Lento	1.77	1.04	0.2	2.81
Colubrina spinosa	Lento	1.59	1.01	0	2.71
Cordia dwyeri	Lento	2.06	1.59	0	2.75
Cordia lucidula	Lento	1.68	1.38	0.2	2.5
Couepia polyandra	Lento	2.49	1.37	0.4	2.86
Coussarea hondensis	Lento	1.04	0.73	0	1.32
Cupania glabra	Lento	1.34	0.98	0.37	1.99
Desconocido	Lento	2.65	1.02	0	3.12
Dystovomita paniculata	Lento	1.27	0.8	0	1.94
Faramea occidentalis	Lento	0.93	0.73	0	1.47
Guarea bullata	Lento	1.3	0.99	0	3.02
Guarea kegelii	Lento	0.62	0.58	0	1.49
Guarea rhopalocarpa	Lento	1.07	0.66	0	1.83
Guatteria aeruginosa	Lento	2.36	0.88	0	3.34
Hippotis albiflora	Lento	1.27	0.82	0	1.83
Hirtella lemsii	Lento	0.57	0.39	0	0.95
Ilex skutchii	Lento	1.94	1.02	0	2.74
Licaria sarapiquensis	Lento	1.86	0.99	0.4	2.64
Lonchocarpus oliganthus	Lento	1.89	1.41	0	3.01
Lonchocarpus sp.	Lento	1.74	1.04	0	2.08
Macrolobium costaricense	Lento	1.12	0.34	0	1.01
Marila laxiflora	Lento	1.65	1.04	0.33	2.43
Miconia affinis	Lento	1.82	1	0	2.92
Miconia stevensiana	Lento	1.34	1.19	0.99	1.99
Mouriri gleasoniana	Lento	1.47	0.89	0	2.78
Naucleopsis naga	Lento	1.15	0.36	0	1.46
Neea elegans	Lento	1.79	1.09	0.33	3.23
Ocotea atirrensis	Lento	1.36	1.22	0	2.23
Ocotea cernua	Lento	1.93	1.04	0	3.12
Ocotea laetevirens	Lento	0.9	0.48	0	1.67
Ocotea mollifolia	Lento	1.41	0.91	0	1.49

continuación

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Ocotea puberula	Lento	0.56	0.56	0.33	0.79
Pachira aquatica	Lento	0.32	0	0	0.6
Parathesis fusca	Lento	1.08	0.91	0	1.5
Posoqueria latifolia	Lento	0.41	0.2	0	0.86
Posoqueria panamensis	Lento	0.35	0	0	0.73
Pouteria calistophylla	Lento	1.68	1.21	0.39	2.68
Pouteria campechiana	Lento	2.16	1.19	0	2.75
Pouteria reticulata	Lento	1.82	0.8	0.2	2.43
Protium pittieri	Lento	2.19	1.25	0.36	3.01
Protium schippii	Lento	1.29	0.79	0	2
Pseudolmedia spuria	Lento	1.21	0.7	0	2.14
Psychotria panamensis	Lento	1.51	0.84	0.2	2.28
Quararibea bracteolosa	Lento	1.15	0.63	0	1.37
Quiina schippii	Lento	1.11	0.3	0	1.98
Rinorea dasyadena	Lento	0.25	0	0	0.77
Siparuna guianensis	Lento	1.61	1.25	0	2.57
Swartzia ochnacea	Lento	0.48	0	0	1.32
Theobroma angustifolium	Lento	0.38	0	0	1.04
Theobroma simiarum	Lento	0.65	0.44	0	1.04
Unonopsis pittieri	Lento	1.72	1.19	0	2.41
Warszewiczia coccinea	Lento	0.96	0.6	0	1.36
Abarema adenophora	Moderado	6.11	4.64	1.65	6.04
Apeiba membranacea	Moderado	3.81	1.74	0	6.19
Byrsonima arthropoda	Moderado	5.29	3.78	0.77	8.73
Calophyllum brasiliense	Moderado	3.19	2.31	0.36	5.33
Carapa guianensis	Moderado	3	1.66	0.4	4.94
Casearia arguta	Moderado	3.26	3.12	2.14	4.01
Casearia commersoniana	Moderado	1.78	1.51	0.4	3.41
Cecropia insignis	Moderado	5.45	3.76	1.83	7.34
Cespedesia spathulata	Moderado	4.73	4.18	1.32	7.11
Chimarrhis parviflora	Moderado	5	3.14	0.74	7.06
Cinnamomum chavarrianum	Moderado	4.2	2.63	0.74	6.83
Coccoloba tuerckheimii	Moderado	2.09	1.89	1	3
Conceveiba pleiostemona	Moderado	2.95	1.95	0.4	5.14
Croton schiedeanus	Moderado	2.59	1.71	0.8	3.21
Dendropanax arboreus	Moderado	2.57	1.36	0.33	3.72
Dussia macroprophyllata	Moderado	2.13	1.72	0	3.35
Elaeoluma glabrescens	Moderado	3.05	2.75	1.61	4.15
Erythroxylum macrophyllum	Moderado	3.5	4.16	1.47	5.21
Eugenia glandulosopunctata	Moderado	2.42	1.91	0.48	4.12
Ferdinandusa panamensis	Moderado	2.4	1.91	0.48	3.64
Garcinia madruno	Moderado	1.75	1.96	0.74	2.86

continuación

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Graffenrieda galeottii	Moderado	2.39	1.7	0.96	3.35
Guarea kunthiana	Moderado	2.73	1.46	0.39	4.77
Guatteria diospyroides	Moderado	3.14	0.33	0	7.19
Heisteria concinna	Moderado	2.02	1.82	0.2	3.78
Henriettea tuberculosa	Moderado	2.48	1.49	0.97	3.72
Hirtella triandra	Moderado	3.26	2.9	1.5	4.77
Humiriastrum diguense	Moderado	4.82	3.81	1.82	7.19
Hyeronima oblonga	Moderado	3.89	2.86	1.61	6
Inga acuminata	Moderado	5.48	4.36	1.99	6.09
Inga cocleensis	Moderado	4.25	2.99	2	6.67
Inga mortoniana	Moderado	3.62	2.13	1.09	4.27
Inga spectabilis	Moderado	3.42	1.12	0	4.16
Inga sertulifera	Moderado	3.63	2.35	1.04	4.74
Inga umbellifera	Moderado	3.73	2.6	0.95	5.77
Lacunaria panamensis	Moderado	2.25	1.78	0.81	3.18
Laetia procera	Moderado	4.1	3.01	1.29	6.25
Maranthes panamensis	Moderado	3.41	2.95	1.02	5
Miconia punctata	Moderado	3.75	3.3	1.78	5.2
Minquartia guianensis	Moderado	2.63	2.01	0.73	4.12
Mollinedia pinchotiana	Moderado	2.15	1.59	0.38	3.64
Myrcia leptoclada	Moderado	3.39	2.95	1.19	5.33
Myrcia splendens	Moderado	2.96	2.37	1.34	4.35
Nectandra cissiflora	Moderado	4.28	4.22	1.82	5.2
Nectandra umbrosa	Moderado	3.54	2.71	0.33	5.56
Ocotea insularis	Moderado	3.89	2.82	0.97	5.2
Ormosia velutina	Moderado	3.11	2.02	0.48	5
Ossaea robusta	Moderado	2.43	2.56	1.83	3.17
Parathesis trichogyne	Moderado	2.69	2.28	1.32	3.82
Pourouma bicolor	Moderado	4.56	3.14	1.37	6.42
Pourouma minor	Moderado	4.54	3.47	1.49	7.13
Pouteria durlandii	Moderado	2.23	1.61	0	3.86
Protium panamense	Moderado	4.09	2.9	1.31	5.72
Protium ravenii	Moderado	2.84	2.31	0.99	4.16
Pterocarpus rohrii	Moderado	3.4	1.67	0.7	4.33
Sacoglottis trichogyna	Moderado	3.67	4.4	0	5.95
Sapium glandulosum	Moderado	2.91	1.67	0.4	4.16
Spachea correae	Moderado	3.82	3.59	1.59	5.71
Sterculia recordiana	Moderado	3.01	2	0.4	4.99
Talauma gloriensis	Moderado	3.41	2.42	1.01	4
Terminalia amazonia	Moderado	2.78	1.6	0.36	3.83
Terminalia bucidoides	Moderado	4.28	3.68	1.24	6.41

