



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

**Distribución espacial de la regeneración natural de especies
arbóreas dentro del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, Costa
Rica y su relación con variables bioclimáticas**

por

Fabiola de la Cruz Burelo

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

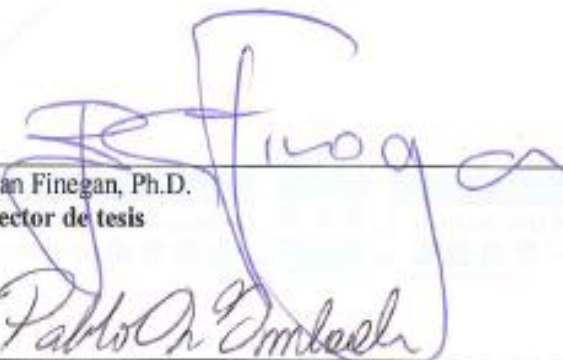
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Naturales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2013

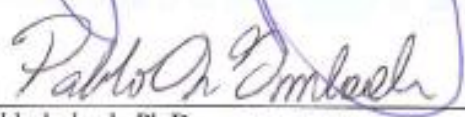
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

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


FIRMANTES:




Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis




Pablo Imbach, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



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



Fabiola de la Cruz Burelo
Candidata

DEDICATORIA

Para mis padres (Amalia-Josué)...que son los pilares de mi vida.
Para la persona más especial...que me acompaña a cada paso que doy...

Entre plantas aunque prefiera correr tras las nutrias....

The next stop river otters in.....



AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada a través del programa becas CONACYT-Gobierno del Estado de Tabasco. A la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT), por la beca otorgada estos dos años.

Al programa CLIMIFORAD, financiado por el BID por el apoyo financiero para el trabajo de campo.

A Bryan Finegan, por todas las enseñanzas a lo largo de este camino, por todas esas ideas aportadas, para hacer este trabajo. Diego Delgado, por aguantar todas nuestras quejas, por todos los consejos atinados que nos daba para avanzar con todo.

A Sergio Vilchez por toda la ayuda prestada para los análisis estadísticos, para la modelación, y para encontrarle la respuesta estadística a estos objetivos.

A los manejadores de las áreas protegidas Parque Nacional Barbilla, Parque Nacional Tapantí Macizo de la Muerte, Reserva Forestal Río Macho, Reserva Biológica el Copal por las facilidades prestadas para realizar la investigación en sus áreas y por las atenciones prestadas para logística y hospedaje.

A Leonel Coto...por su grata compañía y disposición para ayudarnos en el trabajo de campo.

A Vicente Herra...por todo lo que me enseñó de plantas, por todas las galletas, las pláticas, los ánimos para terminar y sobre todo por identificarme tanta regeneración de plantas que no sabía ni que existían...

A mis amigos de Villa Mills, por enseñarme esa parte de Costa Rica tan hospitalaria, por aceptarme en su familia. Por todas las comidas, pláticas y por toda la ayuda prestada para sacar adelante el muestreo. Por enseñarme que las montañas de Villa Mills, son las más bonitas.

A todas las personas que me prestaron su ayuda para la conclusión de estas tesis. Al equipo gradiente por el apoyo en campo, que hizo más aguantable tantas largas caminatas.

A mis amigos en CATIE, que me brindaron la amistad y que me enseñaron tanto de sus países. Por todas las fiestas, cafés, comidas, pláticas y por ser parte de nuestra vida estos dos años. Son y serán parte de nuestra vida. Lo mejor de estar en CATIE ha sido conocerlos.

A mis amigos en México, Elias, Coral y Juan de Dios por ser uno de mis ejemplos a seguir, por enseñarme a trabajar por las cosas que quiero, y por aceptarme como soy...Demostrar afecto no es mi segundo apellido...pero saben que los quiero, y aunque me desconecte por meses, no pasa un día sin acordarme de ustedes y de todo lo que me han enseñado...mucho de lo plasmado en esta tesis, es parte de ustedes.

A mis hermanos que reflejan las metas que quiero alcanzar. Mis dos hermanos (físicos) por ser así tan físicos y darme ánimos para superarme. A mi hermana mayor por ser la dulce de la familia, y recordarme que debemos decir te quiero, cuando sea grande, seguro que quiero ser como tú. A mi hermana menor por recordarme que hay una vida loca, y llenarme de perros la casa. Mis padres que son el mejor ejemplo de que con dedicación y trabajo se pueden alcanzar las metas y superarse día a día y finalmente a mis sobrinas que son la alegría de la casa.

Y finalmente al que me acompaña cada día, que me apoya incondicionalmente, el que perdona mis errores y me da miles de oportunidades para corregirlos, al que se enoja con mi desorden, que me anima a seguir cuando ya no tengo más fuerzas, el que intenta hacerme cambiar sin éxito y termina queriéndome así como soy. No podemos ser más diferentes, pero juntos tenemos el mismo sueño. A Victor, mi novio, compañero y amigo.

CONTENIDO

1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	Justificación	4
1.2	Objetivos del estudio	5
1.2.1	<i>Objetivo general</i>	5
1.2.2	<i>Objetivos específicos</i>	5
1.3	Hipótesis y preguntas de investigación.....	5
2	MARCO CONCEPTUAL	6
2.1	La Regeneración natural	6
2.2	Factores que inciden en la regeneración natural.....	8
2.3	Gradientes altitudinales y factores que influyen en la distribución de especies.....	10
2.4	Cambio climático.....	12
2.5	Escenarios de cambio climático.....	14
2.6	Modelos como herramienta de predicción de distribución de especies.....	15
3	BIBLIOGRAFÍA	18
4	ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN.....	28
ARTÍCULO 1: RESPUESTA DE LA REGENERACIÓN NATURAL A FACTORES ECOLÓGICOS EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL CARIBE-VILLA MILLS		28
1	INTRODUCCIÓN	29
2	METODOLOGÍA	31
2.1	Área de estudio	31
2.2	Diseño de muestreo.....	33
2.2.1	<i>Selección de sitios y muestreo de la regeneración</i>	33
2.2.1.1	<i>Selección de las parcelas</i>	33
2.2.1.2	<i>Selección y muestreo de las especies que se incluirán en el estudio.</i> ..	34
2.3	Variables de suelo y ambientales.....	34
2.4	Análisis de los datos	36
2.4.1	<i>Caracterizar la abundancia de la regeneración a lo largo del gradiente</i>	36
2.4.2	<i>Relación de las variables ambientales y topográficas con la abundancia</i>	36
2.4.3	<i>Variación espacial de la composición de la regeneración</i>	37

2.4.4	<i>Relaciones por especie individual</i>	37
2.4.5	<i>Relaciones a nivel de grupo de especies</i>	37
3	Resultados	38
3.1	Generales	38
3.2	Abundancia de la regeneración en el gradiente altitudinal	38
3.3	Relación de los factores climáticos y de sitio con la abundancia de la regeneración.....	42
3.3.1	<i>Variables ambientales</i>	42
3.3.2	<i>Patrones espaciales de las variables ambientales y la abundancia de la regeneración</i>	44
3.3.3	<i>Variables ambientales y su correlación</i>	47
3.3.4	<i>Relaciones de los factores climáticos y topográficos por especie seleccionada</i>	47
3.3.5	<i>Relaciones de los factores climáticos y topográficos con la abundancia a nivel de grupo de especies seleccionadas</i>	48
4	Discusión	51
4.1	Generales	51
4.2	Abundancia de la regeneración natural.....	52
4.3	Relación de la abundancia de la regeneración con las variables ambientales	55
5	Conclusiones	59
6	Recomendaciones	60
7	BIBLIOGRAFÍA	60

ARTÍCULO 2: EFECTOS POTENCIALES DEL CAMBIO CLIMATICO SOBRE LA REGENERACIÓN NATURAL ARBÓREA EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL CARIBE-VILLA MILLS, COSTA RICA..... 81

1	INTRODUCCIÓN	82
2	Metodología	84
2.1	Área de estudio	84
2.2	Selección de especies.....	86
2.3	Escenarios climáticos.....	87
2.4	Selección de Variables bioclimáticas actuales y futuras	88
2.5	Modelación de la distribución actual y potencial	90
3	Resultados	92

3.1	Variables climáticas.....	92
3.2	Modelación de la distribución actual y potencial	93
4	DISCUSIÓN	101
5	CONCLUSIONES.....	104
6	RECOMENDACIONES.....	105
7	BIBLIOGRAFÍA	106

RESUMEN

En 32 parcelas de muestreo de 50 m x 50 m, ubicados en un gradiente altitudinal que va de los 400 msnm en el Parque Nacional Barbilla, hasta los 3000 msnm en la Reserva Forestal Río Macho (Costa Rica), se estudió la regeneración natural de 179 especies arbóreas, con el objetivo de establecer la distribución y abundancia de la regeneración de las especies a lo largo del gradiente altitudinal, la respuesta a variables ambientales (climáticas y edáficas) y determinar el efecto potencial en la distribución de la regeneración por efectos del cambio climático.

De las 179 especies, se cuantificó la abundancia de la regeneración de 113 especies en las 32 parcelas y algunas variables ambientales (análisis fisicoquímicos de suelo, 19 variables climáticas de WorldClim (resolución aproximada de 1 km²), evapotranspiración, pendiente y elevación). Un 37% de las especies seleccionadas no presentó regeneración, a pesar de figurar entre las especies dominantes de los bosques del gradiente. La especie más abundante en la regeneración fue el *Quercus bumelioides* que es de la parte alta del gradiente. Las especies que presentaron una mayor abundancia fueron las de la parte alta del gradiente de 2300 a 3000 msnm y la menor abundancia se encontró a elevaciones intermedias (1600-2300 msnm). La distribución de las especies, de acuerdo a los resultados está condicionada por la elevación, la mayoría de las especies presenta un rango de distribución localizado y solo pocas especies comparten dos o tres pisos altitudinales. Para analizar la respuesta de las variables ambientales, se seleccionaron las especies que presentaban la mayor abundancia y frecuencia en el gradiente ya que el resto de especies tenían pocos registros y no aportaban suficientes datos para los análisis multivariados. Los resultados indicaron que la regeneración depende de una combinación de variables ambientales y biológicas, que dependiendo del rango de altitud en el que se desarrollen la precipitación, temperatura y propiedades fisicoquímicas del suelo desempeñan un papel importante en el proceso de regeneración. La variabilidad ambiental determina los patrones de distribución-abundancia, determinado por el clima en conjunto con propiedades edáficas como pH, P, N y materia orgánica.

La modelación de la distribución potencial actual y bajo escenarios de cambio climático a futuro, se realizó en once especies, usando siete escenarios de la familia A1B, para los años 2020 y 2080. De estas especies dos corresponden a la parte alta del gradiente,

Quercus bumelioides y *Drymis granadensis*. Las otras nueve especies modeladas son especies de la parte baja del gradiente (*Ardisia fimbriifera*, *Carapa guianensis*, *Elaeoluma glabrescens*, *Garcinia magnifolia*, *Tovomita weddeliana*, *Mabea occidentalis*, *Minquartia guianensis*, *Otoba novogranatensis* y *Protium ravenii*). La modelación se realizó usando modelos aditivos generalizados vectoriales (VGAM) que permitió una mayor flexibilidad en cuanto a supuestos de los datos. La variable respuesta fue la abundancia de las especies, y las variables predictoras: la oscilación anual de la temperatura (°C), la precipitación promedio anual (mm), la temperatura promedio del trimestre más frío (°C) y la precipitación del periodo más seco (mm). Los modelos de diez especies tuvieron una buena capacidad predictiva con r^2 superiores a 0.60, solo *Drymis granadensis* tuvo una capacidad predictiva media con un r^2 de 0.49. Los resultados indican que las nueve especies modeladas de la parte baja del gradiente bajo escenarios de cambio climático incrementarían su área potencial de establecimiento hacia altitudes superiores hasta los 2800 msnm, las dos especies de partes altas por el contrario se contraerá el área potencial de establecimiento bajo escenarios de cambio climático.

SUMMARY

In 32 sample plots of 50 m x 50 m, located along an altitudinal gradient ranging from 400 m.a.s.l in Barbilla National Park, to 3000 m.a.s.l in Rio Macho Forest Reserve (Costa Rica), we studied the natural regeneration of 179 tree species in order to determine the distribution and abundance of species regeneration along the altitudinal gradient, the response to environmental variables (climate and soil) and to know the potential effect of climate change on the distribution of regeneration.

Of 179 species studied, we quantified the abundance of regeneration of 113 species in 32 plots and some environmental variables (soil physicochemical analysis, 19 WorldClim bioclimatic variables, evapotranspiration, slope and elevation). 37% of the selected species showed no regeneration, despite being among the dominant species of forest gradient. The specie with the most abundant regeneration was *Quercus bumelioides*, which is characteristic of the middle and upper part of the gradient. The species that showed the highest abundance are from the upper part of the gradient, 2300-3000 m. a.s.l, and the lowest abundance was for intermediate elevations (1600-2300 m a.s.l).

The distribution of species, according to the results, is strongly correlated with elevation, most species have a localized distribution range and only few species share two or three altitudinal bands. To analyze the response to environmental variables the commonest species were selected, as many species had few records and did not provide sufficient data for multivariate analysis. The results indicated that the regeneration is dependent on a combination of biological and environmental variables including the altitudinal range, precipitation, temperature, and soil physicochemical properties play an important role in the regeneration process. Environmental variability determines the distribution-abundance patterns established by the climate together with soil properties such as pH, P, N and organic matter.

The modeling of the current and potential distribution under scenarios of future climate change was performed with eleven species, using a set of seven scenarios from A1B family for the years 2020 and 2080 respectively. Of these eleven species, two are from the top of the

gradient: *Drymis granadensis* and *Quercus bumelioides*. The other nine modeled species are from the lower gradient (*Ardisia fimbriifera*, *Carapa guianensis*, *Elaeoluma glabrescens*, *Garcinia magnifolia*, *Tovomita weddelliana*, *Mabea occidentalis*, *Miconia guianensis*, *Otoba novogranatensis*, and *Protium ravenii*).

The modeling was performed using Vector Generalized Additive Models (VGAM) that allow great flexibility in terms of assumptions. The response variable was the abundance of species, and the predictors: annual temperature oscillation (°C), annual precipitation (mm), mean temperature of the coldest quarter (° C) and precipitation of the driest quarter (mm). Models for ten species had good predictive ability with R^2 greater than 0.60, only *Drymis granadensis* had a low predictive ability with an R^2 of 0.49. The results indicate that the nine species of the lower part of the altitudinal gradient will increase their potential area of establishment under climate change scenarios towards higher altitudes up to 2800 m a.s.l. On the contrary, for the species from highlands, the potential area for regeneration will contract.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de las familias de escenarios de cambio climático. Tomado de IPCC 2000 y Cifuentes 2010.	14
Cuadro 2 Áreas de conservación y sus respectivas áreas protegidas ubicadas en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.....	33
Cuadro 3. Valor de índice de iluminación de copa y su definición (tomado de Clark y Clark, 1992).	35
Cuadro 4. Variables bioclimáticas de WorldClim.	35
Cuadro 5. Estadística descriptiva de la abundancia de la regeneración obtenida de las 32 parcelas de muestreo por piso altitudinal en el gradiente.	40
Cuadro 6. Estadística descriptiva de la abundancia de la regeneración obtenida de latizales bajos y altos en las 32 parcelas de muestreo por piso altitudinal en el gradiente.	40
Cuadro 7. Estadística descriptiva de las variables bioclimáticas (obtenidas de WorldClim), pendiente y altitud de las 32 parcelas de muestro (0.25 ha).	43
Cuadro 8. Estadística descriptiva de las propiedades químicas y físicas del suelo de las 32 parcelas de muestreo (0.25 ha).	44
Cuadro 9. Especies de la zona de vida bosque muy húmedo premontano que responden a variables similares de acuerdo al análisis de partición jerárquica.	48
Cuadro 10 Áreas de conservación y sus respectivas áreas protegidas ubicadas en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.....	86
Cuadro 11. Especies seleccionadas para la modelación actual y futura de su distribución potencial.....	87
Cuadro 12. Escenarios climáticos seleccionados para la modelación de distribución futura, todos corresponden a modelos de circulación general (CGM).....	87
Cuadro 13. Variables bioclimáticas de la base de datos mundial de WorldClim.	89
Cuadro 14. Área de distribución potencial predicha por los modelos para la actualidad y para los años 2020 y 2080, para estos años se tomó como área de distribución los pixeles donde los 7 escenarios de MGC predecían la presencia de la especie para cada año modelado.....	101

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Clasificación de las especies de bosques tropicales en base a requerimientos de luz para la altura de la regeneración y de adultos	8
Artículo 1	
Figura 2. Mapa del área de estudio del transecto altitudinal Caribe-Villa Mills	32
Figura 3. Especies más abundantes y menos abundantes de la regeneración de especies dominantes a lo largo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.	39
Figura 5. Medias de los valores de abundancia de los latizales altos y bajos por elevación a lo largo del gradiente altitudinal.	41
Figura 6. Curvas de dominancia-abundancia graficada entre el rango de las especies y su abundancia por especie, para cada una de los pisos altitudinales muestreados.	42
Figura 6. Diagrama de ordenación NMS de la abundancia de la regeneración en las 32 parcelas de 0.25 ha en el gradiente altitudinal.	45
Figura 7. Coeficiente de correlación espacial de pares de parcelas para 16 clases de distancia geográfica.....	46
Figura 11. Análisis de redundancia (RDA) de las variables bioclimáticas seleccionadas y la abundancia de las especies.....	49
Figura 12. Análisis de redundancia (RDA) de las variables de suelo seleccionadas, altitud y la abundancia de las especies.....	50
Artículo 2	
Figura 13. Mapa del área de estudio del transecto altitudinal Caribe-Villa Mills,	85
Figura 14. Medias de los valores para cada uno de los escenarios futuros y promedio actual de las variables incluidas en las modelaciones de distribución de las especies.	93
Figura 15. Modelos de distribución actual y potencial para datos de abundancia de regeneración para 11 especies, y su respectivo valor de r^2 , de ajuste del modelo.....	95

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

dap: diámetro a la altura del pecho

SIG: sistemas de información geográfica

msnm: metros sobre el nivel del mar

SINAC: Sistema Nacional de Áreas de Conservación de Costa Rica

ha: hectáreas

PNB: Parque Nacional Barbilla

PNTMM: Parque Nacional Tapantí Macizo de la Muerte

RBC: Reserva Biológica el Copal

RFRM: Reserva Forestal Río Macho

SINAC: Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Costa Rica

1 INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de montaña cubren aproximadamente el 27% de la superficie terrestre (Viviroli y Weingartner, 2004) y son importantes porque cumplen funciones claves como provisión de agua, no solo para las personas que las habitan, sino para las que viven en las tierras bajas (Korner, 2000). Además se estima que albergan un tercio de la diversidad de especies vegetales del mundo, por lo que se conocen como centros mundiales de diversidad biológica (Korner, 2007). Las montañas se han constituido como ecosistemas importantes para analizar patrones ecológicos y biogeográficos, como la distribución de la diversidad en gradientes altitudinales, además se consideran laboratorios naturales para establecer a corto plazo cual es la respuesta de especies o comunidades frente a cambios en el clima y como sitios para monitorear impactos de cambios atmosféricos en los trópicos (Malhi, *et ál.* 2010). En la actualidad, los estudios de distribución de especies en gradientes altitudinales son una herramienta fundamental para poder predecir la migración de las especies como resultado del cambio climático que está experimentando el planeta (Fosaa, 2004).

Uno de los retos más importantes es identificar cuáles patrones son los que determinan la distribución de la biodiversidad en el planeta, y aunque se tienen ciertos conocimientos de los gradientes ambientales y altitudinales que influyen, la información disponible se refiere a un grupo u otro, pero no a todo la biodiversidad en general (Korner, 2007, Bhattarai y Vetaas, 2003). La investigación de los factores que determinan la distribución de las especies ha sido una de las líneas principales de la ecología (Naoky et al, 2006).

Los principales factores que influyen a escalas locales en la distribución de especies son los edáficos como el tipo de suelo, posición topográfica y grado de pendiente (Clark 2003), también están factores microclimáticos como: temperatura, precipitación y evapotranspiración potencial, que rigen el ambiente (Holdrige, 1987), la competencia, depredación, altitud y latitud (Naoky et al, 2006), sin olvidar a la serie de factores históricos, entre ellos la biogeografía, que se refiere a la historia geológica de la diversificación y la dispersión de diferentes grupos de plantas y animales, que influyeron en el conjunto de especies que observamos hoy en día (Clark 2003). La teoría del modelo neutral menciona que la distribución de las especies se debe más a las similitudes y no las diferencias entre especies, suponiendo que las especies son semejantes en sus aspectos ecológicos y los efectos que

tienen unas sobre otras, siendo uno de los supuestos que la capacidad de dispersión es limitada, y que se establecerá un equilibrio entre la extinción y la aparición de nuevas especies (Hubell, 2005). De los factores mencionados, la temperatura y precipitación son de los principales que limitan la distribución de las especies, en gran parte porque actúan en todas las etapas del ciclo de vida, afectan la supervivencia, el desarrollo y la reproducción (Naoky *et ál*, 2006, Guisan y Zimmermann, 2000). Begon *et ál*. (1990) mencionan que las variaciones en temperatura en la naturaleza y sus efectos definen la distribución y abundancia de los organismos.

Con respecto a los gradientes altitudinales, en la sierra de Manantlán, México, Vázquez y Givnish, (1998) encontraron que la riqueza disminuye conforme aumenta la altitud. En contraste, en bosques secos de encinos del sur de España, la riqueza arbórea aumenta con la elevación, esto se debe a que las zonas bajas con más cálidas y más secas (Hervás-Serrano, 2002). En bosques montanos tropicales algunos autores han encontrado que la diversidad disminuye altitudinalmente (Lieberman *et ál*. 1996, Homeier *et ál*, 2010). Hay tres patrones de diversidad identificados por Rahbek (1995) el primer es que hay disminución de riqueza conforme se asciende altitudinalmente, segundo que se puede encontrar un patrón en forma de campana con la máxima riqueza en altitudes intermedias y finalmente que hay una riqueza constante de elevaciones bajas a elevaciones intermedias, seguido por una fuerte disminución en la parte más alta.

La distribución de especies puede variar significativamente como resultado del cambio climático (Thuiller *et ál*. 2005), así como la composición del hábitat (Peterson *et ál*. 2002). Los impactos futuros del cambio climático sobre la distribución de especies, probablemente serán más perceptibles a elevaciones altas que en los ecosistemas de tierras bajas, esto debido a que las especies alpinas no tendrán espacios hacia donde migrar. En los trópicos se ha reportado que las especies de las partes altas de la montaña, son las que han experimentado los cambios más drásticos como reducción de su rango de distribución o extinción (Cuesta-Camacho *et ál*. 2006, Parmesan, 2006).

Por efecto del cambio climático se esperan cambios en las distribuciones espaciales de las especies. En un análisis de más de 1500 plantas se encontró que las especies están desplazándose hacia mayores altitudes y a los polos (Parmesan, 2006), sin embargo no se

conoce exactamente cuál es la habilidad migratoria de las plantas, ya que estas se presume no podrían dispersarse más que un km por año (Thuiller, et ál. 2005), estos resultados sugieren entonces que la velocidad del cambio climático es mayor que la velocidad de migración de las especies, lo que beneficiara a solo unas cuantas especies de dispersión rápida (Parmesan, 2006).

Las principales respuestas que podrían observarse de los ecosistemas al cambio climático son: a) respuestas fisiológicas, reflejadas en cambios en los procesos como la fotosíntesis y tasas de crecimiento, b) cambios en la distribución geográfica de las especies y ecosistemas, por el desplazamiento de las zonas climáticas a mayores altitudes y/o latitudes, c) cambios fenológicos manifestados en las alteraciones de los ciclos de vida de las especies por la cantidad de horas frío o fotoperíodo, d) extinciones locales y; d) adaptación a las nuevas condiciones (Hughes, 2000, Parmesan, 2006). Las especies que no logren responder a ninguno de estos planteamientos con los efectos del cambio climático desaparecerán por estrés fisiológico (Parmesan, 2006). Las especies que logren responder a los cambios, sin embargo, afectaran las relaciones interespecíficas actuales (Root, *et ál.* 2003), lo que influirá en cambios en la distribución, extinción de especies dando lugar a cambios en la estructura y composición de las comunidades (Hughes, 2000), que contribuirá al empobrecimiento de la biodiversidad.

La cordillera de Talamanca está ubicada en el Centro y al Sureste de Costa Rica, es la de mayor elevación en el sur de América Central (Barquero y Ellenberg, 1983). Esta cordillera no ha sido estudiada a profundidad, solo se han realizado algunos listados florísticos (Kappelle, et al 2000). Se ha descrito los tipos de comunidades vegetales encontrados en las partes altas de la cordillera, clasificándolos como bosques montanos, donde la presencia de nubes es la característica más sobresaliente (Kappelle, 1996), así como un listado de los helechos de la parte alta de la cordillera (Kappelle y Gómez, 1992).

El estudio de la regeneración natural en gradientes altitudinales, puede aportar datos sobre el efecto del cambio climático en la distribución futura de los ecosistemas (Middleton, 2009). La regeneración natural de especies es el proceso natural mediante el cual las plantas mantienen sus poblaciones viables, una regeneración exitosa se logra cuando los individuos de una especie son capaces de desarrollarse desde plántulas, pasando por juveniles hasta individuos adultos (Correa y Vargas, 2009). Conocer los factores que influyen en la

distribución de la regeneración a lo largo de un gradiente altitudinal y la respuesta de la regeneración de especies a variables climáticas, permitirá proponer medidas de adaptación en los bosques de montaña.

1.1 Justificación

La regeneración natural de los bosques es la que permite que estos se mantengan en el tiempo, sin embargo el éxito de la misma depende de muchos factores, como los ambientales, la vegetación asociada, fisiográficos y de interacción entre ellos. Es importante conocer y analizar cuáles son las causas limitantes de la regeneración, lo cual permite modelar la distribución potencial de la regeneración para poder predecir en un futuro el éxito de la regeneración en el área.

Es conocido que el clima por la temperatura, radiación solar y humedad es el factor que influye en mayor medida en el establecimiento de la regeneración, y si actualmente el cambio climático es considerado uno de los factores que pueden generar cambios en la distribución de las especies, entonces, la variabilidad climática puede provocar diferencias en los patrones de establecimiento de la regeneración, e influir en la disponibilidad de sitios apropiados para la germinación y por lo tanto en el éxito de la regeneración.

De este modo se espera que al conocer la distribución potencial y variación de la abundancia de la regeneración de especies importantes en el gradiente altitudinal, permitirá predecir la migración de las especies como resultado del cambio climático, para así poder proponer estrategias de manejo y conservación de la regeneración en el largo plazo. De igual manera se espera que estudiar la regeneración de especies que respondan a variables bioclimáticas, permitirá modelar y conocer si existirá una respuesta de la regeneración natural de las plantas a un clima variable a futuro. Los estudios sobre las condiciones de regeneración y sus factores limitantes son necesarios para desarrollar planes de adaptación a los efectos del cambio climático y que estos sean eficaces.

1.2 Objetivos del estudio

1.2.1 Objetivo general

Identificar la relación de factores climáticos y topográficos con la distribución de la regeneración natural de especies dentro de un gradiente altitudinal y establecer la distribución potencial bajo escenarios de cambio climático.

1.2.2 Objetivos específicos

1. Determinar cómo varía la abundancia de la regeneración natural de especies seleccionadas en el gradiente altitudinal.
2. Determinar la relación que existe entre la abundancia de la regeneración de las especies dominantes y los factores climáticos y de suelo.
3. Modelar la distribución espacial potencial de la regeneración natural de las especies seleccionadas a lo largo del gradiente altitudinal.
4. Modelar los cambios potenciales en la distribución de la regeneración natural de las especies seleccionadas bajo diferentes escenarios de cambio climático.

1.3 Hipótesis y preguntas de investigación

- * Los factores climáticos y topográficos presentarán una influencia en la abundancia de la regeneración natural en el gradiente altitudinal.
- * La regeneración natural de especies de los bosques mostrará un cambio potencial en su distribución bajo escenarios de cambio climático.
- ¿Qué factores ambientales intervienen en la abundancia y distribución de la regeneración de las especie?
- ¿Cuáles serán los efectos del cambio climático en la distribución potencial futura de la regeneración de las especies?

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 La Regeneración natural

El proceso de regeneración natural es complejo y dinámico, dentro de este se incluye la dispersión, establecimiento y la persistencia de un conjunto de poblaciones a través de ciclos sucesionales (Aus der Beek y Sáenz, 1992). Se considera un proceso fundamental para mantener la diversidad de especies y los ecosistemas en general y de acuerdo al grado o condición en la que se encuentre puede traer beneficios sociales y económicos. Entender los procesos de regeneración de los bosques naturales, ayudara a estar mejor preparados para crear y emplear estrategias de manejo sostenible (Harms y Paine, 2003).

En la regeneración natural intervienen varios procesos de la comunidad como la lluvia de semillas, banco de semillas, dispersión de semillas y formación de claros (Martínez-Ramos y Soto Castro, 1993). La regeneración ocurre a escalas espaciales y temporales de acuerdo al ciclo de crecimiento del bosque, considerándose la regeneración como el reensamblaje de la diversidad florística y estructural a través de los mecanismos de las especies (Clark y Clark, 1992).

Clark *et ál.* (1995) y Harms y Paine (2003) señalan que el primer paso de la regeneración es el intercambio de genes en la polinización, producción de frutos y semillas, lo que da pie a la dispersión de los mismos a sitios adecuados para su establecimiento. En estos sitios deben darse las condiciones de luz, humedad, temperatura y escapar de los depredadores para el éxito de la regeneración.

Hay varias formas de clasificar la regeneración natural, una de ellas es de acuerdo a sus dimensiones, propuesta por Aus der Beek y Sáenz (1992) para bosques de altura y que se divide en tres categorías: 1) Brinzal (individuos mayores e iguales a 0.3 m a menos de 1.5 m de altura), 2) Latizal bajo (de 1.5 m de altura a un diámetro 5 cm), 3) Latizal alto (de 5 cm a 9.9 cm de diámetro). Esta clasificación es propuesta porque las operaciones silviculturales que se aplican a la regeneración dependen del tamaño de la misma, por lo que era necesario clasificarla de acuerdo a su tamaño. Aus der Beek y Sáenz (1992) mencionan que desde el punto de vista ecológico la luz es uno de los principales factores que afecta el establecimiento

y crecimiento de la regeneración, por lo que se hizo necesario clasificar las especies en función de su temperamento.

Clark y Clark (1992), mencionan que las especies muestran cambios en el grado de tolerancia a la intensidad de iluminación de acuerdo a la edad de la planta y su posición en el dosel. Por lo que no es sencillo clasificar la regeneración con base en el temperamento de las especies. Otra de las clasificaciones es la propuesta por Finegan (1991), en la cual toma en cuenta no solo las exigencias ecológicas, sino también el crecimiento de la regeneración. En esta clasificación se proponen los siguientes grupos:

- * Heliófitas efímeras (se establecen y crecen solamente en claros grandes).
- * Heliófitas durables (se establecen bajo el dosel pero requieren de claros para crecer).
- * Esciófitas parciales (se establecen y crecen bajo el dosel, pero exigen luz directa para pasar de la etapa de fuste joven a fuste maduro).
- * Esciófitas totales (se establecen y crecen bajo el dosel).

No obstante, la existencia de las clasificaciones anteriores se busca mejorarlas, ya que se ha observado que es poco factible caracterizar la regeneración por el comportamiento de las especies desde la germinación hasta el árbol (Clark y Clark, 1992). Estudios recientes (Chazdon et ál. 2010, Poorter et ál. 2006) han demostrado que las características funcionales, son elementos claves para comprender las respuestas de la regeneración de árboles en bosques primarios. Haciéndose importante clasificar en grupos funcionales de acuerdo a rasgos funcionales. Chazdon et ál (2007) menciona que se debe desarrollar un enfoque que una a los atributos funcionales de las especies de árboles con estudios de recuperación del bosque. Así como la agrupación de las especies de acuerdo a sus atributos funcionales no dará una mejor idea sobre los servicios ecosistémicos, procesos de los bosques tropicales y la selección de especies para programas de reforestación (Chazdon et ál. 2010).

Poorter et ál. (2006) en un estudio realizado en Bolivia comparan rasgos arquitectónicos para 54 especies de árboles forestales. Evaluó los rasgos arquitectónicos relacionados con la altura máxima (Hmax) y demanda de luz, en el estudio diferencio 4 grupos funcionales diferentes (Figura 1), en donde los cuatro grupos funcionales difieren en sus

rasgos arquitectónicos, siendo la demanda de luz un mejor predictor de la arquitectura del árbol que la Hmax.

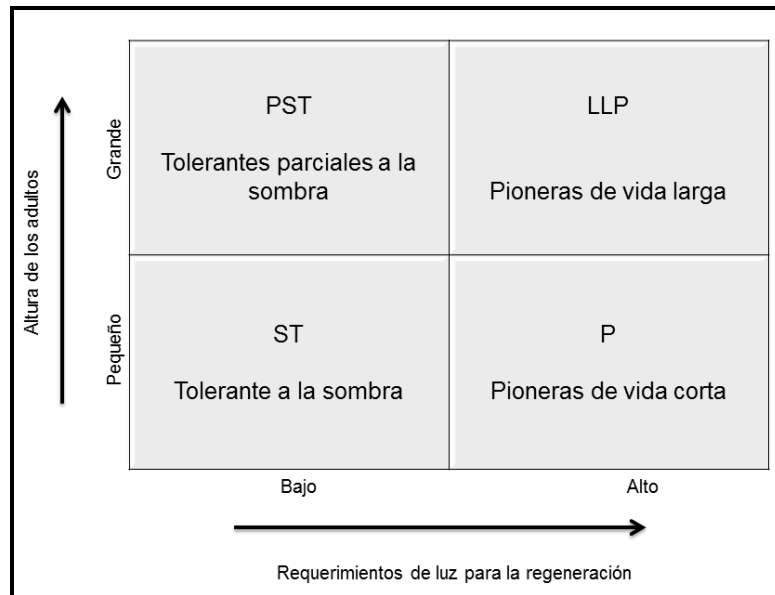


Figura 1. Clasificación de las especies de bosques tropicales en base a requerimientos de luz para la altura de la regeneración y de adultos (Tomado y adaptado de Poorter et ál. 2006).

Chazdon, et ál. (2010), utilizando los rasgos de crecimiento y estrato proponen 5 grupos de tipos funcionales de plantas (TFP). El TFP 1 se compone de especies del estrato arbóreo inferior con todas las tasas de crecimiento, el TFP 2 agrupo a las especies del estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento lentas a muy lentas, el TFP 3 lo conforman especies del estrato arbóreo medio y estrato arbóreo superior con tasas de crecimiento de moderadas a muy rápidas, el TFP 4 abarco dos estratos el arbóreo superior con tasas de crecimiento muy lentas y moderadas, el estrato emergente con tasas de crecimiento muy lentas y lentas, finalmente el TPF 5 con especies del estrato emergente con tasas de crecimiento moderadas y muy rápidas.

2.2 Factores que inciden en la regeneración natural

La regeneración natural en los bosques, está sujeta a una serie de factores internos (fisiología del árbol) y externos (ambientales) para el establecimiento de nuevas masas naturales. El conocimiento de los factores ambientales y la influencia que tienen sobre la

dinámica del bosque, es de gran importancia para el desarrollo de formas sostenibles de manejo (Aus der Beek y Sáenz, 1992).

Clark y Clark (1992), estudiaron la regeneración de seis especies emergentes del dosel en un seguimiento de seis años y evaluaron las características de iluminación de microsítios, mortalidad y crecimiento, posteriormente incluyeron tres especies más. La importancia de su trabajo radica en que estudiaron procesos demográficos y el papel de la luz en la regeneración. Como resultado lograron encontrar cuatro grupos de historia de vida de las especies estudiadas, además consideran que en bosques húmedos tropicales de tierras bajas, el principal factor limitante de la regeneración exitosa es la luz. Ellos plantean que para entender la regeneración es necesario evaluar los siguientes datos: requerimientos para la germinación de plántulas y su establecimiento, estudio de todas las clases de tamaño juvenil, observaciones a largo plazo (dinámica).

En una selva mediana subperennifolia perturbada por la explotación forestal comercial en Quintana Roo, México se evaluó la regeneración natural de ocho especies arbóreas. Los resultados obtenidos indican que con la extracción forestal se abren claros que favorecen la incorporación y el crecimiento de las especies del estudio, a seis años de la apertura de los claros, con sitios de regeneración de plántulas de especies con interés forestal, pensando que a largo plazo se constituyan en rodales dominados por estas especies (Macario, et ál. 1995). En Ecuador Bussmann (2005), realizó un estudio en los bosques andinos del sur sobre el uso, clasificación y regeneración de estos. Encontró que para la regeneración los derrumbes representan un papel importante, puesto que para el desarrollo de la vegetación son parte importante de la biodiversidad, dinámica y estabilidad del bosque primario, ya que permite la regeneración de especies secundarias. Como ejemplo para el bosque montano alto, la diversidad está drásticamente reducida, mientras que las especies encontradas en el proceso de sucesión no son elementos del bosque maduro.

