



**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

**DIVISIÓN DE EDUCACIÓN**

**PROGRAMA DE POSGRADO**

**Dinámicas de bosques lluviosos tropicales de un gradiente altitudinal de la vertiente  
Caribe de Costa Rica**

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y la Escuela de Posgrado  
como requisito para optar al grado de**

**MAGISTER SCIENTAE**

**En Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad**

**Alba Lorena Hernández Gordillo**

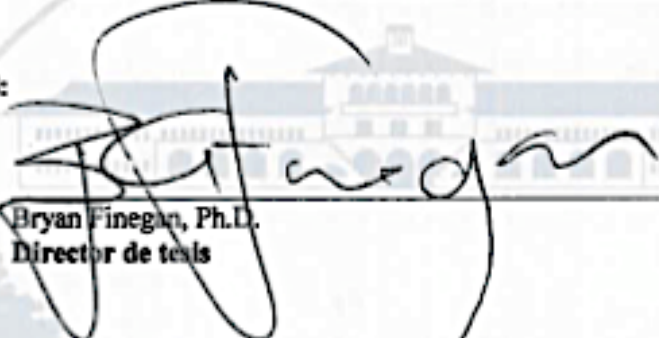
**Turrialba, Costa Rica**

**2020**

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 de la estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

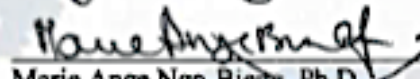
**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN  
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

**FIRMANTES:**



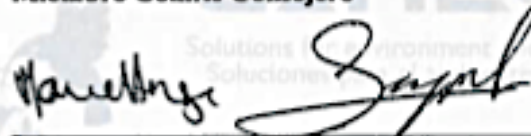
---

Bryan Finegan, Ph.D.  
Director de tesis




---

Marie Ange Ngo-Bien, Ph.D.  
Miembro Comité Consejero



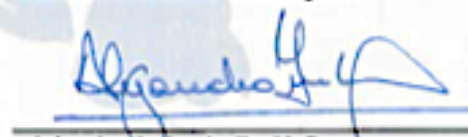
---

Sergio Vilchez, M.Sc.  
Miembro Comité Consejero



---

Diego Delgado, M.Sc.  
Miembro Comité Consejero



---

Alejandro Imbach, Dr.H.C.  
Decano, a.l. Escuela de Posgrado



---

Alba Lorena Hernández Gordillo  
Candidata

## DEDICATORIA

*A los que se asombran todos los días con el maravilloso bosque tropical y estudian sus funciones, componentes y procesos.*

## AGRADECIMIENTOS

A la alianza número A-1022018 entre la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA) y el CATIE, por concederme la beca académica que me permitió estudiar esta Maestría.

Al proyecto NIFOS del Programa Bosques, Biodiversidad y Cambio Climático del CATIE, financiado por el Instituto Nacional de Ciencias Forestales de Corea (NIFoS) por concederme un estipendio para mi sostenimiento en Costa Rica, para el desarrollo de la presente investigación.

Al profesor Bryan Finegan, por creer en mis capacidades para realizar este trabajo, por su ejemplo y rigor científico, así como por toda la paciencia, consejos y tiempo dedicado.

A los miembros del comité asesor, especialmente a Diego Delgado y Sergio Vilchez por el interés en mi trabajo, consejos y enseñanzas, su exigencia y calidad científica.

A la doctora Marie Ange Ngo-Bieng por el tiempo dedicado en la revisión del presente trabajo y a sus comentarios.

Al Programa Bosques, Biodiversidad y Cambio Climático, especialmente a Leonel Coto, Marcela Durán por toda su colaboración en la logística, organización, recolección, generación de datos para la presente tesis.

A todos mis profesores durante la maestría, por las enseñanzas académicas, lecciones de vida, su calidad humana y profesional, especialmente a los profesores Róger Villalobos, Fernando Carrera, Alejandro Imbach, Isabel Gutiérrez y Luis Diego Jiménez.