continuación

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Tetragastris panamensis	Moderado	3.64	2.73	1.33	5.71
Virola sebifera	Moderado	3.91	3.13	0.95	5.75
Vismia macrophylla	Moderado	5.63	2.92	0.95	8.59
Vitex cooperi	Moderado	4.05	2.93	0.4	6.7
Xylopia sericophylla	Moderado	4.17	2.83	1.02	6.09
Ampelocera macrocarpa	Rápido	6.09	4.31	2.08	9.28
Balizia elegans	Rápido	11.81	11.89	7.7	15.25
Beilschmiedia costaricensis	Rápido	7.94	6.96	3.64	9.76
Casearia arborea	Rápido	5.1	4.52	2.21	7.64
Cecropia obtusifolia	Rápido	7.42	7.14	3.23	7.5
Cordia bicolor	Rápido	6.78	5.29	2.08	9.56
Croton smithianus	Rápido	15.07	13.49	6.78	20.35
Goethalsia meiantha	Rápido	13.85	12	8	18
Hampea appendiculata	Rápido	9.87	8.63	3.14	13.52
Hernandia didymantha	Rápido	10.23	8.74	5.82	14.31
Hyeronima alchorneoides	Rápido	6.73	5.27	1.94	9.68
Inga allenii	Rápido	8.32	7.96	1	14.58
Inga alba	Rápido	6.32	4.61	0.97	10.02
Inga leiocalycina	Rápido	8.02	5.38	2.64	13.45
Inga pezizifera	Rápido	8.29	6.41	2.31	12.32
Inga punctata	Rápido	7.62	7.28	4.42	10.16
Inga samanensis	Rápido	8.39	3.21	1.21	15.96
Inga thibaudiana	Rápido	6.63	5.63	2.34	9.36
Jacaranda copaia	Rápido	5.32	5.72	2.56	8
Lacmellea panamensis	Rápido	5.09	5	0.98	9.11
Lecythis ampla	Rápido	6.16	5.11	2.01	9.74
Licaria misantlae	Rápido	4.36	4.22	2.58	6.28
Miconia minutiflora	Rápido	6.49	6.68	3.7	7.95
Miconia multispicata	Rápido	5.45	4.66	3.54	6.52
Nectandra purpurea	Rápido	4.8	4.94	1.09	9.51
Ochroma pyramidale	Rápido	12.59	12	1.5	13.3
Ocotea macropoda	Rápido	5.91	5.28	1.94	9.5
Otoba novogranatensis	Rápido	5.99	4.83	1.02	9.1
Pentaclethra macroloba	Rápido	6.61	5.38	2.08	9.64
Qualea polychroma	Rápido	7.67	6.77	3	11.52
Rollinia pittieri	Rápido	7.31	5.13	2.43	12.03
Sclerolobium costaricense	Rápido	5.52	5	4.16	7.7
Simarouba amara	Rápido	9.43	7.7	4.01	14.21
Stryphnodendron microstachyum	Rápido	8.22	6.69	2.02	12.24
Tapirira guianensis	Rápido	6.36	4.97	1.99	9.64
Virola koschnyi	Rápido	6	5.22	1.47	9.54
Vochysia ferruginea	Rápido	13.45	12.15	8.59	18.09

Anexo 4. Grupos de Crecimiento de Corinto Primario basado en el crecimiento diamétrico

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Amaioua pedicellata	Lento	2.45	1.45	0	4.75
Anaxagorea crassipetala	Lento	3.1	0	0	4.56
Anaxagorea phaeocarpa	Lento	0.55	0.52	0	1.02
Andira inermis	Lento	2.14	1.2	0	4.00
Apeiba membranacea	Lento	3.21	1.06	0	5.03
Ardisia standleyana	Lento	0.17	0	0	0.52
Brosimum guianense	Lento	1.36	0.88	0	2.09
Carapa guianensis	Lento	2.69	1.09	0	3.95
Casearia commersoniana	Lento	2	1.7	0.16	2.96
Cassipourea elliptica	Lento	0.4	0	0	0.88
Chimarrhis latifolia	Lento	0.67	0.85	0	1.15
Chimarrhis parviflora	Lento	0.87	0	-0.53	2.01
Chrysophyllum venezuelanense	Lento	0.64	0	0	1.01
Colubrina spinosa	Lento	2.31	1.13	0	3.60
Cordia cymosa	Lento	0.98	0.91	0.25	2.00
Cordia dwyeri	Lento	1.6	0.94	0	2.04
Coussarea hondensis	Lento	0.59	0.26	0	1.00
Coussarea nigrescens	Lento	1.84	1.31	0.27	2.27
Croton schiedeanus	Lento	2.01	0.96	0	3.40
Dendropanax arboreus	Lento	1.58	0.66	0	2.04
Desconocido	Lento	2.55	0.93	0	2.96
Dichapetalum donnell-smithii	Lento	0.93	0	0	1.31
Faramea occidentalis	Lento	1.17	0.87	0	1.98
Garcinia intermedia	Lento	1.25	0.75	0	2.01
Garcinia madruno	Lento	1.67	1.27	0	2.69
Grias cauliflora	Lento	1.39	1.37	0	2.96
Guarea bullata	Lento	1.06	0.7	0	1.61
Guarea glabra	Lento	0.88	0.45	0	1.31
Guarea kunthiana	Lento	2.08	1.13	0	3.40
Guarea macrophylla	Lento	1.17	0.75	0	1.97
Guarea rhopalocarpa	Lento	2.18	1.01	0	1.57
Guatteria diospyroides	Lento	0.9	0.33	0	1.21
Hasseltia floribunda	Lento	2.88	1.01	0	5.98
Hedyosmum scaberrimum	Lento	2.26	2.06	0	3.13
Heisteria concinna	Lento	1.9	1.06	0	2.95
Henriettea tuberculosa	Lento	0.37	0	-0.51	1.00
Hippotis albiflora	Lento	1.29	0.49	0	2.02
Hyeronima alchorneoides	Lento	2.68	0.49	0	4.24
Ilex skutchii	Lento	1.59	0.86	0	1.48
Inga alba	Lento	3	2.18	0	3.37
Inga spectabilis	Lento	2.65	0.24	0	1.00
Lacunaria panamensis	Lento	1.26	0.97	0	1.98