Aus der Beek y Sáenz (1992), mencionan que los factores que influyen en la regeneración se dividen en factores bióticos como la competencia entre especies, y las alteraciones antropogénicas, factores de ambiente como huracanes, inundaciones, incendios, luz sola y disponibilidad de agua. La regeneración natural de los bosques está supeditada a una

serie de factores tanto externos como internos que la limitan (Macario, et ál. 1995). La luz es uno de los factores que influyen en la supervivencia, crecimiento y reproducción de las especies. Los cambios en la intensidad de luz en tiempo y espacio provocan cambios morfológicos, fisiológicos y de conducta para adaptarse en captar la mayor intensidad lumínica posible de la disponible, por lo que se constituye como uno de los factores críticos para la regeneración de los bosques (Clark y Clark 1992; Hogan y Machado, 2002). Los cambios en la intensidad lumínica de acuerdo a Chazdon y Fetcher (1984), alteran las capacidades de las plantas para la absorción de carbono y nutrientes, así como el crecimiento de la regeneración.

La precipitación por el contrario influye en la composición y abundancia de la regeneración, y este efecto se acentúa cuando se producen alteraciones en el régimen normal de lluvias de los bosques por fenómenos climáticos (Sánchez, 2002). La temperatura igual tiene un efecto sobre el crecimiento de las plantas y condiciona la supervivencia de las plántulas principalmente e influye en el proceso de la fotosíntesis (Wadsworth 2000). La topografía también tiene un papel importante en el éxito de la regeneración, la elevación, el relieve y el tipo de suelo influyen en los tipos de bosque y en la composición. (Wadsworth 2000). Las características edáficas y la topografía intervienen en la distribución, lo que puede determinar las condiciones específicas del sitio como erosión, humedad y disponibilidad de nutrientes en el suelo (Sánchez 2002).

2.3 Gradientes altitudinales y factores que influyen en la distribución de especies

Un gradiente, se puede definir como un cambio cuantitativo y que es susceptible de medir en un rango físico o ambiental en función de una variable dada (cambio de temperatura con altitud), en donde las características de las comunidades irán cambiando, de acuerdo al tipo y forma de respuesta al gradiente (Lomolino, 2001).

En ecosistemas de montaña o regiones topográficamente accidentadas, se ha estudiado la riqueza de especies y la composición florística de comunidades vegetales en gradientes altitudinales (Vázquez y Givnish, 1998, Chang-Ming et al, 2005, Rahbek, 1995, Lieberman et al., 1996). Estos estudios han demostrado que la diversidad y la composición de especies pueden ser predecibles a lo largo de un gradiente ambiental. Esto ha sido posible estudiarlo

porque en los gradientes altitudinales intervienen muchos factores como topografía, temperatura y clima. Otro factor que interviene es la nubosidad, la cual limita la cantidad de radiación fotosintéticamente activa disponible es un factor influyente en el crecimiento y productividad en los bosques nublados tropicales (Grubb 1977). Aunque es complicado separar la variable que influye en la composición de especies, en general las variables climáticas se consideran las más importantes (Fosaa, 2004).

El estudio de la vegetación en gradientes altitudinales, es importante para entender los patrones de distribución en condiciones ambientales diversas y en extensiones geográficas amplias, es útil además para entender como el cambio climático que en la actualidad se está presentado puede influir en la migración de especies (Fosaa, 2004). Como cambiara la composición de especies con respecto a la altitud sigue siendo un tema de discusión, es reconocido que la composición cambia de acuerdo a la elevación en función de las respuestas fisiológicas de las especies y a los factores ambientales relacionados a la altitud (Vázquez y Givnish, 1998). Conforme ascendemos en altitud la temperatura media disminuye, las lluvias se incrementan al igual que la humedad y velocidad del viento, así como la duración de las estaciones de crecimiento, que influye en que haya una disminución de la riqueza conforme avanzamos a elevaciones mayores (Whittaker, 1968, Lomolino, 2001).

Con los primeros estudios se consideraba que la riqueza de especies disminuía constantemente conforme ascendíamos en altitud (Gentry, 1988), sin embargo otros estudios han mostrado que existe una mayor diversidad a altitudes intermedias (Chang-Ming et al, 2005, Rahbek, 1995, Lieberman et al., 1996). Estas diferencias encontradas aún no se conoce respuestas de porque se presentan, sin embargo las diferencias en cuanto a patrones de distribución pueden atribuirse al régimen de muestreo (Fosaa, 2004), esto porque si el gradiente es grande se tendrán más posibilidades de encontrar más de un tipo de vegetación.

Las diferencias en los patrones de distribución en un gradiente altitudinal pueden deberse también a que las especies vegetales, responden a factores que limitan su distribución, ya que están limitadas a un parte del gradiente, por ejemplo la amplitud de la distribución de una especie se determina por la tolerancia fisiológica a las condiciones presentes o por sus relaciones bióticas como competencia, depredación, parasitismo (Whittaker, 1968).

Lieberman et ál. (2006), estudiaron la estructura y composición del bosque en un gradiente altitudinal que va de los 100 m (Estación biológica la Selva) a 2600 msnm (Volcán Barva). En el estudio demostraron que la diversidad florística alcanzó su punto máximo a los 300 m y conforme aumentaba la elevación disminuía, estos resultados muestran un patrón de forma encorvada o de campana. Vázquez y Givnish (1998), encontraron que la riqueza de especies tiende a disminuir conforme aumenta la altitud, atribuyéndolo a que las especies herbáceas disminuyen. Sin embargo la diversidad de árboles perennes se incrementaba y la de los árboles deciduos disminuía. Este estudio lo realizaron en Cerro Grande, en la reserva de la biosfera Manantlán.

Se realizó un estudio comparativo a lo largo de un gradiente altitudinal en tres áreas de bosque montañoso tropical en Ecuador (Cerro Golondrinas), Costa Rica (Volcán Barva) y México (Cerro Humo, Oaxaca), para comparar la diversidad beta. Los resultados del estudio muestran que la diversidad beta difiere en los tres países de acuerdo a la altitud, como ejemplo en Ecuador la mayor diversidad beta está en el rango altitudinal de 500-2550 m, a diferencia de México que la mayor diversidad beta está en el rango de 2250-2750 m (Lorne, 1996).

2.4 Cambio climático

El cambio climático es definido como un cambio en el clima que es atribuible directa o indirectamente a la actividad humana, este ha influido en la alteración de la composición de la atmósfera mundial y viene a ser parte de la variabilidad climática natural observada (Cifuentes, 2010). Este fenómeno ha sido ampliamente documentado y en la actualidad es tema central y de los más discutidos internacionalmente por las implicaciones que tiene, se discute desde la evidencia científica hasta las formas de solucionarlo o mitigarlo, pero aún no han llegado a un consenso sobre las causas que lo originan, con corrientes que consideran que es parte de un ciclo con una duración de algunas décadas, y otra en la que las actividades humanas son las causantes (Hughes, 2000). El cambio climático es una realidad que afecta al planeta de manera aun no del todo conocida, y se aborda como una problemática internacional por lo que se ha establecido un Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés) con la intención de que toda la información generada por los países se ha compilada y se evalué el estado del conocimiento científico sobre cada uno de los aspectos del

mismo, que les permita proponer estrategias de mitigación, el IPCC es reconocido como la autoridad científica y técnica sobre el tema y las evaluaciones que hacen son reconocidas a nivel mundial (IPCC, 2010).

Aun con toda la incertidumbre se considera que las actividades humanas son las verdaderas causantes del aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero (GEI), principalmente por el consumo de combustibles fósiles y el cambio de uso de la tierra para actividades productivas, ya que existe una correlación entre el calentamiento global y el aumento de gases de efecto invernadero en la atmósfera por parte de las actividades humanas (Barnett et al, 1999; IPCC, 2001). Los principales GEI que han contribuido al calentamiento global son el vapor de agua, dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄), óxido nitroso (N₂O) y el ozono (O₃), de estos las actividades humanas han aumentado sus concentraciones, lo que intensifica el efecto invernadero, y aumenta la temperatura de la tierra (Cifuentes, 2010).

Las evidencias que se tienen del cambio climático son el calentamiento de los océanos, de la superficie terrestre, cambios en la distribución e intensidad de las precipitaciones, incremento del nivel del mar, derretimiento de los glaciares, entre otros. Sin embargo estos cambios no se dan de manera uniforme, sino que son a escala local, por lo que pueden haber lugares donde la temperatura disminuye, aun cuando los pronósticos apunten a un aumento promedio global (Cifuentes, 2010). Algunos autores como Hughes (2000); Vitousek (1994), Parmesan y Yohe (2003) indican que en la actualidad ya existen evidencias claras de que el cambio climático tiene efectos sobre los ecosistemas.

Para América Latina los cambios en temperatura y precipitación han sido evidentes, pronosticándose también huracanes de mayor intensidad y frecuencia (Sánchez et ál. 2011). Estos rápidos cambios que se han registrado en los últimos 30 años, han causado alteraciones en los bosques (Delgado y Suárez-Duque, 2009). Como respuesta al cambio climático, las especies pueden en dado caso modificar o mantener sus áreas de distribución, o en su caso podrían adaptarse a nuevas condiciones ambientales, migrar hacia nuevos sitios o extinguirse (Gonzalez, *et ál.* 2003). La vegetación de las montañas, se cree que responderán con procesos migratorios altitudinales ante el aumento de la temperatura y por el contrario las especies de

las altas montañas al no tener donde migrar sufrirán procesos de extinción (Sánchez *et ál.* 2011).

2.5 Escenarios de cambio climático

Los escenarios de cambio climático son descripciones coherentes y consistentes de como el clima de la tierra puede cambiar en el futuro, y se definen generalmente como una representación lógica y simplificada de los climas futuros, basado en entender cómo funciona el clima y los factores que influyen en él. El método empleado para la construcción de escenarios varía de acuerdo al propósito de la evaluación, y se pueden utilizar para proyectar las consecuencias en la vegetación natural e identificar las especies en riesgo de extinción, entre otras aplicaciones (Cifuentes, 2010).

El IPCC (2000), presentó un informe Especial sobre escenarios de emisiones, en donde mostraba 40 escenarios diferentes, que se agrupaban en 4 familias, con diferentes alternativas de desarrollo. Estos nuevos escenarios estudian un periodo de 1990 a 2100, incluyendo supuestos socioeconómicos, tecnológicos y ambientales, estos escenarios se han utilizado como base para las proyecciones climáticas de modelos de circulación general (MCG) y modelos acoplados. La lógica que siguen estos escenarios es que las sociedades tienen opciones para colaborar en la solución de los problemas globales. Estos modelos están constituidos por 4 familias de escenarios: A1, A2, B1 y B2 (Cuadro 1). Ninguno de las familias es mejor que otra, solo se basaron en la línea evolutiva (Cifuentes, 2010).

Cuadro 1. Descripción de las familias de escenarios de cambio climático. Tomado de IPCC 2000 y Cifuentes 2010.

<i>Familias</i>	<i>No. escenarios</i>	<i>Descripción</i>
A1	17	Rápido crecimiento económico, población mundial que disminuye, rápida introducción de tecnologías nuevas y eficientes. Una de sus características distintivas es que hay convergencia entre regiones, hay una reducción en las diferencias de ingreso por habitante. La familia se desarrolla en tres grupos, de acuerdo a su orientación tecnológica: utilización intensiva de combustibles de origen fósil (A1FI), utilización de fuentes de energía no de origen fósil (A1T), o utilización equilibrada de todo tipo de fuentes (A1B).
A2	6	Describe un mundo heterogéneo, autosuficiente y que conserva las identidades

<i>Familias</i>	<i>No. escenarios</i>	<i>Descripción</i>
B1	9	locales. Aumento de la población, porque las tasas de fertilidad convergen lentamente. . El desarrollo económico tiene una orientación principalmente regional y el crecimiento económico per cápita y el cambio tecnológico están fragmentados y son más lentos que en otras líneas evolutivas.
		Mundo convergente, con la misma población mundial que después de mediados de siglo tendera a disminuir, cambios rápidos en las estructuras económicas hacia una economía de la información y de los servicios, con reducciones en el consumo de materiales e introducción de tecnologías limpias y de recursos eficaces. Se hace énfasis en las soluciones globales para la sostenibilidad ambiental, económica y social. Lo que comprende una mejora de la equidad.
B2	8	Énfasis en soluciones locales hacia la sostenibilidad ambiental, social y económica. Crecimiento de la población y el desarrollo económico moderado. El cambio tecnológico es menos rápido pero más diverso que en B1 y A1. Esta familia se enfoca a nivel regional y local.

El IPCC recomienda que cuando se realicen análisis de cambio climático se utilicen al menos dos familias de escenarios, para poder cuantificar la incertidumbre de las estimaciones (Cifuentes, 2010).

2.6 Modelos como herramienta de predicción de distribución de especies

Por la creciente problemática de los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas y las especies en general, se ha venido desarrollando una serie de herramientas de modelización, que permitan predecir la distribución y la diversidad de especies, con la finalidad de obtener datos de la respuesta potencial de las especies hacia el cambio climático. Estos modelos intentan explicar la relación que existe entre los factores ambientales, y la presencia o ausencia de una especie en un área particular. Actualmente se han convertido en técnicas estadísticas nuevas, que son útiles para estudios en ecología y en cambio climático (Bhattacharai y Vetaas, 2003, Korner, 2007, Fosaa, 2004, Johnston y Schmitz, 1997, Peterson et al, 2002, Sánchez et ál. 2011). Los modelos de distribución de especies indican la aptitud del hábitat para el desarrollo de poblaciones de una especie particular o comunidades (Benito de Pando y Peñas de Giles, 2007).

Hay un constante debate acerca de la forma de nombrar los modelos, se les llama modelos de idoneidad, porque representan la distribución potencial de una especie (Mateo *et ál.* 2011, Felicísimo, *et ál.* 2005). Para Kearney (2006), son modelos de hábitat potencial, esto porque que el concepto de hábitat puede ser aplicado a la respuesta de los organismos a los factores ambientales. Y otros autores (Vetaas, 2002, Araujo y Guisan, 2006) prefieren llamarlos modelos de nicho ecológico, porque los consideran una combinación de condiciones ecológicas que la especie tolera, así como el espacio en el cual interactúa con otras especies. Sin embargo, independientemente del nombre con el que se les denomine, los modelos son una herramienta con diversas aplicaciones, la cuáles deben ser interpretados correctamente (Mateo *et ál.* 2011).

Mateo *et ál.* (2011), plantea que los modelos que se aplican actualmente, son un conjunto de diferentes técnicas que se clasifican en tres grupos. El primero es las *Técnicas discriminantes*: (1) árboles de clasificación CART (Breiman, 2001, Friedam, 2001), (2) técnicas de ordenación como el análisis de correspondencia canónica CCA (Guisan *et ál.* 1999), (3) redes neuronales ANN, (4) multivariate adaptative regression splines MARS (Friedman, 1991), (5) modelos lineales generalizados GLM, en el que destaca la regresión logística, (6) modelos aditivos generalizados GAM (Hastie y Tibirishi, 1986), (7) regresión por cuantiles, (8) estadística bayesiana y (9) máxima entropía, destacando Maxent (Phillips, *et ál.* 2006) que es de los más utilizados en la actualidad. Todas estas técnicas trabajan con datos de presencia y ausencia. Le siguen las *Técnicas descriptivas* en la cual solo se necesitan datos de presencia, y son las primeras que se utilizaron para modelar, aquí tenemos a (1) deductivas que se basa en la opinión del experto, (2) envueltas geográficas, (3) envueltas ambientales, destacando BIOCLIM, (4) métodos de distancias matemáticas y (5) Expectation Maximization Algorithm EM. Finalmente las *técnicas mixtas*, en la cual se emplean descriptivas y discriminantes, dentro de las más conocidas esta Desktop-GARP (Stockwell y Peters, 1999) y OM-GARP.

Naoky *et ál.* (2006), realizaron un estudio en Bolivia para comparar modelos de distribución de especies, con la finalidad de predecir la distribución potencial de tres especies de vida silvestre (ave: *Anairetes alpinus*, planta: *Schinopsis haenkeana*, y un mamífero:

Calomys Callosus). Utilizaron BIOCLIM, DOMAIN, GARP y regresión logística. Los resultados que obtuvieron es que el modelo DOMAIN es el que muestra mejor rendimiento, y que la predicción es mejor para especies especialistas del hábitat que generalistas.

En otro estudio realizado por Thuiller et ál. (2005), modelaron 1.350 especies de plantas Europeas bajo siete escenarios de cambio climático, predijeron que para especies de montaña se perderán hasta el 60% de las especies. Estas proyecciones se obtuvieron a partir de la modelación de nichos basados en distribución de especies. La modelación la realizaron con la plataforma de BIOMOD, en donde utilizaron las siguientes técnicas de modelado: GLM, GAM, ANN y análisis de árboles de clasificación. Para cada especie se utilizó el modelo que mejor respondo para obtener las proyecciones del impacto. Para el modelo se utilizó la temperatura media anual, temperatura media del mes más frio, precipitación, precipitación del verano y el índice de humedad.

3 BIBLIOGRAFÍA

- Arana, A; Campos, J. J; Villalobos, R; Días A. 2009. Cambios en el uso de la tierra en el área colindante al Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte, caracterización de sus posibles causas. Serie Técnica (Informe Técnico 380). CATIE. 43 p.
- Araujo, M.B; Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.
- Barquero, J, Ellenberg, L. 1983. Geomorfología del piso alpino del Chirripó en la cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Revista Geográfica de América Central*. 17: 293-299.
- Barnett, T.; Hasselmann, M; Chelliah, M; Delworth, G; Jones, P; Rasmusson, E; Roeckner, E; Ropelewski, C; Santer, B; Tett, S. 1999. Detection and attribution of recent climate change: a status report. *Bull Am. Met. Soc.* 80 (12): 2631-2659.
- Bhattarai, R. K; Vetaas, O. R. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east, Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 12:327-340.
- Begon, M; Harper, J.L; Townsend, C.R.1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Second edition. 945 p.
- Benito de Pando, B; Peñas de Giles, J. 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus*. 7: 100-119.
- Bennett, A. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Trad. JM Blanch. San José, CR, UICN. 276 p.

- Berner, P. 1992. Effects of slope on the dynamics of a tropical montane oak-bamboo forest in Costa Rica. Ph.D. dissertation. Gainesville, US, University of Florida.
- Blaser, J; Camacho, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus spp.*) del piso montano en Costa Rica Turrialba, CR, CATIE. 68 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no 185).
- Breiman, L. 2001. "Random Forests". Machine Learning 45: 5-32.
- Bussmann, R. W. 2005. Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso. Revista Peruana de Biología. 12 (2): 203-216
- Camacho, M. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical. Guía para el establecimiento y medición. Turrialba, CR, CATIE. 52 p. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 42).
- Chang-Ming, Z; Wei-lie, Ch; Zi-Q Tiang; Zong-Quiang, X. 2005. Altitudinal pattern of plant diversity in Shenongjia mountains Central China. Journal of Integrative Plant biology 47:1431-1449.
- Chazdon, R.J.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology 72:553-564.
- Chazdon, R. L; Finegan, B; Capers, R. S; Salgado-Negrete, B; Casanoves, F; Boukil, 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.
- Chazdon, R. L; Letcher, S. G; Van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci. 362: 273–289.

- Clark, D. A; Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monograph* 62(3):315-344.
- Clark, DA; Clark, DB; Sandoval, R; Castro, M. 1995. Edaphic and Human Effects on Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Palms. *Ecology* 76(8):2581-2594.
- Clark, D., B. 2003. Los factores edáficos en la distribución de las plantas. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Guariguata MR; Gustavo HK. Comps. 1 ed. p. 45-54.
- Cifuentes, J. M. 2010. ABC del cambio climático en Mesoamérica. Serie Técnica. CATIE. No. 383. 71 p.
- Correa, G. D; Vargas, R. O. 2009. Regeneración de palmas en bosques nativos y plantaciones del santuario de fauna y flora Otún-Quimbaya (Risaralda, Colombia). *Caldasia* 31 (2): 195-212.
- Cuesta-Camacho F; Ganzenmüller A; Peralvo M.F; Sáenz M; Novoa J; Riofrío G. 2006. Predicting specie's niche distribution shifts and biodiversity change within climate change scenarios. A regional assessment for bird and plant species in the Northern Tropical Andes. National Institute for Public Health and the Environment (RIVM-NEEA). *EcoCiencia/MNP_Andes*. 1-36.
- Delgado, D; Finegan, B. 1999. Biodiversidad vegetal en bosques manejados. *Revista Forestal Centroamericana* (25):14-20.
- Delgado, T; Suarez-Duque, D. 2009. Efectos del cambio climático en la diversidad vegetal del corredor de conservación comunitaria reserva ecológica del Ángel- Bosque protector Golondrinas en el norte del Ecuador. *Ecología Aplicada*. 8(2): 28-36.

- Felicísimo, A.M; Gómez, A; Muñoz, J. 2005. Potencial distribution of forest species in dehesas of Extremadura (Spain). Sustainability of Agrosilvopastoral Systems Dehesa, Montados. 231-246.
- Fossa, A. M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. Diversity and Distributions. 10:217-223.
- Friedman, J.H. 2001. Greedy function approximation: a gradient boosting machine. Annals of Statistics 29: 1189-1232.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on climate and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden. 75:1-34.
- González, M; Jurado, E; González, S; Aguirre, C; Jiménez, P; Navar, J. 2003. Cambio climático mundial: origen y consecuencias. Ciencia UANL. 6(03):377-385.
- Grubb, P. 1977. Control of forest growth and distribution of wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 8:83-107.
- Guisan, A; Weiss, S.B; Weiss, A.D. 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant distribution. Plant Ecol. 143:107-122.
- Guisan, A; Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol. Model. 135:147-186.
- Guariguata, M.R; Cornelius, J.P; Locatelli, B; Forner, C; Sánchez-Azofeifa, G.A. 2008 Mitigation needs adaptation: tropical forestry and climate change. Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change 13: 793-808.
- Harms, K. E; Paine, T. E. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de los bosques naturales. Ecosistemas. 12(003).

- Hastie, T; Tibshirani, R. 1986. Generalized additive models. *Statistical Sciences*. 1 297-318.
- Hervás-Serrano J.L. 2002. Diversidad de las provincias boscosas en el centro norte de la provincia de Jaén (Sur de la Península Ibérica). *Blancoana* 19:80-88
- Hijmans, R. J; Cameron S. E; Parra J. L; Jones P.G; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965-1978.
- Hogan, K.; Machado, J. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. In Guariguata, M; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 119-143 pp.
- Holdridge, L. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, CR. IICA. 216 p.
- Homeier, J, Breckle, S, Gunter, S, Rollenbeck, R, Leuschner, C. 2010. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica* 42(2): 140-148.
- Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19: 166-172.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent. *Trends in Ecology and Evolution*. 15(2):56-61.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium On Quantitative Biology* 22:415-427.

- IPCC (Intergovernmental panel of Climate Change). 2000. Informe especial del IPCC, escenarios de emisiones. Resumen para responsables de políticas. Informe especial del grupo de trabajo III del IPCC. 12 p.
- IPCC (Intergovernmental panel of Climate Change). 2007. Climate Change 2001: the Scientific basis. Third Assessment Report of Working Group I. Cambridge University Press, Cambridge.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica, CR). 2008. Atlas digital de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica, Cartago, CR.
- Johnston, K. M; Schmitz O. J. 1997. Wildlife and climate change: assessing the sensitivity of selected species to simulated doubling of atmospheric CO₂. *Global Change Biology* 3:531-544.
- Kappelle, M, Gómez, L. 1992. Distribution and diversity of montane pteridophytes of the Chirripó National Park, Costa Rica. *Brenesia* 37:67-77.
- Kappelle, M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo. Universidad de Ámsterdam, INBIO. 336 p.
- Kappelle, M, Van L, Juárez, M. 2000. Lista de la flora vascular de la cuenca superior del río savegre, san Gerardo de Dota, Costa Rica. *Acta Botánica Mexicana*. 51:1-38.
- Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modeling? *OIKOS*. 115(1): 186-191.
- Korner, C. 2000. The alpine life zone under global change. *Gayana Bot.* [online].57 (1): 1-17.

- Korner, C. 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Conservation*. Oxford University Press. USA. 22 (11): 569-574.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, G.S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84, 137–152.
- Locatelli, B; Kanninen, M; Brockhaus, M; Pierce, C. C.J; Murdiyarso, D; Santoso, H. 2009. Ante un futuro incierto: cómo se pueden adaptar los bosques y las comunidades al cambio climático. *Perspectivas forestales No. CIFOR*. Indonesia. 92p.
- Lomolino, M. 2001. Elevation-gradient of species density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*. 10:3-13.
- López de Luzuriaga A; Olano J. M. 2006. Con los pies en el suelo: incluyendo la estructura espacial de los datos en los análisis multivariantes. *Ecosistemas* 15 (3):59-67.
- Lorne, B. B. 1996. Changes on altitudinal and latitudinal gradients in neotropical montane forests. Ph.D. Thesis. Division of Biology and Biomedical Sciences. Washington University.
- Macario, M. P. A; García, M. E; Aguirre, J. R; Hernández-Xolocotzi, E. 1995. Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbado por extracción forestal. *Acta Botánica Mexicana*. 32: 11-23.
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, M; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* (16):3171-3175.
- Martínez-Ramos, M; Soto-Castro, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetation*. 108:299-318.

- Mateo, R. G; Felicísimo, A. M; Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*. 94:217-240.
- Middleton, B. A. 2009. Regeneration potential of *Taxodium distichum* swamps and climate change. *Plant Ecology*. 202:257-274.
- Naoky, K; Gómez, M; López, R.P; Meneses, R.I; Vargas, J. 2006. Comparación de modelos de distribución de especies para predecir la distribución potencial de vida silvestre en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41 (1):65-78.
- Noss, R.F. 2001 Beyond Kyoto: forest management in a time of rapid climate change. *Conservation Biology* 15(3): 578–590.
- Parnesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669.
- Parnesan, C; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42 p.
- Peterson, A. T; Ortega-Huerta, M. A; Bartley, J; Sánchez-Cordero, J; Soberón, R. H; Buddemeyer, R. H; Stockwell, D. R. B. 2002. Future projections for Mexican faunas under model global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- Phillips, S.J; Anderson, R.P; Schapire, R.P. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190(3/4): 231-259.
- Poorter, L; Bongers, L; Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist forest tree species: Traits, trade-offs and functional groups. *Ecology* 87: 1289–1301.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.

- Rodríguez-García, E; Juez, L; Guerra, B; Bravo F. 2007. Análisis de la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. En los arenales de Almazán-Bayubas (Soria, España). *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 2007 16(1), 25-38.
- Root, T.L; Price, J.T; Hall, K.R; Schneider, S.H; Rosenzweig, C; Pounds, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*. 421: 57-60.
- Sánchez, P. 2002. Estudio del efecto de los factores ambientales precipitación, luz y topografía sobre la abundancia, distribución y dinámica de la regeneración en estado de latizal, en cuatro bosques secundarios de la región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. ITCR, Cartago, Costa Rica. 113 p.
- Sánchez, S. J; Molina, G. V. M; Perez, D. R; Arredondo, S. F; Ortiz, H. E; Jurado, E. Cambio climático: ¿precursor de migración de especies vegetales en la montaña más alta del norte de México?. *Ciencia UANL*. 18(2):137-143.
- Seoane, J. 2005. Modelos predictivos de distribución de aves esteparias en las islas orientales del archipiélago Canario. Madrid, ES, Universidad Autónoma de Madrid. 66 p.
- Sesnie, S; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1):16-26.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación). 2011. Información general “Parque Nacional Barbilla” (en línea). San José, CR. Consultado 18 dic 2011. Disponible en: http://www.sinac.go.cr/aclac_barbilla_general.php
- Stockwell, D.R.B; Peterson, A.T. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modeling* 148: 1-13.
- Taft, J; Loy, R. P; Dietrich, Ch. H; Kenneth, R. 2011. Grassland composition, structure, and diversity patterns along major environmental gradients in the Central Tien Shan. *Plant Ecology*. 212:1349-1361.

- Thuiller, W, Lavorel, S, Araujo, M. B, Sykes, M. T, Prentice, C. I. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. PNAS. 102 (23): 8245-8250.
- Vázquez, J. A; Givnish T. J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. Journal of Ecology 86(6): 999-1020.
- Venegas, G; Camacho, M. 2001. Efecto de un tratamiento silvicultural sobre la dinámica de un bosque secundario montano en Villa Mills, Costa Rica. Turrialba, CR, CATIE. 22 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 322).
- Vetaas, O. 2002. Realized and potential niches: A comparison of four Rhododendron tree species. Journal of Biogeography. 29:545-554.
- Vitousek, P. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. Ecology 75: (7) 1861-1876.
- Viviroli, D, Weingartner, R. 2004. The hydrological significance of mountains: from regional to global scale. Hydrology and Earth System Sciences, 8(6):1016-1029.
- Wadsworth, F. 2000. Producción forestal para América tropical. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Servicio Forestal. Washington, D.C., USA. 563 p.
- Weyl, R. 1957. Excursions geológicas en Costa Rica: vestigios de los glaciares del pleistoceno. Instituto Geográfico Nacional. 50 p.
- Whittaker, R. H; Niering, W. A. 1968. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: IV. Limestone and Acid soils. The Journal of Ecology. 56(2): 523-544.

4 ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN

ARTÍCULO 1: RESPUESTA DE LA REGENERACIÓN NATURAL A FACTORES ECOLÓGICOS EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL CARIBE-VILLA MILLS

Resumen

El presente estudio tuvo como objetivo determinar cómo varía la abundancia de la regeneración de especies arbóreas dominantes a lo largo de un gradiente altitudinal en Costa Rica y cuál es la respuesta a variables ambientales (climáticas y edáficas). Este gradiente inicia en el Parque Nacional Barbilla (400 msnm) y presenta una altitud máxima de 3000 msnm en la Reserva Forestal río Macho. El muestreo se realizó en 32 parcelas de 0.25 ha a lo largo del gradiente altitudinal. Se registró regeneración a lo largo del gradiente de 112 especies. Un 37% de las especies seleccionadas no presentó regeneración, a pesar de figurar entre las especies dominantes de los bosques del gradiente. Las especies que presentaron una mayor abundancia fueron las de la parte alta del gradiente. Por piso altitudinal la mayor abundancia se concentró en la parte alta del gradiente, seguido del piso más bajo y la menor abundancia se registró en las parcelas de la parte media del gradiente. Se registraron especies que se distribuían desde los 400 msnm hasta los 1500 msnm y especies de los 1500 msnm hasta los 3000 msnm, siendo especies con un rango de distribución altitudinal amplio. Para determinar la respuesta de las variables ambientales, se seleccionaron las especies que presentaban la mayor dominancia en el gradiente en términos de abundancia, ya que el resto de especies tenían pocos registros y no aportaban suficientes datos para los análisis multivariados. Los análisis se hicieron para especies individualmente. Los resultados indican que las especies responden de manera individual a las variables, pero que es posible agruparlas de acuerdo a un conjunto de variables similares a las cuáles responden. A nivel del grupo de especies los análisis mostraron un grupo de variables a las cuáles responden de manera general a lo largo del gradiente las especies. Las variables de mayor importancia para las especies fueron la temperatura promedio anual, la precipitación promedio, la evapotranspiración, en cuanto a las variables la capacidad de intercambio catiónico y el pH.

1 INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de montaña están teniendo gran interés por la alta diversidad biológica que presentan a lo largo de gradientes altitudinales (Lomolino, 2001; Körner, C. 2007). En estos ecosistemas se producen variaciones graduales o abruptas en los gradientes climáticos, que tiene un efecto en la distribución y abundancia de comunidades vegetales (Körner, 2000). Los bosques tropicales en gradientes altitudinales presentan diferentes patrones de riqueza de especies (Vázquez y Givnish, 1998, Lieberman *et ál.* 1996, Homeier *et ál.*, 2010). En la Cordillera de Talamanca, se ha descrito los tipos de comunidades vegetales encontrados en las partes altas de la cordillera, clasificándolos como bosques montanos, donde la presencia de nubes es la característica más sobresaliente (Kappelle, 1996), así como un listado de los helechos de la parte alta de la cordillera (Kappelle y Gómez, 1992).

La regeneración natural ocurre dentro de las comunidades vegetales, y consiste en la renovación de las poblaciones de especies que conforman la comunidad (Martínez-Ramos, 1994). La regeneración depende de factores asociados entre sí, como la disponibilidad de propágulos, las condiciones físico-químicas del suelo (Rodríguez-García et al, 2007). Además de la disponibilidad de recursos, interacciones bióticas y de los atributos biológicos de las especies que están presentes en determinado momento (Maza-Villalobos et al, 2011). El estudio de la regeneración es importante para comprender la dinámica de los bosques y generar a largo plazo estrategias de manejo de los mismos (Sáenz et al, 1999).

El estudio de los factores que afectan la regeneración natural de los bosques, es importante porque permite conocer la dinámica de la regeneración natural (Maza-Villalobos et al, 2011), siendo esta una de las etapas más críticas por la competencia de nutrientes, luz, espacio, condiciones topográficas, altitud, haciendo que la viabilidad de la regeneración sea restringida (Rodríguez-García et al, 2007). La heterogeneidad ambiental a escalas espacial y temporal influye en los patrones de establecimiento de la regeneración, por la gran variabilidad climatológica (Marañón et al, 2004), interviniendo directamente en la disponibilidad de micrositios apropiados para la germinación de las nuevas plántulas y la regeneración natural de las masas (Rodríguez-García et al, 2007). Es importante, conocer la distribución espacial de las plántulas, juveniles y los factores bióticos y abióticos que limitan

la regeneración, para poder predecir la dinámica del bosque en un escenario cambiante (Marañón et al, 2004).

De igual manera la abundancia y distribución espacial de las especies depende de muchos factores como la luz, temperatura, características de suelo, precipitación, altitud y latitud (Gebrehiwot, 2003). La altitud, tiene un efecto sobre la diversidad, abundancia y composición de las comunidades, la tendencia general para distintos grupos de plantas es que la riqueza de especies disminuye a mayores alturas, al contrario que la abundancia la cual aumenta a mayores altitudes (Korner, 2007), ya que presenta una variedad de climas a lo largo del gradiente en los cuáles se desarrolla la biota adecuada (Rahbek, 1995). Estos cambios en la riqueza, abundancia y diversidad de especies por efecto de la altitud son influenciados por factores bióticos y abióticos, comunes de los ecosistemas de montaña. La temperatura y precipitación se consideran como los factores de mayor importancia para la distribución de especies, y un cambio en ellos puede modificar la distribución y abundancia de las mismas (Sánchez-Salas et al, 2011).

Todos los factores mencionados tienen influencia en la vegetación, regeneración, abundancia y dinámica de los bosques, sin embargo los efectos que tienen no dependen de una suma de variables conjuntas a nivel de ecosistema, sino que las especies responden de forma individual a los factores (Gebrehiwot, 2003). Algunas especies pueden soportar variaciones en las intensidades de cierto factor, al contrario de otras especies que no pueden resistir variaciones amplias del mismo factor, por lo que para algunas especies un factor es limitante y para otras es favorable, por lo que es recomendable hacer estudios por especies (Maza-Villalobos et al, 2011).

Los objetivos de este estudio son: i) Determinar cómo varía la abundancia de la regeneración natural de las especies seleccionadas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills y ii) determinar la relación que existe entre la abundancia de la regeneración de las especies seleccionadas y los factores climáticos y topográficos, buscando conocer cuáles son los factores que influyen en la abundancia de la regeneración a nivel de especie.

2 METODOLOGÍA

2.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la zona propuesta como gradiente altitudinal “Caribe-Villa Mills”, la cual cuenta con una extensión de 226,700 hectáreas y se extiende sobre la ladera atlántica de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. El rango altitudinal va desde los 400 msnm en el Parque Nacional Barbilla (SINAC, 2011), hasta los 3000 msnm en la parte más alta del transecto en Villa Mills (Venegas y Camacho, 2001). La orientación del transecto es de nor oriente-sur occidente y sus límites geográficos están dados al norte por el río Reventazón, al sur por el río Matina y al occidente por la divisoria de aguas continentales (Figura 1).

El régimen de precipitación del área pertenece al Caribe y a la región climática Caribe Sur (SINAC, 2011). La precipitación media anual va de los 2000 mm en la Reserva Forestal Río Macho hasta los 6500 mm en el Parque Nacional Tapantí (ITCR, 2008). Las temperaturas medias anuales van de los 25.6 °C en la parte más baja del gradiente hasta los 6°C en el Cerro de la Muerte, el área de mayor altitud en la zona de estudio (SINAC, 2011).

En toda la extensión del área se presentan 11 zonas de vida, según la clasificación de Holdridge (ITRC, 2008), pero el área de muestreo solo abarcó cuatro zonas de vida que son: Bosque Muy Húmedo Premontano (bmh-P), Bosque Pluvial Premontano (bp-P), Bosque Pluvial Montano Bajo (bp-MB) y el Bosque Pluvial Montano (bp-M). En el área hay aproximadamente 150 ríos, dentro de los más importantes están los ríos: Dantas, Barbilla, Macho, Grande de Orosí, Escapeta, Pejibaye, Gato, Pacuare, Chirripó del Atlántico, Sombrero y Navarro (Arana, et ál. 2009, Venegas y Camacho, 2001). La importancia de muchos de estos ríos radica en que son fuente de producción de agua para consumo humano en el valle central y para producción eléctrica (Arana, et ál. 2009).