A las dependencias de Posgrado, Unidad de Bioestadística, Unidad de Modelado Ecosistémico y Biblioteca IICA-CATIE, por el apoyo en todos los procesos durante mi estancia en CATIE.

A mis amigos en CATIE, especialmente a Leslie, Regina, Rocío, Karina, Laura, Samuel y Luis Alejandro, los cuales me apoyaron, me consolaron, me animaron y se rieron conmigo, durante mi estancia.

Finalmente, a las personas más importantes para mí, quienes me han inculcado los valores y la constancia, a mi familia por todo su apoyo, sacrificios y amor, especialmente a mi madre Martha, mis hermanos y a Mauricio.



## ÍNDICE GENERAL

1.	Introducción general.....	1
1.1.	Referencias bibliográficas .....	2
2.	Objetivos.....	6
2.1.	Objetivo general.....	6
2.2.	Objetivos específicos.....	6
3.	Hipótesis de investigación.....	6
4.	Organización de la disertación .....	7
5.	Artículo 1: Impulsores de las dinámicas y la productividad de bosques tropicales de montaña en un gradiente altitudinal de 2810 m en Costa Rica .....	8
5.1.	Resumen .....	8
5.2.	Abstract.....	8
5.3.	Introducción.....	9
5.4.	Materiales y métodos.....	11
5.4.1.	Área de estudio.....	11
5.4.2.	Información de las parcelas de monitoreo y datos analizados .....	13
5.4.3.	Manejo de la información .....	13
5.4.4.	Características del suelo y rasgos funcionales de la comunidad.....	14
5.4.5.	Análisis de datos .....	14
5.4.6.	Análisis estadísticos .....	16
5.5.	Resultados.....	16
5.5.1.	Diversidad de los bosques asociados al gradiente .....	16
5.5.2.	Dinámica de bosques lluviosos tropicales .....	18
5.6.	Discusión .....	21
5.6.1.	Diversidad taxonómica en el tiempo.....	22
5.6.2.	Tasas de reclutamiento y mortalidad y los factores que los afectan .....	22
5.6.3.	Relación de la productividad de biomasa y la altitud .....	25
5.7.	Conclusiones.....	26
5.8.	Referencias bibliográficas .....	27
6.	Artículo 2: ¿Hay termofilización en los bosques lluviosos de un gradiente altitudinal mesoamericano? .....	37
6.1.	Resumen .....	37
6.2.	Abstract.....	37
6.3.	Introducción.....	38

6.4.	Materiales y métodos .....	40
6.4.1.	Área de estudio.....	40
6.4.2.	Información de las parcelas de monitoreo y datos analizados .....	41
6.4.3.	Manejo de la información .....	42
6.4.4.	Análisis de datos .....	42
6.4.5.	Análisis estadístico.....	43
6.5.	Resultados.....	44
6.6.	Discusión .....	46
6.6.1.	La relación de los CTI con la altitud.....	47
6.6.2.	La termofilización .....	48
6.7.	Conclusiones.....	49
6.8.	Referencias bibliográficas .....	51
7.	Anexos artículo 1 .....	56
7.1.	Anexo 1 .....	57
7.2.	Anexo 2.....	58
7.3.	Anexo 3.....	60
7.4.	Anexo 4.....	61
8.	Anexos artículo 2.....	63
8.1.	Anexo 1.....	63
8.2.	Anexo 2.....	65
8.3.	Anexo 3.....	70