continuación

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Laetia procera	Lento	1.09	0.25	0	1.00
Lecointea amazonica	Lento	3.5	0.69	0	3.55
Licaria misantlae	Lento	2.04	1.49	0	3.90
Lozania pittieri	Lento	0.39	0	0	1.00
Minquartia guianensis	Lento	1.76	1	0	3.00
Mollinedia costaricensis	Lento	2.09	1.08	0	4.10
Mollinedia pinchotiana	Lento	1.97	1.24	0	2.74
Naucleopsis naga	Lento	1.5	0.66	0	2.46
Nectandra salicina	Lento	0.96	0.81	0	1.59
Ocotea laetevirens	Lento	1.29	0.97	0	2.09
Ocotea sp.1	Lento	2.55	1	0	3.02
Pachira aquatica	Lento	0.7	0	0	1.00
Peschiera arborea	Lento	2.85	0.54	0	3.41
Pouteria campechiana	Lento	1.48	0.94	0	1.72
Pouteria durlandii	Lento	1.31	0.99	0	2.02
Pouteria filipes	Lento	2.55	1.73	0	3.35
Pouteria reticulata	Lento	2.77	1.02	0	5.04
Pouteria subrotata	Lento	2.2	1.15	0	3.35
Protium schippii	Lento	1.4	0.9	0	2.13
Pseudolmedia spuria	Lento	1.67	1.05	0	1.95
Psychotria luxurians	Lento	1.45	1	0	2.48
Quararibea bracteolosa	Lento	1.77	0.99	0	2.41
Quararibea ochrocalyx	Lento	0.74	0.16	0	1.06
Simarouba amara	Lento	1.8	1.52	0	3.59
Tapura guianensis	Lento	1.58	1	0	2.13
Theobroma angustifolium	Lento	1.62	0	0	1.12
Theobroma simiarum	Lento	0.55	0.16	0	1.02
Unonopsis pittieri	Lento	2.14	0.94	0	2.01
Vitex cooperi	Lento	2.02	1.51	0	3.69
Ampelocera macrocarpa	Moderado	3.94	2.29	0.49	5.85
Ardisia fimbrillifera	Moderado	1.67	1.48	0.86	2.53
Aspidosperma spruceanum	Moderado	1.86	2	0.48	2.83
Brosimum lactescens	Moderado	3.35	2.14	0.51	4.95
Clarisia biflora	Moderado	2.97	1.76	0.85	4.27
Coussarea impetiolaris	Moderado	2.02	1.48	0.54	3.40
Coussarea psychotrioides	Moderado	2.16	1.77	0.51	2.69
Dendrobangia boliviana	Moderado	3.11	1.98	0.25	4.95
Dussia macroprophyllata	Moderado	3.87	3.1	0	6.59
Eugenia glandulosopunctata	Moderado	3.26	2.99	0.5	5.38
Guatteria aeruginosa	Moderado	3.72	2.05	0.49	6.22
Hampea appendiculata	Moderado	6.23	5.02	0	10.89
Hernandia didymantha	Moderado	3.85	2.01	0.48	6.38

continuación

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Hirtella media	Moderado	2.45	1.88	0.81	3.30
Hirtella triandra	Moderado	2.4	1.98	0.66	3.77
Inga allenii	Moderado	4	1.87	0	7.54
Inga jinicuil	Moderado	3.13	1.03	0.84	7.05
Inga leiocalycina	Moderado	4.9	1.81	0	6.71
Inga sapindoides	Moderado	2.96	1.04	0.81	3.69
Inga samanensis	Moderado	4.82	2.69	0.52	7.00
Lacistema aggregatum	Moderado	2.43	1.97	0.83	4.02
Lecythis ampla	Moderado	5.25	2.04	0.16	8.07
Marila laxiflora	Moderado	1.66	1.31	0.88	2.60
Miconia affinis	Moderado	3.46	1.98	0.54	4.98
Miconia punctata	Moderado	2.9	2.56	0.52	4.27
Ocotea hartshorniana	Moderado	2.86	2.04	0.94	3.30
Ocotea leucoxylon	Moderado	3.23	2.1	0.98	4.02
Ocotea tenera	Moderado	3.5	0.66	0	7.34
Otoba novogranatensis	Moderado	2.6	2.02	0	4.26
Parathesis trichogyne	Moderado	2.48	1.99	1.01	2.99
Pouteria torta	Moderado	3.07	2.14	0.94	4.22
Protium panamense	Moderado	3.79	2.36	0.51	5.90
Protium pittieri	Moderado	3.35	2.03	0.52	4.99
Psychotria panamensis	Moderado	2.18	1.83	0.49	3.45
Pterocarpus rohrii	Moderado	3.52	2.03	0	5.58
Sterculia recordiana	Moderado	3.48	2.5	0.25	5.03
Virola koschnyi	Moderado	6.08	3.58	0	9.15
Alchorneopsis floribunda	Rápido	6.68	5.06	1	10.33
Calophyllum brasiliense	Rápido	5.15	4.76	1.89	6.94
Casearia arborea	Rápido	4.31	3.59	1.32	6.80
Cecropia insignis	Rápido	8.83	7.37	3.28	12.92
Cecropia obtusifolia	Rápido	7.81	4.04	1.02	9.95
Chrysophyllum colombianum	Rápido	4.22	3.96	2.04	5.34
Conceveiba pleiostemona	Rápido	7.05	6.41	1.06	11.08
Cordia lucidula	Rápido	5.59	5.25	2.52	8.09
Couepia polyandra	Rápido	4	3.34	1.24	5.49
Croton billbergianus	Rápido	5.51	5.76	1.57	7.89
Ficus maxima	Rápido	5.32	3.76	1.65	6.72
Goethalsia meiantha	Rápido	10.48	7.38	2.23	17.24
Inga chocoensis	Rápido	4.91	3.94	0.99	7.43
Inga pezizifera	Rápido	11.68	12.48	5.68	15.75
Inga sertulifera	Rápido	3.39	3.02	1.89	4.95
Inga thibaudiana	Rápido	8.94	8.04	2.46	12.70
Inga umbellifera	Rápido	3.73	2.97	0.98	6.00
Jacaranda copaia	Rápido	8.22	8.82	3.69	11.97