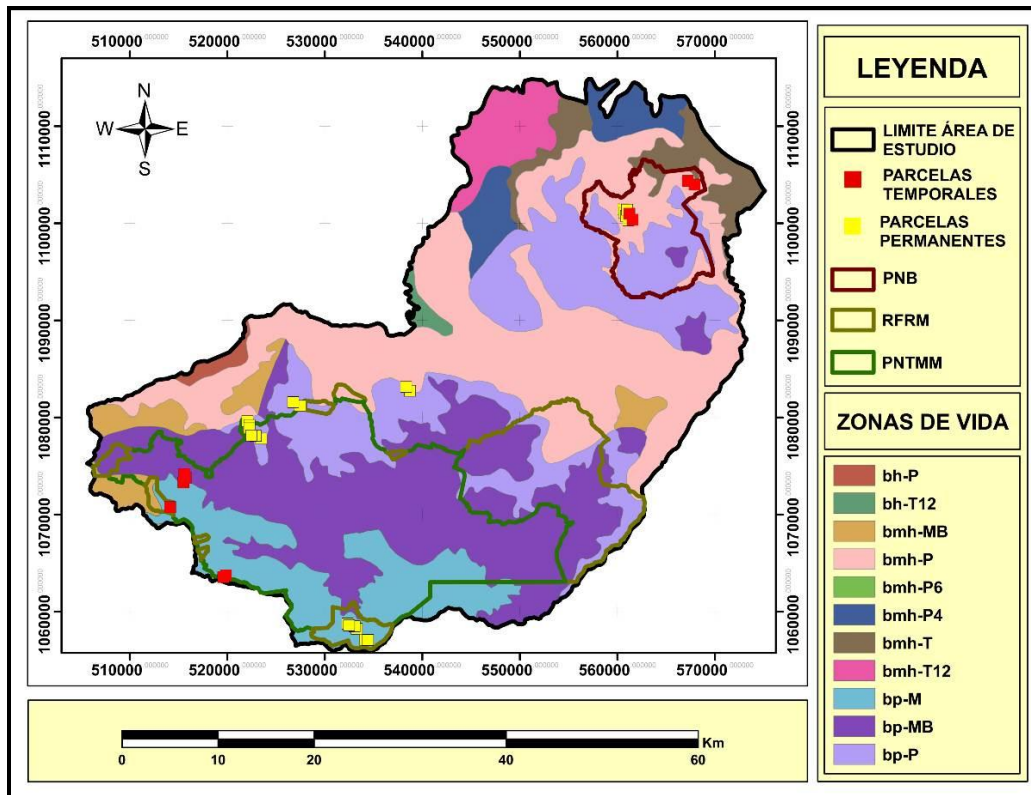


Figura 2. Mapa del área de estudio del transecto altitudinal Caribe-Villa Mills, que incluye las áreas protegidas en las cuáles se trabajara, Parque Nacional Barbilla (PNB), Reserva Forestal Río Macho (RFRM) y Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte (PNTMM). Las zonas de vida son: bosque húmedo premontano (bh-P), bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB), bosque muy húmedo premontano (bmh-P), bosque muy húmedo tropical transición a premontano (bmh-T12), bosque húmedo tropical transición a premontano (bh-T12), bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P6), bosque muy premontano transición a pluvial (bmh-P4), bosque muy húmedo tropical (bmh-T), bosque pluvial montano (bp-M), bosque pluvial montano bajo (bp-MB), bosque pluvial premontano (bp-P).

La cordillera de Talamanca es la más alta de América Central, llegando hasta los 3820 msnm en el cerro Chirripó. Esta cordillera es de origen volcánico y se formó en la era Cenozoica (Wely, citado por Berner 1992). El levantamiento inicial se dio en el período oligoceno medio, terminando con el plegamiento final y la actividad intrusiva entre el mioceno medio, al tardío (Blaser y Camacho 1991). Actualmente presenta una estructura con cumbres alargadas de crestas escarpadas y laderas largas y rectas (Berner 1992).

Los suelos del gradiente altitudinal son en un 90% suelos ultisoles con un horizonte argílico (20% de aumento en el contenido de arcillas) con menos de un 35% de saturación de bases, generalmente profundos, bien drenados, de color rojo o amarillo y con una relativa baja fertilidad. Presentan un alto contenido de materia orgánica principalmente en tierras de altura.

El otro tipo de suelo que se presenta en el área son los inceptisoles que es un suelo joven con un horizonte B cámbico y con presencia de materia orgánica (ITCR, 2008).

La composición florística de la cordillera, entre los 1800 y 2800 msnm en la parte atlántica, presenta una reducción de especies, con una dominancia de árboles del género *Quercus* y otros géneros como *Ilex* y *Magnolia*, con escasa presencia de palmas, pero con abundancia de bambú (Blaser y Camacho; Orozco 1991). Sin embargo hay que señalar que estudios de caracterización florística para el área presenta falta de información en las partes bajas del gradiente entre los 400 y 1800 msnm, ya que se ha realizado poca investigación para esta parte.

Cuadro 2 Áreas de conservación y sus respectivas áreas protegidas ubicadas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

Área de Conservación	Figura de Protección	
ACCVC (Área de Conservación Cordillera Volcánica Central)	Reserva Indígena Alto Chirripó Nairi Awari	Zona de Protección Cuenca del Río Tuis
ACLA-C (Área de Conservación La Amistad Caribe)	Parque Nacional Barbilla	Reserva Forestal Río Pacuare
ACLA-P (Área de Conservación La Amistad Pacífico)	Parque Nacional Tapantí-Macizo Cerro de la Muerte	Reserva Forestal Río Macho

Fuente: ITCR 2004

2.2 Diseño de muestreo

2.2.1 Selección de sitios y muestreo de la regeneración

2.2.1.1 Selección de las parcelas

El muestreo de la regeneración se realizó en 32 parcelas de 50 m x 50 m (0.25 ha), establecidas dentro del gradiente altitudinal Caribe Villa Mills (Veintimilla 2013), con fondos del programa CLIMIFORAD, financiado por el Banco Interamericano de Desarrollo (BID). De estas 32 parcelas, 24 son permanentes y 8 temporales (Anexo 1). Las parcelas se distribuyen desde los 440 msnm en el Parque Nacional Barbilla a los 3000 msnm en la Reserva Forestal Río Macho.

Para el establecimiento de estas 32 parcelas se estratificó el área con ayuda del ARCGIS, en 4 pisos altitudinales con base a las capas de zonas de vida de Holdridge y elevación del Atlas de Costa Rica (ITCR, 2008). Sin embargo, la selección final de los sitios se realizó en campo, en

donde se seleccionaron bosques primarios sin perturbación y de fácil acceso. Definidos los bosques, se buscaron sitios con pendientes menores a 45 grados que no presentaran condiciones atípicas del terreno: áreas anegadas, cercanas a cauces de agua, se ubicaron las parcelas a 50 m como mínimo de cursos de agua. Las parcelas ubicadas dentro de un mismo bosque se establecieron a una distancia no menor a 300 m entre sí. Más información de la red de parcelas se puede encontrar en Veintimilla (2013).

2.2.1.2 Selección y muestreo de las especies que se incluirán en el estudio

La selección de especies se realizó, utilizando las bases de datos de árboles, palmas y helechos con un diámetro a la altura del pecho (dap) ≥ 10 cm de las parcelas seleccionadas (Veintimilla 2013, Zamora 2009). A estas bases de datos se les realizó el cálculo del área basal por parcela, y se seleccionaron las especies que dominaban en el 80% del área basal en cada una de las parcelas, y se conformó una lista por sitio. En total se seleccionaron 179 especies en las 32 parcelas de muestreo. (Anexo 2).

La regeneración se categorizó en: a) latizales bajos (altura mayor a 1,5 m y hasta 4,9 cm de diámetro medido a 1,30 m del suelo, o diámetro a la altura del pecho DAP y b) latizales altos (dap entre 5 cm y 9,9 cm) de acuerdo a Finegan (1991). En cada parcela se midió a los latizales bajos y altos a partir de ≥ 1 cm hasta ≤ 9.9 cm de dap. El dap se midió con cinta diamétrica en individuos con dap mayor a 3.5 cm y para individuos entre 1 cm y 3.4 cm se utilizó un vernier. En las parcelas permanentes se dejaron placas metálicas a la regeneración para una posterior medición. La identificación de la especies estuvo a cargo de Vicente Herra, parataxónomo calificado del CATIE, asesorado por Nelson Zamora del INBio.

2.3 Variables de suelo y ambientales

A todos los individuos medidos se tomaron datos de índice de iluminación de copa, utilizando el índice de iluminación modificado por Clark y Clark (1992), el cual refleja el nivel de luz que recibe cada copa de los individuos observados (Cuadro 3). Se tomó la pendiente (grados) con un clinómetro, esta medida en las cuatro subparcelas de cada parcela, y se hizo un promedio general para cada parcela. Con un altímetro se tomó la altitud por parcela.

Los datos de análisis físico-químicos del suelo (textura, materia orgánica, pH, acidez extraíble, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K) y Fósforo (P)) para cada una de las

parcelas del área de estudio, se tomaron de un estudio de caracterización de tipos de bosques del proyecto CLIMIFORAD en las mismas parcelas (Veintimilla, 2013). Los análisis de suelo, se realizaron en el laboratorio de Suelos y Foliaves de la Universidad de Costa Rica (UCR).

Cuadro 3. Valore de índice de iluminación de copa y su definición (tomado de Clark y Clark, 1992).

<i>Valor</i>	<i>Definición</i>
5	Copa completamente expuesta (luz vertical y lateral en un ángulo de 90°, llegando en la forma de un cono invertido)
4	La copa del árbol recibe luz directa vertical completa, luz lateral inferida por la copa de los árboles vecinos
3	La copa del árbol recibe alguna luz directa vertical
2.5	La copa del árbol recibe bastante luz directa oblicua o lateral
2	La copa del árbol recibe mediana luz directa oblicua o lateral
1.5	La copa del árbol recibe baja luz directa oblicua o lateral
1	La copa del árbol recibe solamente luz indirecta

Las 19 variables bioclimáticas de temperatura y precipitación (Cuadro 4), se tomaron de las capas digitales de WorldClim, las cuáles son capas de clima global promedio para el periodo 1950-2000, con una resolución espacial de un kilómetro cuadrado, equivalente a 30 arco-segundos (Hijmans et ál. 2011), que pueden ser usadas para modelar en SIG. Para cada una de las parcelas se obtuvieron los valores de las variables climáticas, utilizando la coordenada central de la parcela y extrayendo el valor del píxel para esa coordenada. El manejo de las capas de información climática se realizó en el programa ARCGIS 10.

Cuadro 4. Variables bioclimáticas de WorldClim.

<i>Variable</i>	<i>Significado</i>
BIO_1	Temperatura media anual
BIO_2	Rango medio diurno (media mensual (t° máx.- t° min.))
BIO_3	Isotermalidad (B2/B7) (* 100)
BIO_4	Temperatura Estacional (desviación estándar *100)
BIO_5	Temperatura máxima del mes más cálido
BIO_6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO_7	Rango de Temperatura Anual (B5 - B6)
BIO_8	Temperatura media del mes más húmedo
BIO_9	Temperatura media del mes más seco
BIO_10	Temperatura media del trimestre más cálido
BIO_11	Temperatura media del trimestre más frío
BIO_12	Precipitación anual
BIO_13	Precipitación del mes más húmedo
BIO_14	Precipitación del mes más seco
BIO_15	Precipitación estacional (Coeficiente de variación)
BIO_16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO_17	Precipitación del trimestre más seco
BIO_18	Precipitación del trimestre más cálido
BIO_19	Precipitación del trimestre más frío

2.4 Análisis de los datos

Se definió como atributo de la regeneración de las especies la abundancia (número de individuos por especie, total y por categoría de tamaño) la cual se utilizó como referente para desarrollar los análisis estadísticos del estudio.

2.4.1 Caracterizar la abundancia de la regeneración a lo largo del gradiente

Para caracterizar la regeneración se realizó estadística descriptiva de la abundancia a lo largo del gradiente por especie, por piso altitudinal y por categoría de latizales bajos y altos. Para comparar la abundancia de las especies por piso altitudinal, se realizó un análisis de varianza no paramétrico con Kruskal Wallis, al no cumplirse los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad de los datos. Estas pruebas se realizaron con el programa InfoStat (Di Rienzo et al, 2012), con la finalidad de corroborar si hay diferencias significativas en la abundancia de la regeneración por piso altitudinal y por categoría de regeneración, se tomó como variable dependiente la abundancia de la regeneración y como criterio de clasificación los pisos altitudinales muestreados a lo largo del gradiente.

De igual manera se realizaron curvas de rango abundancia, este tipo de análisis ofrece información acerca de las especies dominantes, que son las que ocupan el inicio de la curva, las de abundancia intermedia se encuentran a la mitad y las raras al final. Las curvas se realizaron por pisos altitudinales, para determinar la presencia de las especies dominantes por altitud, y por categorías de latizales bajos y altos.

2.4.2 Relación de las variables ambientales y topográficas con la abundancia

La respuesta de la abundancia de la regeneración natural con respecto a las variables ambientales y topográficas se realizó a nivel de especie y a nivel del grupo de especies seleccionadas, utilizando las especies seleccionadas para los análisis multivariados.

Para la selección de las especies que se incluyeron en los análisis multivariados, como primer paso se excluyeron todas las especies que presentaban solo un individuo por el poco aporte de información que presentan. Posteriormente se excluyeron especies que aunque presentaban una abundancia alta, esta se presentaba en una sola parcela por lo que los datos

aportaban poca información, teniendo finalmente para los análisis multivariados un listado de 38 especies (Anexo 3).

2.4.3 Variación espacial de la composición de la regeneración

Para conocer la variación de la composición de la regeneración se realizó un análisis de ordenación indirecto con el método NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling), el cual permite observar la distribución de las especies y las parcelas en las que estas se registraron. Este análisis se realizó con el programa QEco (Di Rienzo et al, 2012).

Para conocer el nivel de autocorrelación espacial de la abundancia de la regeneración y las variables ambientales y distancia geográfica, se realizaron correlogramas de Mantel (Legendre y Fortín, 1989), en donde se compararon entre clases de distancia para observar las relaciones de autocorrelación espacial entre variables a lo largo de un rango de distancia entre parcelas. Las clases de distancia fueron de 1.6 km hasta 59 km, basado en la distancia mínima entre parcelas y la máxima distancia encontrada entre pares de parcelas, separadas en intervalos de 300 m y posterior en intervalos de 1.5 Km. Los correlogramas se realizaron en el intérprete de R que se encuentra cargado en el programa INFOSTAT 2012 (Di Rienzo et al, 2012).

2.4.4 Relaciones por especie individual

Para conocer la respuesta de las especies con respecto a las variables ambientales, se evaluó mediante un análisis de partición jerárquica (Hierarchical Partitioning), entre las variables de abundancia de las especies y las variables medidas, como método de selección se utilizó el Rsqu de la familia Quasipoisson, en el cual se incluyeron las variables por grupo (ambientales, suelo y otras) y se retenía la mejor relación con la variable respuesta por medio del software QEco (Di Rienzo et al, 2012). Este método es un análisis de regresión múltiple que identifica los factores independientes más probables que expliquen la abundancia o distribución de las especies.

2.4.5 Relaciones a nivel de grupo de especies

Para establecer la relación de los valores de abundancia por especie y las variables bioclimáticas, suelo y otras, para determinar cuál de estas variables aporta la mayor

explicación de la abundancia, se realizó un análisis de redundancia (RDA) con el programa QEco (Di Rienzo et al, 2012). El RDA (Van den Wollenberg, 1977) es una técnica que pertenece a la familia de los métodos de regresión y permite descomponer la variación ecológica de un conjunto de datos y conocer por separado el efecto de las variables.

Para el análisis de RDA, previamente se seleccionaron las variables que se incorporarían al modelo, estas fueron escogidas mediante un análisis de selección de tipo forward (Dray et al, 2009), este análisis muestra la contribución de las variables al modelo y solo retienen las variables que contribuyen mayormente. Esta selección se realizó para las variables bioclimáticas, suelo y otras con el programa QEco (Di Rienzo et al, 2012). Para este análisis la matriz de especies se transformó a rangos y las variables logarítmicamente. Se realizaron análisis de RDA parciales por grupo de variables bioclimáticas y de suelo en donde se incorporó la altitud, el método de transformación utilizado fue el de Hellinger.

3 RESULTADOS

3.1 Generales

De las 179 especies dominantes mayores a 10 cm de dap, seleccionadas en las 32 parcelas de muestreo de 0.25 ha (8 ha) para evaluar su regeneración, se registró a lo largo del gradiente una regeneración de 112 especies (Anexo 2), que corresponden al 62.6% de las especies seleccionadas. No se observó regeneración de 67 especies (37.4%). En total se midieron 5534 individuos, de los cuáles 5355 fueron árboles (96.7 %), 158 palmas (2.8%) y 21 (0.4%) helechos arborescentes. De todas las especies medidas 21 fueron encontradas en una sola parcela, por lo que fueron excluidas de los análisis multivariados por el poco aporte de información que presentan.

3.2 Abundancia de la regeneración en el gradiente altitudinal

La distribución por altitud de las especies muestreadas se aprecia en el anexo 4. La mayoría de las especies se encontraron en rangos altitudinales estrechos, solo algunas especies mostraron rangos altitudinales que se pueden considerar amplios, como *Billia rosea* (400-1800 msnm), *Tovomita weddeliana* (400-1500 msnm), *Symphonia globulifera* (400-1800 msnm) y *Drymis granadensis* (1300-2800 msnm).

Las especies más abundantes a lo largo del gradiente altitudinal fueron el *Quercus bumelioides* (un 39.2% del total de individuos registrado), *Styrax argenteus* (4.8%), *Quercus costaricensis* (4.1%), *Weinmannia pinnata* (3.4%) y *Drymis granadensis* (2.9%), estas especies se registraron en la zonas de vida bosque pluvial montano (bp-M) y bosque pluvial montano bajo (bp-Mb) en altitudes superiores a los 1600 msnm. Sin embargo la mayor abundancia de estas especies (97%) se presentó en la zona de vida bp-M en altitudes mayores a los 2500 msnm (Figura 3).

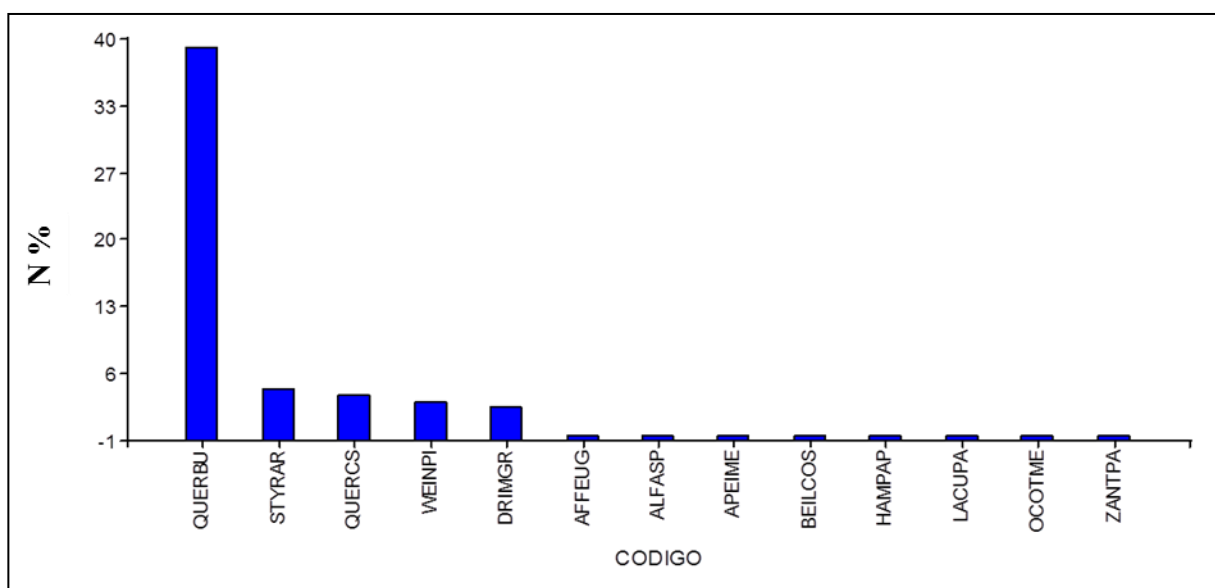


Figura 3. Especies más abundantes y menos abundantes de la regeneración de especies dominantes a lo largo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Las especies son: *Quercus bumelioides* (QUERBU), *Styrax argenteus* (STYRAR), *Quercus costaricensis* (QUERCS), *Weinmannia pinnata* (WEINPI) y *Drymis granadensis* (DRIMGR), *Alfaroa manningii* (AFFEUG), *Apeiba membranacea* (APEIME), *Beilchsmiedia costaricensis* (BEILCO), *Hampea appendiculata* (HAMPAP), *Lacunaria panamense* (LACUPA), *Ocotea meziana* (OCOTME) y *Zanthoxylum panamensis* (ZANTPA). N% (Porcentaje de abundancia).

Las especies con la menor abundancia fueron la *Alfaroa manningii*, *Apeiba membranacea*, *Beilchsmiedia costaricensis*, *Hampea appendiculata*, *Lacunaria panamense*, *Ocotea meziana* y *Zanthoxylum panamensis* con un 0.1% de la abundancia total en el gradiente, estas especies se encontraron en las zonas de vida bosque muy húmedo premontano (bmh-P) y bosque pluvial premontano (bp-P) que corresponden a las zonas de vida de la parte baja del gradiente en altitudes de los 400 m hasta los 1900 msnm (Figura 3).

La mayor abundancia de regeneración natural por piso altitudinal se encontró en la parte más alta del gradiente entre los 2300 a 3000 msnm con un 54.9% de la abundancia total

registrada, con una media de 1349.3 individuos por hectárea. La menor abundancia se presentó en altitudes intermedias entre los 900 a los 2300 msnm (cuadro 5).

Cuadro 5. Estadística descriptiva de la abundancia de la regeneración obtenida de las 32 parcelas de muestreo por piso altitudinal en el gradiente.

Elevación	n	Media por hectárea	D.E.	CV	Mín	Máx	%
400-900	10	652.20	44.18	28.26	400	900	28.2
900-1600	8	313	47.61	60.84	72	704	11.3
1600-2300	5	247.20	36.19	58.56	136	496	5.6
2300-3000	9	1349.33	238	70.55	248	3148	54.9

* Número de parcelas muestreadas (n), Desviación estándar (DE), coeficiente de variación (CV), porcentaje de abundancia por piso altitudinal (%).

Para la abundancia por piso altitudinal, el análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal Wallis) mostró diferencias significativas entre las abundancias ($p=0.0013$). La prueba de pares mostró que la abundancia de la parte alta y baja del gradiente es estadísticamente diferente a la abundancia registrada a elevaciones intermedias.

Al agrupar la regeneración del gradiente en las categorías de latizal bajo y latizal alto, se encontró para los latizales bajos una media de 562 individuos por hectárea a lo largo del gradiente, y para latizales altos una media de 140.5 teniendo una mayor abundancia de latizales bajos (cuadro 6).

Cuadro 6. Estadística descriptiva de la abundancia de la regeneración obtenida de latizales bajos y altos en las 32 parcelas de muestreo por piso altitudinal en el gradiente.

Categoría	n	Media*	D.E.	CV	Mín	Máx	%
Latizales bajos	32	562	307.11	54.65	144	1280	80
Latizales altos	32	140.50	76.78	54.65	36	320	20

* Los datos corresponden a abundancia por hectárea.

Al comparar por piso altitudinal, encontramos que para los latizales bajos la mayor abundancia por hectárea se encuentra en la parte baja del gradiente, y las menores en la parte intermedia. Para los latizales altos la mayor abundancia está en altitudes bajas y la menor en altitudes intermedias (Figura 5).

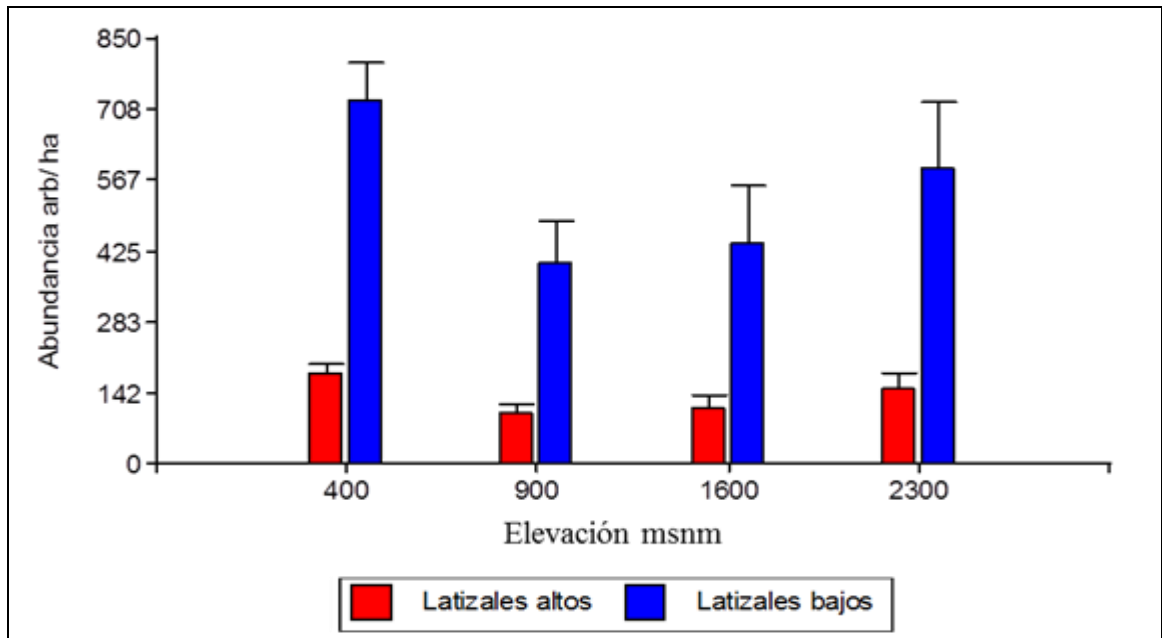


Figura 4. Medias de los valores de abundancia de los latizales altos y bajos por elevación a lo largo del gradiente altitudinal.

En cuanto a la distribución de la abundancia por piso altitudinal, las curvas de rango abundancia mostraron que los pisos 400-900 msnm, 900-1600 msnm y 1600-2300 msnm, presentan pendientes similares, con pocas especies muy abundantes y el resto de las especies varia gradualmente en abundancia, con una gran proporción de especies más o menos raras (Figura 6). El rango altitudinal 2300-3000 msnm, a diferencia de los otros pisos altitudinales, muestra una sola especie como la de mayor abundancia (*Quercus bumelioides*), y el resto con valores bajos de abundancia (Figura 6).

Las curvas de rango-abundancia de los latizales bajos y altos por rangos de elevación, presentan tendencias similares (Anexo 5). El piso altitudinal montano (2300-3000 msnm), presenta el arreglo menos equitativo, por la alta dominancia de *Quercus bumelioides*, tanto en latizales bajos como altos, el resto de las especies presenta valores de abundancias intermedias, hasta especies raras (Anexo 5). Los otros tres pisos altitudinales presentan curvas semejantes, con unas pocas especies muy dominantes, algunas de abundancias intermedias y hasta el final de la cola especies raras (Anexo 5).

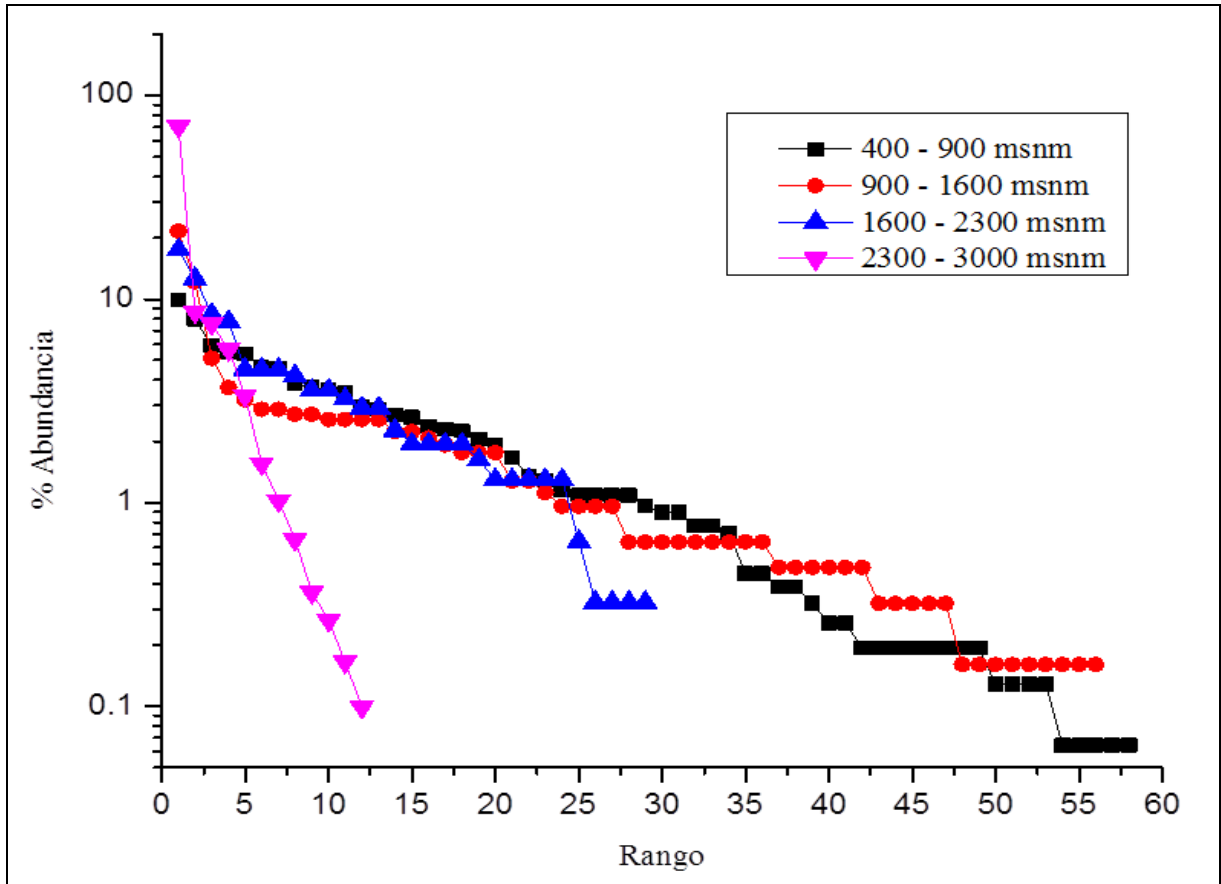


Figura 5. Curva de rango abundancia graficada entre el número de especies por piso altitudinal y su abundancia por cada uno de los pisos altitudinales muestreados. Rango (eje X) la especie más abundante toma el valor de 1, la siguiente el 2 y así sucesivamente. Abundancia relativa (eje Y), es la proporción de la abundancia total correspondiente a la especie.

3.3 Relación de los factores climáticos y de sitio con la abundancia de la regeneración

3.3.1 Variables ambientales

Las parcelas se distribuyeron en un rango de elevación desde los 400 msnm hasta los 2950 msnm. Como era de esperar, a lo largo del gradiente, la temperatura promedio anual presentó una variación considerable, y con una correlación positiva con la elevación (Cuadro 7, anexo 7). Por el contrario la precipitación, se puede observar que existe una variabilidad diferente a la temperatura, teniendo las mayores precipitaciones en altitudes de 400 msnm a 900 msnm y de 1600 msnm a 2300 msnm (anexo 6). En el anexo 7 se incluyen los coeficientes de correlación de estas variables.

Cuadro 7. Estadística descriptiva de las variables bioclimáticas (obtenidas de WorldClim), pendiente y elevación de las 32 parcelas de muestro (0.25 ha).

Variable	Unidades	Media	CV	Rango
Elevación	Msnm	1572.81	59.02	430-2950
Pendiente	%	25.94	22.65	15-37
Temperatura media anual	°C	17.89	30.06	10-24.4
Rango medio diario (media mensual (t° máx.- t° min.))	°C	9.07	9.94	7.9-10.4
Isotermalidad (B2/B7) (* 100)	°C	7.99	2.52	7.7-8.4
Temperatura Estacional (desviación estándar *100)	°C	62.71	12.7	52.2-76.2
Temperatura máxima del mes más cálido	°C	23.68	24.77	15.1-30.5
Temperatura mínima del mes más frío	°C	12.43	41.77	4.8-19
Rango de Temperatura Anual (B5 - B6)	°C	11.26	7.85	10.2-12.6
Temperatura media del mes más húmedo	°C	17.94	29	10.3-24.5
Temperatura media del mes más seco	°C	17.92	32.84	9.4-25
Temperatura media del trimestre más cálido	°C	18.61	30.02	10.5-25.4
Temperatura media del trimestre más frío	°C	17.04	31.4	9.1-23.5
Precipitación anual	mm	3213.16	19.4	2338-4146
Precipitación del mes más húmedo	mm	406.19	10.42	347-501
Precipitación del mes más seco	mm	110.78	58.01	29-210
Precipitación estacional (Coeficiente de variación)*	mm	41.84	36.29	22-63
Precipitación del trimestre más húmedo	mm	1136.03	11.93	983-1462
Precipitación del trimestre más seco	mm	377.28	54.63	108-681
Precipitación del trimestre más cálido	mm	717.44	13.51	452-870
Precipitación del trimestre más frío	mm	644.97	50.66	179-1055
Evapotranspiración	mm	1039.47	34.22	1378-33263

* El coeficiente de variación es la desviación estándar del promedio de las precipitaciones mensuales expresado como un porcentaje con respecto a la media de esos meses.

Los suelos muestran igualmente un rango amplio de propiedades físicas y químicas a lo largo del gradiente (Anexo 6). Los valores de macronutrientes del suelo Ca, K y Mg, están correlacionados entre sí, y negativamente con el P (Anexo 7). La elevación en general muestra una correlación negativa con el pH, el CICE, Acidez, Ca y Mg (Anexo 7). Las concentraciones de cationes de Mn, Mg y Ca mostraron un coeficiente de variación alto. Los suelos son más ácidos en altitudes bajas (400 msnm) y conforme se asciende va decreciendo la acidez de los mismos (Anexo 6).

El contenido de arena, arcilla y limo igual muestran diferencias a lo largo del gradiente. La parte alta del gradiente (2300-3000 msnm), tiene un mayor contenido de arenas y arcillas, a diferencia de los suelos a 1600 msnm que mostraron arenas y limos como principales componentes, mientras que las parcelas ubicadas sobre los 400 msnm, tienen suelos con un mayores contenidos de arcilla (Anexo 6). La clase textural arcilla muestra una correlación negativa con la elevación, limo y fuertemente con la arena (Anexo 7).

Cuadro 8. Estadística descriptiva de las propiedades químicas y físicas del suelo de las 32 parcelas de muestreo (0.25 ha).

Variable	Media	Coefficiente de variación	Rango
Arena (%)	44.47	37.35	16-75
Limo (%)	23	36.23	10-54
Arcilla (%)	32.53	47.85	10-61
pH	4.43	6.74	3.9-5.1
Acidez	7.15	63.91	1.09-18.78
Ca (cmol (+)/l)	1.04	141.95	0.05-6.3
Mg (cmol (+)/l)	0.69	90.68	0.07-2.55
K (cmol (+)/l)	0.08	60.91	0.01-0.19
CICE	8.96	53.62	1.88-20.79
SA%	79.5	28.24	17-96
P (mg/l)	3.34	65.61	1-9
Zn (cmol (+)/l)	2.52	34.48	1.1-4.7
Cu (cmol (+)/l)	5.75	60.57	1-14
Fe (cmol (+)/l)	622.97	67.22	220-1807
Mn (cmol (+)/l)	40.13	92.47	1-146
C	5.41	45.49	2.29-13.46
N	0.36	29.42	0.18-0.63
C/N	14.9	24.48	10-22.62

3.3.2 *Patrones espaciales de las variables ambientales y la abundancia de la regeneración*

Se realizó una prueba de análisis de ordenación NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling), con los datos de la abundancia de la regeneración para cada parcela por especie, para mostrar la asociación de las parcelas y las especies. La corrida se realizó con las 38 especies dominantes en abundancia y las 32 parcelas, el análisis reportó un estrés final de 13.6 para una solución de dos dimensiones, una inestabilidad final de 0.0001 y un número de iteraciones igual a 25, a partir de la cual el estrés se estabilizó. Como resultado se presenta un diagrama de ordenación de dos ejes (Figura 6), por medio del cual se obtuvo el coeficiente de determinación r^2 , el cual da la varianza explicada en cada eje, encontrando que los ejes 1 y 2 explican el 57.6% y el 28.8% respectivamente, para un total de 86.4% de la variación de los datos de abundancia en las parcelas. De acuerdo a McCune y Grace (2002) se considera satisfactorio este resultado cuando se puede explicar más del 50% de la varianza en los ejes.

El NMS muestra una tendencia general de agrupamiento de las parcelas, observándose 4 grupos asociados a especies. Se puede observar una clara separación en el eje 1 de las parcelas de la parte baja del gradiente (400-900 msnm, de la zona de vida bmh-P), de las parcelas de la parte alta del gradiente (2300-2900, zona de vida bp-M) y con las respectivas especies características de cada grupo. No así de las parcelas ubicadas en la parte media del gradiente (1000-2200 msnm, zonas de vida bp-P y bp-MB) las cuáles no muestran una

separación clara en las especies, esto debido a que comparten especies de partes bajas como la *Symphonia globulifera* y de partes altas como la *Oreomunnea mexicana*, *Hyeronima oblonga*, y otras especies más. Las parcelas de la parte alta son las que muestran una clara separación con respecto a los otros tres grupos de parcelas.