continuación

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Jacaratia spinosa	Rápido	11.8	8.68	3.3	19.92
Maranthes panamensis	Rápido	4.25	3.59	1.01	6.14
Meliosma sp.	Rápido	4.5	3.18	1.73	5.31
Micropholis crotonoides	Rápido	3.58	3.01	1.01	4.80
Nectandra cissiflora	Rápido	5.81	6.72	2.03	7.33
Nectandra umbrosa	Rápido	4.82	3.06	1	7.25
Ochroma pyramidale	Rápido	6.52	4.97	3	10.77
Ocotea macropoda	Rápido	6.49	4.74	1.05	9.57
Ocotea mollifolia	Rápido	6.16	3.11	0.87	8.98
Pentaclethra macroloba	Rápido	6.1	4.89	1.65	9.13
Pourouma bicolor	Rápido	6.47	5.32	1.27	10.02
Pourouma minor	Rápido	5.87	4.6	1.15	8.18
Pouteria calistophylla	Rápido	4.17	3.44	1.12	6.07
Protium ravenii	Rápido	4.01	3.4	1.57	6.05
Rhodostemonodaphne kunthiana	Rápido	4.36	3.95	1.81	5.58
Rollinia pittieri	Rápido	7.91	4.91	1.73	14.54
Sacoglottis trichogyna	Rápido	4.86	4.18	2.28	6.28
Stryphnodendron microstachyum	Rápido	14.96	12.74	5.15	23.29
Tapirira guianensis	Rápido	12.16	10.45	3.77	18.15
Virola sebifera	Rápido	3.77	2.78	0.76	5.89
Vismia macrophylla	Rápido	4.75	4.51	1.98	7.17

Anexo 5. Grupos de Crecimiento de Tirimbina Secundario basado en el crecimiento diamétrico

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Alchornea latifolia	Lento	2.3	1.55	0.68	3.16
Brosimum lactescens	Lento	1.72	1.26	0.64	2.58
Casearia arborea	Lento	2.24	1.67	0.5	3.35
Cecropia insignis	Lento	1.63	0.83	0	1.53
Cordia dwyeri	Lento	1.62	1.01	0.32	2.46
Croton schiedeanus	Lento	1.41	1.01	0	2.57
Cupania glabra	Lento	2.11	2.09	0.42	3.35
Guatteria aeruginosa	Lento	1.81	1.26	0	3.35
Guatteria diospyroides	Lento	2.44	0.68	0	2.79
Ilex skutchii	Lento	1.37	0.67	0.2	2.35
Inga cocleensis	Lento	1.4	0.96	0.33	2.01
Inga samanensis	Lento	1.4	0.84	0	2.01
Inga stenophylla	Lento	2.12	1.58	0	2.72
Lozania pittieri	Lento	0.58	0.16	0	0.8
Miconia affinis	Lento	1.91	1.04	0.51	2.72
Mollinedia pinchotiana	Lento	1.81	1.78	0.31	2.93
Ocotea laetevirens	Lento	2.57	1.02	0.42	2.66
Ocotea macropoda	Lento	1.98	0.96	0.34	2.93
Sterculia recordiana	Lento	1.36	0.92	0	2.1
Symplocos striata	Lento	1.28	1.41	0	2.35
Terminalia amazonia	Lento	2.24	1.68	0	3.33
Tetragastris panamensis	Lento	1.52	1.6	0	2.51
Zanthoxylum ekmanii	Lento	2.54	1.19	0.5	3.48
Abarema adenophora	Moderado	4.25	3.69	2.02	5.7
Apeiba membranacea	Moderado	3.05	1.52	0.34	4.48
Carapa guianensis	Moderado	6.95	3.02	1.28	5.46
Cinnamomum chavarrianum	Moderado	3.18	2.99	0.89	5.12
Clethra costaricensis	Moderado	4.03	3.35	1.39	6.02
Conceveiba pleiostemona	Moderado	4.15	3.47	1.7	5.92
Cordia bicolor	Moderado	3.53	2.07	0.34	5.04
Coutarea hexandra	Moderado	4.59	3.53	0.96	7.96
Dendropanax arboreus	Moderado	3.62	2.75	1.64	5.04
Desconocido	Moderado	4.22	2.51	0.51	5.57
Erythroxylum macrophyllum	Moderado	3.26	2.93	1.67	5.26
Ferdinandusa panamensis	Moderado	3.16	3.61	1.67	3.87
Guatteria recurvisepala	Moderado	4.13	4.21	1	6.36
Hampea appendiculata	Moderado	4.05	1.01	0	6.05
Hasseltia floribunda	Moderado	5.34	4.46	1.49	8.02
Hernandia didymantha	Moderado	3.31	2.51	1	4.75
Hyeronima oblonga	Moderado	3.25	2.07	0.2	5.07
Inga acuminata	Moderado	3.25	2.35	1.34	5.26
Inga alba	Moderado	4.15	2.49	1	6.02

continuación

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Inga chocoensis	Moderado	2.64	1.58	0.93	2.1
Inga leiocalycina	Moderado	3.69	2.68	0.68	4.99
Inga pezizifera	Moderado	5.58	3.1	0	6.72
Inga punctata	Moderado	5.05	2.49	0.89	7.96
Inga sertulifera	Moderado	2.94	2.78	1.02	4.19
Inga thibaudiana	Moderado	3.12	1.84	0.34	4.48
Inga umbellifera	Moderado	2.98	2.06	0.42	4.71
Inga venusta	Moderado	2.79	2.37	1.19	3.38
Jacaranda copaia	Moderado	3.49	2.5	1	5.43
Laetia procera	Moderado	2.46	1.61	0.34	3.77
Macrolobium costaricense	Moderado	2	1.88	1.67	2.38
Maranthes panamensis	Moderado	3.05	2.83	1.99	3.85
Miconia elata	Moderado	3.83	3.81	1.52	5.46
Miconia minutiflora	Moderado	2.76	2.68	1.01	3.63
Miconia multispicata	Moderado	2.77	1.99	0.96	3.98
Miconia punctata	Moderado	3.86	3.16	1.82	4.75
Miconia simplex	Moderado	4.27	3.18	1.57	5.33
Minquartia guianensis	Moderado	3.11	2.68	1.28	4.59
Nectandra umbrosa	Moderado	2.65	2.01	0.96	3.36
Neea elegans	Moderado	3.02	2.01	1.26	4.02
Pourouma bicolor	Moderado	4.91	3.42	1.02	7.02
Pourouma minor	Moderado	2.92	1.69	0.63	4.92
Pouteria campechiana	Moderado	3.52	2.65	1.49	5.03
Protium pittieri	Moderado	2.54	2.07	0.89	3.77
Protium ravenii	Moderado	4.16	4.33	1.34	6.37
Rollinia pittieri	Moderado	4.03	2.6	0.84	5.62
Simira maxonii	Moderado	2.21	1.86	0.93	3.55
Spachea correae	Moderado	2.12	1.98	0.84	3.01
Stryphnodendron microstachyum	Moderado	5.82	3.07	0.99	8.79
Tapirira guianensis	Moderado	5.5	3.94	1.25	8.45
Virola sebifera	Moderado	3.73	3.01	1.01	5.71
Annona amazonica	Rápido	9.03	7.31	1.25	15.92
Annona montana	Rápido	8.24	7.96	1	15.08
Balizia elegans	Rápido	6.82	4.6	2.77	9.13
Byrsonima arthropoda	Rápido	5.95	5.26	2.48	8.02
Cespedesia spathulata	Rápido	5.6	5.01	2.69	7.39
Croton smithianus	Rápido	8.2	5.75	1.93	11.03
Goethalsia meiantha	Rápido	6.71	5.24	2.57	9.63
Hevea brasiliensis	Rápido	6.45	5.71	3.85	8.8
Hyeronima alchorneoides	Rápido	4.52	4.18	3	6.02
Lacmellea panamensis	Rápido	6.05	5.06	2.38	8.99
Ocotea leucoxylon	Rápido	6.08	5.45	0.4	11.93

continuación

Especie	Grupo Crecimiento	Media	Mediana	Q1	Q3
Pentaclethra macroloba	Rápido	5.82	5.26	2.34	8.4
Qualea polychroma	Rápido	10.95	10.88	5.01	14.94
Simarouba amara	Rápido	6.82	5.01	1.7	10.74
Vochysia ferruginea	Rápido	8.51	7.47	3.4	11.88
Vouarana anomala	Rápido	5.04	3.76	2.93	6.81
Xylopia sericophylla	Rápido	4.52	4.2	2.51	6.54

4. LITERATURA CITADA

Aguilar, E.; Peterson, T.C.; Ramırez Obando, P.; Frutos, R.; Retana, J.A.; Solera, M.; Soley, J.; Gonzalez, I.; Araujo, R.M.; Santos, A.R.; Valle, V.E.; Brunet, M.; Aguilar, L.; Alvarez, L.; Bautista, M.; Castañon, C.; Herrera, L.; Ruano, E.; Sinay, J.J.; Sanchez, E.; Hernandez Oviedo, G.I.; Obed, F.; Salgado, J.E.; Vazquez, J.L.; Baca, M.; Gutierrez, M.; Centella, C.; Espinosa, J.; Martınez, D.; Olmedo, B.; Ojeda Espinoza, C.E.; Nuñez, R.; Haylock, M.; Benavides, H.; Mayorga, R. 2005. Changes in precipitation and temperature extremes in Central America and northern South America, 1961–2003 Journal of Geophysical Research 110: 15.

Alder, D.; Synnott, T. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest Oxford, Ing. , Oxford Forestry Institute. Department of Plant Sciences. University of Oxford. 140 p.

Alexander, L.; Zhang, X.; Peterson, J.; Caesar, J.; B;, G.; Klein, A.; Haylock, M.; Trewin, B.; Rahimzadeh, F.; Tagipour, A.; Rupa, K.; Revadekar, J.; Griffiths, G.; Vincent, L.; Stephenson, D.; Burn, J.; Aguilar, E.; Brunet, M.; Taylor, M.; New, M.; Zhai, P.; Rusticucci, M.; Vazquez-Aguirre, L. 2006. Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation Journal of Geophysical Research 111: 1 - 22.

Baker, T.; Phillips, O.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arrollo, L.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Higuchi, N.; Killeen, T.; Laurance, S.; Laurance, W.; Lewis, S.; Monteagudo, A.; Neill, D.; Núñez Vargas, P.; Pitman, N.; Silva, N.; Vásquez - Martinez, R. 2004. Increasing biomass in Amazonian forest plots Philolosophical Tranasctions of The Royal Society (359): 353 – 365.

Bernier, P.; Schoene, D. 2009. La adaptacion de los bosques y su ordenación al cambio cliamtico: una vision de conjunto Unasylva 60: p. 231 - 232.

Breugel, M.v.; Ransijn, J.; Craven, D.; Bongers, F.; Hall, J. 2011. Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models Forest Ecology and Management 262: 1648 – 1657.

Camacho, M.; Finegan, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noroeste de Costa Rica. El Crecimiento diametrico con enfasis en el rodal comercial. Unidad de Manejo de Bosques.. Collección de Manejo Diversificado de Bosques Naturales. CATIE: 54.

Carrera, F. 1993. Rendimientos y costos de las operaciones iniciales de manejo de un bosque primario de la zona Atlantica de Costa Rica. Master Turrialba, CR, Centro Agrnómico Tropicla de Investigación y Enseñanza (CATIE). 91 p.

Clark, D.; Clark, D. 2010. Assessing Tropical Forests' Climatic Sensitivities with Long-term Data Biotropica 1-10: p. 10.

Clark, D.; Clark, D.; Oberbauerz, S. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO2 Global Change Biology 16: 747 – 759.

Clark, D.A.; Piper, S.C.; Keeling, C.D.; Clark, D. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000 PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences) 100: 5851 - 5857.

Clark, D.A. 2004. Tropical forests and global warming: slowing it down or speeding it up? The Ecological Society of America: 73 - 81.

Chave, J.; Andalo, C.; Brown, S.; Cairns, M.A.; Chambers, J.Q.; Eamus, D.; Folster, H.; Fromard, F.; Higuchi, N.; Kira, T.; Lescure, J.P.; Nelson, B.W.; Ogawa, H.; Puig, H.; Riera, B.; Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests Ecosystem Ecology 145: 87 – 99.

Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.; Swenson, N.; Zanne, A. 2009a. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repositor.

_____. 2009b. Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecology Letters 12(4): 351 - 366.

Chazdon, R.; Redondo Brenes, A.; Vilchez, B. 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests Ecology 86(7): 1808 – 1815.

Chazdon, R.; Finegan, B.; Capers, R.; Salgado-Negret, B.; Casanoves, F.; Boukili, V.; Norden, N. 2010. Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica Biotropica 42(1): 31 - 40.

Chmura, D.; Anderson, P.; Howe, G.; Harrington, C.; Halofsky, J.; Peterson, D.; Shaw, D.; St, C., B;. 2011. Forest responses to climate change in the northwestern United States: Ecophysiological foundations for adaptive management Forest Ecology and Management 261: 1121 – 1142.

D'Amatoa, A.; Bradford, J.; Fraver, S.; Palik, B. 2011. Forest management for mitigation and adaptation to climate change: Insights from long-term silviculture experiments Forest Ecology and Management 262: 803 – 816.

Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noroeste de Costa Rica. Cambios en la riqueza y composición de la vegetación Unidad de Manejo de Bosques.. Collección de Manejo Diversificado de Bosques Naturales. CATIE 43.

Di Renzo, J.; Macchiavelli, R.; Casanoves, F. 2010. Modelos Mixtos en Infostat,

Di Rienzo, J.; Casanoves , F.; Balzarini, M.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat. FCA Universidad Nacional de Córdoba, Ar. , Disponible en http://www.infostat.com.ar

Doughty, C.; Goulden, M. 2008. Are tropical forests near a high temperature threshold? Journal of Geophysical Research 113: 1 - 12.

Feeley, K.; Wright, J.; Supardi, N.; Rahman, A.; Davie, S. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees Ecology Letters 10: 461 – 469.

Finegan, B.; Camacho, M.; Delgado, D.; Guillén, L.; Orozco, L.; Quiros, D.; Zamora, N. 1998. Produccion y conservación en bosques humedos tropicales de la vertiente atlantica de Centroamerica: resultados e implicaciones de ua decada de investigación en Costa Rica. Sin publicar.

Finegan, B.; Camacho, M. 1999. Stand Dinamics in a logged and silviculturally treated Costa Rica rain forest, 1988 - 1896. Forest Ecology and Management 121: 177 - 189

Finegan, B.; Camacho, M.; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest Forest Ecology and Management 121: 159 - 176.

Guariguata, M.; Cornelius, J.; Locatelli, B.; Forner, C.; Sánchez-Azofeifa, A. 2008. Mitigation needs adaptation: Tropical forestry and climate change Mitig Adapt Strateg Glob Change 13: 793 – 808.

Guariguata, M. 2009. El manejo forestal en el contexto de la adaptación al cambio climático Revista de Estudios Sociales 32: 98 - 113.

Hastenrath, S.; Polzin, D. 2012. Climatic variations in Central America and the Caribbean International Journal of Climatology. Royal Meteorological Society: 12.

Imbach, P.; Molina, L.; Locatelli, B.; Roupsard, O.; Mahé, G.; Neilson, R.; Corrales, L.; Scholze, M.; Ciais, P. 2012. Modeling Potential Equilibrium States of Vegetation and Terrestrial Water Cycle of Mesoamerica under Climate Change Scenarios* Hydrology and Earth System Sciences: 16.

IPCC. 2000. Impactos Regionales del cambio climático: evaluación de la vulnerabilidad. America Latina Climático, G.I.d.E.S.e.C. ed., p. 53 p.

_____. 2002. Cambio Climático y Biodiversidad. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático Change, I.P.o.C. ed., 89 p. p.

_____. 2007. Cambio climático 2007: Informe de sintesis Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático Ginebra, Su,

_____. 2013. IPCC 5th Assessment Report "Climate Change 2013: The Physical Science Basis" First Draft Change, I.P.o.C. ed. Stockholm, Su. ,

Lambers, H.; Chapin, S.; Pons, T. 2008. Plant Physiological Ecology Segunda Edición ed. New York, USA,

Lewis, S.; Phillips, O.; Baker, J.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Higuchi, N.; Laurance, W. 2010. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots Biological sciences. The Royal Society 359: 421 - 436.

Lewis, S.L.; Malhi , Y.; Phillips, O. 2004. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests Philosophical Transactions of the Royal Society of London 359(467 - 462).

Loyd, J.; Farquhar, G. 2008. Effects of rising temperatures and [CO2] on the physiology of tropical forest trees Philosophical Transactions of the Royal Society of London 363: 1811 – 1817.

Lüttge, U. 2008. Physiological Ecology of Tropical Plants Segunda Edición ed. Darmstadt, Al. , 441 p.

Malhi , Y.; Baldocchi, D.; Jarvis, P. 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forest Plant, Cell and Environmental 22(6): 715 - 740.

Malhi , Y.; Wright, J. 2005. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical The Royal Society. Biological Sciences. 359: 311 - 329.

McCarty, J. 2001. Ecological consequences of recent climate change Conservation Biology 15(2): 320 - 331.

MEA. 2005. Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Millennium Ecosystem Assessment; Washington, DC., Island Press. . 155 p.

NOAA. 2013. Monthly Atmospheric and SST Indices National Oceanic and Atmospheric Administration.

Papadopol, C. 2000. Impacts of climate warming on forest Ontario: Options for adaptation and mitigation The Forest Chronicle 76: 139 - 149

Phillips, O.; Vasquez Martınez, R.; Arroyo, L.; Baker, T.; Killeen, T.; Lewis, S.; Malhi, Y.; Monteagudo Mendoza, A.; Neill, D.; Nuñez Vargas, P.; Alexiades, M.; Ceron, C.; Di Fiore, A.; Erwinkk, T.; Jardim, A.; Palacios, W.; Saldias, M.; Vinceti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests Nature 418: 770 - 774.

Quiros, D.; Finegan, B. 1994. Manejo Sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica. Definición de un plan operacional y resultados de aplicación. Informe Tecnico No 225. Coleccion de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales. Turrialba, CR, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

Robledo, C.; Forner, C. 2005. Adaptation of forest ecosystems and the forest sector to climate change. FAO, Forests and climate change Working Paper nº2, Roma, Ita. , 96 p. p.

Scholze, M.; Knorr, W.; Arnell, N.W.; Prentice, C. 2006 A climate-change risk analysis for world ecosystems PNAS 103(35): 13116–13120 p. .

Schuur, E. 2003. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation Ecology 84(5): 1165 – 1170.

Sesnie, S.; Bryan, F.; Paul, G.; Zayra, R. Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants Biotropica 41: 16 – 26.

Smith, R.; Smith, T. 2001. Ecologia Cuarta ed. Madrid, Es., 642 p. (Ecologia)

Spittlehouse, D.; Stewart, R. 2003. Adaptation to climate change in forest management BC Journal of Ecosystems and Management 4: 11.

5. CAPÍTULO DE LA ESPECIALIZACIÓN EN PRÁCTICA DEL DESARROLLO

5.2. ANÁLISIS DE LAS IMPLICACIONES DE LOS RESULTADOS DE LA TESIS PARA EL DESARROLLO

Los resultados de la presente investigación son parte de un monitoreo a largo plazo que inició en la década de los noventas y se relaciona con experimentos silviculturales en bosques tropicales. El análisis del comportamiento en la estructura y la dinámica en el bosque muy húmedo tropical luego de ser sometido a diferentes intensidades de manejo forestal sostenible (MFS) y de tratamientos silviculturales, bajo técnicas de impacto reducido (AIR). Los resultados en la Reserva Biológica La Tirimbina y la Finca Los Laureles de Corinto en el bosque muy húmedo tropical (bmh-T) de la región Atlántica Norte de Costa Rica muestran que inmediatamente después de una intervención forestal existe una reducción en las variables estructurales de área basal (G), biomasa (AGB) y carbono (C). Sin embargo la recuperación del bosque luego de la intervención forestal inicia seis años después aproximadamente. Dicha recuperación toma alrededor de 15 años (Figura 1).