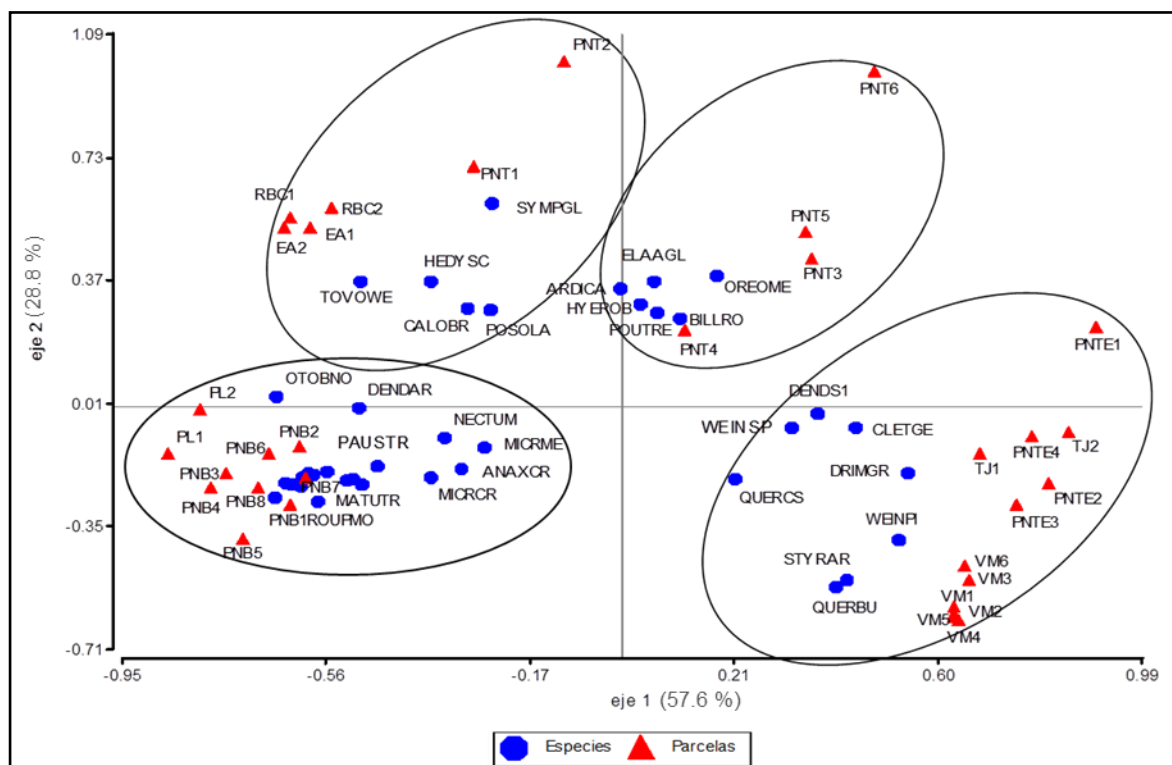


Figura 6. Diagrama de ordenación NMS de la abundancia de la regeneración en las 32 parcelas de 0.25 ha en el gradiente altitudinal. El diagrama muestra la relación entre las parcelas y las especies seleccionadas para los análisis. Los triángulos representan las parcelas: Parque Nacional Barbilla (PNB1, PNB2, PNB3, PNB4, PNB5, PNB6, PNB7, PNB8), Punta Lanza (PL1, PL2), Esperanza de Atirro (EA1, EA2), Reserva Biológica el Copal (RBC1, RBC2), Parque Nacional Tapantí Macizo de la Muerte (PNT1, PNT2, PNT3, PNT4, PNT5, PNT6), Parque Nacional Tapantí sector la Esperanza (PNTE1, PNTE2, PNTE3, PNTE4), Villa Mills (VM1, VM2, VM3, VM4, VM5, VM6), Tres de Junio (TJ1, TJ2). Las especies están representadas por círculos con sus códigos que significan lo siguiente: Anaxagorea crassipetala (ANAXCR), Ardisia capitellata (ARDICA), Ardisia fimbrillifera (ARDIFI), Billia rosea (BILLRO), Calophyllum brasilense (CALOBR), Carapa guianensis (CARAGU), Clethra gelida (CLETGE), Dendropanax sp. 01 (DENDS1), Dendropanax arboreus (DENDAR), Drymis granadensis (DRIMGR), Elaeagia glossostipula (ELAAGL), Elaeoluma glabrescens (ELA EGL), Euterpe precatória (EUTEPR), Garcinia magnifolia (GARCMG), Hedyosmum scaberrimum (HEDYSC), Hyeronima oblonga (HYEROB), Mabea occidentalis (MABEOC), Matudaea trinervia (MATUTR), Micropholis crotonoides (MICRCR), Micropholis melinoniana (MICRME), Minquartia guianensis (MINQGU), Nectandra umbrosa (NECTUM), Oreomunnea mexicana (OREOME), Otoba novogranatensis (OTOBNO), Pausandra trianae (PAUSTR), Pentagonia costaricensis (PENGCO), Posoqueria latifolia (POSOLA), Pouteria reticulata (POUTRE), Protium ravenii (PROTRA), Quercus bumelioides (QUERBU), Quercus costaricensis (QUERCS), Roupala montana (ROUPMO), Socratea exorrhiza (SOCREX), Styrax argenteus (STYRAR), Symphonia globulifera (SYMPGL), Tovomita weddeliana (TOVOWE), Weinmannia pinnata (WEINPI), Weinmannia sp. (WEINSP). Los círculos encierran las parcelas y especies que se relacionan.

Los correlogramas multivariados de Mantel indican una autocorrelación espacial entre pares de parcelas con respecto a las especies y variables ambientales, a excepción del suelo (Figura 7). Contrario a lo esperado, la variable de suelo no muestra una relación entre pares de parcelas en ninguna clase de distancia, lo que indica que no existe autocorrelación espacial en esta variable. Los correlogramas de especies y precipitación presentan tendencias similares, presentando una autocorrelación espacial positiva y significativa hasta los 4 km, y a partir de ahí se pierde la autocorrelación entre pares de parcelas. La autocorrelación negativa en las especies y precipitación, indica que las parcelas distantes a 14 km no solo no presentan las mismas condiciones climáticas, sino que las especies que comparten serían mínimas o nulas en algunos casos.

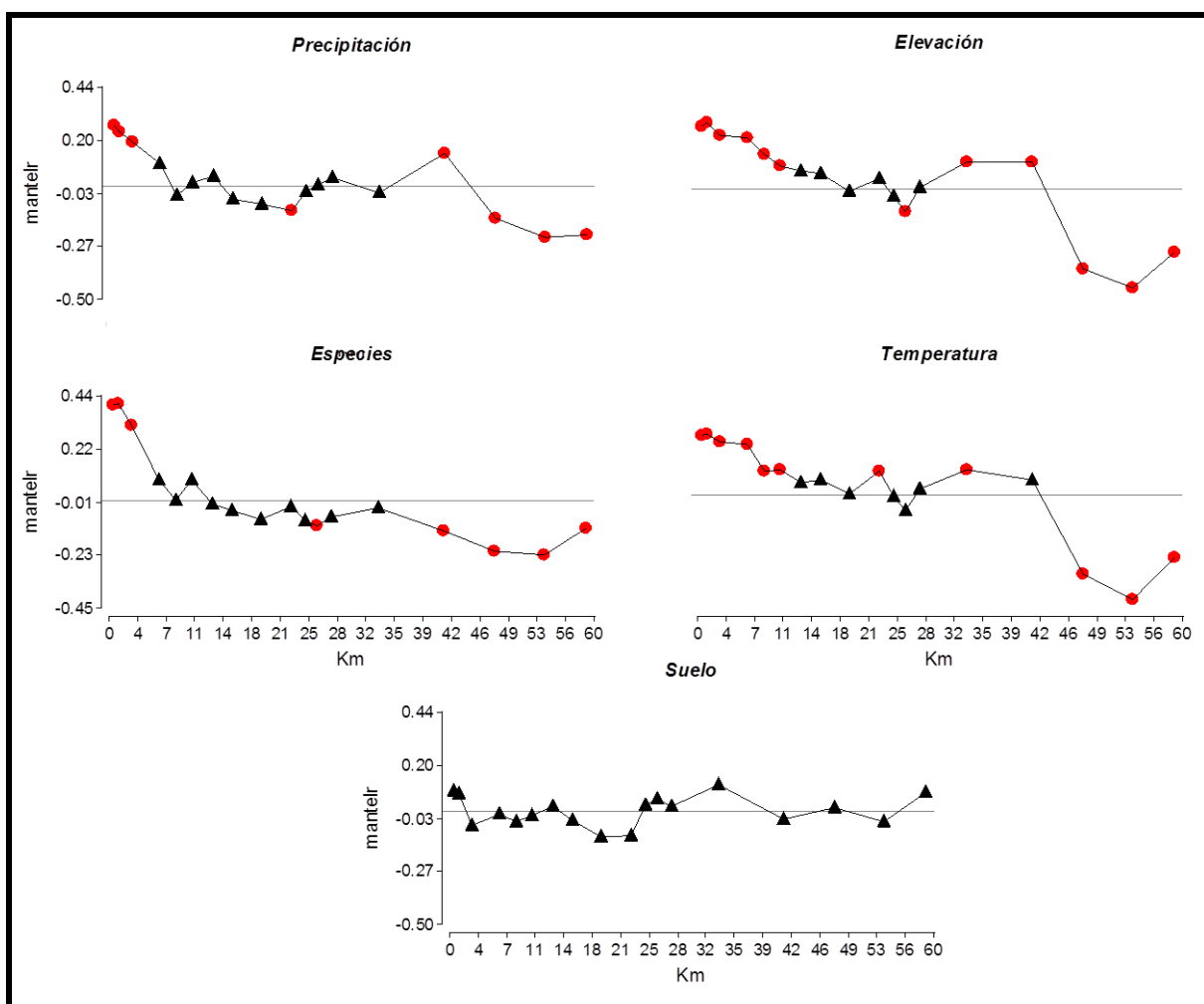


Figura 7. Coeficiente de correlación espacial de pares de parcelas para 16 clases de distancia geográfica. La comparación es a partir de matrices de distancia de especies, elevación, temperatura, precipitación y análisis químicos y físicos de suelo. Los círculos rojos corresponden a correlaciones significativas ($p < 0.05$), y los círculos negra a correlaciones no significativas.

La temperatura y elevación tienen un patrón similar, existe una correlación significativa y positiva hasta la clase de distancia de 11 Km, a partir de ahí se pierde la correlación espacial. A los 25 km muestran una correlación negativa lo que indica que pares de parcelas a estas distancias son diferentes (Figura 7).

3.3.3 Variables ambientales y su correlación

3.3.4 Relaciones de los factores climáticos y topográficos por especie seleccionada

Para conocer las relaciones entre los factores ambientales y la abundancia de las especies, se realizó un análisis de partición jerárquica (hierarchical partitioning). Este análisis dio como resultado que las especies presentan una respuesta particular a las variables de temperatura, precipitación, suelo, altitud y pendiente, que son las que determinan la abundancia de la especie a lo largo del gradiente (Anexo 8), sin embargo es posible identificar grupos de especies que responden a variables similares de acuerdo al rango altitudinal en el que se desarrollan.

Como ejemplo, las especies características del rango altitudinal 400-900 msnm, presentan una respuesta a variables similares de temperatura y precipitación, encontrando diferencias en las variables de suelo a la que responde cada especie (cuadro 9). Aunque cada especie presenta un grupo de variables particulares que explican la presencia y abundancia de la misma, en conjunto se puede observar que están compartiendo variables que pueden explicar la coexistencia de estas especies en ese rango de altitud.

Las variables que mejor explicaron la abundancia de las especies que tienen un rango de distribución mayor a lo largo del gradiente, como *Billia rosea* e *Hyeronima oblonga* que se registraron desde los 400 msnm hasta los 2000 msnm, fueron muy similares para ambas especies. La precipitación anual, el rango medio diurno, hierro y manganeso, fueron las variables que mayor relación presentaron con la presencia y abundancia de estas especies. Para *Hyeronima oblonga*, la altitud es una variable importante que explica la abundancia de la especie en el gradiente (Anexo 7).

Cuadro 9. Especies de la zona de vida bosque muy húmedo premontano que responden a variables similares de acuerdo al análisis de partición jerárquica.

CODIGO	Temperatura								Precipitación								Suelo				Otras					
	1	4	5	6	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	19	ET	are	adez	Mg	K	CICE	Zn	Mn	Cu	H	pte
ANAXCR	-	X	-	-	X	-	-	-	X	X	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	X
ARDIFI	X	X	X	X	-	-	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	X	-	-	-	X	X
ELAEGL	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X	X	X	-
EUTEPR	X	X	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	X	-	-	-	X	-
GARCMG	X	X	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	X	X	-	-	X	X	-	-	X	-
MABEOC	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	-	-	X	X	X	X	X	X
MATUTR	-	X	X	X	-	-	-	-	X	-	X	X	-	X	X	X	X	X	-	-	X	X	-	X	X	-
MICRCR	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	-	-	X	-	-	-	X	X	X
MICRME	X	-	-	X	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-
MINQGU	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	X	X	X	-	X	-
NECTUM	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-	X	X	-	X	X	-	-	X	X
PAUSTR	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	-	-	-	-	X	X	X	X	-
PENGCO	X	X	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	-	X	X	-	X	-	-	-	X	-
PROTRA	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	-	X	-	-	X	X	X	-	X	-
ROUPMO	X	X	X	X	-	X	-	-	X	-	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X	-	X	-	X	X
SOCREX	X	X	X	X	X	-	X	-	X	-	X	X	-	X	X	-	-	X	X	-	X	-	-	-	X	-

Las variables de temperatura son: Temperatura media anual (1), Temperatura Estacional (desviación estándar *100) (4), Temperatura máxima del mes más cálido (5), Temperatura mínima del mes más frío (6), Temperatura media del mes más húmedo (8), Temperatura media del mes más seco (9), Temperatura media del trimestre más cálido (10) y Temperatura media del trimestre más frío (11). Las de precipitación son: Precipitación anual (12), Precipitación del mes más húmedo (13), Precipitación del mes más seco (14), Precipitación estacional (Coeficiente de variación) (15), Precipitación del trimestre más húmedo (16), Precipitación del trimestre más seco (17), y Precipitación del trimestre más frío (19). Variables de suelo: arena (are), acidez (adez), magnesio (Mg), potasio (K), capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE), zinc (Zn), manganeso (Mn) y cobre (Cu). La altitud (H), la pendiente (pte), evapotranspiración real (ET)

Las especies de la parte del gradiente a altitudes superiores a los 2300 msnm, como el *Quercus bumelioides* y el *Quercus costaricensis* tienen una mayor relación con variables relacionadas a la precipitación, entre estas la precipitación del mes más seco, precipitación del trimestre más frío y la del trimestre más seco, así como con la evapotranspiración real. En el caso de la elevación es una variable que limita la distribución y abundancia de estas especies (Anexo 8).

3.3.5 Relaciones de los factores climáticos y topográficos con la abundancia a nivel de grupo de especies seleccionadas

El análisis con selección “forward” de las variables indicó que el rango medio diario de temperatura, rango de temperatura anual, la precipitación anual, precipitación estacional, precipitación del trimestre más húmedo, precipitación del trimestre más seco (BIO_17), altitud, capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE), contenido de magnesio (Mg), acidez, arena, pH, cobre (CU), fierro (Fe), fósforo (P), calcio (CA) y manganeso (Mn) son las variables que tienen un influencia significativa en el grupo de especies (P<0.05). Este análisis permitió definir el número de variables para el análisis de redundancia (RDA).

El análisis de redundancia (RDA) para la abundancia de la regeneración y las variables bioclimáticas mostró que los dos primeros ejes explicaron el 79% de la variación de la abundancia (Figura 15). Las variables precipitación del trimestre más seco y la precipitación estacional fueron las variables con mayor peso en el primer eje, con coeficientes de 0.95 y -0.83 respectivamente, y para el segundo eje el rango medio diario de temperatura y rango de temperatura anual con coeficientes de 0.92 y 0.88, son las variables de mayor peso. A partir del análisis visual de la figura generada por el RDA, se puede observar la formación de grupos de especies con base en su relación con las variables ambientales. Por ejemplo para especies de la parte alta del gradiente *Quercus bumelioides*, *Quercus costaricensis*, *Weinmannia pinnata*, *Styrax argenteus*, *Drymis granadensis* muestran una asociación positiva con la precipitación estacional, siendo esta variable la que más explica la abundancia de la regeneración de estas especies (Figura 11).

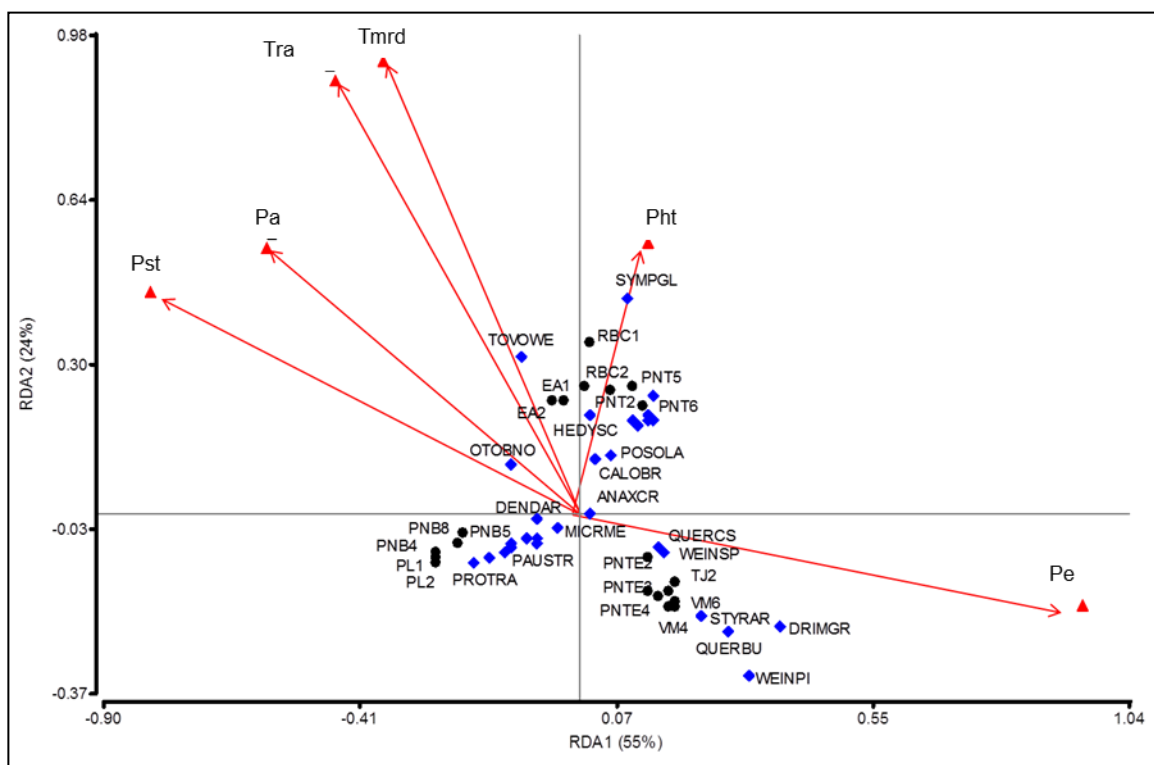


Figura 8. Análisis de redundancia (RDA) de las variables bioclimáticas seleccionadas y la abundancia de las especies. Los triángulos corresponden a las variables bioclimáticas rango medio diario de temperatura (Tmrd), rango de temperatura anual (Tra), la precipitación anual (Pa), precipitación estacional (Pe), precipitación del trimestre más húmedo (Pht), precipitación del trimestre más seco (Pst)), los círculos negros a las parcelas y los cuadros a las especies.

El análisis de redundancia (RDA) para la abundancia de la regeneración y las variables de suelo capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE), magnesio (Mg), acidez, arena, pH, cobre (CU), hierro (Fe), fósforo (P), calcio (CA), manganeso (Mn) y la altitud, mostró que los dos primeros ejes explicaron el 73% de la variación de la abundancia (Figura 12). En el primer eje las variables con mayor peso fueron el CICE (0.78), Mg (6) y altitud (-0.93), para el segundo eje el pH (0.59) y el Ca (0.52). En el análisis visual de la figura generada del RDA, se puede observar que la altitud está relacionada positivamente con las especies de la parte alta del gradiente (*Quercus bumelioides*, *Quercus costaricensis*, *Weinmannia pinnata*, *Styrax argenteus*, *Drymis granadensis*), siendo la elevación una de las variables que está explicando la abundancia de estas especies. El CICE y el MG están relacionadas positivamente con las especies de la parte baja del gradiente (*Roupala montana*, *Carapa guianensis*, *Matudaea trinervia*, entre otras).

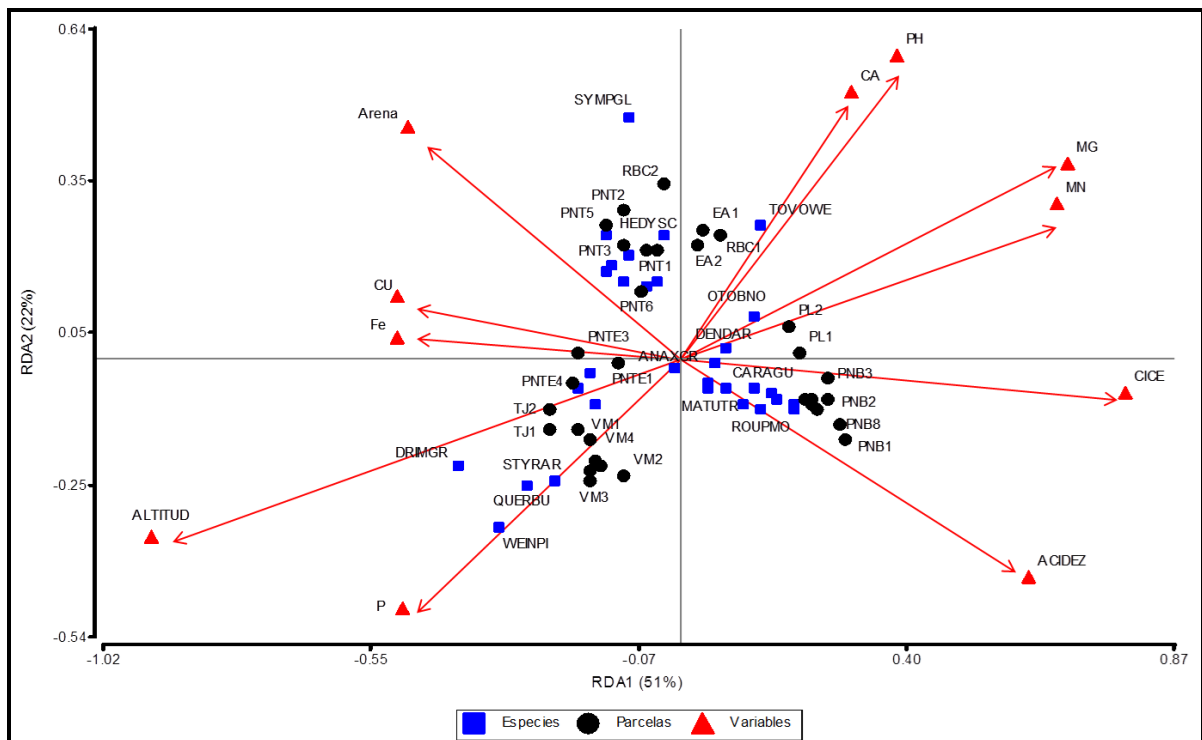


Figura 9. Análisis de redundancia (RDA) de las variables de suelo seleccionadas, altitud y la abundancia de las especies. Los triángulos corresponden a las variables de suelo altitud, capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE), magnesio (Mg), acidez, arena, pH, cobre (CU), hierro (Fe), fósforo (P), calcio (CA) y manganeso (Mn), los círculos negros a las parcelas y los cuadros a las especies.

En el RDA se pueden visualizar que el primer eje explica 51% de la varianza explicada. En este eje la capacidad de intercambio catiónico (CICE), Magnesio (Mg) y el

Manganeso (MN) son las variables que más influyen. El eje 2 explica el 22% de la varianza, en este eje el cobre (Cu) y el fierro (Fe) son las variables que más influyen en la agrupación de las especies.

4 DISCUSIÓN

4.1 Generales

Las causas por las cuáles no se registra regeneración de algunas especies pueden ser diversas, como la baja producción de semillas, la limitada viabilidad de los propágulos, condiciones microclimáticas desfavorables, la alta depredación de semillas o la ausencia de animales dispersores (Dirzo y Miranda 1991, Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003). Aunque la escasez de plántulas en el sotobosque a veces es determinada por la limitación de las semillas viables que son dispersadas a micrositios favorables, o bien por la depredación a la que se ven sometidas las semillas (Jordano y Schupp 2000) Esta falta de regeneración puede ser resultado de una autorregulación del propio bosque, donde el establecimiento de nuevos individuos se ve afectado por la sombra de los adultos, o porque las condiciones del sitio no son las adecuadas para su establecimiento (Silvertown y Lovett-Doust, 1993). Para conocer cuáles son los factores reales que están interviniendo en la ausencia de regeneración de las especies a lo largo del gradiente altitudinal, deberían estudiarse de forma particular las especies que no se registró abundancia, para conocer sus patrones de dispersión, establecimiento, abundancia y requerimientos de estas plantas.

No se encuentran estudios que expliquen cuáles son los patrones de abundancia de la regeneración de especies en gradiente altitudinales, la mayoría habla sobre el potencial de regeneración a lo largo del gradiente o de una u otra especie de interés forestal, siendo que a nivel de regeneración las especies no se comportan de la misma manera que los árboles adultos, y que la composición de los bosques depende de la regeneración de las especies (Henle et al., 2004).

En gradientes altitudinales se han realizado diversos estudios en diferentes grupos (plantas, insectos, hongos, fauna), la mayoría ha sido para entender y explicar el patrón de la riqueza de especies a lo largo del gradiente. Se ha documentado dos teorías aceptadas, que

tratan de explicar cómo se comporta la riqueza en gradientes altitudinales, por una parte un grupo ha propuesto que la riqueza tiende a disminuir a mayores elevaciones (Lomolino (2001), y por otro lado los que coinciden en que la mayor riqueza se encuentra en altitudes intermedias (Vázquez y Givnish, 1998, Chang-Ming *et ál*, 2005, Rahbek, 1995, Lieberman *et ál*. 1996, Taft, *et ál*, 2011). Sin embargo en la mayoría de estos estudios no le han dado énfasis a conocer como varía la abundancia de las especies en gradientes altitudinales, lo cual debería ser parte de estos estudios y no solo la riqueza en donde no hacen diferencia de las especies raras de las comunes. Smith y Smith (2007), hacen referencia a que la respuesta de las especies a un gradiente se define en términos de abundancia, para un determinado grupo de condiciones ambientales solo un conjunto de especies pueden sobrevivir, crecer y reproducirse, a medida que las condiciones ambientales se modifican, la abundancia de las especies cambia, modificando la estructura de las comunidades. Las especies se distribuyen generalmente de acuerdo a jerarquías de abundancia donde lo común es que haya pocas especies raras, pocas especies abundantes y muchas con una abundancia intermedia (Magurran, 2004).

4.2 Abundancia de la regeneración natural

A lo largo del gradiente altitudinal que va de los 400 a los 3000 msnm, las especies que presentaron la mayor abundancia fueron las especies de la parte alta del gradiente (2300-3000 msnm) en el piso montano (*Quercus bumelioides*, *Quercus costaricensis*, *Weinmannia pinnata*, *Styrax argenteus* y *Drymis granadensis*), esto puede atribuirse a que en este piso altitudinal las limitaciones están controladas principalmente por las exigencias del ambiente físico. Sin embargo la regeneración del bosque montano está dominado en un 70% por regeneración de *Quercus bumelioides*, lo cual puede estar definido porque el nicho ecológico de esta especie se encuentra entre los 2400 y 2800 metros. Esto influye en que tenga las condiciones ecológicas óptimas para su establecimiento, sin embargo la mayoría de su regeneración se encuentra a nivel de latizales bajos y se reduce drásticamente para los latizales altos. Esta variación puede deberse a que la especie tiene una alta producción de semillas, con tasas altas de germinación de las mismas, y con una sobrevivencia del 80% de las plántulas, tolerando altos niveles de sombra. (Cordero y Boshier, 2003). Esto hace que el establecimiento de latizales bajos sea alto, ya que además son capaces de vivir por largos periodos con poca

luz, pero cuando ocurre una apertura en el dosel se acelera el crecimiento de las plántulas. Al pasar del estadio de latizales bajos a altos, se presenta una competencia por los nutrientes, el espacio, lo que influye en que solo algunas cuantos latizales bajos alcancen a establecerse como latizales altos.

En las especies que tienen un rango de distribución mayor, y que se observaron a lo largo del gradiente en varios pisos altitudinales, su abundancia presentó una variación entre pisos, y esto se debe precisamente a la disponibilidad de ambientes y condiciones climáticas de cada rango de elevación. Por ejemplo *Drymis granadensis* es propia de sitios altos (1500-3300 m) y su abundancia desde arriba hacia abajo tiende a variar, presentando poca regeneración en altitudes entre los 1500 a los 2000 msnm en los bosques premontanos, y abundante regeneración a partir de los 2200 msnm en los bosques montanos. Esta variación se debe a que esta especie crece mejor en altitudes superiores a los 2000 msnm (Cordero y Boshier, 2003), en donde las condiciones climáticas, suelo y competencia es más favorables para la especie.

Por piso altitudinal, la abundancia de la regeneración presentó diferencias, la menor abundancia se encontró en elevaciones entre los 1600 msnm a los 2300 msnm, mientras que la mayor abundancia se registró en el rango altitudinal montano (2300-3000 msnm), mostrando un patrón diferente a la riqueza de especies, en donde la zona intermedia es la que presenta los mayores valores de riqueza. La diferencia en abundancias a lo largo del gradiente altitudinal, puede deberse a la heterogeneidad ambiental del gradiente, que se genera por factores como la topografía del terreno, características climáticas, propiedades fisicoquímicas del suelo o la competencia (Turner et al, 2001). La heterogeneidad ambiental resulta de una variación de los factores ambientales que se refleja en los patrones de distribución y abundancia de las especies vegetales (Stewart et al., 2000). Así mismo también puede deberse a que en las parcelas donde se muestreó, había una alta presencia de herbáceas en el sotobosque que probablemente estén limitando el espacio, para el establecimiento exitoso de la regeneración de las especies propias de ese piso altitudinal.

La explicación del porqué se registró una mayor abundancia en la parte baja del gradiente a diferencia de la poca abundancia de la parte intermedia, se debe en primera

instancia a que la palma *Euterpe precatoria*, presentó una alta abundancia en bosques sobre los 400 msnm, lo que se ve reflejado en que es la especie de mayor abundancia de estos bosques. De acuerdo con Tomlinson (1990) y Henderson (2002), las palmas es un grupo interesante sobre todo para estudiar procesos de regeneración, ya que tienen una amplia distribución, alta abundancia y una alta representatividad ecológica. La otra explicación tiene que ver con que se registraron comparado con los otros pisos una mayor cantidad de especies, y aunque la mayoría registraba pocos individuos, en el acumulado presentaban una mayor abundancia general para este piso altitudinal.

En cuanto a la baja abundancia en la parte media del gradiente, esto puede deberse a diferentes motivos, uno puede corresponder a que varias de las especies que se midieron, como *Quercus bumelioides*, *Weinmannia pinnata* y *Drymis granadensis*, son especies que se desarrollan mejor en altitudes superiores a los 2300 msnm, y que a pesar de encontrarse regeneración, su abundancia varía por la disponibilidad de ambientes, condiciones climáticas propias del rango de elevación que no son las más favorables. Estas especies a pesar de presentar un rango geográfico amplio, son localmente abundantes en elevaciones superiores a 2000 m. El mismo patrón sucede con las especies de la parte baja del gradiente, que al llegar a estas alturas presentan una baja abundancia. A esto se le suma que hay una escasez o ausencia total de regeneración de las especies dominantes de estos bosques, que se puede ver afectado por la competencia por el uso de los recursos o porque los sitios no son adecuados para el establecimiento (Silvertown y Lovett-Doust, 1993, Jordano et al., 2002). Esto podría deberse a que en esta parte del gradiente se presentan las mayores precipitaciones superando los 4000 mm, lo que estaría influyendo en una lixiviación de los suelos, que está condicionando la disponibilidad de nutrientes para el establecimiento de regeneración. A estas altitudes se presentan los valores más bajos de nutrientes (Nitrógeno, Fósforo, Calcio, Magnesio), y los valores más altos de Hierro, que es un elemento tóxico para las plantas (Porta et al, 1994). Estas características del suelo pueden ser parte de la explicación del porque a estas altitudes se están registrando valores tan bajos de regeneración.

La correlación espacial indica que a nivel de paisaje existe una estructura espacial entre el ambiente y la abundancia de las especies. Los correlograma de Mantel, mostraron que las variables ambientales estudiadas y la abundancia de las especies, presentan una semejanza

entre parcelas cercanas que entre parcelas lejanas. Esto concuerda con resultados en algunos bosques en Centroamérica (Condit et al. 2002, Sesnie et al. 2009). Entonces si estos factores están correlacionados con la abundancia de las especies, la existencia de autocorrelación espacial, muestra que las relaciones entre variables son las que condicionan la abundancia de la regeneración de las especies.

4.3 Relación de la abundancia de la regeneración con las variables ambientales

En este estudio se relaciona la abundancia de las especies con variables ambientales de altitud, clima y suelo. De forma general se mostraron cambios en las variables asociados a la elevación, como se ha registrado en otros estudios (Sesnie et ál. 2009, Bermeo 2009). La altitud más baja se registra en el Parque Nacional Barbilla (400 msnm) y la parte más alta del gradiente en la Reserva Forestal Río Macho (3000 msnm). La variable de temperatura presenta una alta correlación con la elevación, la cual decrece a mayores altitudes. Por el contrario la precipitación no presenta un patrón claro con la elevación, esta va aumentando desde la parte más baja del gradiente y alcanza un pico máximo hasta los 2000 m en el Parque Nacional Tapantí, y a partir de ahí comienza a descender hasta la mayor altitud donde se registran las menores precipitaciones de todo el gradiente. En cuanto a la textura del suelo, el porcentaje de arena es mayor en las partes altas del gradiente, y tiene el menor porcentaje en la parte más baja del gradiente, caso contrario las arcillas que presentan los mayores contenidos en los suelos de la parte baja. El limo no presenta una variación considerable a lo largo del gradiente. Las propiedades químicas del gradiente presentan cambios importantes a lo largo del gradiente, que aunque no son continuas, han sido documentados en otros estudios (Gentry 1988, Sesnie *et al.* 2009). El hierro, fosforo, relación carbono-nitrógeno y carbono, en general presentan un aumento conforme se asciende, a diferencia del magnesio, potasio que disminuyen con la altitud.

El análisis para conocer cómo influyen las variables bioclimáticas, suelo y elevación en la abundancia de la regeneración, dio como resultado que las especies responden de manera diferente a las variables, tal como lo plantea Pearson y Dawson, (2004) y Soberon, (2007). La importancia de cada una de las variables varía según los requerimientos ecológicos, las características biológicas de la especie estudiada, la composición de la comunidad, la densidad

de los depredadores y las variaciones temporales en los factores climáticos y de suelo (Clark et al., 1999). Esta línea de investigación, permite conocer cuáles son los factores limitantes de la regeneración, pero sin explicar la dinámica del proceso de acuerdo a lo planteado por Eerikainen et al., (2007) y Rodríguez-García et al. (2007). De esta manera, los factores que explican la distribución y abundancia de la regeneración de las especies, de acuerdo al análisis realizado, indica que los factores son específicos para cada especie, sin embargo se pueden identificar grupos de factores comunes para rangos altitudinales que explican parte de la presencia y abundancia de las especies características de esos rangos. Esto se debe a que el piso altitudinal esta correlacionado a una disminución de la temperatura y aumento de la precipitación, por lo que las especies características por piso van a responder a variables similares de clima, pero pueden no ser los factores decisivos para el establecimiento de la vegetación y factores como suelo, pendiente u otros factores no ligados a clima sean los concluyentes.

En los bosques tropicales húmedos de América Central, el pH y la humedad se consideran uno de los factores que más influyen en la calidad de los suelos (Louman et al, 2001). El pH es un factor que determina en gran medida la acidez o basicidad del suelo, lo que influye directamente en el crecimiento de las plantas, por medio de la disponibilidad de nutrientes. Algunos estudios (Porta et al, 1999), mencionan que los valores de pH de 5 a 7 son los valores óptimos de crecimiento. Para todo el gradiente, el pH es menor a 5, y presenta una correlación negativa con la elevación, conforme vamos ascendiendo el pH va disminuyendo, teniendo suelos fuertemente ácidos. Se ha descrito que la mayoría de los suelos tropicales presentan pH bajos, que es determinado por la lixiviación intensa como consecuencia de las altas precipitaciones (Alves y Paz, 2003). En este tipo de suelos la disponibilidad de nutrientes (N, P, Ca, Mg) es baja (Tanner et al, 1998) y tiende a favorecer la presencia de elementos tóxicos para las plantas como el aluminio y el manganeso (Porta et al, 1994), y además interviene en una limitada fijación de los nutrientes. Se ha documentado que en los suelos montanos el pH tiende a ser bajos (Tanner et al, 1998), que puede ser resultado de una lixiviación de bases o a una alta capacidad de intercambio catiónico. Este bajo pH puede no ser la causa de la baja disponibilidad de nutrientes en estos suelos. A lo largo del gradiente las propiedades fisicoquímicas del suelo no varían mucho, sin embargo son congruentes al presentar pH bajos, con suelos ácidos, en donde los nutrientes son bajos y los elementos como

el hierro y manganeso están en cantidades altas, lo que puede estar condicionando la regeneración de las especies en el gradiente, ya que en suelos donde la disponibilidad de nutrientes es baja, hay una mayor competencia entre las especies (Brujinzeel y Veneklaas, 1998).