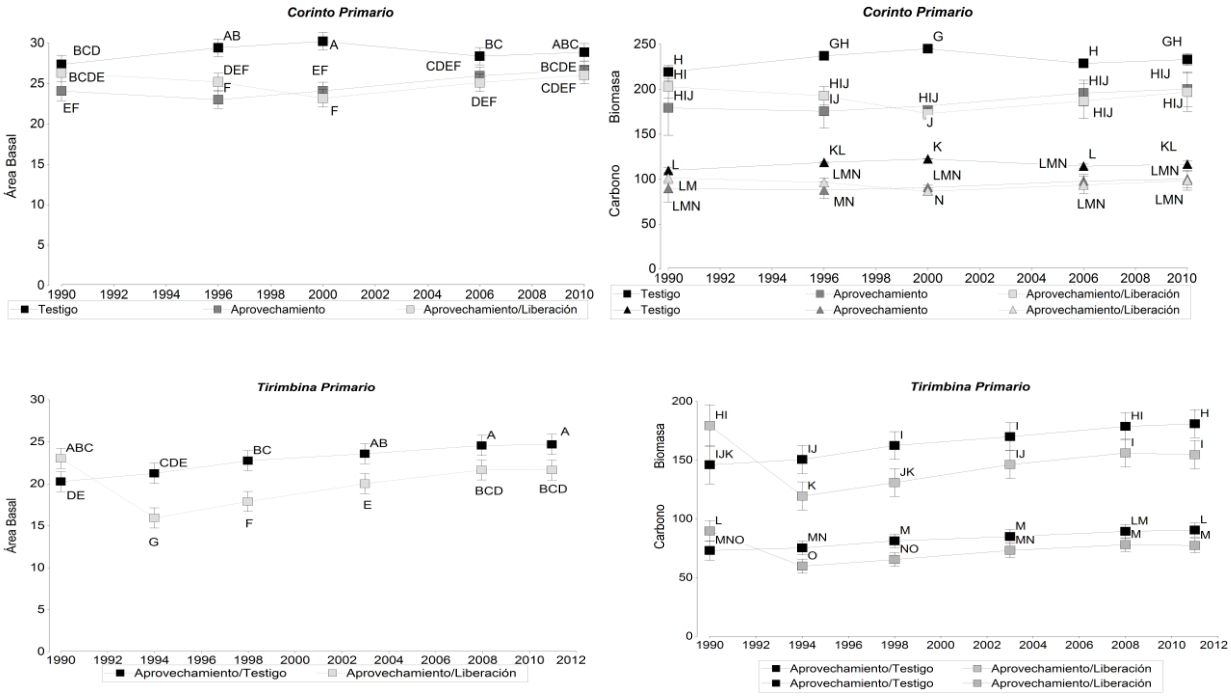


Figura 1. Área basal total (m^2), biomasa total (t/ha) y carbono (t/ha) de los estudios Corinto Primario y Tirimbina Primario. Letra distinta son estadísticamente diferentes con un $P<0.05$ (LSD Fisher).

La finca de Corinto para el 2010 tuvo un área basal entre 26 y 29 m^2/ha y una biomasa entre 200 y 233 t/ha (C = 100 - 116.5 t/ha). La Reserva Biológica la Tirimbina al 2011 adquirió un área basal entre 21 y 24 m^2/ha, y una biomasa entre 154 y 180 t/ha (C = 77 y 90 t/ha), siendo estos valores iguales a los medidos a principios de los noventas. Los umbrales para la recuperación de los ecosistemas forestales luego del aprovechamiento obtenidos en estos sitios concuerdan con la Ley Forestal costarricense, estos umbrales establecidos hacen referencia a la

recuperación del bosque luego de una intervención forestal, toma alrededor de 15 años. Además el área basal y biomasa alcanzada al final del monitoreo coinciden con bosques sin intervención cerca de los sitios estudiados (Clark y Clark 2000; Dewalt y Chave 2004).

En la presente investigación también se observó que las variables climáticas en las últimas dos décadas aumentaron por efecto de la variabilidad climática o natural de la región. Variables como la temperatura promedio, temperatura promedio máxima y mínima, la precipitación anual, y los meses con menos precipitaciones, son variables que tienen en general una relación negativa con el crecimiento diamétrico, en área basal y de biomasa en la Reserva Biológica La Tirimbina y la Finca Los Laureles de Corinto. La disponibilidad de información de monitoreos a largo plazo sobre el comportamiento de los bosques bajo manejo forestal y la relación del clima sobre su crecimiento permite generar conocimiento científico a partir del cual se ejecute un adecuado uso y manejo de los recursos forestales. La investigación forestal es vital para la generación de estrategias que permitan un mejor desarrollo. También dentro del diseño de políticas que consideren los componentes económicos, ambientales y sociales, a partir de la utilización de estadísticas y el monitoreo forestal. Estas acciones son muy relevantes en los procesos de toma de decisiones relacionados con el desarrollo sostenible y la conservación de los bosques.

La disponibilidad de información sobre el comportamiento de los bosques bajo manejo forestal en el largo plazo y del clima sobre su crecimiento permite generar capacidades y conocimiento científico a partir del cual se ejecute un adecuado uso y manejo de los recursos forestales. La investigación forestal es vital para la generación de estrategias que permitan un mejor desarrollo, así como también dentro del diseño de políticas que consideren los componentes económicos, ambientales y sociales, a partir de la utilización de estadísticas, censos y el monitoreo forestal. Estas acciones son muy relevantes en los procesos de toma de decisiones relacionados con el desarrollo sostenible y la conservación de los bosques.

En sitios donde existe mayor presión hacia los recursos naturales y cambio de uso del suelo, el MSF podría ser una alternativa para la conservación de los recursos. El presente estudio demuestra que, si se ejecuta AIR a intensidades no mayores del 30% del área basal, la recuperación del bosque se efectúa en 15 años. El MFS sin duda puede contribuir al mejoramiento de los medios de vida de las comunidades que poseen recursos forestales, a través de los ingresos provenientes de la madera al hogar, además de crear nuevas fuentes de empleo. Las acciones de MFS permiten que exista una mejor conservación de los ecosistemas. Además, podría favorecer al aumento en capacidades locales en torno a mejores técnicas de MFS de impacto reducido aprendidas. La participación de las comunidades es preponderante para incrementar la calidad de vida en la zona rural.

Muchas de las comunidades dependen de los bienes y servicios ecosistémicos, sin embargo pueden llegar a caer en serios vacíos al momento de lograr que el manejo forestal se convierta en una actividad económicamente rentable. Esto al igual que la disminución de la degradación

de los bosques debido a prácticas convencionales son principalmente los desafíos para el uso adecuado y la conservación de los ecosistemas.