En los bosques muestreados se encontró que a elevaciones superiores a 2300 msnm, la materia orgánica es mayor que a elevaciones intermedias o bajas. Esta diferencia, puede explicarse porque en los bosques montanos hay menores temperaturas e intensidad de radiación solar, lo que hace que haya una baja tasa de descomposición y una mayor acumulación de nutrimentos y energía (Challenger, 1998). Además, la niebla y la altitud son parte importante en estos procesos (Brujinzeel y Proctor, 1995; Brujinzeel y Veneklaas, 1998), ya que modifican la penetración de luz, que incide en las tasas fotosintéticas y la temperatura atmosférica y de los suelos.

El análisis de redundancia nos separa las parcelas de acuerdo a las correlaciones con las distintas variables ambientales que se midieron en cada sitio, indicando la existencia de gradientes ambientales a lo largo del área de estudio, que ayudan a entender la diferenciación de especies por piso altitudinal. Estudios como el de Escamilla (1999), hacen referencia a que el clima, la topografía, el suelo y otros factores influyen en el desarrollo de las comunidades. En los análisis se encontró que los sitios de estudios tienen una fuerte relación con los microclimas, precipitación, elevación y con el suelo.

Los resultados de los análisis de comparación, nos muestra que el primer grupo se encuentra a elevaciones de 400 msnm en el Parque Nacional Barbilla, en donde las especies características fueron *Anaxagorea crassipetala*, *Ardisia fimbrillifera*, *Elaeoluma glabrescens*, *Euterpe precatória*, *Mabea occidentalis*, *Micropholis crotonoides*, *Micropholis melinoniana*, *Nectandra umbrosa*, *Pausandra trianae*, entre otras. Para estas especies, las variables que están determinando su presencia y abundancia son principalmente la altitud, que determina las condiciones climáticas del bosque. Los suelos son principalmente arcillosos, con un pH bajo, y una alta capacidad de intercambio catiónico. Estas variables pueden influir en que estas sean las especies que se adapten mejor a estas condiciones.

En el segundo piso altitudinal (900-1600 msnm) no se muestra una relación clara de las especies a las mismas variables. Las especies características de este piso como *Tovomita weddeliana*, *Symphonia globulifera*, *Hedyosmum scaberrimum*, *Posoqueira latifolia*, entre otras, presentan un rango de distribución mayor, pero que parecen tener en este piso su nicho ecológico óptimo, presentando aquí una mayor abundancia. Estas especies muestran relación con la altitud. El CICE continúa siendo alto para este sitio y los suelos presentan un mayor contenido de magnesio que es una de las variables que está explicando la presencia de estas especies. Este piso presenta una relación fuerte con variables de temperatura mas no así con variables de precipitación.

Las especies que se agruparon en entre los 1600 a los 2300 msnm, son en su mayoría especies que no presentan una respuesta a la altitud y es porque algunas de ellas (*Billia rosea*, *Hyeronima oblonga*) están presentes desde los 400 msnm, aunque en este piso es donde presentan la mayor abundancia. En este bosque se produce una alta precipitación, y precisamente muchas de las especies que se encuentran ahí se asocian a variables relacionadas a este factor climático. Las variables de suelo que inciden en la presencia y abundancia de la regeneración en estas altitudes, está asociado a hierro y manganeso, así como a suelos arenosos con bajos contenidos de nutrientes.

El grupo 4 corresponde al piso altitudinal más alto del gradiente (2300-3000 m), con especies características como *Quercus bumelioides*, *Quercus costaricensis*, *Weinmannia pinnata*, *Styrax argenteus*, *Drymis granadensis* entre otras. Estas especies tienen una fuerte relación con variables de precipitación, principalmente con los promedios por trimestres más húmedos o secos. Están relacionadas con suelos del pH bajo y altos contenidos de fósforo, siendo este uno de los nutrientes que más frecuentemente limita el crecimiento de las plantas. Otra de las características de estos bosques, es la presencia de niebla, y se menciona que es posiblemente la variable que condiciona de mayor manera el desarrollo y establecimiento de las plantas en estos bosques, ya que esto modifica la disponibilidad de agua para las plantas (Kappelle, 1996).

Para estrategias de conservación, la abundancia de las especies y el entendimiento con la interacción de factores ambientales, son importantes permiten generar información sobre los

patrones de distribución de las especies, lo que aumenta la capacidad para predecir sitios prioritarios para la conservación (Matteucci y Colma 1982).

5 CONCLUSIONES

- La mayoría de las especies presentan abundancias bajas, cinco especies representan el 50% de la abundancia registrada, hay pocas especies con abundancia intermedia, y la mayoría con solo uno, dos o tres individuos que las hacen especies raras a nivel de regeneración en el gradiente.
- El *Quercus bumelioides*, es la especie que presentó la mayor abundancia a lo largo del gradiente. Presenta una alta abundancia de latizales bajos en los bosques montanos, pero se reduce drásticamente la abundancia para los latizales altos.
- En general, el patrón de la abundancia varía con la altitud, teniéndose una mayor abundancia en la parte más alta del gradiente, y una menor abundancia en la parte intermedia del gradiente. La variación de la abundancia depende de la interacción de factores climáticos, y suelo.
- Existe autocorrelación espacial entre la composición y las variables ambientales. A distancias cortas las parcelas son más parecidas entre sí, la altitud muestra una correlación con la temperatura como es de esperar y la composición de la regeneración, con la precipitación.
- La respuesta de la regeneración a las variables ambientales, mostró que la respuesta es diferente por especie y que responden a variables diferentes dependiendo probablemente de la biología y fisiología de la planta. Sin embargo por piso altitudinal se formaron grupos de especies que responden a variables comunes, y que solo difieren en una o dos variables.
- A nivel del grupo de especies seleccionadas se encontró que la regeneración en general responde más a variables de precipitación y altitud, que a variables de temperatura.

- Las características de los suelos determinan parte de la distribución de las especies a través del pH, contenido de nutrientes como nitrógeno y fósforo. Los contenidos de nitrógeno y fósforo limitan la regeneración, posiblemente en grados diferentes dependiendo del piso altitudinal: el primero se propone condiciona a las especies de tierras altas y el segundo a las especies de tierras bajas.

6 RECOMENDACIONES

- Ampliar el muestreo hacia los sitios con poca representatividad de parcelas. Principalmente en la parte intermedia del gradiente (1000 -2000 msnm), empleando el mismo procedimiento metodológico, para verificar si el patrón de abundancia se mantiene a lo largo del gradiente.
- Incluir en un estudio posterior otras variables que influyen en la regeneración como depredación, herbivoría, producción de hojarasca, sotobosque y humedad del suelo, para identificar otras las variables que potencialmente afectan la abundancia de las especies.

7 BIBLIOGRAFÍA

Anadón, J.D; Giménez, A; Ballestar, R. 2010. Linking local ecological knowledge and habitat modeling to predict absolute species abundance at large scales. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1443-1454.

Alvez, m., Paz, J. 2003. Variabilidad en el pH de un suelo decapitado sometido a diferentes tratamientos de recuperación. IX conferencia Española de Biometría. 3-4.

Arana, A; Campos, J. J; Villalobos, R; Días A. 2009. Cambios en el uso de la tierra en el área colindante al Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte, caracterización de sus posibles causas. Serie Técnica (Informe Técnico 380). CATIE. 43 p.

Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12 (2): 380-389.

- Benitez-Malvido, J; Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17(2): 389-400.
- Benito de Pando, B; Peñas de Giles, J. 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus*. 7: 100-119.
- Berner, P. 1992. Effects of slope on the dynamics of a tropical montane oak-bamboo forest in Costa Rica. Ph.D. dissertation. Gainesville, US, University of Florida.
- Blaser, J; Camacho, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus spp.*) del piso montano en Costa Rica Turrialba, CR, CATIE. 68 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no 185).
- Brujinzeel, L.A., Proctor, J. 1995. Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forest: What do we really know?. En Hamilton L.S., Juvik, J.O. Scatena, F. N. (eds). *Tropical Montane Forests*. Springer. Nueva York, EEUU. 38-78.
- Brujinzeel, L.A., Veneklaas, e. J. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3-9.
- Clark, D. A; Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monograph* 62(3):315-344.
- Chain, A. 2009. Factores que influyen en la composición y diversidad de bosques en una red de conectividad ecológica en un paisaje fragmentado mesoamericano. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE 162 p
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los Ecosistemas terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la

- Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre A. C., México. 847 p.
- Condit, R; Pitman, N; Leigh, EG; Chave, J; Terborgh, J; Foster, RB; Núñez, P; Aguilar, S; Valencia, R; Villa, G; Muller-Landau, HC; Losos, E; Hubbell, SP. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science, New Series*, 295 (5555): 666-669 p.
- Cordero J & Boshier DH. 2003 (eds). *Árboles de Centroamérica. Un manual para extensionistas*. Oxford Forestry Institute (OFI, Oxford University, Oxford, UK) and Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE, Turrialba, Costa Rica).
- Dray, S., Legendre P. & Blanchet, G. 2009. Packfor: Forward Selection with permutation. R package version 0.0-7/r58.
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a cause of possible consequences of contemporary defaunation. In: Price, P.W.; Lewinshon, T.M.; Fernandes, G.W.; Benson, W.W. eds. *Plant-Animal Interactions: Evolutionary*
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. 2012. *InfoStat versión 2010*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Eerikainen, K., Miina, J., Valkonen, S. (2007). Odels for the establishment and the development of established seedlings in uneven-aged, Norway spruce dominated forest stands of southern Finland. *For. Ecol. Manage.* 242: 444-461.
- Grayum, MH; Hammel, BE; Zamora, N. 2004. El ambiente físico. En Hammel, BE; Grayum, MH; Herrera, C; Zamora, N (eds.). *Manual de plantas de Costa Rica Volumen I: Introducción*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA. Pp.51-90

- Gebrehiwot, M. 2003. Assessment of natural regeneration diversity and distribution of forest tree species. A case study Wondo- Wessa Catchment Awassa Watershed Southern Ethiopia. Thesis of Master of Science in Geo-information Science and Earth Observation. ITC, Enschede, the Netherlands. 82 p.
- Gentry, 1988. Changes in Plant Community Diversity and Floristic composition on Environmental and Geographical Gradients. *Ann Missouri Bot. Gard.* 75(1): 2-34 p.
- Guisan, A; Lehmann, A; Ferrier, S; Austin, M; Overton, J.Mc.C; Aspinall, R; Hastie, T. 2006. Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43: 386-392.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., & Settele, J. (2004). Predictors of Species Sensitivity to Fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 13: 207-251.
- Henderson, A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. The New York Bot. Gard., Nueva York, EEUU.
- Hijmans, R. J; Cameron S. E; Parra J. L; Jones P.G; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965-1978.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica, CR). 2008. Atlas digital de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica, Cartago, CR.
- Jordano, P; Schupp, E. W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Kappelle, M. M. 1996. Los bosques de roble de la cordillera de Talamanca. Instituto Nacional de Biodiversidad. Universidad de Ámsterdam. Heredia. 678 p.

- Korner, C. 2007. The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology and Conservation*. Oxford University Press. USA. 22 (11): 569-574.
- Legendre, P; Fortín, M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetation* 80:107-138.
- Louman, B.; D. Quirós & M. Nilsson. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Turrialba, Costa Rica, CATIE. Serie técnica. Manual técnico No.46.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Oxford.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology*. New York: Harper & Row.
- McCune, B; Mefford, MJ. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data Version 4.25 (PCORD)*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas Húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 179-224.
- Marañón, T; Camarero, J; Castro, J; Díaz, M; Espelta, J; Hampe, A; Jordanao, P; Valladares, F; Verdú, M; Zamora, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid. 69-99 p.
- Matteucci, SD; Colma, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. USA, OEA. 163 p.
- Maza-Villalobos, S; Lemus-Herrera, C; Martínez-Ramos, M. 2011. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology*. 27:35-49.

- Montañez, R.; Escudero, C. Duque, A J. 2010. Patrones de distribución espacial de especies arbóreas en bosques de alta montaña, del Departamento de Antioquia, Colombia. Revista Facultad Nacional de Agronomía. Medellín, Colombia. 63 (2): 5629-5638 p.
- Pearson G, T. P. Dawson, 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Global Ecol. Biogeogr. 12, 361–371.
- Porta, C.J, López-Acevedo Regueriy M, Roquero De Laburu C. 1999. Edafología para la agricultura y el medio ambiente. (Eds.) Mundi-Prensa. 883 pp.
- Porta, J. López, M. Roquero C. 1994. Edafología. Ediciones Mundi Prensa. México. 807 pp.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness a uniform pattern? Ecography 18:200-205.
- Rodríguez-García, E; Juez, L; Guerra, B; Bravo, F. 2007. Análisis de la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. en los arenales de Almazán Bayubas (Soria, España). Sistemas y Recursos Forestales. 16 (1): 25-38.
- Sáenz, G; Finegan, B; Guariguata, M. 1999. Crecimiento y mortalidad en juveniles de siete especies arbóreas en un bosque muy húmedo tropical intervenido de Costa Rica. Rev. Biología Tropical. 47 (1-2): 45-57 p.
- Sánchez, S. J; Molina, G. V. M; Perez, D. R; Arredondo, S. F; Ortiz, H. E; Jurado, E. Cambio climático: ¿precursor de migración de especies vegetales en la montaña más alta del norte de México?. Ciencia UANL. 18(2):137-143.
- Sesnie, SE; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. Biotropica 4 (1): 16-26.

- Sillero, N; Barbosa, M.A; Martínez-Freiría, F; Real, R. 2012. Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro. Boletín de Asociación Herpetológica de España. 21: 1-24.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación). 2011. Información general “Parque Nacional Barbilla” (en línea). San José, CR. Consultado 18 dic 2011. Disponible en: http://www.sinac.go.cr/aclac_barbilla_general.php
- Silvertown JW, Lovett Doust J. 1993. Introduction to plant population biology. (Third edition). 210 pp
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology Letters 10:1115–1123.
- Stewart A.J.A., Jonh E.A. y Hutchings M.J. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. En: Hutchings M.J., John E.A., Stewart A.J.A. 2000. The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity, pp.1-8.
- Tanner, E., Vitousek, P., Cuevas, E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. Ecology. 79 (1):10-22.
- Tomlinson, P. B. 1990. The Structural Biology of Palms. Nordic Journal of Botany, 11:152.
- Turner, M. G; Gardner, R. H; O’Neill, R. 2001. Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer-Verlag, New York.
- Van de Wollenberg, A. 1977. Redundancy analysis an alternative for canonical correlation analysis. Psychometrika. Vol 42 (2): 207-219.
- Venegas, G; Camacho, M. 2001. Efecto de un tratamiento silvicultural sobre la dinámica de un bosque secundario montano en Villa Mills, Costa Rica. Turrialba, CR, CATIE. 22 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 322).

ANEXOS

Anexo 1: Nombre de las parcelas, zonas de vida, Altitud y coordenadas planas X, Y de las parcelas muestreadas para regeneración.

ID	SITIO	CODIGO	ZVIDA	COORDENADA		ALTITUD
				X	Y	
1	Parque Nacional Barbilla	PNB1	bmh-P	560610	1101413	490
2	Parque Nacional Barbilla	PNB2	bmh-P	560715	1101056	550
3	Parque Nacional Barbilla	PNB3	bmh-P	560912	1100767	620
4	Parque Nacional Barbilla	PNB4	bmh-P	561140	1100308	570
5	Parque Nacional Barbilla	PNB5	bmh-P	561013	1101390	440
6	Parque Nacional Barbilla	PNB6	bmh-P	561221	1100598	580
7	Parque Nacional Barbilla	PNB7	bmh-P	561248	1100976	520
8	Parque Nacional Barbilla	PNB8	bmh-P	561569	1100363	540
9	Parque Nacional Barbilla - Punta Lanza	PL1	bmh-P	567929	1103990	430
10	Parque Nacional Barbilla - Punta Lanza	PL2	bmh-P	567241	1104363	510
11	La Esperanza de Atirro	EA1	bp-P	538740	1082737	1000
12	La Esperanza de Atirro	EA2	bp-P	538338	1083140	1010
13	Reserva Biológica el Copal	RBC1	bp-P	527475	1081183	1010
14	Reserva Biológica el Copal	RBC2	bp-P	526760	1081567	1120
15	Parque Nacional Tapantí	PNT1	bp-P	522072	1079639	1425
16	Parque Nacional Tapantí	PNT2	bp-P	522288	1079211	1560
17	Parque Nacional Tapantí	PNT3	bp-MB	522284	1078881	1635
18	Parque Nacional Tapantí	PNT4	bp-P	523484	1077813	1400
19	Parque Nacional Tapantí	PNT5	bp-P	522935	1078099	1560
20	Parque Nacional Tapantí	PNT6	bp-MB	522480	1078142	1660
21	Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	PNTE1	bp-MB	515616	1074178	2150
22	Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	PNTE2	bp-MB	515749	1073770	2220
23	Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	PNTE3	bp-MB	515510	1073296	2350
24	Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	PNTE4	bp-M	514165	1070765	2600
25	Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	VM1	bp-M	533280	1058232	2700
26	Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	VM2	bp-M	533056	1058483	2810
27	Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	VM3	bp-M	532341	1058763	2740
28	Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	VM4	bp-M	532494	1058567	2780
29	Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	VM5	bp-M	534132	1057111	2750
30	Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	VM6	bp-M	534435	1057075	2730
31	Reserva Forestal Río Macho- tres de junio	TJ1	bp-M	519596	1063551	2950
32	Reserva Forestal Río Macho- tres de junio	TJ2	bp-M	519868	1063746	2920

*Las zonas de vida son bosque muy húmedo premontano (bmh-P), bosque pluvial premontano (bp-P), bosque pluvial montano bajo (bp-MB) y bosque pluvial montano (bp-M).

Anexo 1: Especies seleccionadas en las 32 parcelas de muestreo del gradiente altitudinal, de acuerdo a las que ocupaban el 80% del área basal por parcela.

Especies		
Perebea guianensis	Ficus crassiuscula	Ocotea floribunda
Psychotria berteriana	Ficus tonduzii	Ocotea holdridgeana
Eugenia truncata	Garcinia madruno	Ocotea insularis
Aiouea costaricensis	Garcinia magnifolia	Ocotea meziana
Alchornea floribunda	Gordonia fruticosa	Ocotea praetermissa
Alchornea glandulosa	Graffenrieda sp.	Ocotea whitei
Alchornea guatemalensis	Guarea gentryi	Oreomunnea mexicana
Alchornea latifolia	Guarea glabra	Oreomunnea pterocarpa
Alfaroa manningii	Guarea guidonia	Ormosia amazonica
Alchorneopsis floribunda	Guarea kunthiana	Oromosia intermedia
Alfaroa mannignii	Guarea rhopalocarpa	Otoba novogranatensis
Amaioua corymbosa	Guatteria oliviformis	Pachira aquatica
Anaxagorea crassipetala	Hampea appendiculata	Pausandra trianae
Annona amazonica	Hedyosmum scaberrimum	Pentagonia costaricensis
Arachnothryx buddleioides	Heisteria coccinea	Podocarpus macrostachyus
Apeiba membranacea	Heliocarpus appendiculatus	Posoqueria latifolia
Ardisia capitellata	Hernandia didymantha	Pourouma bicolor
Ardisia fimbriifera	Hirtella triandra	Pouteria calistophylla
Ardisia palmana	Hirtella triandra subsp. media	Pouteria reticulata
Beilschmiedia costaricensis	Humiriastrum diguense	Protium confusum
Billia rosea	Hyeronima alchorneoides	Protium pittieri
Brosimum guianense	Hyeronima oblonga	Protium ravenii
Brosimum lactescens	Ilex lamprophylla	Prumnopitys standleyi
Calatola costaricensis	Inga alba	Pseudolmedia spuria
Calophyllum brasiliense	Inga chocoensis	Pterocarpus rohrii
Carapa guianensis	Inga densiflora	Qualea polychroma
Casearia arborea	Inga jinicuil	Quararibea bracteolosa
Casearia commersoniana	Inga longispica	Quercus bumelioides
Cecropia insignis	Inga micheliana	Quercus costaricensis
Cedrela tonduzii	Inga pezizifera	Quiina schippii
Chimarrhis parviflora	Inga sapindoides	Roupala montana
Chrysophyllum colombianum	Inga thibaudiana	Sacoglottis trichogyna
ciatea espinas cortas	Iriartea deltoidea	Sapium aucuparium
Cinnamomum chavarrianum	Lacunaria panamensis	Sapium glandulosum
Cinnamomum neurophyllum	Ladenbergia brenesii	Sideroxylon portoricense
Clethra consimilis	Lecointea amazonica	Simarouba amara
Clethra costaricensis	Licania costaricensis	Sloanea guianensis
Clethra gelida	Licaria misantlae	Socratea exorrhiza
Clethra pyrogena	Lozania mutisiana	Sterculia recordiana
Clethra sp.a	Mabea occidentalis	Stryphnodendron microstachyum
Cleyera theoides	Macrohasseltia macroterantha	Styrax argenteus
Conceveiba pleiostemona	Macrolobium costaricense	Symphonia globulifera
Cordia dwyeri	Magnolia poasana	Tabebuia chrysantha
Cupania macrophylla	Magnolia sororum	Talauma gloriensis
Cyathea delgadii	Maranthes panamensis	Terminalia bucioides
Dacryodes sp.	Marila laxiflora	Tetragasteris panamensis
Dendrobangia boliviana	Matudaea trinervia	Tetrorchidium euryphyllum
Dendropanax arboreus	Mauria heterophylla	Ticodendron incognitum
Dendropanax sp.	Meliosma glabrata	Tovomita weddeliana
Dendropanax sp. 01	Metteniusa tessmanniana	Trichospermum grewifolium

Especies		
<i>Discophora guianensis</i>	<i>Miconia caudata</i>	<i>Virola guatemalensis</i>
<i>Drymis granadensis</i>	<i>Miconia punta lanza</i>	<i>Virola macrocarpa</i>
<i>Dussia macrophyllata</i>	<i>Micropholis crotonoides</i>	<i>Virola multiflora</i>
<i>Dystovomita paniculata</i>	<i>Micropholis melinoniana</i>	<i>Virola sebifera</i>
<i>Elaeagia auriculata</i>	<i>Microtropis occidentalis</i>	<i>Vochysia allenii</i>
<i>Elaeagia glossostipula</i>	<i>Minuartia guianensis</i>	<i>Weinmannia pinnata</i>
<i>Elaeoloma glabrescens</i>	<i>Mouriri gleasoniana</i>	<i>Weinmannia sp.</i>
<i>Eugenia octopleura</i>	<i>Naucleopsis naga</i>	<i>Welfia regia</i>
<i>Euterpe precatória</i>	<i>Nectandra umbrosa</i>	<i>Zanthoxylum panamensis</i>
<i>Faramea occidentalis</i>	<i>Ocotea endresiana</i>	

Anexo 2: Listado de las 112 especies registradas en las 32 parcelas de muestreo de 0.25 ha del gradiente altitudinal.

Especie	CODIGO	Especie	CODIGO
<i>Alchornea latifolia</i>	ALCHLA	<i>Ladenbergia brenesii</i>	LADEBR
<i>Alfaroa manningii</i>	ALFAMA	<i>Mabea occidentalis</i>	MABEOC
<i>Anaxagorea crassipetala</i>	ANAXCR	<i>Macrohasseltia macroterantha</i>	MACAMA
<i>Annona amazonica</i>	ANNOAM	<i>Macrolobium costaricense</i>	MACRCO
<i>Apeiba membranacea</i>	APEIME	<i>Magnolia sororum</i>	MAGNSO
<i>Arachnothryx buddleioides</i>	ARCHBU	<i>Maranthes panamensis</i>	MARAPA
<i>Ardisia capitellata</i>	ARDICA	<i>Marila laxiflora</i>	MARILA
<i>Ardisia fimbriifera</i>	ARDIFI	<i>Matudaea trinervia</i>	MATUTR
<i>Ardisia palmana</i>	ARDIPA	<i>Metteniusa tessmanniana</i>	METTTE
<i>Beilschmiedia costaricensis</i>	BEILCOS	<i>Miconia caudata</i>	MICOCA
<i>Billia rosea</i>	BILLRO	<i>Miconia punta lanza</i>	MICOPU
<i>Brosimum guianense</i>	BROSGU	<i>Micropholis crotonoides</i>	MICRCR
<i>Brosimum lactescens</i>	BROSLA	<i>Micropholis melinoniana</i>	MICRME
<i>Calophyllum brasiliense</i>	CALOBR	<i>Minuartia guianensis</i>	MINQGU
<i>Carapa guianensis</i>	CARAGU	<i>Mouriri gleasoniana</i>	MOURGL
<i>Cecropia angustifolia</i>	CECRAN	<i>Nectandra umbrosa</i>	NECTUM
<i>Chimarrhis parviflora</i>	CHIMPA	<i>Ocotea endresiana</i>	OCOTEN
<i>Chrysophyllum colombianum</i>	CHRYCO	<i>Ocotea holdridgeana</i>	OCOTHO
<i>Cinnamomum chavarrianum</i>	CINNCH	<i>Ocotea meziana</i>	OCOTME
<i>Clethra gelida</i>	CLETGE	<i>Ocotea praetermissa</i>	OCOTPR
<i>Clethra pyrogena</i>	CLETPY	<i>Oreomunnea mexicana</i>	OREOME
<i>Clethra sp.</i>	CLETSP	<i>Oreomunnea pterocarpa</i>	OREOPT
<i>Cleyera theoides</i>	CLEYTH	<i>Otoba novogranatensis</i>	OTOBNO
<i>Cupania macrophylla</i>	CUPAMA	<i>Pachira aquatica</i>	PACHAQ
<i>Cyathea sp.</i>	CYATSP	<i>Pausandra trianae</i>	PAUSTR
<i>Dendropanax arboreus</i>	DENDAR	<i>Pentagonia costaricensis</i>	PENGCO
<i>Dendropanax sp.</i>	DENDS1	<i>Perebea guianensis</i>	PEREGU
<i>Dendropanax sp. 01</i>	DENDSP	<i>Podocarpus oleifolius</i>	PODOOL
<i>Drymis granadensis</i>	DRIMGR	<i>Posoqueria latifolia</i>	POSOLA
<i>Dussia macrophyllata</i>	DUSSMA	<i>Pourouma bicolor</i>	POURBI
<i>Dystovomita paniculata</i>	DYSTPA	<i>Pouteria reticulata</i>	POUTRE
<i>Elaeagia auriculata</i>	ELAAAU	<i>Protium confusum</i>	PROTCN
<i>Elaeagia glossostipula</i>	ELAAGL	<i>Protium pittieri</i>	PROTPI

Especie	CODIGO	Especie	CODIGO
Elaeoluma glabrescens	ELA EGL	Protium ravenii	PROTRA
Eugenia octopleura	EUGEOC	Prumnopitys standleyi	PRUMST
Eugenia truncata	EUGETR	Psychotria berteriana	PSYCBE
Euterpe precatória	EUTEPR	Pterocarpus rohrii	PTERRO
Faramea occidentalis	FARAOC	Qualea polychroma	QUALPO
Ficus crassiuscula	FICUCU	Quercus bumelioides	QUERBU
Garcinia madruno	GARCMA	Quercus costaricensis	QUERCS
Garcinia magnifolia	GARCMG	Quiina schippii	QUIISC
Graffenrieda sp.	GRAFSP	Roupala montana	ROUPMO
Guarea guidonea	GUARGU	Socratea exorrhiza	SOCREX
Guarea rhopalocarpa	GUARRH	Sterculia recordiana	STERRE
Guatteria oliviformis	GUATOL	Styrax argenteus	STYRAR
Hampea appendiculata	HAMPAP	Symphonia globulifera	SYMPGL
Hedyosmum scaberrimum	HEDYSC	Tetragasteris panamensis	TETOEU
Heliocarpus appendiculatus	HELOAP	Tetrorchidium euryphyllum	TETRPA
Humiriastrum diguense	HUMIDI	Ticodendron Incognitum	TICOIN
Hyeronima oblonga	HYEROB	Tovomita weddeliana	TOVOWE
Ilex lamprophylla	ILEXLA	Virola guatemalensis	VIROGU
Inga micheliana	INGAMI	Virola multiflora	VIROMU
Inga pezizifera	INGAPE	Virola sebifera	VIROSE
Inga thibaudiana	INGATH	Weinmannia pinnata	WEINPI
Iriartea deltoidea	IRIADE	Weinmannia sp.	WEINSP
Lacunaria panamensis	LACUPA	Zanthoxylum panamensis	ZANTPA

Anexo 3: Especies seleccionadas en las 32 parcelas de muestreo del gradiente altitudinal, para los análisis multivariados de acuerdo a la curva de rango abundancia, y la respectiva zona de vida en la cual fueron encontradas.

CODIGO	Especie	Zonas de vida			
		bmh-P	bp-P	bp-MB	bp-M
ANAXCR	Anaxagorea crassipetala	X	-	-	-
ARDICA	Ardisia capitellata	-	X	X	-
ARDIFI	Ardisia fimbrillifera	X	-	-	-
BILLRO	Billia rosea	X	X	X	-
CALOBR	Calophyllum brasilense	X	X	-	-
CARAGU	Carapa guianensis	X	-	-	-
CLETGE	Clethra gelida	-	-	X	X
DENDS1	Dendropanax sp. 01	-	-	X	X
DENDAR	Dendropanax arboreus	X	X	-	-
DRIMGR	Drymis granadensis	-	X	X	X
ELAAGL	Elaeagia glossostipula	-	X	X	-
ELA EGL	Elaeoluma glabrescens	X	-	-	-
EUTEPR	Euterpe precatória	X	-	-	-
EUGETR	Eugenia				
GARCMG	Garcinia magnifolia	X	-	-	-
HEDYSC	Hedyosmum scaberrimum	X	X	-	-
HYEROB	Hyeronima oblonga	X	X	X	-
MABEOC	Mabea occidentalis	X	-	-	-
MATUTR	Matudaea trinervia	X	-	-	-

CODIGO	Especie	Zonas de vida			
		bmh-P	bp-P	bp-MB	bp-M
MICRCR	Micropholis crotonoides	X	-	-	-
MICRME	Micropholis melinoniana	X	-	-	-
MINQGU	Minuartia guianensis	X	-	-	-
NECTUM	Nectandra umbrosa	X	-	-	-
OREOME	Oreomunnea mexicana	-	X	X	-
OTOBNO	Otoba novogranatensis	X	X	-	-
PAUSTR	Pausandra trianae	X	-	-	-
PENGCO	Pentagonia costaricensis	X	-	-	-
POSOLA	Posoqueria latifolia	X	X	-	-
POUTRE	Pouteria reticulata	-	X	X	-
PROTRA	Protium ravenii	X	-	-	-
QUERBU	Quercus bumelioides	-	X	X	X
QUERCS	Quercus costaricensis	-	-	-	X
ROUPMO	Roupala montana	X	-	-	-
SOCREX	Socratea exorrhiza	X	-	-	-
STYRAR	Styrax argenteus	-	-	-	X
SYMPGL	Symphonia globulifera	X	X	X	-
TOVOWE	Tovomita weddeliana	X	X	-	-
WEINPI	Weinmannia pinnata	-	-	X	X
WEINSP	Weinmannia sp.	-	-	X	X

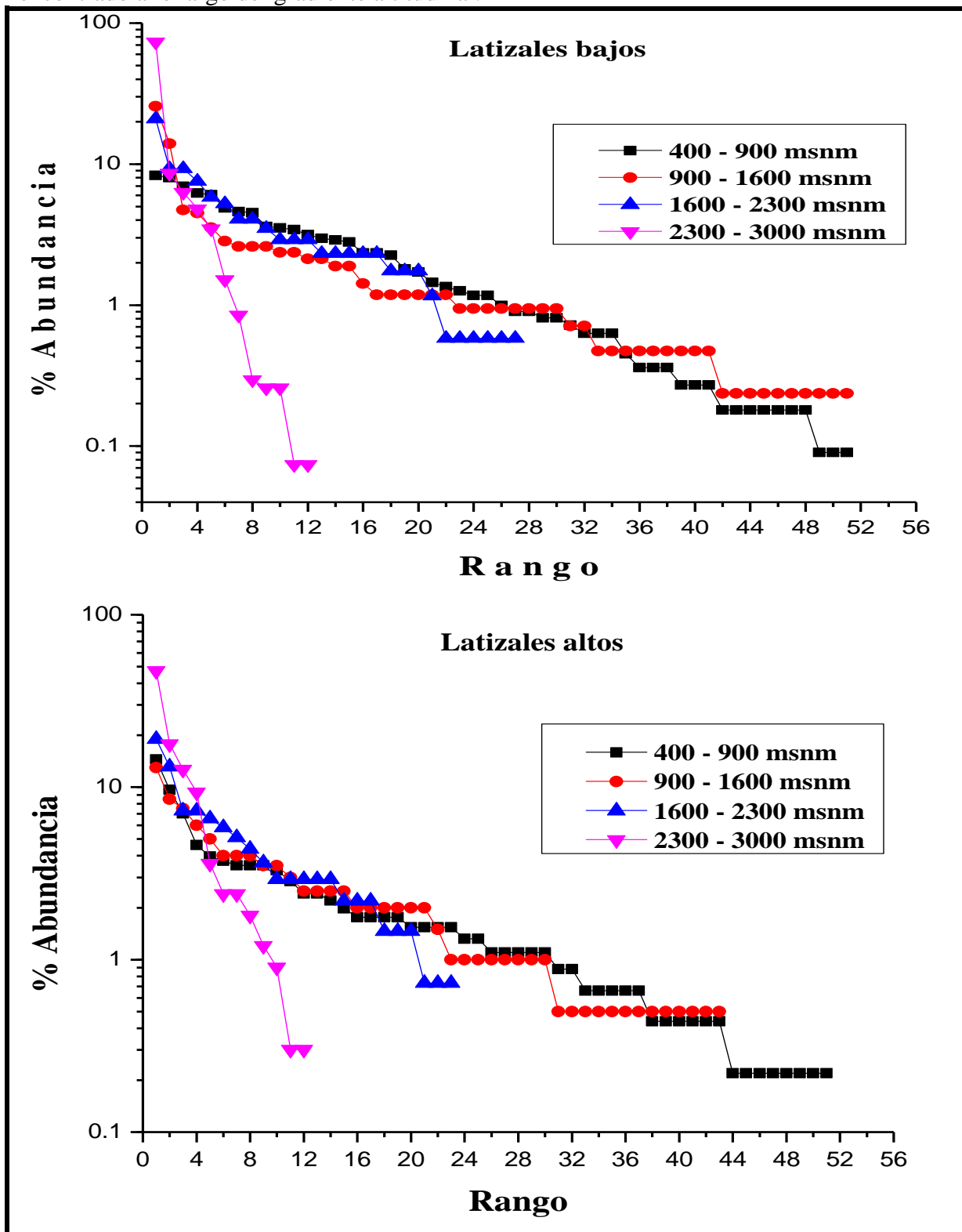
Anexo 4: Distribución de las 112 especies registradas en las parcelas del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Las parcelas van de los 400 m hasta los 2900 msnm de 0.25 ha cada una. En la tabla se muestran las especies y la abundancia de cada una por rangos de altitud.

Especies	CODIGO	400	1000	1300	1600	1900	2200	2500	2800
Alchornea latifolia	ALCHLA	-	-	3	10	-	-	-	-
Alfaroa manningii	ALFAMA	-	1	-	-	-	-	-	-
Anaxagorea crassipetala	ANAXCR	84	-	-	-	-	-	-	-
Annona amazonica	ANNOAM	3	-	-	-	-	-	-	-
Apeiba membranacea	APEIME	1	-	-	-	-	-	-	-
Arachnothryx buddleioides	ARCHBU	-	-	3	1	-	-	-	-
Ardisia capitellata	ARDICA	-	-	20	6	-	-	-	-
Ardisia fimbriifera	ARDIFI	42	-	-	-	-	-	-	-
Ardisia palmana	ARDIPA	-	-	11	6	-	-	-	-
Beilschmiedia costaricensis	BEILCOS	-	-	1	-	-	-	-	-
Billia rosea	BILLRO	1	1	12	13	-	-	-	-
Brosimum guianense	BROSGU	17	-	-	-	-	-	-	-
Brosimum lactescens	BROSLA	15	-	-	-	-	-	-	-
Calophyllum brasiliense	CALOBR	6	23	-	-	-	-	-	-
Carapa guianensis	CARAGU	46	-	-	-	-	-	-	-
Cecropia angustifolia	CECRAN	-	-	4	-	-	-	-	-
Chimarrhis parviflora	CHIMPA	5	6	-	-	-	-	-	-
Chrysophyllum colombianum	CHRYCO	3	-	-	-	-	-	-	-
Cinnamomum chavarrianum	CINNCH	-	2	-	-	-	-	-	-
Clethra gelida	CLETGE	-	-	-	-	5	9	8	-
Clethra pyrogena	CLETPY	-	-	4	-	-	-	-	-
Clethra sp.	CLETSP	-	-	-	-	-	-	-	20
Cleyera theoides	CLEYTH	-	-	-	-	3	6	11	-

Especies	CODIGO	400	1000	1300	1600	1900	2200	2500	2800
Cupania macrophylla	CUPAMA	20	-	-	-	-	-	-	-
Cyathea sp.	CYATSP	-	-	17	4	-	-	-	-
Dendropanax arboreus	DENDAR	17	4	-	-	-	-	-	-
Dendropanax sp.	DENDS1	-	-	-	-	23	16	47	-
Dendropanax sp. 01	DENDSP	-	3	5	9	-	-	-	-
Drymis granadensis	DRIMGR	-	-	4	29	1	24	67	35
Dussia macrophyllata	DUSSMA	-	2	-	-	-	-	-	-
Dystovomita paniculata	DYSTPA	-	16	-	-	-	-	-	-
Elaeagia auriculata	ELAAAU	-	-	11	6	-	-	-	-
Elaeagia glossostipula	ELAAGL	-	-	18	11	-	-	-	-
Elaeoluma glabrescens	ELAEGL	45	-	-	-	-	-	-	-
Eugenia octopleura	EUGEOC	-	-	3	-	-	-	-	-
Eugenia truncata	EUGETR	1	-	-	-	-	-	-	-
Euterpe precatória	EUTEPR	155	-	-	-	-	-	-	-
Faramea occidentalis	FARAO	36	-	-	-	-	-	-	-
Ficus crassiuscula	FICUCU	-	-	3	-	-	-	-	-
Garcinia madruno	GARCMA	2	-	-	-	-	-	-	-
Garcinia magnifolia	GARCMG	72	-	-	-	-	-	-	-
Graffenrieda sp.	GRAFSP	30	-	-	-	-	-	-	-
Guarea guidonea	GUARGU	4	-	-	-	-	-	-	-
Guarea rhopalocarpa	GUARRH	17	-	-	-	-	-	-	-
Guatteria oliviformis	GUATOL	-	-	8	4	-	-	-	-
Hampea appendiculata	HAMPAP	-	1	-	-	-	-	-	-
Hedyosmum scaberrimum	HEDYSC	17	135	-	-	-	-	-	-
Heliocarpus appendiculatus	HELOAP	-	-	2	-	-	-	-	-
Humiriastrum diguense	HUMIDI	7	-	-	-	-	-	-	-
Hyeronima oblonga	HYEROB	7	-	2	14	-	-	-	-
Ilex lamprophylla	ILEXLA	-	-	3	-	-	-	-	-
Inga micheliana	INGAMI	-	-	1	1	-	-	-	-
Inga pezizifera	INGAPE	3	3	-	-	-	-	-	-
Inga thibaudiana	INGATH	21	-	-	-	-	-	-	-
Iriartea deltoidea	IRIADE	3	-	-	-	-	-	-	-
Lacunaria panamensis	LACUPA	1	-	-	-	-	-	-	-
Ladenbergia brenesii	LADEBR	-	-	6	4	-	-	-	-
Mabea occidentalis	MABEOC	56	-	-	-	-	-	-	-
Macrohasseltia macroterantha	MACAMA	2	6	-	-	-	-	-	-
Macrolobium costaricense	MACRCO	12	-	-	-	-	-	-	-
Magnolia sororum	MAGNSO	-	-	-	-	2	5	-	-
Maranthes panamensis	MARAPA	2	-	-	-	-	-	-	-
Marila laxiflora	MARILA	-	14	-	-	-	-	-	-
Matudaea trinervia	MATUTR	41	-	-	-	-	-	-	-
Metteniusa tessmanniana	METTTE	54	-	-	-	-	-	-	-
Miconia caudata	MICOCA	-	-	-	3	-	8	-	-
Miconia punta lanza	MICOPU	-	-	-	4	-	-	-	-
Micropholis crotonoides	MICRCR	26	-	-	-	-	-	-	-
Micropholis melinoniana	MICRME	37	-	-	-	-	-	-	-
Minuartia guianensis	MINQGU	32	-	-	-	-	-	-	-
Mouriri gleasoniana	MOURGL	4	1	-	-	-	-	-	-
Nectandra umbrosa	NECTUM	71	-	-	-	-	-	-	-

Especies	CODIGO	400	1000	1300	1600	1900	2200	2500	2800
Ocotea endresiana	OCOTEN	-	-	1	1	-	-	-	-
Ocotea holdridgeana	OCOTHO	-	-	4	-	-	-	-	-
Ocotea meziana	OCOTME	-	-	1	-	-	-	-	-
Ocotea praetermissa	OCOTPR	-	-	6	5	-	-	-	-
Oreomunnea mexicana	OREOME	-	-	12	26	-	-	-	-
Oreomunnea pterocarpa	OREOPT	-	-	-	-	-	-	-	-
Otoba novogranatensis	OTOBNO	14	7	-	-	-	-	-	-
Pachira aquatica	PACHAQ	-	-	-	-	-	-	-	-
Pausandra trianae	PAUSTR	124	-	-	-	-	-	-	-
Pentagonia costaricensis	PENGCO	93	-	-	-	-	-	-	-
Perebea guianensis	PEREGU	-	17	-	-	-	-	-	-
Podocarpus oleifolius	PODOOL	-	-	-	-	-	-	2	3
Posoqueria latifolia	POSOLA	3	32	-	-	-	-	-	-
Pourouma bicolor	POURBI	1	4	-	-	-	-	-	-
Pouteria reticulata	POUTRE	-	-	16	6	-	-	-	-
Protium confusum	PROTCN	11	-	-	-	-	-	-	-
Protium pittieri	PROTPI	14	-	-	-	-	-	-	-
Protium ravenii	PROTRA	85	-	-	-	-	-	-	-
Prumnopitys standleyi	PRUMST	-	-	-	-	-	-	-	3
Psychotria berteriana	PSYCBE	-	11	-	-	-	-	-	-
Pterocarpus rohrii	PTERRO	-	16	-	-	-	-	-	-
Qualea polychroma	QUALPO	3	-	-	-	-	-	-	-
Quercus bumelioides	QUERBU	-	-	4	-	-	24	1684	459
Quercus costaricensis	QUERCS	-	-	-	-	-	-	222	8
Quina schippii	QUIISC	6	-	-	-	-	-	-	-
Roupala montana	ROUPMO	58	-	-	-	-	-	-	-
Socratea exorrhiza	SOCREX	60	-	-	-	-	-	-	-
Sterculia recordiana	STERRE	2	-	-	-	-	-	-	-
Styrax argenteus	STYRAR	-	-	-	-	-	-	225	39
Symphonia globulifera	SYMPGL	3	7	9	2	-	-	-	-
Tetragasteris panamensis	TETOEU	-	4	-	-	-	-	-	-
Tetrorchidium euryphyllum	TETRPA	-	12	-	-	-	-	-	-
Ticodendron Incognitum	TICOIN	-	18	-	-	-	-	-	-
Tovomita weddeliana	TOVOWE	35	58	18	-	-	-	-	-
Virola guatemalensis	VIROGU	-	14	-	-	-	-	-	-
Virola multiflora	VIROMU	18	-	-	-	-	-	-	-
Virola sebifera	VIROSE	3	1	-	-	-	-	-	-
Weinmannia pinnata	WEINPI	-	-	-	-	-	14	95	77
Weinmannia sp.	WEINSP	-	-	-	-	-	4	-	31
Zanthoxylum panamensis	ZANTPA	-	1	-	-	-	-	-	-

Anexo 5: Curvas de rango abundancia por latizales bajos (a) y altos (b) de la regeneración encontrado a lo largo del gradiente altitudinal.



Anexo 6: Medias, coeficiente de variación y rango de las variables bioclimáticas, elevación, pendiente, evapotranspiración real y propiedades fisicoquímicas del suelo, por rangos altitudinales.

a) Medias, coeficiente de variación y rango de las variables bioclimáticas, elevación, pendiente y evapotranspiración real

Variable	Unidades	400-900 msnm			900-1600 msnm			1600-2300msnm			2300-3000 msnm		
		Media	CV	Rango	Media	CV	Rango	Media	CV	Rango	Media	CV	Rango
Elevación	Msnm	525	11.4	430-620	1260.6	19.8	1000-1560	2003	16.6	1635-2350	2775.5	3.8	2600-2950
Pendiente	%	26	24.5	15-35	25.1	25.9	16-36	26.8	27.8	18-37	26.1	17.9	18-34
Temperatura media anual	°C	23.8	1.6	23.4-24.4	20.0	5.38	19-21.4	14.8	17.4	12-17.6	11.0	5.7	10-11.7
Rango medio diario (media mensual (t° máx.- t° min.))	°C	9.1	0.4	9.1-9.2	10.2	0.6	10.2-10.4	8.8	11.8	7.9-10	8.0	0.8	7.9-8.1
Isotermalidad (B2/B7) (* 100)	°C	7.9	0.6	7.9-8	8.2	0.7	8.1-8.3	8.1	3.7	7.7-8.4	7.8	1.1	7.7-7.9
Temperatura Estacional (desviación estándar *100)	°C	72.9	3.3	69.8-76.2	62.1	6.3	58.1-67.8	54.1	3.4	52.2-56.3	56.6	4.3	53.7-61
Temperatura máxima del mes más cálido	°C	29.9	1.4	29.4-30.5	26.4	4.5	25.3-28	20.3	15.6	17.1-23.8	16.1	3.9	15.1-16.8
Temperatura mínima del mes más frío	°C	18.4	2.1	18-19	14.0	7.6	13.1-15.5	9.5	23.9	6.9-11.9	5.9	11.4	4.8-6.6
Rango de Temperatura Anual (B5 - B6)	°C	11.5	0.9	11.4-11.6	12.3	1.1	12.2-12.6	10.8	8.5	10.2-11.9	10.2	0.4	10.2-10.3
Temperatura media del mes más húmedo	°C	23.6	3.2	22.6-24.5	20.0	4.9	19-21.3	15.0	16.7	12.3-17.7	11.3	5.5	10.3-12
Temperatura media del mes más seco	°C	24.4	1.8	23.9-25	20.2	6.	18.9-21.9	14.5	20.7	11.4-17.8	10.5	6.3	9.4-11.2
Temperatura media del trimestre más cálido	°C	24.8	1.8	24.3-25.4	20.7	5.5	19.7-22.3	15.3	17.4	12.5-18.2	11.5	5.5	10.5-12.2
Temperatura media del trimestre más frío	°C	22.9	1.6	22.5-23.5	19.1	5.4	18.2-20.6	14.0	18.4	11.2-16.8	10.2	6.6	9.1-10.9
Precipitación anual	mm	3652.6	3.1	3507-3784	3432.2	15.2	2701-4042	3356.2	22.3	2493-4146	2450.6	4.3	2338-2606
Precipitación del mes más húmedo	mm	398.7	2.8	389-415	415.6	13.8	347-482	450.4	12.5	364-501	381.5	4.2	352-405
Precipitación del mes más seco	mm	187.6	7.8	170-210	112.2	23.9	75-144	91.4	49.1	41-139	34.8	14.5	29-40
Precipitación estacional (Coeficiente de variación)*	mm	23.7	4.8	22-25	39.5	6.6	36-45	47.2	16.4	39-56	61.1	3	59-63
Precipitación del trimestre más húmedo	mm	1102.1	2.8	1064-1145	1193.8	14.4	983-1394	1269.2	14.9	1024-1462	1048.3	3.5	992-1102
Precipitación del trimestre más seco	mm	616.7	6.6	569-681	394.2	21.7	271-494	322.6	47.0	161-485	126.5	12.7	108-142
Precipitación del trimestre más cálido	mm	769.6	5.2	719-816	604.7	18.7	452-738	768.4	8.2	680-830	731.3	7.9	679-870
Precipitación del trimestre más frío	mm	999.6	2.8	975-1055	717.3	14.37	527-827	532.2	57.4	267-866	249.2	40.3	179-423
Evapotranspiración	mm	1299.3	2.4	1259-1342	1332.1	4.2	1209-1387	897.8	36.8	621-1305	569.3	3.6	535-591

b) Medias, coeficiente de variación y rango de las variables fisicoquímicas del suelo

Variable	400-900 msnm			900-1600 msnm			1600-2300 msnm			2300-3000 msnm		
	Media	CV	Rango	Media	CV	Rango	Media	CV	Rango	Media	CV	Rango
Arena (%)	31.8	54.8	16 - 72	58.8	16.3	48 - 75	47.4	19.9	40 - 60	44.2	31.4	28 - 68
Limo (%)	22.9	54.5	10 - 54	19.3	12	15 - 23	30.6	22.4	20 - 38	22.2	17.3	17 - 27
Arcilla (%)	45.3	35	15 - 61	22	39.8	10 - 34	22	59.3	10 - 40	33.6	32.4	15 - 45
pH	4.5	3.6	4.2 - 4.8	4.7	6.7	4.2 - 5.1	4.4	3.8	4.2 - 4.6	4.1	2.7	3.9 - 4.2
Acidez	12.4	30.3	7.3 - 18.8	3.5	62.4	1.1 - 6.8	4.3	69.4	1.7 - 8.2	6.2	23.9	4.3 - 8.1
Ca (cmol (+)/l)	0.9	93.1	0.3 - 3	2.6	80.6	0.1 - 6.3	0.1	37.7	0.1 - 0.1	0.3	85.8	0.1 - 0.9
Mg (cmol (+)/l)	0.3	32.2	0.2 - 0.5	0.3	51	0.1 - 0.6	0.05	47.2	0.03 - 0.1	0.1	31.7	0.1 - 0.1
K (cmol (+)/l)	0.1	38.4	0.1 - 0.2	0.1	51.3	0.03 - 0.2	0.03	62.4	0.01 - 0.1	0.1	48.6	0.01 - 0.1
CICE	14.5	27.5	8.8 - 20.8	7.3	37.2	4.2 - 11.1	4.5	67.5	1.9 - 8.6	6.8	21.9	4.7 - 8.7
SA%	85.5	7.6	71 - 92	50.9	57.7	17 - 93	93.4	2.2	91 - 96	90.6	5.9	79 - 94
P (mg/l)	2.4	62.7	1 - 5	1.8	40.4	1 - 3	3.4	33.5	2 - 5	5.8	37.5	3 - 9
Zn (cmol (+)/l)	3.2	20	2.4 - 4.1	1.9	25.7	1.2 - 2.9	1.6	32.7	1.1 - 2.3	2.8	28.3	2 - 4.7
Cu (cmol (+)/l)	3.8	86.7	1 - 11	6.1	54.8	1 - 10	5.8	22.5	5 - 8	7.6	52.2	3 - 14
Fe (cmol (+)/l)	400.8	23.7	280 - 631	559	85.4	220 - 1685	973.6	55.7	307 - 1539	731.9	55.9	456 - 1807
Mn (cmol (+)/l)	67.8	50.2	35 - 146	44.8	67.1	6 - 92	24.4	196.5	1 - 110	14	98.8	3 - 40
C	3.8	20.3	2.3 - 4.5	5.1	26.2	3.6 - 7.5	4.2	27.7	2.3 - 5.2	8.1	35.5	4.2 - 13.5
N	0.3	14.9	0.2 - 0.4	0.4	18.3	0.3 - 0.5	0.3	36.6	0.2 - 0.4	0.4	27.2	0.3 - 0.6
C/N	12.6	11.8	10 - 15.1	12.7	18.9	10 - 16.2	16.3	22.8	12 - 20.2	18.6	16	12.9 - 22.6
MO	5.5	20.3	3.3 - 6.5	7.3	26.2	5.1 - 10.7	6	27.7	3.3 - 7.4	11.6	35.5	6 - 19.2

Anexo 7: Matriz de correlación con los coeficientes de Pearson entre las variables bioclimáticas, elevación, pendiente y evapotranspiración real, y propiedades fisicoquímicas del suelo.

a) Matriz de correlación con los coeficientes de Pearson entre las variables bioclimáticas, elevación, pendiente y evapotranspiración real

	Ele	ET	Pte	Tma	Tmrd	Ti	Te	Txcm	Tnfm	Tra	Tmht	Tmst	Tmct	Tmft	Pa	Phm	Psm	Pe	Pht	Pst	Pct	Pft	
Ele	1.00																						
ET	-0.92	1.00																					
Pte	0.09	-0.18	1.00																				
Tma	-1.00	0.93	-0.10	1.00																			
Tmrd	-0.66	0.90	-0.19	0.69	1.00																		
Ti	-0.34	0.64	-0.19	0.37	0.85	1.00																	
Te	-0.86	0.67	-0.08	0.85	0.33	-0.10	1.00																
Txcm	-0.99	0.95	-0.11	1.00	0.73	0.41	0.84	1.00															
Tnfm	-1.00	0.91	-0.09	1.00	0.65	0.33	0.87	0.99	1.00														
Tra	-0.73	0.93	-0.18	0.76	0.99	0.76	0.46	0.80	0.73	1.00													
Tmht	-0.99	0.93	-0.11	1.00	0.69	0.37	0.86	1.00	1.00	0.77	1.00												
Tmst	-0.99	0.93	-0.10	1.00	0.69	0.37	0.86	1.00	1.00	0.77	1.00	1.00											
Tmct	-0.99	0.93	-0.10	1.00	0.69	0.36	0.86	1.00	1.00	0.76	1.00	1.00	1.00										
Tmft	-0.99	0.93	-0.10	1.00	0.70	0.38	0.85	1.00	1.00	0.77	1.00	1.00	1.00	1.00									
Pa	-0.74	0.81	-0.18	0.76	0.71	0.62	0.44	0.77	0.75	0.71	0.77	0.76	0.76	0.76	1.00								
Phm	-0.08	0.26	-0.09	0.11	0.39	0.64	-0.29	0.12	0.09	0.29	0.11	0.10	0.10	0.11	0.70	1.00							
Psm	-0.92	0.83	-0.13	0.92	0.56	0.30	0.78	0.92	0.93	0.62	0.93	0.92	0.92	0.92	0.88	0.34	1.00						
Pe	0.97	-0.88	0.11	-0.97	-0.61	-0.31	-0.84	-0.96	-0.97	-0.68	-0.97	-0.97	-0.97	-0.97	-0.83	-0.21	-0.98	1.00					
Pht	-0.11	0.34	-0.15	0.14	0.51	0.71	-0.26	0.16	0.12	0.41	0.15	0.13	0.13	0.15	0.73	0.98	0.34	-0.23	1.00				
Pst	-0.92	0.85	-0.14	0.93	0.59	0.34	0.77	0.92	0.93	0.65	0.93	0.93	0.93	0.93	0.90	0.36	1.00	-0.98	0.37	1.00			
Pct	0.05	-0.25	0.05	-0.07	-0.46	-0.36	0.03	-0.10	-0.03	-0.46	-0.05	-0.07	-0.06	-0.07	0.24	0.37	0.27	-0.12	0.26	0.24	1.00		
Pft	-0.92	0.89	-0.13	0.94	0.67	0.43	0.74	0.94	0.94	0.72	0.94	0.94	0.94	0.94	0.90	0.35	0.97	-0.97	0.38	0.98	0.13	1.00	

Ele (elevación), ET (Evapotranspiración real), Pte (Pendiente), Tma (Temperatura media anual), Tmrd (Rango medio diario (media mensual (t° máx.- t° min.)), Ti (Isotermalidad (Tmrd/Tra) (* 100)), Te (Temperatura Estacional (desviación estándar *100)), Txcm (Temperatura máxima del mes más cálido), Tnfm (Temperatura mínima del mes más frío), Tra (Rango de Temperatura Anual (Txcm - Tnfm)), Tmht (Temperatura media del trimestre más húmedo), Tmst (Temperatura media del trimestre más seco), Tmct (Temperatura media del trimestre más cálido), Tmft (Temperatura media del trimestre más frío), Pa (Precipitación anual), Phm (Precipitación del mes más húmedo), Psm (Precipitación del mes más seco), Pe (Precipitación estacional (Coeficiente de variación)), Pht (Precipitación del trimestre más húmedo), Pst (Precipitación del trimestre más seco), Pct (Precipitación del trimestre más cálido), Pft (Precipitación del trimestre más frío).

b) Matriz de correlación con los coeficientes de Pearson entre las variables elevación, y propiedades fisicoquímicas del suelo.

	Elevación	Arena	Limo	Arcilla	pH	acidez	Ca	Mg	K	CICE	SA	P	Zn	Cu	Fe	Mn	C	N	CN	MO	
Elevación	1.00																				
Arena	0.26	1.00																			
Limo	0.10	-0.37	1.00																		
Arcilla	-0.33	-0.87	-0.14	1.00																	
pH	-0.57	0.22	-0.04	-0.21	1.00																
acidez	-0.52	-0.55	0.04	0.56	-0.20	1.00															
Ca	-0.34	0.16	-0.18	-0.08	0.68	-0.25	1.00														
Mg	-0.72	0.06	-0.27	0.09	0.65	0.30	0.74	1.00													
K	-0.61	-0.40	-0.02	0.44	0.46	0.39	0.46	0.57	1.00												
CICE	-0.70	-0.46	-0.05	0.52	0.11	0.91	0.17	0.64	0.59	1.00											
SA	0.27	-0.34	0.23	0.24	-0.77	0.42	-0.92	-0.67	-0.34	0.03	1.00										
P	0.62	-0.15	0.01	0.16	-0.54	-0.13	-0.35	-0.59	-0.28	-0.30	0.38	1.00									
Zn	-0.19	-0.55	-0.10	0.64	-0.30	0.58	-0.15	0.11	0.29	0.52	0.27	0.10	1.00								
Cu	0.35	0.18	-0.20	-0.08	-0.20	-0.21	-0.08	-0.10	-0.43	-0.24	0.04	0.09	-0.03	1.00							
Fe	0.32	-0.06	0.05	0.04	-0.41	-0.08	-0.42	-0.54	-0.45	-0.27	0.41	0.45	-0.17	0.37	1.00						
Mn	-0.61	-0.30	-0.07	0.35	0.35	0.32	0.20	0.44	0.35	0.42	-0.13	-0.40	0.35	-0.23	-0.23	1.00					
C	0.66	0.32	-0.20	-0.23	-0.43	-0.35	-0.22	-0.39	-0.26	-0.45	0.15	0.59	-0.01	0.06	-0.02	-0.39	1.00				
N	0.34	0.33	-0.31	-0.19	-0.17	-0.27	0.11	-0.02	-0.01	-0.23	-0.20	0.29	0.05	-0.03	-0.17	-0.15	0.82	1.00			
CN	0.78	0.26	0.03	-0.29	-0.53	-0.41	-0.49	-0.68	-0.53	-0.63	0.44	0.55	-0.15	0.22	0.16	-0.54	0.70	0.20	1.00		
MO	0.66	0.32	-0.20	-0.23	-0.43	-0.35	-0.22	-0.39	-0.26	-0.45	0.15	0.59	-0.01	0.06	-0.02	-0.39	1.00	0.82	0.70	1.00	

Variables de suelo: magnesio (Mg), potasio (K), capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE), zinc (Zn), manganeso (Mn), calcio (Ca), saturación (SA), hierro (Fe), nitrógeno (N), Relación carbono-nitrógeno (CN), materia orgánica (MO) y cobre (Cu).

Anexo 8: Resultados del análisis de partición jerárquica para cada una de las especies y las variables que explican la abundancia de las mismas a lo largo del gradiente.

CODIGO	Temperatura											Precipitación								Suelo											Otras				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	et	are	pH	adez	Ca	Mg	K	CICE	Zn	Mn	Fe	Cu	P	H	pte	
ANAXCR	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-	X	X	-	-	X	X		
ARDICA	-	X	X	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	X		
ARDIFI	X	-	-	X	X	X	-	-	-	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X		
BILLRO	-	X	X	X	-	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	X		
CALOBR	X	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-		
CARAGU	X	-	-	-	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	X	-		
CLETGE	-	X	-	-	-	-	X	-	X	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-	X	-	-	X	-	X	X	X	X		
DENDS1	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X		
DENDAR	-	-	-	X	X	X	-	X	-	-	X	X	-	X	X	-	X	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X		
DRIMGR	X	-	-	-	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	X	X	-		
ELAAGL	-	X	X	X	-	-	X	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	X		
ELAEGL	X	-	-	-	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	X	-	X	-	X	-	X	-	X	-	
EUTEPR	X	-	-	X	X	X	-	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-		
GARCMG	X	-	-	X	X	X	-	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	X	-		
HEDYSC	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X		
HYEROB	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X			
MABEOC	X	-	-	X	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	-	X	-	-	X	X	X	-	X	-	X	X	X		
MATUTR	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	X	-	X	X	-	X	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	-	X	-	X	-	X	-	
MICRCR	X	-	-	X	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	X	-	X	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	X	X	X		
MICRME	X	-	-	-	-	X	-	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-		
MINQGU	X	-	-	X	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	X	-	X	-	X	-	-	X	-	-	X	X	X	-	-	-	X	-	X	-	
NECTUM	-	-	-	X	X	X	-	X	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	X	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-	X	X	X		
OREOME	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	-		
OTOBNO	X	-	-	X	-	-	-	X	-	X	X	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-		
PAUSTR	X	-	-	-	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	X	-	X	-	
PENGCO	X	-	-	X	X	X	-	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	-	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-

CODIGO	Temperatura											Precipitación								Suelo											Otras				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	et	are	pH	adez	Ca	Mg	K	CICE	Zn	Mn	Fe	Cu	P	H	pte	
POSOLA	X	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	X	-	X	-	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
POUTRE	-	X	X	X	-	-	X	-	X	-	-	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	
PROTRA	X	-	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X	-	X	-	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	X	-
QUERBU	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	X	-	X	-	X	X	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	
QUERCS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	X	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	
ROUPMO	X	-	-	X	X	X	-	-	-	X	-	X	-	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	-	-	X	X	-	X	X	-	-	X	X	
SOCREX	X	-	-	X	X	X	-	X	-	X	-	X	-	X	X	-	X	-	X	-	-	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	X	-	
STYRAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	X	-	X	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	
SYMPGL	-	X	X	-	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	X	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	
TOVOWE	X	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	X	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-
WEINPI	X	-	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	
WEINSP	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	X	-	

Las variables de temperatura son: Temperatura media anual (1), Temperatura Estacional (desviación estándar *100) (4), Temperatura máxima del mes más cálido (5), Temperatura mínima del mes más frío (6), Temperatura media del mes más húmedo (8), Temperatura media del mes más seco (9), Temperatura media del trimestre más cálido (10) y Temperatura media del trimestre más frío (11). Las de precipitación son: Precipitación anual (12), Precipitación del mes más húmedo (13), Precipitación del mes más seco (14), Precipitación estacional (Coeficiente de variación) (15), Precipitación del trimestre más húmedo (16), Precipitación del trimestre más seco (17), y Precipitación del trimestre más frío (19). Variables de suelo: arena (are), acidez (adez), magnesio (Mg), potasio (K), capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE), zinc (Zn), manganeso (Mn) y cobre (Cu). La altitud (H), la pendiente (pte), evapotranspiración real (ET)

ARTÍCULO 2: EFECTOS POTENCIALES DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA REGENERACIÓN NATURAL ARBÓREA EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL CARIBE-VILLA MILLS, COSTA RICA

RESUMEN

Este artículo presenta la modelación de datos de distribución y abundancia de la regeneración de once especies de árboles medidos a lo largo de un gradiente altitudinal (400-3000 msnm). Los datos de la regeneración se obtuvieron de mediciones en campo en 32 parcelas de 0.25 ha, distribuidas a lo largo del gradiente. Las especies modeladas corresponden a dos de la parte alta del gradiente, *Quercus bumelioides* y *Drymis granadensis*. Las otras nueve especies modeladas son especies de la parte baja del gradiente (*Ardisia fimbrillifera*, *Carapa guianensis*, *Elaeoluma glabrescens*, *Garcinia magnifolia*, *Tovomita weddeliana*, *Mabea occidentalis*, *Minuartia guianensis*, *Otoba novogranatensis* y *Protium ravenii*). Los modelos fueron desarrollados para la distribución potencial actual y usando 7 escenarios de la familia A1B, para los años 2020 y 2080 para modelar a futuro la distribución por efecto del cambio climático; todos los datos climáticos vinieron de WorldClim con una resolución espacial aproximada de 1 km². La modelación se realizó usando modelos aditivos generalizados vectoriales (VGAM) que permitió una mayor flexibilidad en cuanto a supuestos. La variable respuesta fue la abundancia de las especies, y las variables predictoras: la Oscilación anual de la temperatura (°C), la precipitación anual (mm), la temperatura promedio del trimestre más frío (°C) y la precipitación del periodo más seco (mm). Los modelos de diez especies tuvieron una buena capacidad predictiva con r^2 superiores a 0.60, solo *Drymis granadensis* tuvo una media capacidad predictiva con un r^2 de 0.49. Los resultados indican que las nueve especies modeladas de la parte baja del gradiente bajo escenarios de cambio climático incrementarían su área potencial de establecimiento hacia altitudes superiores hasta los 2800 msnm, las especies de partes altas por el contrario se contraerá el área potencial de establecimiento.

1 INTRODUCCIÓN

Los estudios en gradientes altitudinales permiten analizar patrones ecológicos y biogeográficos. Actualmente están siendo importantes para establecer a corto plazo la respuesta de especies o comunidades frente a cambios en el clima y como laboratorios naturales para monitorear impactos de cambios atmosféricos en los trópicos (Malhi, et ál. 2010). En la actualidad, los estudios de distribución de especies en gradientes altitudinales son una herramienta fundamental para poder predecir la migración de las especies como resultado del cambio climático que está experimentando el planeta (Fosaa, 2004).

Los estudios de distribución de las especies son importantes porque permiten comprender como son los patrones de distribución actual y futuros y a qué factores ecológicos obedecen (Montañez et al, 2010). Los modelos de distribución de especies indican la idoneidad del hábitat para el establecimiento y la continuidad de las poblaciones o comunidades, en las cuáles se utilizan observaciones de campo y variables ambientales que se usan como predictores en los modelos (Benito de Pando y Peñas, 2007). El objetivo de los modelos es identificar qué variables son las que limitan y definen el nicho, siendo que el resultado final puede ser una representación espacial de los hábitats favorables para la especie (Guisan y Zimmermann 2000, Guisan y Thuiller 2005). Las técnicas para generar modelos de distribución de especies son un campo con una alta gama de lenguajes de programación y SIG, y los modelos resultantes están siendo importantes para establecer planes de conservación (Guisan et al., 2006).

Los modelos de distribución han sido ampliamente utilizados usando datos de presencia/ ausencia de las especies (Manel et al., 2001; Elith et al., 2006) y han mostrado buena capacidad de extrapolación, sin embargo cuando están disponibles datos de abundancia (Guisan et al., 1998; Guisan & Harrell, 2000), estos también pueden modelarse y aportar más información que la presencia o ausencia (Anadón et al, 2010). Los datos de abundancia se analizan con modelos lineales generalizados (GLM de las siglas en ingles *Generalized Linear Models*), qué son modelos que permiten una mayor flexibilidad para modelar datos ecológicos (Sillero et al, 2010). En la actualidad los modelos de distribución de especies se utilizan como una herramienta importante en trabajos de modelación de distribución de especies en el

pasado, o para conocer la distribución a futuro de las especies por efectos del cambio climático (Mateo et al, 2011).

Los modelos de distribución son especialmente valiosos para la exploración de los efectos potenciales del cambio climático (Mateo et al, 2011). El cambio climático es definido como un cambio en el clima a lo largo del tiempo, como resultado de la variabilidad natural o de la actividad humana (IPCC, 2007). Hay cuatro factores que modifican el clima de un sitio a otro: la latitud, altitud, continentalidad y la exposición a la circulación general (Whiteman, 2000). Para las montañas la elevación es la que influye fuertemente en el clima, ya que los demás factores varían dependiendo de la altitud (Whiteman, 2000). Los efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies son diversos, el IPCC, menciona que aproximadamente el 20 o 30% de las especies de plantas y animales estarán en peligro de extinción si el aumento de temperatura es de entre 1.5 -2.5°C (IPCC, 2007). Sin embargo los cambios climáticos ocurridos en los últimos 30 años a nivel mundial ya han causado cambios en la distribución y abundancia de las especies (Parmesan y Yohe, 2003; Root et al., 2003)

La adaptación desde el punto de vista del cambio climático cobra relevancia, como un eje para hacer frente a los cambios que se prevén en los ecosistemas y que se están experimentando desde hace algunas décadas (Locatelli, *et ál*, 2009). La adaptación al cambio climático se define como la capacidad de los sistemas naturales y humanos para ajustarse al cambio climático (IPCC, 2007). Por lo que en la actualidad las estrategias para la conservación de las especies, deben tener como uno de sus ejes centrales el concepto de adaptación (Noss 2001). Algunas de las medidas que se han sugerido para la adaptación de los bosques al cambio climático son evitar perturbaciones como los incendios o el ingreso de especies invasoras, y controlar las enfermedades (Locatelli, *et ál*, 2009). Otra de las medidas es favorecer la conectividad del paisaje y reducir la fragmentación, lo que aumenta la capacidad de migración de las especies (Bennett 2004). Noss (2001), menciona que la creación de corredores que favorezca el gradiente climático puede ayudar a las especies a adaptarse al cambio climático. Por su parte Guariguata *et ál*, (2008), proponen medidas para mantener o mejorar la diversidad genética, como el manejo de bosques naturales basados en aprovechamiento selectivo, seleccionando especies que puedan adaptarse a climas futuros como una de las medidas.

La cordillera de Talamanca está ubicada en el Centro y al Sureste de Costa Rica, es la de mayor elevación en el sur de América Central (Barquero y Ellenberg, 1983). Esta cordillera no ha sido estudiada a profundidad, solo se han realizado algunos listados florísticos (Kappelle, et al 2000). Se ha descrito los tipos de comunidades vegetales encontrados en las partes altas de la cordillera, clasificándolos como bosques montanos, donde la presencia de nubes es la característica más sobresaliente (Kappelle, 1996), así como un listado de los helechos de la parte alta de la cordillera (Kappelle y Gómez, 1992). Los bosques montanos identificados tienen una estatura más baja y una menor diversidad de árboles, que los bosques tropicales de bajura (Kappelle, 1996).

Estudios sobre distribución actual y efectos del cambio climático en plantas se están realizando (Thuiller et ál. 2005, Bhattarai, R. K; Vetaas, O. R. 2003, Felicísimo et al, 2005), sin embargo no se han enfocado estudios para modelar la distribución regeneración de especies para conocer si el efecto será similar que en los árboles adultos. Por lo cual la modelación de la distribución potencial tanto actual como futura bajo escenarios de cambio climático, proporcionará una idea sobre el cambio en sus distribuciones y los procesos de migración de las especies.

2 METODOLOGÍA

2.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la zona propuesta como gradiente altitudinal “Caribe-Villa Mills”, la cual cuenta con una extensión de 226,700 hectáreas y se extiende sobre la ladera atlántica de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. El rango altitudinal va desde los 400 msnm en el Parque Nacional Barbilla (SINAC, 2011), hasta los 3000 msnm en la parte más alta del transecto en Villa Mills (Venegas y Camacho, 2001). La orientación del transecto es de nor oriente-sur occidente y sus límites geográficos están dados al norte por el río Reventazón, al sur por el río Matina y al occidente por la divisoria de aguas continentales (Figura 13).

El régimen de precipitación del área pertenece al Caribe y a la región climática Caribe Sur (SINAC, 2011). La precipitación media anual va de los 2000 mm en la Reserva Forestal Río Macho hasta los 6500 mm en el Parque Nacional Tapantí (ITCR, 2008). Las temperaturas

medias anuales van de los 25.6 °C en la parte más baja del gradiente hasta los 6°C en el Cerro de la Muerte, el área de mayor altitud en la zona de estudio (SINAC, 2011).

En toda la extensión del área se presentan 11 zonas de vida, según la clasificación de Holdridge (ITCR, 2008), pero el área de muestreo solo abarcó cuatro zonas de vida que son: Bosque Muy Húmedo Premontano (bmh-P), Bosque Pluvial Premontano (bp-P), Bosque Pluvial Montano Bajo (bp-MB) y el Bosque Pluvial Montano (bp-M). En el área hay aproximadamente 150 ríos (Arana, et ál. 2009, Venegas y Camacho, 2001). La importancia de muchos de estos ríos radica en que son fuente de producción de agua para consumo humano en el valle central y para producción eléctrica (Arana, et ál. 2009).