5.2. ANÁLISIS DEL POTENCIAL DE LOS RESULTADOS PARA LA FORMACIÓN DE POLÍTICAS

El fomento de la investigación a largo plazo en torno al comportamiento de los bosques bajo MFS, permite el diseño y validación de estándares y criterios de manejo de bosques naturales orientados a la sostenibilidad. El adecuado manejo de los bosques tropicales, a través del MFS es un proceso de gestión relacionado a la producción continua de bienes y servicios forestales (ITTO 2004), manteniendo la biodiversidad, capacidad de regeneración y su productividad.

En la actualidad el MFS persigue integrar componentes económicos, ecológicos y sociales (Louman y De Camino 2002; Sabogal et al. 2004), incluyendo la madera, los productos forestales no maderables, la conservación de la biodiversidad, los servicios ecosistémicos (Montagnini y Jordan 2005) y la generación de beneficios económicos. Dentro del MFS el aprovechamiento de impacto reducido (AIR) ha demostrado que la intervención forestal con una adecuada planificación, pueden ser económicamente viable y ser amigable con el ambiente (Sist y Nascimiento 2006; Putz et al. 2008; Guariguata 2013).

Los resultados del actual estudio contribuyen al fortalecimiento de los nuevos estándares de sostenibilidad para el manejo de bosques naturales de Costa Rica (principios, criterios e indicadores) los cuales son instrumentos que velan por los intereses de la sociedad y que pretenden medir la integridad ecológica. Estos a la vez se conforman de códigos de práctica y manual de procedimiento en donde un eje fundamental es el aprovechamiento de impacto reducido. Sin embargo, la presente investigación sugiere que las especies bajo manejo forestal y con técnicas de aprovechamiento de impacto reducido tienen una disminución en el crecimiento (diamétrico, área basal y biomasa) conforme aumentan variables como la temperatura o precipitación. Aquí la importancia de generar y consolidar investigación que profundice en como el clima va afectar al crecimiento de los arboles bajo manejo forestal. Esto permitirá crear estrategias o nuevos estándares donde también se considere el efecto del clima en la recuperación del bosque después de una intervención forestal. Es posible que si no se discute en el futuro el efecto de estos factores climáticos, y si tomamos como referencia los escenarios de cambio climático, pudiera resultar en que el bosque no llegue a recuperarse luego de 15 años como lo plantea la normativa costarricense actual. Dependiendo de la variabilidad climática y de la capacidad adaptativa de las especies esta recuperación pueda desplazarse más allá del umbral de tiempo planificado.

Por otro lado el MFS es una buena estrategia para conservar la masa forestal y contribuir a la mitigación del cambio climático. El uso sostenible de los bosques puede también contribuir económicamente y al desarrollo de las comunidades y particulares que dependen del sector forestal. La información relacionada a la recuperación del bosque bajo técnicas de AIR en términos de carbono luego de una intervención forestal, es de vital importancia en el diseño de

mecanismos para la disminución de emisiones derivadas de la deforestación y degradación. Las técnicas de AIR en los bosques manejados podrían reducir las emisiones de dióxido de carbono en 0.5 Gt/año a nivel mundial (Putz et al. 2008; Putz y Nasi 2010). En este sentido la recuperación del bosque y las observaciones en la reducción de la degradación del bosque por el AIR, podrían contribuir al programa de reducción de emisiones derivadas de la deforestación y la degradación forestal; además de la conservación, el manejo sostenible y el mejoramiento del stock de carbono de los bosques en los países en desarrollo (REDD+). Los resultados de la presente investigación muestran que si bien existe una disminución en el carbono este se recupera, contribuyendo a la captura de carbono. Además si las comunidades adquieren estas técnicas AIR, podrían mejorar su calidad de vida y se beneficiarían de la rentabilidad del bosque. De esta manera podría existir una disminución en la presión de los ecosistemas forestales, y también una reducción en el avance de la frontera agrícola. (Agrawal y Angensel 2010).

La implementación de AIR puede resultar un costo más alto dentro del aprovechamiento. Es probable que la iniciativa REDD+ pueda brindar apoyo financiero con el objetivo que exista una mayor rentabilidad, contribuyendo a disminuir los costos de transacción a través de incentivos por la implementación de técnicas AIR. Estos incentivos pueden ser otorgados de forma directa a los beneficiarios, o pueden ser adjudicados a través de subsidios, como por ejemplo recursos económicos o exoneración de impuestos para la adquisición de maquinaria. Por otro lado se puede regularizar la tenencia de la tierra, sobre todo en aquellas comunidades donde esta situación no es legal o es conflictiva. En base en la capacidad para capturar y almacenar carbono de los ecosistemas forestales el mecanismo REDD + busca generar un mayor valor a los bosques sobre todo bajo una intensa presión. El éxito de esta estrategia depende de la evolución de los acuerdos internacionales para regular las emisiones de carbono y establecer mercados regularizados o mecanismos de financiamiento especiales. Pero las negociaciones en la actualidad presentan una gran incertidumbre.

5.3. LITERATURA CITADA

Agrawal, A.; Angensel, A. 2010. El manejo forestal comunitario como instrumento para alcanzar las metas de REDD+. Angelsen, A. ed. Indonesia, (La implementación de REDD+. Estrategia nacional y opciones de política)

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

DeWalt, S.; Chave, J. 2004. Structure and Biomass of Four Lowland Neotropical Forests Biotropica 36(1): 7 - 19.

Guariguata, M. 2013. Avances y perpectivas del manejo forestal para uso multiple en el tropico húmedo CIFOR: 281.

ITTO. 2004. Sustainable forest management International Tropical Timber Organization (ITTO). Consultado el 25 de sep. del 2012. Disponible en http://www.itto.int/sustainable_forest_management/

Louman, B.; de Camino, R. 2002. Aspectos generales. . In Orozco, L. ed. 2002. Planificación del manejo diversificado de bosques latifoliados húmedos tropicales. Turrialba, Cr, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). p. 315.

Montagnini, F.; Jordan, C. 2005. Tropical Forest Ecology. The basis for conservation and management Holanda, 281 p.

Putz, F.; Sist, P.; Fredericksen, T.; Dykstra, D. 2008. Reduced-impact logging: Challenges and opportunities Forest Ecology and Management 256: 1427 – 1433.

Putz, F.; Nasi, R. 2010. Beneficios de carbono resultantes de impedir y reparar la degradación de los bosques Angelsen, A. ed. Indonesia, (La implementación de REDD+. Estrategia nacional y opciones de política)

Sabogal, C.; Carrera, F.; Colán, V.; Pokorny, B.; Louman, B. 2004. Manual de planificiación y evaluación del manejo forestal operacional en bosques de la amazonia Peruana Lima, Pe.

Sist, P.; Nascimiento, F. 2006. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon Forest Ecology and Management 243: 199 – 209.