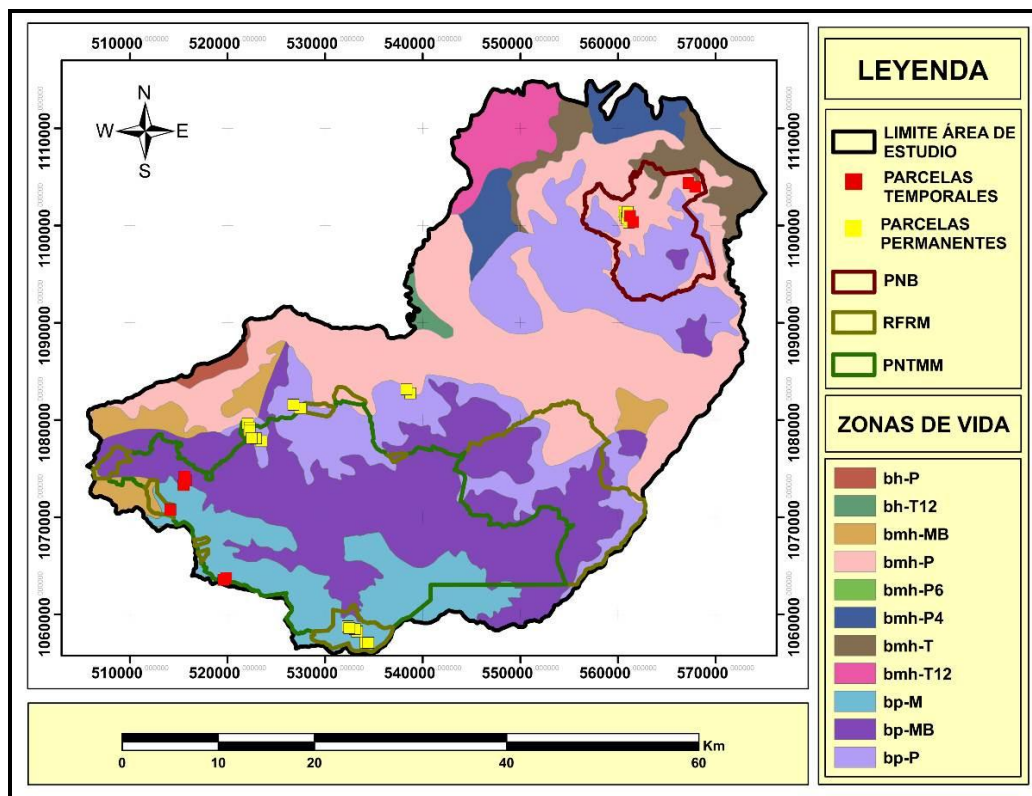


Figura 10. Mapa del área de estudio del transecto altitudinal Caribe-Villa Mills, que incluye las áreas protegidas en las cuáles se trabajó, Parque Nacional Barbilla (PNB), Reserva Forestal Río Macho (RFRM) y Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte (PNTMM). Las zonas de vida son: bosque húmedo premontano (bh-P), bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB), bosque muy húmedo premontano (bmh-P), bosque muy húmedo tropical transición a premontano (bmh-T12), bosque húmedo tropical transición a premontano (bh-T12), bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P6), bosque muy premontano transición a pluvial (bmh-P4), bosque muy húmedo tropical (bmh-T), bosque pluvial montano (bp-M), bosque pluvial montano bajo (bp-MB), bosque pluvial premontano (bp-P).

La cordillera de Tamanca es la más alta de América Central, llegando hasta los 3820 msnm en el cerro Chirripó. Esta cordillera es de origen volcánico y se formó en la era

Cenozoica (Wely, citado por Berner 1992). El levantamiento inicial se dio en el período oligoceno medio, terminando con el plegamiento final y la actividad intrusiva entre el mioceno medio, al tardío (Blaser y Camacho 1991). Actualmente presenta una estructura con cumbres alargadas de crestas escarpadas y laderas largas y rectas (Berner 1992).

Los suelos del gradiente altitudinal son en un 90% suelos ultisoles con un horizonte argílico (20% de aumento en el contenido de arcillas) con menos de un 35% de saturación de bases, generalmente profundos, bien drenados, de color rojo o amarillo y con una relativa baja fertilidad. Presentan un alto contenido de materia orgánica principalmente en tierras de altura. El otro tipo de suelo que se presenta en el área son los inceptisoles que es un suelo joven con un horizonte B cambico y con presencia de materia orgánica (ITCR, 2008).

La composición florística de la cordillera entre los 1800 y 2800 msnm en la parte atlántica presenta una diversidad reducida, con una dominancia de árboles del género *Quercus* y otros géneros como *Ilex* y *Magnolia*, con escasa presencia de palmas, pero con abundancia de bambú (Blaser y Camacho; Orozco 1991). Sin embargo hay que señalar que estudios de caracterización florística para el área presenta falta de información en las partes bajas del gradiente entre los 400 y 1800 msnm, ya que se ha realizado poca investigación para esta parte.

Cuadro 10 Áreas de conservación y sus respectivas áreas protegidas ubicadas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

Área de Conservación	Figura de Protección	
ACCVC (Área de Conservación Cordillera Volcánica Central)	Reserva Indígena Alto Chirripó Nairi Awari	Zona de Protección Cuenca del Río Tuis
ACLA-C (Área de Conservación La Amistad Caribe)	Parque Nacional Barbilla	Reserva Forestal Río Pacuare
ACLA-P (Área de Conservación La Amistad Pacífico)	Parque Nacional Tapantí-Macizo Cerro de la Muerte	Reserva Forestal Río Macho

Fuente: ITCR 2008

2.2 Selección de especies

De un listado inicial de 112 especies medidas a lo largo del gradiente altitudinal (de la Cruz-Burelo, 2012), se seleccionaron 38 especies que presentaban una abundancia superior a los 30 individuos a lo largo del gradiente. De estas especies seleccionadas inicialmente se

eliminaron aquellas especies que a pesar de ser dominantes en abundancia, solo estaban presentes en menos de 6 parcelas, esto por qué no presentaban suficientes presencias a lo largo del gradiente para encontrar un modelo que se ajustara a estos datos, dejando finalmente un listado de 11 especies para modelar (Cuadro 11).

Cuadro 11. Especies seleccionadas para la modelación actual y futura de su distribución potencial.

Especie	Código	Abundancia	Frecuencia parcelas	Rango de Elevación registrada	Rango de Elevación Missouri Botanical Garden*
<i>Ardisia fimbriifera</i>	ARDIFI	42	9	400	100-300
<i>Carapa guianensis</i>	CARAGU	46	8	400	2-500
<i>Drymis granadensis</i>	DRIMGR	160	15	1300-2900	800-3491
<i>Elaeoloma glabrescens</i>	ELAEGL	45	10	400	0-500
<i>Garcinia magnifolia</i>	GARCMG	72	10	400	100-575
<i>Mabea occidentalis</i>	MABEOC	56	8	400	0-1100
<i>Minuartia guianensis</i>	MINQGU	32	10	400	10-700
<i>Otoba novogranatensis</i>	OTOBNO	21	10	400-1000	0-1300
<i>Protium ravenii</i>	PROTRA	85	10	400	1-900
<i>Quercus bumelioides</i>	QUERBU	2167	10	2200-2800	600-3000
<i>Tovomita weddeliana</i>	TOVOWE	111	14	400-1300	1-1500

- El rango de elevación de las especies tomada del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>), corresponden solo a datos de Costa Rica.

2.3 Escenarios climáticos

Para este estudio se seleccionó la familia A1, la cual es una familia de escenarios que describe un futuro de crecimiento económico rápido; la población mundial alcanza su nivel más alto a mitad del siglo y disminuye posteriormente, produciéndose una rápida introducción de nuevas tecnologías más eficaces. De esta familia se seleccionó el escenario A1B, que presenta las siguientes características: emisiones de media-alta, con un rápido crecimiento económico regional, introducción de tecnologías nuevas y eficientes. Existe un balance entre el uso de fuentes de energía fósil y no fósil (IPCC, 2007). De este escenario se seleccionaron siete modelos para los años 2020 y 2080 (Cuadro 12).

Este conjunto de modelos seleccionados tienen sus fundamentos en las leyes de la física, simulan un rango amplio de escalas espaciales y temporales de los sistemas climáticos. Todos son parte del conjunto de Modelos de Circulación General (GCM por sus siglas en inglés), que suman 23 en el último reporte del IPCC. Los siete modelos seleccionados, se debe a que están disponibles para ambos periodos de tiempo que se analizan. Las diferencias entre

cada uno de ellos radica, en los efectos que toma en cuenta el modelo para simular las condiciones climáticas a futuro. Hay modelos como el CSIRO que no consideran el enfriamiento regional producido por sulfatos, que es un elemento antropogénico para el cambio climático (IPCC, 2007). Estas diferencias en la construcción de cada modelo, son las responsables de los cambios en los valores de las variables bioclimáticas, entre modelos.

Cuadro 12. Modelos climáticos seleccionados para la modelación de distribución futura, todos corresponden a modelos de circulación general (CGM).

Modelos	Siglas	País	Web
Canadian Centre for Climate Modeling and Analysis, Coupled Global Climate Model 3	CCMA_CGM3	Canadá	http://www.ccmma.ec.gc.ca/
Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Atmospheric Research, MK3	CSIRO_MK3	Australia	http://www.csiro.au/
Instituto Pierre-Simon Laplace	IPSL_CM4	Francia	http://igcmg.ipsl.jussieu.fr/Doc/IPSLCM4/
Max Planck Institute for Meteorology ECHAM 5	MPI_ECHAM5	Alemania	http://www.mpimet.mpg.de/en/wissenschaft/modelle/echam/echam5.html
National Center for Atmospheric Research, Community Climate System Model	NCAR_CCSM3	USA	http://www.cesm.ucar.edu/
Hadley Centre for Climate Prediction and Research	UKMO_HADCM3	UK	http://www.metoffice.gov.uk/research/modelling-systems/unified-model/climate-models/hadcm3
Hadley Centre Global Environmental Model Met Office	UKMO_HADGEM1	UK	http://www.metoffice.gov.uk/research/modelling-systems/unified-model/climate-models/hadgem1

Lo que se refleja en resultados diferentes en las modelaciones de las especies, ya que cada píxel presenta sus propios valores tanto de temperatura como de precipitación. Mientras un modelo proyecta un cambio de 1°C, otro puede indicar un cambio de 2°C. Algunos modelos predicen incrementos en la precipitación y otros una disminución. En el anexo 1 se pueden ver las medias de las variables bioclimáticas utilizadas para la modelación, por cada modelo de Circulación General empleado en la investigación.

2.4 Selección de Variables bioclimáticas actuales y futuras

Se descargaron un conjunto de 19 variables bioclimáticas (Cuadro 13) de la base de datos mundial de WorldClim (<http://www.worldclim.org>), a una resolución espacial de 1 Km² (Hijmans et ál. 2005). Estas variables bioclimáticas corresponden a las actuales y a las futuras

de los siete escenarios seleccionados para 2020 y para 2080. Estas variables representan tendencias anuales (temperatura media anual y precipitación), estacionalidad (rango anual de temperatura y precipitación) y los factores extremos (la temperatura de los meses más fríos y más calientes, los trimestres de precipitación más secos y más húmedos).

Cuadro 13. Variables bioclimáticas de la base de datos mundial de WorldClim.

Abreviatura	Variables	Unidades
Tma	Temperatura media anual	°C
Tmrd	Rango medio diurno (media mensual (t° máx.- t° min.))	°C
Ti	Isotermalidad (B2/B7) (* 100)	°C
Te	Temperatura Estacional (desviación estándar *100)	°C
Txcm	Temperatura máxima del mes más cálido	°C
Tnfm	Temperatura mínima del mes más frío	°C
Tra	Rango de Temperatura Anual (B5 - B6)	°C
Tmht	Temperatura media del mes más húmedo	°C
Tmst	Temperatura media del mes más seco	°C
Tmct	Temperatura media del trimestre más cálido	°C
Tmft	Temperatura media del trimestre más frío	°C
Pa	Precipitación anual	mm
Phm	Precipitación del mes más húmedo	mm
Psm	Precipitación del mes más seco	mm
Pe	Precipitación estacional (Coeficiente de variación)	mm
Pht	Precipitación del trimestre más húmedo	mm
Pst	Precipitación del trimestre más seco	mm
Pct	Precipitación del trimestre más cálido	mm
Pft	Precipitación del trimestre más frío	mm

Para conocer como estaban correlacionadas las variables bioclimáticas entre sí, y evitar que dos variables fuertemente correlacionadas generaran la misma información (supuesto de colinealidad), se realizó un análisis de conglomerados, con distancia de correlación de Pearson y el método de encadenamiento promedio. Este análisis se realizó con el paquete estadístico INFOSTAT (2012). Este análisis, con un criterio de corte de 0.55, mostró la formación de tres grupos definidos: Las variables precipitación anual, precipitación del mes más húmedo y precipitación del trimestre más frío forman un grupo. La precipitación del mes más seco, precipitación estacional, precipitación del trimestre más seco y precipitación del trimestre más frío forma el segundo grupo. Las variables restantes formó el tercer grupo. Para evitar efectos de colinealidad se utilizó una variable de cada grupo como predictoras en los análisis de distribución actual y futura.

Las capas bioclimáticas de WorldClim descargadas estaban en formato ASCII grid, por lo que tuvieron que ser transformadas a ráster a través del programa ARCMAP 10, con un tamaño de píxel de 1 Km. Estas capas traen información para todo el mundo, por lo que se les aplicó un

proceso de extracción de máscara en el ARCMAP 10 para cortarlos al tamaño del área de estudio propuesta. Finalmente cada capa ráster de las variables climáticas fueron muestreadas con las coordenadas XY de cada especie para obtener el fichero correspondiente a los valores de cada una de las variables.

Se construyó un ráster de puntos de toda el área de estudio para extraer los datos actuales y futuros de cada uno de los escenarios del 2020 y 2080, como insumo para la modelación de la distribución actual y potencial. Este ráster y la extracción de los valores a cada una de las variables se realizaron en el programa ARCMAP 10

2.5 Modelación de la distribución actual y potencial

Para la modelación de la distribución actual y potencial se emplearon Modelos Aditivos Generalizados Vectoriales (VGAM, por sus siglas en inglés, Vector Generalized Additive Modeling). Estos son modelos tipo regresión, en los que una variable respuesta se modela con un conjunto de variables explicativas (McCullagh and Nelder, 1989). La ventaja de estos modelos es la flexibilidad para modelar las relaciones entre la variable respuesta y las predictoras, ya que no necesita una estructura paramétrica de los datos (Hastie and Tibshirani, 1990).) Para este estudio la abundancia fue la variable respuesta y las variables predictoras fueron: Oscilación anual de la temperatura (°C), Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C), Precipitación anual (mm) y Precipitación del periodo más seco (mm). La modelación se realizó en el intérprete de R, del paquete estadístico INFOSTAT, 2012.

Se empleó esta técnica porque no requiere de los supuestos de la estadística paramétrica. Los modelos VGAM son parte de los modelos GAM que son una extensión de los modelos lineales generalizados (GLM por sus siglas en inglés, Generalized Linear Models), pero permiten que las funciones lineales de las variables predictoras sean reemplazados por funciones de suavizamiento (Hastie y Tibshirani 1986).

La construcción de los modelos se hizo con un procedimiento por pasos hacia adelante, el cual consiste en incluir primero todas las variables explicativas, se corre el modelo y se van excluyendo las variables potencialmente menos explicativas y se continúa con el proceso hasta que todas las variables que quedan en el modelo son significativas.

Para la modelación de la abundancia de las especies *Ardisia fimbriifera*, *Carapa guianensis*, *Elaeoluma glabrescens*, *Garcinia magnifolia*, *Mabea occidentalis*, *Minuartia guianensis*, *Otoba novogranatensis*, *Protium ravenii* y *Tovomita weddeliana*, se consideró para controlar el efecto e sobredispersión de los datos, que las variable respuesta se ajustara a una distribución poissonff y se emplea una función vínculo de tipo response. Para el *Drymis granadensis* se consideró la variable respuesta de tipo Quasipoissonff, para el *Quercus bumelioides* se consideró la variable de tipo negbinomial, ambas especies emplearon una función vinculo de tipo response.

En este trabajo se utilizó el suavizador tipo spline (s) que permite estimar funciones no paramétricas (Yee y Wild, 1996). El procedimiento de la modelación con VGAM contempló el valor del ajuste del modelo (r^2 ajustado) y una prueba de bondad de ajuste del modelo a través de una prueba de razón de verosimilitud (*likelihood ratio test*), en la cual se compara un modelo nulo sin efecto de variables versus el modelo con las variables explicativas, cuanto más cercano a cero es el valor de la prueba se rechaza la hipótesis de que el modelo nulo tiene mejor ajuste que el modelo con variables explicativas.

Los datos de la modelación actual y futura realizados, fueron exportados en formato zape file, usando la función **writeSpatialShape**, para poder ser visualizados en ARCMAP 10. Esta capa fue convertida a ráster y trabajada en ARCMAP 10 para la generación de los mapas actuales y futuros de la distribución de las 11 especies modeladas.

3 RESULTADOS

3.1 Variables climáticas

El ajuste de los modelos para las especies *Ardisia fimbriifera*, *Carapa guianensis*, *Elaeoluma glabrescens*, *Garcinia magnifolia*, *Tovomita weddeliana*, *Mabea occidentalis*, *Minquartia guianensis*, *Otoba novogranatensis* y *Protium ravenii*, incluyeron dos variables explicativas - la Oscilación anual de la temperatura (°C) y la precipitación anual (mm). Para el *Drymis granadensis* y el *Quercus bumelioides*, de igual manera se ajustó el modelo con dos variables explicativas, la precipitación anual (mm) como una variable en ambas especies y la temperatura promedio del trimestre más frío (°C) para la primera especie y la precipitación del periodo más seco (mm) para la segunda. Las variables ambientales presentan una variación con respecto a los valores actuales y de los modelos climáticos para los años 2020 y 2080 (Anexo 2).

La oscilación anual de temperatura tiene una media actual de 11.49 °C, y un rango que va de los 10 °C hasta los 12.70°C, esta variable no presenta grandes variaciones con respecto a los modelos para los años 2020 y 2080. Seis de los escenarios se mantienen entre los rangos actuales, y con una media bastante pareja. Solo uno de los modelos si muestra una variación de 2°C entre el valor actual con respecto al año 2080 (Anexo 2, Figura 14). La temperatura promedio del trimestre más frío, tiene una media actual de 18.05 °C, para el año 2020 presenta un incremento de 1°C hasta 1.8°C, y para el 2080 un incremento de cerca de 3°C (Anexo 2, Figura 14).

La precipitación anual tiene una media actual de 3505 mm, para el 2020 seis de los modelos presentan valores inferiores a la media actual, a excepción del modelo alemán que prevé un aumento de 100 mm. Para el año 2080 la tendencia continua hacia tener una menor precipitación anual, llegando a valores de 1525 mm por año, a excepción del mismo modelo para el año 2020, aunque para este periodo presenta un aumento de 600 mm. (Anexo 2, Figura 14). La precipitación del periodo más seco tiene una media actual de 123 mm, presentando disminución para el 2020 y 2080, para cada modelo.

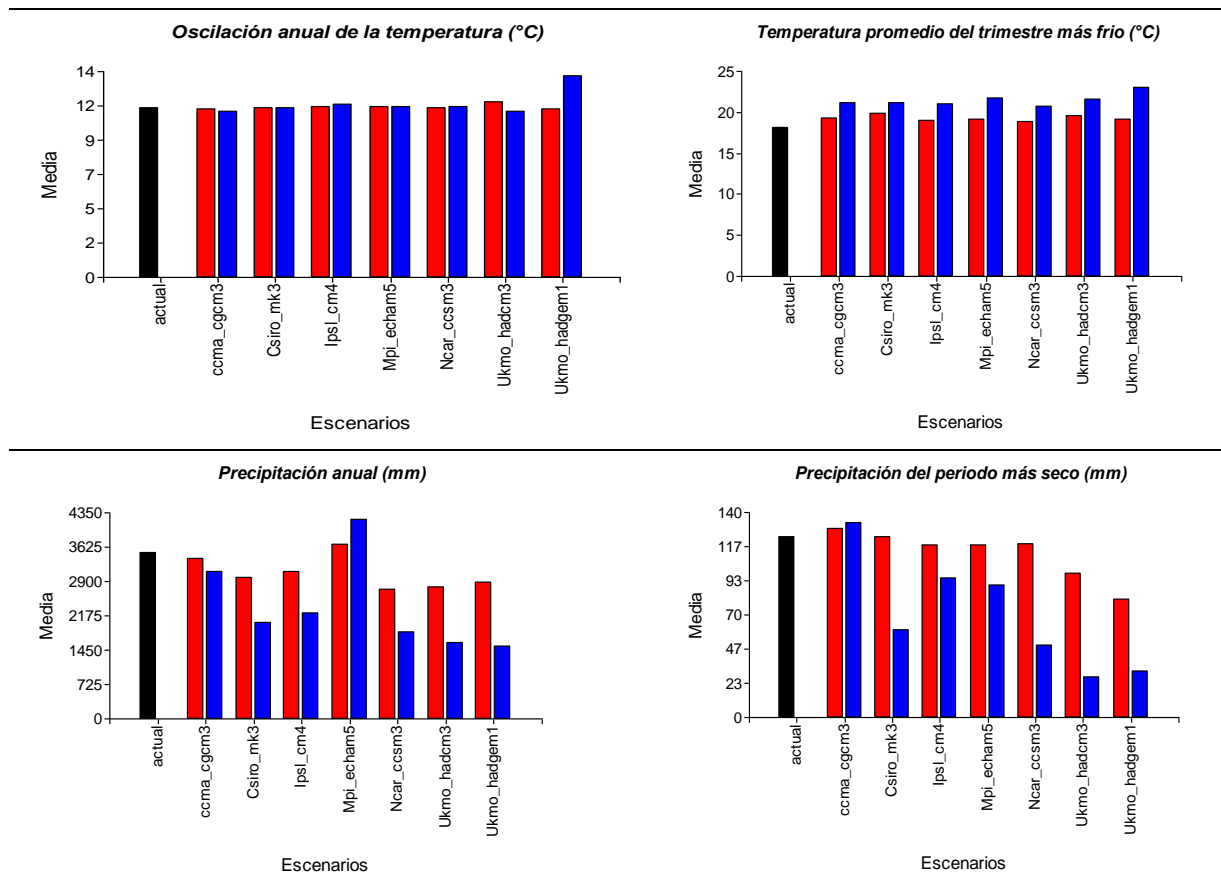


Figura 11. Medias de los valores para cada uno de los modelos futuros y promedio actual de las variables incluidas en las modelaciones de distribución de las especies. Las barras negras corresponden a los valores actuales, las barras rojas a los valores de los escenarios de 2020 y las barras azules corresponden a los valores de los escenarios 2080.

3.2 Modelación de la distribución actual y potencial

En términos generales, todos los modelos tuvieron un buen ajuste, con valores de r^2 superiores a 0.60, siendo el modelo para *Protium ravenii* el de mayor ajuste, y *Drymis granadensis* la especie con menor ajuste de modelo (Figura 15). La prueba de razón de verosimilitud para comparar la eficiencia de los modelos, mostró valores cercanos a 0, lo que indica una buena bondad de ajuste de los modelos (Anexo 1).

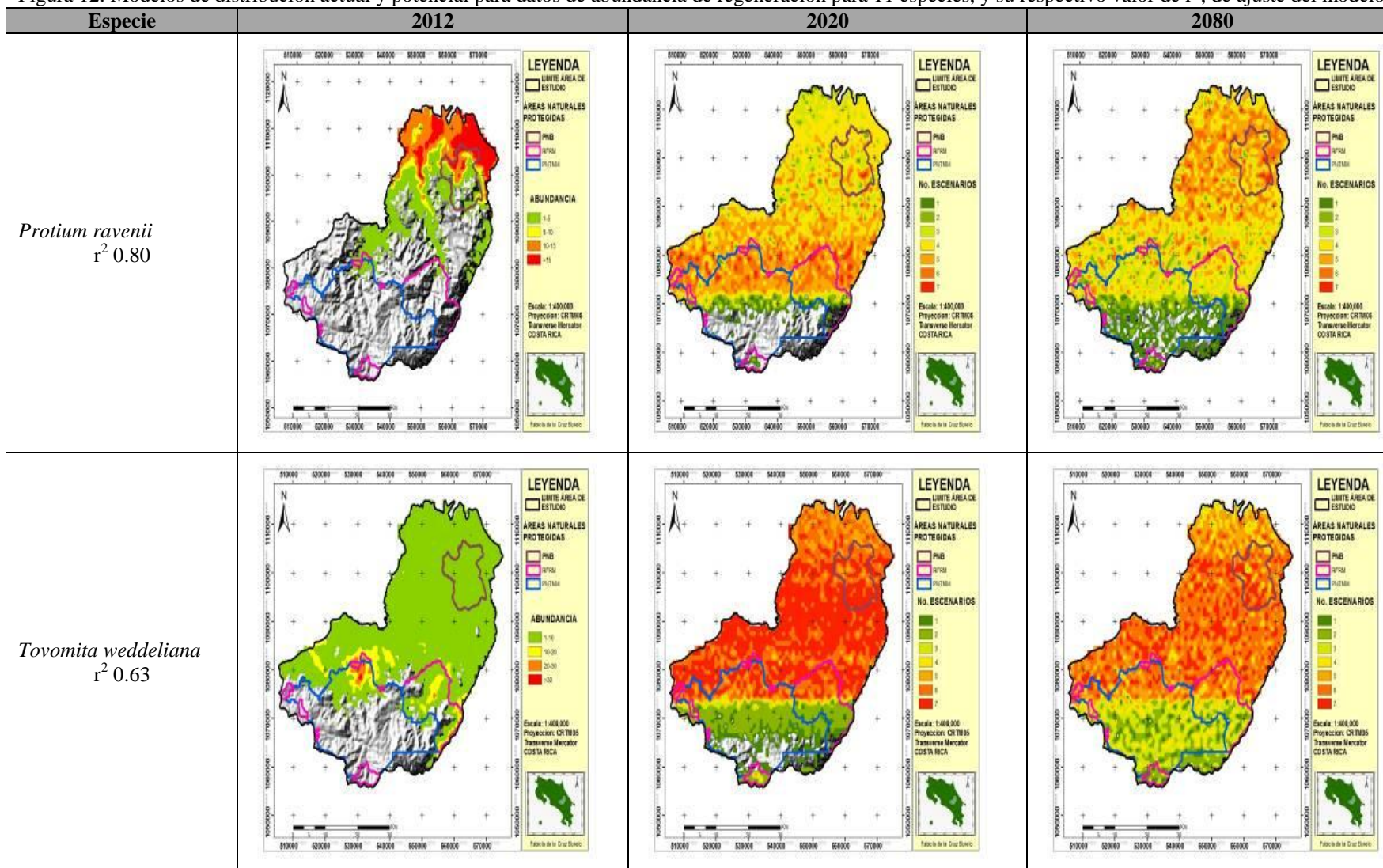
En cuanto a los resultados de la modelación encontramos que, las especies con un rango de distribución restringido en altitudes bajas (*Protium ravenii*, *Ardisia fimbrillifera*, *Minqartia guianensis*, *Mabea occidentalis*, *Garcinia magnifolia*, *Elaeoluma glabrescens* y *Carapa guianensis*), se distribuyen potencialmente entre los 100 hasta los 1000 msnm, presentando las mayores abundancias en regeneración en altitudes hasta los 500 msnm (Fig.

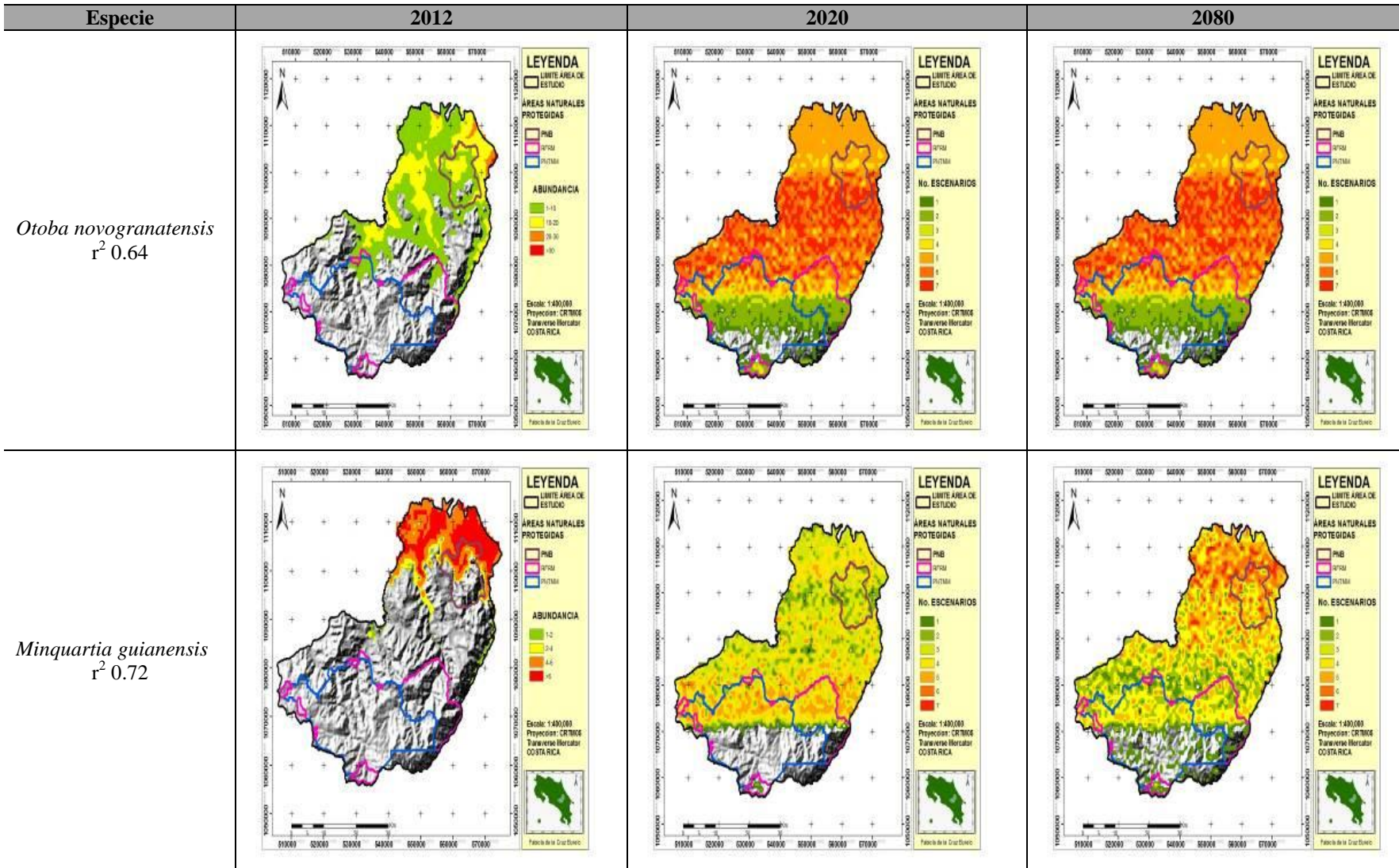
15). Estas especies bajo escenarios de cambio climático, aumentarán sus áreas de distribución potencial en un 50% en la zona de estudio. Para el año 2020, potencialmente hasta los 2000 msnm, existirán condiciones climáticas idóneas para su establecimiento y para el año 2080 presentaran condiciones climáticas favorables hasta los 3000 msnm para algunas especies (Figura 15). Sin embargo algunos de los escenarios como el Mpi_echam5, Ncar_ccsm3 y Ukmo_hadcm3 proyectan para el año 2020 y 2080 que habrá una contracción de su distribución, no presentado condiciones idóneas climáticas para su establecimiento en altitudes menores a los 600 msnm (Anexo 3).

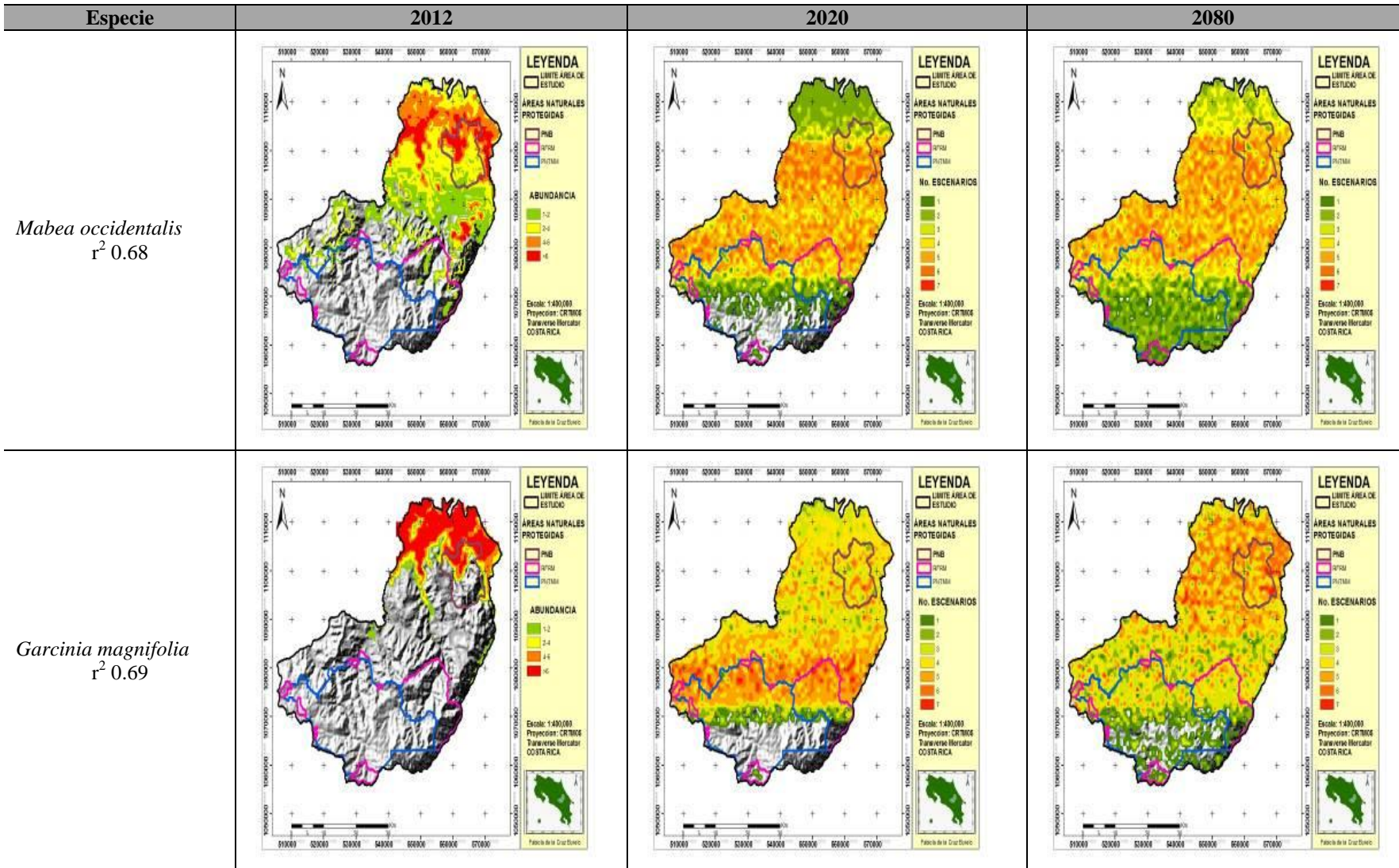
Las especies que presentan un rango de distribución más amplio (como *Tovomita weddeliana* y *Otoba novogranatensis*), distribuidas potencialmente entre los 100 hasta los 1500 msnm, bajo escenarios de cambio climático para el año 2020, ampliarán potencialmente su distribución hacia altitudes cercanas a los 2300 msnm, sin embargo su área de ocupación no aumentará puesto que la mayoría de los escenarios presentan una contracción de sus áreas de distribución en las parte baja del gradiente, no presentando condiciones climáticas favorables por debajo de los 400 msnm (Figura 15). Para los escenarios de distribución a 2080 el área potencialmente idónea para el establecimiento de la especie se aumenta hasta altitudes de 3000 msnm a excepción de la *Otoba novogranatensis*, que en la parte más alta del gradiente no presenta las condiciones favorables, para 2080 el área potencialmente ocupada por estas especies disminuye (anexo 2).

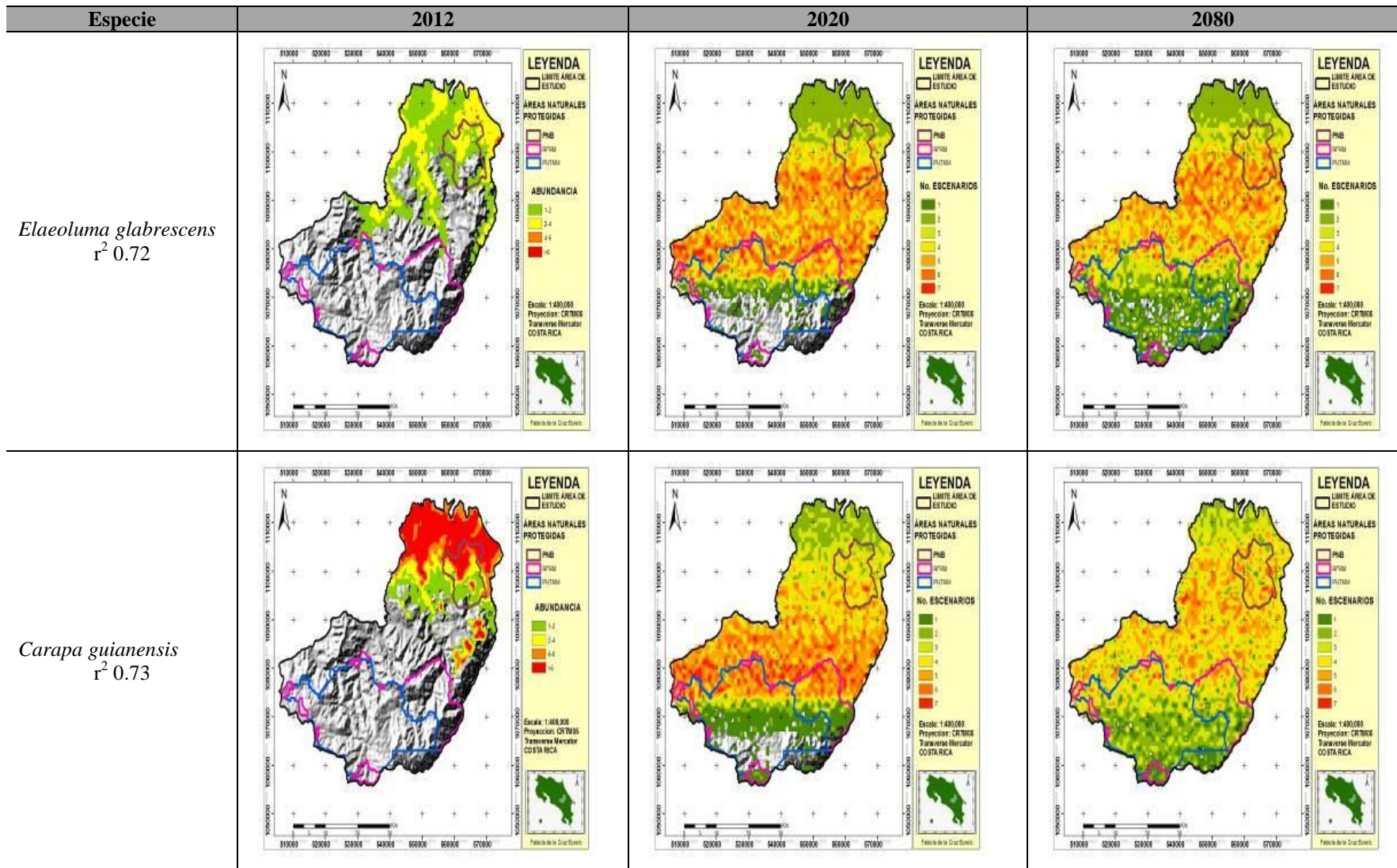
El *Drymis granadensis* y *Quercus bumelioides*, ambas especies pertenecientes a la parte alta del gradiente se distribuyen potencialmente desde los 3000 msnm hasta los 1500 msnm aproximadamente, teniendo las mejores condiciones climáticas para su establecimiento en altitudes superiores a los 2200 msnm (Figura 15). Bajo escenarios de cambio climático estas especies muestran patrones diferentes de respuesta a estos escenarios. Mientras que *Drymis granadensis*, tomando en cuenta que el ajuste del modelo es el más bajo de todos - aumenta su área potencial de distribución a todo el gradiente altitudinal, *Quercus bumelioides* se restringe solo a elevaciones mayores a los 2500 msnm y disminuye su área de ocupación en un 80% con respecto a la distribución potencial actual.

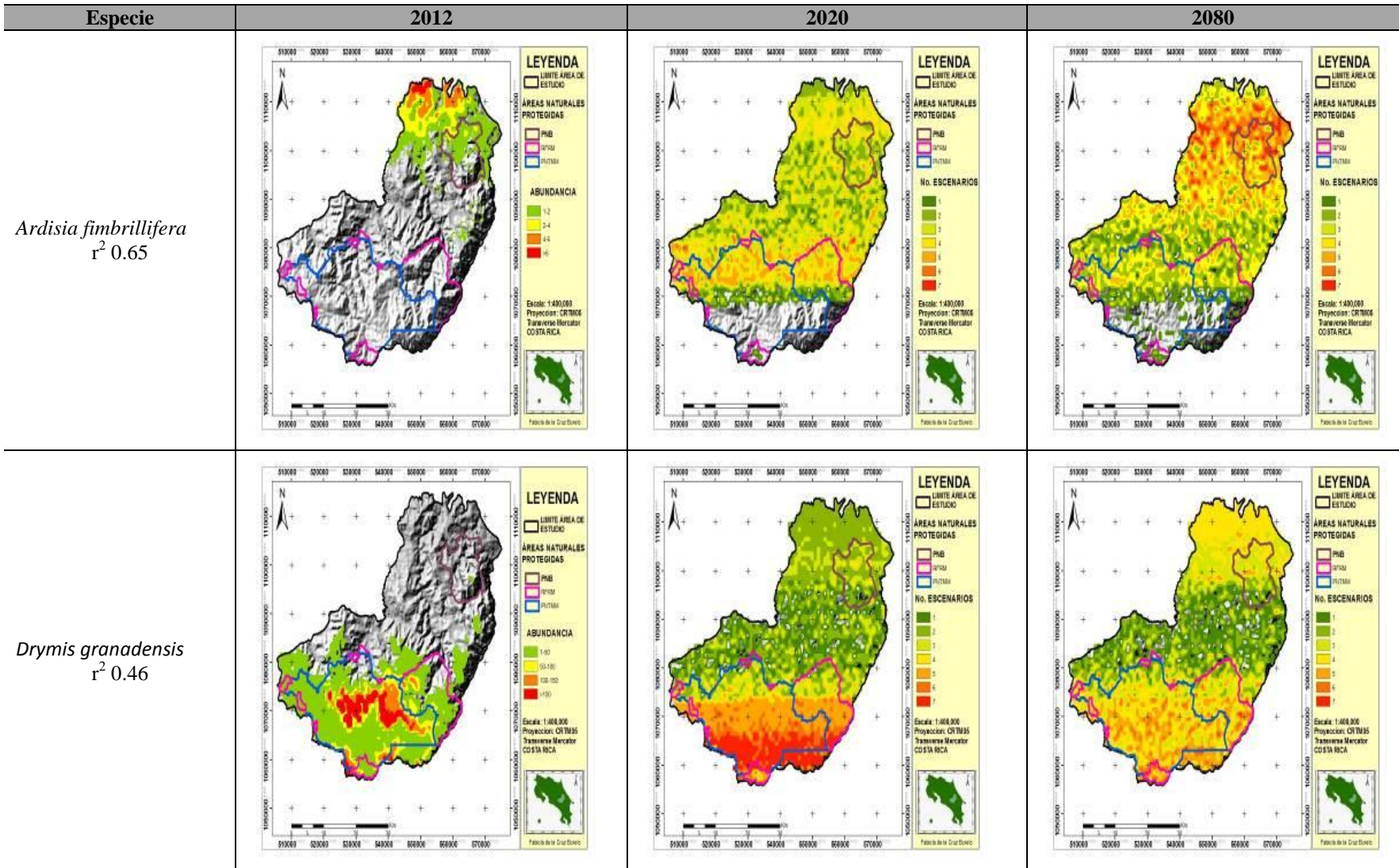
Figura 12. Modelos de distribución actual y potencial para datos de abundancia de regeneración para 11 especies, y su respectivo valor de r^2 , de ajuste del modelo.

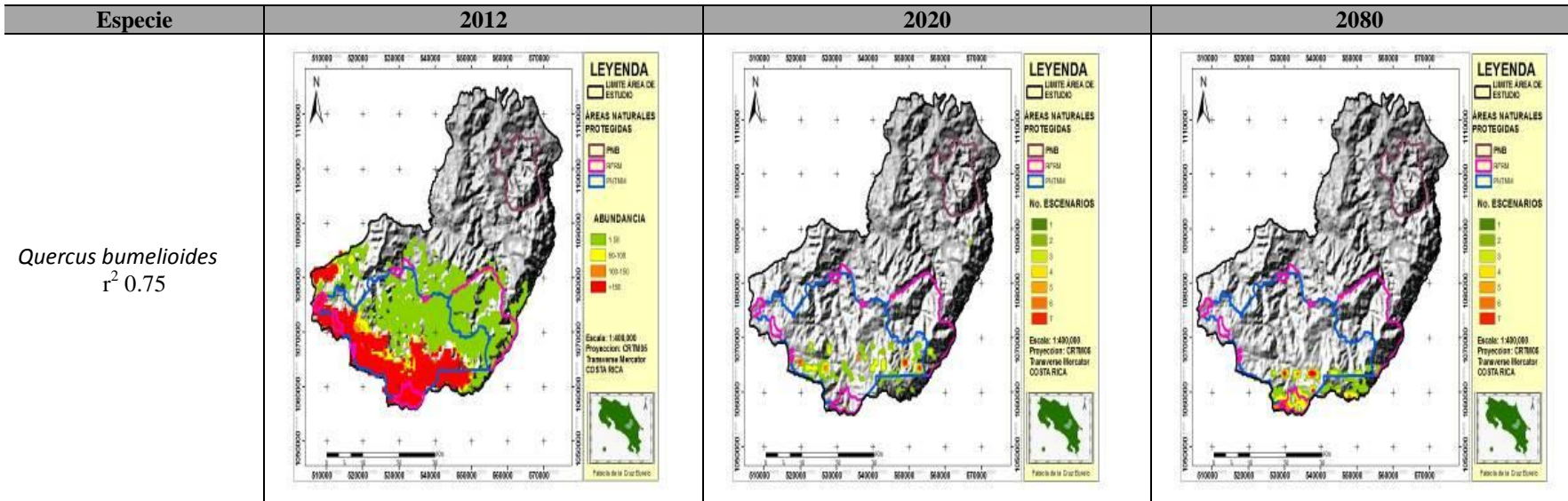












En un ejercicio de contrastar los resultados de cada uno de los escenarios para 2020 y 2080 entre sí, se hizo una suma de ráster para ver el porcentaje de solapamiento entre predicción de escenarios, encontrando que la predicción de distribución es muy variables entre escenarios, en donde el porcentaje de coincidencia de los siete escenarios es muy bajo (Anexo 4). Estos resultados confirman que la distribución a lo largo del gradiente altitudinal de las especies modeladas, muestra cambios en cuanto al área potencial de distribución actual, con respecto a los años 2020 y 2080 (Cuadro 14).

Cuadro 14. Área de distribución potencial predicha por los modelos para la actualidad y para los años 2020 y 2080, para estos años se tomó como área de distribución los pixeles donde los 7 escenarios de MGC predecían la presencia de la especie para cada año modelado.

Especies	hectáreas		
	2012	2020	2080
<i>Ardisia fimbrillifera</i>	68,900	100	0
<i>Carapa guianensis</i>	91,900	10,000	1,500
<i>Drymis granadensis</i>	98,100	20,100	700
<i>Elaeoluma glabrescens</i>	66,200	8,400	4,300
<i>Garcinia magnifolia</i>	41,500	3,800	3,200
<i>Mabea occidentalis</i>	120,900	22,100	17,800
<i>Minquartia guianensis</i>	46,200	100	0
<i>Otoba novogranatensis</i>	101,800	37,900	19,700
<i>Protium ravenii</i>	59,800	5,100	2,800
<i>Quercus bumelioides</i>	92,200	2,200	4,100
<i>Tovomita weddeliana</i>	163,700	89,500	37,300

4 DISCUSIÓN

La fiabilidad y estabilidad de los modelos de distribución de las especies requiere de muchos factores, uno de ellos es el tamaño de la muestra que influye de mayor manera en la precisión y estabilidad del modelo, como se ha mencionado en otros trabajos de modelado (Wisiz et al., 2008). No existe una regla general del número mínimo de datos para que los modelos funcionen correctamente, ya que muchos trabajos discrepan en cuanto al número de presencias para generar los modelos (Hernandez et al., 2006; Pearson et al., 2007, Guisan et al, 2007), los cuáles obtienen resultados variables de resultados del modelo aun usando el mismo método. Para esta investigación, el ajuste del modelo varía en función de muchos factores, entre ellos las variables independientes, el tamaño del área de estudio, la ecología de la especie (distribución amplia o restringida), por lo que no es posible proponer un número mínimo de tamaño de muestra, para tener modelos confiables. Otro factor que se debe tomar en cuenta en la modelación de las especies, es que debe realizarse a partir de variables ambientales

apropiadas, que tengan un efecto sobre la distribución de las especies (Guisan y Zimmermann 2000). Si no se elige las variables apropiadas el modelo se pueden presentar sesgos en la predicción de los modelos, causado ya sea por el desconocimiento de la biología de la especie o por una mala elección de variables. Para el caso de las plantas, la distribución ha sido explicada principalmente por factores climáticos y edáficos (Clark 2003, Holdrige, 1987). En este estudio se utilizaron las variables bioclimáticas de WorldClim, derivadas de temperatura y precipitación (Hijmans et al. 2005). La incertidumbre asociada a las modelaciones de cambio climático, ha sido un tema central cuando se aplica este enfoque y se pretende generar conclusiones para incidir en la toma de decisiones (Seppälä et ál. 2009). Para esta investigación la incertidumbre estuvo asociada a 7 escenarios de cambio climático provenientes del IPCC, ya que es un método válido para analizar cambios potenciales en la vegetación (Klausmeyer y Shaw 2009).

Los resultados del trabajo evidencian un cambio en la distribución de la regeneración de las especies, estos cambios son tanto en pérdida como en ganancia de superficie potencial para el establecimiento a futuro de las especies, lo que depende mucho de la ecología, capacidad de dispersión y adaptación de las especies a las nuevas condiciones (Peterson et al, 2001). La distribución de las especies está asociada a condiciones ecológicas donde la especie se desarrolla, denominada como amplitud ecológica de la especie que es la que permite evaluar la ocurrencia de la especie con respecto a factores ambientales, ya que cada especie tiene su propia amplitud ecológica y diferente potencial de crecer dentro de un limitado rango de condiciones ecológicas. Las diferencias en pérdida o ganancia en áreas potenciales de distribución de las especies modeladas, está relacionada al rango de tolerancia de cada una de las especies a los factores climáticos, en donde más allá de los límites críticos, las especies pueden no adaptarse y extinguirse localmente o reducir sus poblaciones, ya que se encuentran bajo condiciones de estrés fisiológicos que los hace vulnerables a otros competidores, por la que no alcanzan la distribución potencial en el campo (Cox y Moore, 1994).

Las nueve especies modeladas de la parte baja del gradiente: *Ardisia fimbriifera*, *Carapa guianensis*, *Elaeoluma glabrescens*, *Garcinia magnifolia*, *Mabea occidentalis*, *Minuartia guianensis*, *Otoba novogranatensis*, *Protium ravenii* y *Tovomita weddeliana*, en la modelación de su distribución potencial, los resultados coinciden en que tendrán un aumento

del 90% de las áreas climáticas potenciales, en las cuales podrían establecerse. Esto se debe a que cambian las condiciones ambientales en los escenarios climáticos, en donde zonas elevadas altitudinalmente presentan condiciones más adecuadas para las especies de zonas bajas adaptadas a temperaturas altas, y estas pueden en teoría desplazarse altitudinalmente. Se ha documentado que el cambio climático modificara espacialmente las áreas con condiciones adecuadas para el desarrollo de muchas especies vegetales (IPCC, 2002), ante este cambio Parmesan (2005) menciona que las especies tendrán tres alternativas: adaptarse, desaparecer o moverse latitudinalmente o altitudinalmente. Ante este desplazamiento, la migración de las especies será principalmente promovida por la dispersión, lo cual no es un mecanismo que pueda tener la misma rapidez que el cambio climático, por lo que se debe pensar en respuestas de adaptación in situ o desapariciones de especies por su baja capacidad migratoria (Parmesan, 2005). Hay un punto importante a considerar para estas especies, por lo menos tres de los siete escenarios predicen que aumentarán su rango de distribución hacia zonas de mayor elevación, pero de igual manera predicen una desaparición de las partes bajas donde actualmente se encuentran. Esto tiene que ver con lo propuesto por Calmell et ál (2008), en donde hace referencia a un desgaste biótico de las zonas bajas, donde predice una disminución de la riqueza para las partes bajas por el desplazamiento de las especies hacia zonas más elevadas. Ante las variaciones de cambio climático entonces se prevé una pérdida de especies, pero a su vez el reclutamiento de nuevas especies, sin embargo para estas especies de zonas bajas, este recambio no podría darse, debido al desgaste biótico en donde no habrá ecosistemas cercanos de los cuáles se recluten las especies para sustituir a las que ascienden (Colwell et ál. 2008).

La única especie modelada que presenta disminución de sus áreas potenciales de distribución para 2020 y 2080 es el *Quercus bumelioides*, especie característica de climas templados y partes altas de la montaña. El área potencial de distribución de esta especie muestra reducciones críticas de cerca del 92% de su área potencial de distribución actual con respecto a futuro. Lo que está indicando que esta especie presentará posiblemente riesgos de extinciones locales. Estos resultados son congruentes con lo reportado en estudios para los bosques templados en donde indican que se pueden disminuir la cobertura de estos bosques por efecto de cambios en el clima (Foster, 2001). De igual manera coincide con modelos de cambio climático en Europa, en donde indican una contracción y desplazamiento en elevación de las especies del genero *Quercus*, debido a su estrecha tolerancia climática (Koca et al,

2006). La contracción en sus área de distribución y una posible extinción local para las especies de las partes altas de la montaña, ha sido descrito en estudios anteriores como el de Colwell et ál (2008), en donde mencionan que las especies de la parte superior de los gradientes altitudinales se prevé que se contraiga o se enfrenten a extinciones locales. Las implicaciones de estos cambios, influirá en la composición y funcionamiento de las comunidades templadas (Foster, 2001).

Finalmente, esta modelación es una herramienta de predicción, que está modelando solo los nichos ecológicos fundamentales de las especies, por lo que falta analizar otras dimensiones ecológicas (interacciones entre especies, depredación) o antrópicas (cambio de uso de suelo), que incidan en las respuestas de las especies ante cambios climáticos y que no encuentren rutas de migración hacia zonas altas. Por lo que los resultados presentados se deben sumir con reserva, más como una herramienta predictiva, que permita ser punto de partida para visualizar estrategias y medidas de conservación, para contrarrestar los efectos del cambio climático, sobre la diversidad del gradiente. Por lo que la toma de decisiones para la adaptación al cambio climático, debería dirigirse hacia en especies en particular, de acuerdo a su respuesta a los cambios y las prácticas de aprovechamiento a las que están siendo sometidas.

5 CONCLUSIONES

- Las especies con distribuciones potenciales actuales hasta los 1000 msnm (*Protium ravenii*, *Ardisia fimbriifera*, *Minuartia guianensis*, *Mabea occidentalis*, *Garcinia magnifolia*, *Elaeoluma glabrescens* y *Carapa guianensis*), un rango de distribución que puede considerarse estrecho, bajo escenarios de cambio climático para el 2020 y 2080, potencialmente tendrán condiciones climáticas adecuadas para su regeneración hasta los 3000 msnm.
- Especies con un rango de distribución amplio como *Tovomita weddeliana* y *Otoba novogranatensis*, bajo escenarios de cambio climático, presentan zonas climáticas potenciales hasta altitudes de 3000 msnm. Sin embargo tenderán a contraer su área potencial de distribución en las partes bajas del gradiente.

- Para *Quercus bumelioides*, una especie de la parte alta del gradiente, los modelos predicen que contraerá drásticamente su área potencial de distribución, con un riesgo de extinciones locales de la misma. Esto se debe a que el cambio climático traerá nuevas condiciones ambientales en el área de distribución actual, que están por arriba del rango de tolerancia de las condiciones climáticas de la especie.
- La predicción de zonas climáticas potenciales de distribución para cada una de las especies, es variable de acuerdo al escenario con el que se modele. La coincidencia de áreas climáticas potenciales de distribución es baja para las especies modeladas. Esto se presenta por la dispersión entre modelos, que está asociado a la incertidumbre de los mismos.

6 RECOMENDACIONES

- * Para especies de baja abundancia y presencia en las parcelas de muestreo, se recomienda tomar datos de presencia de regeneración en el área de estudio, con la finalidad de aplicar técnicas de modelación que usen datos de presencia, para poder modelar la distribución de estas especies.
- * Ampliar las parcelas de muestreo en la franja de 600-1000 msnm, 1200-1600 msnm, para tener un mayor registro de las especies, de modo que permita, tener mayores datos para modelar las especies que presentan una menor abundancia a lo largo del gradiente.
- * Para tener mayor confiabilidad de la predicción del escenario actual de las especies modeladas, se deberían realizar algunos puntos de muestreo en áreas de predicción donde no se tengan datos, para probar la predicción de la modelación.
- * Realizar estudios sobre dispersión de las especies, para conocer si las especies tendrán la capacidad de migrar hacia las nuevas áreas potenciales de distribución o si el cambio será mucho más rápido que su capacidad de migración.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Anadón, J.D; Giménez, A; Ballestar, R. 2010. Linking local ecological knowledge and habitat modeling to predict absolute species abundance at large scales. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1443-1454.
- Arana, A; Campos, J. J; Villalobos, R; Días A. 2009. Cambios en el uso de la tierra en el área colindante al Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte, caracterización de sus posibles causas. Serie Técnica (Informe Técnico 380). CATIE. 43 p.
- Bhattarai, R. K; Vetaas, O. R. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east, Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 12:327-340.
- Benito de Pando, B; Peñas de Giles, J. 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus*. 7: 100-119.
- Bennet, A. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Trad. JM Blanch. San José, CR, UICN. 276 p.
- Berner, P. 1992. Effects of slope on the dynamics of a tropical montane oak-bamboo forest in Costa Rica. Ph.D. dissertation. Gainesville, US, University of Florida.
- Blaser, J; Camacho, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus spp.*) del piso montano en Costa Rica Turrialba, CR, CATIE. 68 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no 185).
- Clark, D., B. 2003. Los factores edáficos en la distribución de las plantas. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Guariguata MR; Gustavo HK. Comps. 1 ed. p. 45-54.

- Colwell, R.K; Brehm, G; Cardelús, C.L; Gilman, A.C. y Longino, J.T. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322: 258 – 261.
- Cox, B. Moore, D. 1994. *Biogeography, an ecological and evolutionary approach*. Blackwell scientific Publications, Oxford. London.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. 2012. InfoStat versión 2010. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Echography* 29: 129-151.
- Felicísimo, A.M; Gómez, A; Muñoz, J. 2005. Potential distribution of forest species in dehesas of Extremadura (Spain). *Sustainability of Agrosilvopastoral Systems Dehesa, Montados*. 231-246.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55:73–106
- Guariguata, M.R; Cornelius, J.P; Locatelli, B; Forner, C; Sánchez-Azofeifa, G.A. 2008 Mitigation needs adaptation: tropical forestry and climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 13: 793–808.
- Guisan, A; Lehmann, A; Ferrier, S; Austin, M; Overton, J.Mc.C; Aspinall, R; Hastie, T. 2006. Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43: 386-392.

- Guisan, A; Zimmermann, NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model*, (135): 147–186.
- Guisan, A; Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, (8): 993–1009.
- Guisan, A., Harrell, F.E. 2000. Ordinal Response Regression Models in Ecology. *Journal of Vegetation Science* 11: 617-626.
- Guisan, A., Theurillat, J.-P., Kienast, F. 1998. Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science* 9: 65-74.
- Guisan A, Graham CH, Elith J, Huettmann F and the NCEAS Species Distribution Modeling Group. 2007. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Divers. Distrib.* 13: 332-340.
- Hastie, T, Tibshirani, R. J. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman Hall, London.
- Hastie, T, Tibshirani, R. J. 1986. Generalized additive Models. *Statistical Science*, 1(3): 297-310.
- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- Hijmans, R. J; Cameron S. E; Parra J. L; Jones P.G; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965-1978.
- Holdridge, L. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, CR. IICA. 216 p.

- IPCC (Intergovernmental panel of Climate Change). 2007. Climate Change 2001: the Scientific basis. Third Assessment Report of Working Group I. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (Eds.)). Cambridge University Press, New York, USA. 996p.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica, CR). 2008. Atlas digital de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica, Cartago, CR.
- Klausmeyer, K y Shaw, R. 2009. Climate Change, Habitat Loss, Protected Areas and the Climate Adaptation Potential of Species in Mediterranean Ecosystems Worldwide. PLoS ONE 4(7): 63-92
- Koca, D., Smith, B., and Sykes, M. T.: Modeling regional climate change effects on potential natural ecosystems in Sweden, *Clim. Change*, 78, 381–406.
- Locatelli, B; Kanninen, M; Brockhaus, M; Pierce, C. C.J; Murdiyarsa, D; Santoso, H. 2009. Ante un futuro incierto: cómo se pueden adaptar los bosques y las comunidades al cambio climático. *Perspectivas forestales No. CIFOR. Indonesia*. 92p.
- McCullagh, P, Nelder, J. A. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman Hall/CRC, London.
- Manel, S., Williams, H.C. & Ormerod, S.J. 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account prevalence. *Journal of Applied Ecology* 38: 921-931.
- Mateo, R. G; Felicísimo, A. M; Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*. 94:217-240.

- Montañez, R.; Escudero, C. Duque, A J. 2010. Patrones de distribución espacial de especies arbóreas en bosques de alta montaña, del Departamento de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía. Medellín, Colombia.* 63 (2): 5629-5638 p.
- Noss, R.F. 2001 Beyond Kyoto: forest management in a time of rapid climate change. *Conservation Biology* 15(3): 578–590.
- Parmesan C. & Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature.* 421: 37-42.
- Parmesan, C. 2005. Biotic Response: Range and Abundance Changes. In Lovejoy, TE; Hannah, L. eds. *Climate Change and Biodiversity.* Michigan, USA, Yale University Press. P 41-55
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J. Biogeo.* 34: 102-117.
- Peterson, T. C., C. Folland, G. Gruza, W. Hogg, A. Mokssit, N. Plummer. 2001. Report of the activities of the Working Group on Climate Change Detection and related rapporteurs, World Meteorol. Organ. Tech. Doc. 1071, 143 pp., Comm. for Climatology, World Meteorology. Organ, Geneva.
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C. & Pounds J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature.* 421: 57-60.
- Sillero, N; Barbosa, M.A; Martínez-Freiría, F; Real, R. 2012. Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro. *Boletín de Asociación Herpetológica de España.* 21: 1-24.

- Seppälä, R (ed); Buck, A (ed) y Katila, P. 2009. Policy brief: making forests fit for climate change: a global view of climate-change impacts on forests and people and options for adaptation. Ministry for foreign affairs of Finland. Helsinki, Finlandia. 39 p.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación). 2011. Información general “Parque Nacional Barbilla” (en línea). San José, CR. Consultado 18 dic 2011. Disponible en: http://www.sinac.go.cr/aclac_barbilla_general.php
- Thuiller, W, Lavorel, S, Araujo, M. B, Sykes, M. T, Prentice, C. I. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. PNAS. 102 (23): 8245-8250.
- Venegas, G; Camacho, M. 2001. Efecto de un tratamiento silvicultural sobre la dinámica de un bosque secundario montano en Villa Mills, Costa Rica. Turrialba, CR, CATIE. 22 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 322).
- Whiteman, C. D. 2000. Mountain meteorology. Fundamental and applications. Oxford University Press. Nueva York. 357 p.
- Wisn MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A, NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. Divers. Distrib. 14: 763-773.
- Yee, T. W, Wild, C. J. 1996. Vector generalized additive models. Journal of the Royal Statistical Society, Series B, Methodological, 58: 481–493.

ANEXOS

Anexo 1: Resultados de las pruebas de bondad de ajuste del modelo.

Especies	R ²		Razón de verisimilitud
	Modelo final	Modelo nulo	
TOVOWE	0.63	0.53	0.001
PROTRA	0.80	0.75	0.001
OTOBNO	0.64	0.52	0.0001
MINQGU	0.72	0.56	0.001
ELA EGL	0.72	0.62	0.0001
GARCMG	0.69	0.45	0.0001
ARDIFI	0.65	0.48	0.001
MABEOC	0.68	0.49	0.001
CARAGU	0.73	0.52	0.001
DRIMGR	0.46	0.35	0.001
QUERBU	0.75	0.56	0.0001

Anexo 2: Medidas resumen de las cuatro variables incluidas en la modelación de la distribución actual y futura de las especies. Las medidas resumen están por escenario de emisión.

a) Medidas resumen de las variables actuales

Variable	Actual		
	Media	DV	Rango
Oscilación anual de la temperatura (°C)	11.49	0.71	10.0-12.70
Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)	18.05	4.19	5.70-25.20
Precipitación anual (mm)	3505.45	916.90	1955-6303
Precipitación del periodo más seco (mm)	123.24	56.06	23-281

b) Medidas resumen de las variables futuras

Variable	Escenario	2020			2080		
		Media	DV*	Rango	Media	DV*	Rango
Oscilación anual de la temperatura (°C)	ccma_cgcm3	11.41	0.74	9.80-12.70	11.23	0.69	9.80-12.5
	Csiro_mk3	11.53	0.79	9.80-12.90	11.48	0.81	9.80-12.8
	Ipsl_cm4	11.58	0.78	10-12.90	11.73	0.73	10.20-13
	Mpi_echam5	11.56	0.79	9.80-12.90	11.57	0.83	9.80-12.9
	Ncar_ccsm3	11.48	0.77	9.90-12.8	11.58	0.58	10.30-12.8
	Ukmo_hadcm3	11.93	0.88	10-13.4	11.26	0.61	9.90-12.4
	Ukmo_hadgem1	11.39	0.72	9.80-12.6	13.65	0.89	11.80-15.1
Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)	ccma_cgcm3	19.23	4.17	6.90-26.30	21.07	4.20	8.70-28.20
	Csiro_mk3	19.86	4.19	6.60-26.10	21.07	4.20	8.70-28.20
	Ipsl_cm4	18.93	4.17	6.60-26.10	20.97	4.20	8.70-28.1
	Mpi_echam5	19.14	4.17	6.90-26.30	21.75	4.16	9.50-28.80

Variable	Escenario	2020			2080		
		Media	DV*	Rango	Media	DV*	Rango
	Ncar_ccsm3	18.84	4.18	6.50-26	20.63	4.22	8.30-27.8
	Ukmo_hadcm3	19.54	4.12	7.30-26.6	21.51	4.24	9.10-28.6
	Ukmo_hadgem1	19.08	4.18	6.80-26.2	23.05	4.04	11.0-30.0
Precipitación anual (mm)	ccma_cgcm3	3378.52	915.14	1811-6152	3099.91	913.59	1490-5818
	Csiro_mk3	2978.73	910.8	1419-5717	2030.21	883.32	795-4631
	Ipsl_cm4	3089.72	916.80	1572-5895	2223.12	919.14	736-5032
	Mpi_echam5	3685.80	918.93	2147-6506	4191.27	925.91	2726-7069
	Ncar_ccsm3	2732.88	909.29	1195-5482	1830.43	839.35	758-4480
	Ukmo_hadcm3	2767.02	907.96	1233-5471	1605.27	859.11	438-4107
	Ukmo_hadgem1	2877.22	911.72	1355-5647	1526.29	831.19	643-4100
Precipitación del periodo más seco (mm)	ccma_cgcm3	128.90	55.77	27-289	132.70	48.74	40-304
	Csiro_mk3	123.14	56.66	17-273	59.93	59.73	0-252
	Ipsl_cm4	117.80	55.63	18-274	95.01	55.79	0-257
	Mpi_echam5	117.24	55.84	13-268	89.85	54.60	0-239
	Ncar_ccsm3	118.48	51.50	23-282	48.81	65.35	0-281
	Ukmo_hadcm3	98.26	54.91	0-249	27.43	36.65	0-197
	Ukmo_hadgem1	80.61	53.41	0-240	31.72	35.33	0-182

*DV (Desviación estándar)

Anexo 3: Área de distribución potencial actual y futura en hectáreas a lo largo del gradiente altitudinal de las especies modeladas.

Los resultados se presentan por especie y por escenario de acuerdo al año de modelación.

Especie	Actual	ccma_cgcm3		Csiro_mk3		Ipsl_cm4		Mpi_echam5		Ncar_ccsm3		Ukmo_hadcm3		Ukmo_hadgem1	
		2020	2080	2020	2080	2020	2080	2020	2080	2020	2080	2020	2080	2020	2080
<i>Ardisia fimbriifera</i>	68,900	86,400	85,100	83,600	85,200	78,400	77,400	82,300	78,600	88,100	82,600	83,900	71,900	82,300	77,900
<i>Carapa guianensis</i>	91,900	163,100	91,500	90,100	90,600	91,600	88,400	92,500	90,000	90,800	97,200	92,700	147,700	161,900	158,600
<i>Drymis granadensis</i>	98,100	97,100	98,600	100,200	96,600	98,400	98,300	98,600	98,600	99,900	95,600	97,900	97,800	99,200	97,100
<i>Elaeoluma glabrescens</i>	66,200	105,900	105,300	105,000	105,700	106,700	102,600	107,100	106,200	104,300	102,000	104,800	96,900	106,900	99,900
<i>Garcinia magnifolia</i>	41,500	113,900	109,800	109,100	110,000	109,700	106,200	110,900	109,400	113,300	115,200	113,200	101,900	107,800	103,900
<i>Mabea occidentalis</i>	120,900	120,400	164,300	111,900	122,600	120,800	118,500	122,700	121,200	118,500	146,200	121,000	147,700	122,200	116,900
<i>Minuartia guianensis</i>	46,200	87,800	86,600	105,000	85,500	81,600	81,700	85,100	80,400	87,800	89,600	87,300	75,800	85,300	83,100
<i>Otoba novogranatensis</i>	101,800	145,500	143,500	142,000	144,600	144,100	142,900	143,700	144,000	142,800	116,100	143,900	130,300	143,500	143,800
<i>Protium ravenii</i>	59,800	117,600	114,100	113,700	116,400	114,700	111,100	115,600	113,300	117,400	117,100	117,700	108,700	113,100	110,600
<i>Quercus bumelioides</i>	92,200	21,200	22,600	19,500	19,500	18,500	19,400	14,400	15,200	15,200	9,500	14,200	15,000	15,900	14,900
<i>Tovomitia weddeliana</i>	163,700	163,100	164,300	83,600	160,700	78,400	161,100	82,300	160,800	88,100	146,200	83,900	147,700	823,00	158,600

Anexo 4: Porcentaje y hectáreas de cambio en el área de distribución potencial de las especies, de acuerdo a la comparación entre los siete escenarios usados para modelar a futuro los efectos del cambio climático en la distribución de las especies.

a) 2020

Especie	0 escenarios		1 escenario		2 escenarios		3 escenarios		4 escenarios		5 escenarios		6 escenarios		7 escenarios	
	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%
<i>Ardisia fimbrillifera</i>	39,800	17.6	13,000	5.7	42,800	18.9	59,700	26.3	51,000	22.5	19,200	8.5	1,100	0.5	100	0.0
<i>Carapa guianensis</i>	22,900	10.1	28,200	12.4	26,900	11.9	28,500	12.6	36,500	16.1	43,000	19.0	30,700	13.5	10,000	4.4
<i>Drymis granadensis</i>	14,000	6.2	31,000	13.7	74,100	32.7	34,500	15.2	10,300	4.5	29,400	13.0	13,300	5.9	20,100	8.9
<i>Elaeoluma glabrescens</i>	42,300	21.6	12,200	6.2	34,800	17.8	21,400	10.9	3,400	1.7	40,900	20.9	32,300	16.5	8,400	4.3
<i>Garcinia magnifolia</i>	38,800	17.1	5,100	2.2	14,400	6.4	34,700	15.3	58,300	25.7	49,500	21.8	22,100	9.7	3,800	1.7
<i>Mabea occidentalis</i>	34,100	15.0	14,500	6.4	31,000	13.7	16,200	7.1	23,400	10.3	40,600	17.9	44,800	19.8	22,100	9.7
<i>Minuartia guianensis</i>	47,400	20.9	7,800	3.4	26,100	11.5	55,100	24.3	59,900	26.4	27,500	12.1	2,800	1.2	100	0.0
<i>Otoba novogranatensis</i>	17,500	7.7	13,300	5.9	27,400	12.1	6,300	2.8	15,400	6.8	61,800	27.3	47,100	20.8	37,900	16.7
<i>Protium ravenii</i>	37,000	16.3	5,700	2.5	12,400	5.5	28,900	12.7	58,700	25.9	51,300	22.6	27,600	12.2	5,100	2.2
<i>Quercus bumelioides</i>	209,100	92.2	6,200	2.7	2,800	1.2	3,100	1.4	1,400	0.6	600	0.3	1,300	0.6	2,200	1.0
<i>Tovomita weddeliana</i>	175.00	7.7	13,300	5.9	27,600	12.2	2,800	1.2	2,700	1.2	23,600	10.4	49,700	21.9	89,500	39.5

b) 2080

Especie	0 escenarios		1 escenario		2 escenarios		3 escenarios		4 escenarios		5 escenarios		6 escenarios		7 escenarios	
	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%
<i>Ardisia fimbrillifera</i>	35,300	15.6	29,100	12.8	49,500	21.8	52,400	23.1	35,700	15.7	17,600	7.8	7,100	3.1	0	0.0
<i>Carapa guianensis</i>	2,600	1.1	17,500	7.7	47,200	20.8	53,700	23.7	53,100	23.4	38,500	17.0	12,600	5.6	1,500	0.7
<i>Drymis granadensis</i>	14,700	6.5	31,600	13.9	34,700	15.3	46,500	20.5	63,600	28.1	26,600	11.7	8,300	3.7	700	0.3
<i>Elaeoluma glabrescens</i>	16,100	7.1	29,800	13.1	45,700	20.2	36,400	16.1	36,000	15.9	36,300	16.0	22,100	9.7	4,300	1.9
<i>Garcinia magnifolia</i>	23,100	10.2	19,800	8.7	29,200	12.9	44,200	19.5	43,100	19.0	38,100	16.8	26,000	11.5	3,200	1.4
<i>Mabea occidentalis</i>	2,200	1.0	17,100	7.5	33,700	14.9	29,600	13.1	34,800	15.4	48,700	21.5	42,800	18.9	17,800	7.9
<i>Minuartia guianensis</i>	35,500	15.7	27,800	12.3	38,400	16.9	56,600	25.0	40,400	17.8	21,300	9.4	6,700	3.0	0	0.0
<i>Otoba novogranatensis</i>	400	0.2	7,300	3.2	22,800	10.1	55,700	24.6	38,500	17.0	40,500	17.9	41,800	18.4	19,700	8.7
<i>Protium ravenii</i>	1,800	7.9	21,700	9.6	20,800	9.2	38,100	16.8	55,200	24.3	47,300	20.9	22,800	10.1	2,800	1.2
<i>Quercus bumelioides</i>	205,900	90.8	5,900	2.6	2,500	1.1	2,700	1.2	2,100	0.9	1,400	0.6	2,100	0.9	4,100	1.8
<i>Tovomita weddeliana</i>	500	0.2	7,600	3.4	19,600	8.6	29,500	13.0	23,100	10.2	44,000	19.4	65,100	28.7	37,300	16.5