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 7.1 Datos de dinámica forestal de los bosques lluviosos de la Vertiente Caribe de Costa Rica entre 2012 y 2019 por parcela. ....	57
Cuadro 7.2 Resumen de modelos lineales explorados significativos, a partir de las relaciones entre las variables predictoras con las variables de la dinámica de los bosques lluviosos de la vertiente Caribe de Costa Rica. ....	60
Cuadro 7.3 Tasa de mortalidad (% año <sup>-1</sup> ) de árboles grandes (con DAP $\geq$ 0.60 m). ....	62
Cuadro 8.1 Relación de árboles grandes con DAP $\geq$ 60 cm que murieron entre 2012 y 2019 e información de termofilización, de las parcelas asociadas a los bosques lluviosos de la vertiente Caribe de Costa Rica. ....	70

## LISTA DE FIGURAS

Figura 5.1. Ubicación de parcelas de monitoreo en la vertiente Caribe de la Cordillera Talamanca, Costa Rica .....	12
Figura 5.2. Relaciones entre los números de Hill y el gradiente de elevación para las cinco mediciones (2012-2019). (a) riqueza de especies ( $q^0$ ), (b) índice de entropía de Shannon ( $q^1$ ) y (c) diversidad de Simpson ( $q^2$ ).....	17
Figura 5.3 Relación entre la tasa de mortalidad ( $Mr$ ) y la altitud. Modelo tipo GAM. $R^2 adj=0,44$ ; $X^2=18,40$ , $p=7,34E-06$ .....	18
Figura 5.4 Relación de los residuales de la tasa de reclutamiento ( $Rr$ ; % año <sup>-1</sup> ) la (a) altitud y los valores (b) CWM SLA y (c) CWM P. Modelo tipo GAM; $R^2 adj: 0,32$ , $X^2: 7,02$ , $p=1,57E-12$ . ....	19
Figura 5.5 Relación entre el incremento corriente anual de área basal de árboles sobrevivientes ( $ICA_s$ ) y la altitud. Modelo GAM. $R^2 adj= 0,30$ ; $X^2=0,14$ , $p= 2,51E-03$ .....	20
Figura 5.6 Relación entre el incremento corriente anual (ICA) neto de área basal y la altitud. Modelo GAM. $R^2 adj= 0,30$ ; $X^2=1,70$ , $p= 1,15E-03$ . ....	20
Figura 5.7 (a) Relación del $ICA_{neto}$ , la altitud y CWM WSG y (b-c) Relaciones de los residuales del ICA neto con las variables explicativas, separadas. Modelo GAM; $R^2 adj: 0,36$ , $X^2: 1,97$ , $p= 1.57E-04$ . ....	21
Figura 6.1. Ubicación de parcelas de monitoreo en la vertiente Caribe de la Cordillera Talamanca, Costa Rica .....	41
Figura 6.2 (a) Relación entre los CTI promedio (CTIs) y la altitud. Modelo de regresión lineal simple. $R^2 adj= 0,92$ ; $p= 2,573e-16$ . ....	45
Figura 6.3 Tasa anual de termofilización (TRA; °C año <sup>-1</sup> ) y su relación con la temperatura media anual de la parcela (MAT, °C). Triángulos negros indican parcelas que presentaron cambios estadísticamente significativos durante el periodo 2012-2019. Línea punteada roja indica umbral de termofilización (UT) y línea punteada azul indica umbral criofilización (UC) con IC del 95%. ....	45
Figura 6.4 Tasa de termofilización por intervalos (TRI; °C año <sup>-1</sup> ) y su relación con la altitud. Triángulos negros ascendentes indican los intervalos que mostraron termofilización (T), triángulos blancos indican intervalos que mostraron criofilización (C), círculos corresponden a intervalos sin cambios (SC) teniendo en cuenta los umbrales. Línea roja indica umbral de termofilización y línea azul indica umbral de criofilización. La línea punteada representa los TRI promedio de los 116 intervalos (regresión lineal simple; $R^2 adj= -0,01584$ ; $p > 0,05$ ). ....	46
Figura 7.1 Análisis de componentes principales (PCA). (a) valores CWM de rasgos funcionales de árboles y (b) valores de características de suelo. ....	59
Figura 7.2 Distribución de diámetros de tallos de árboles vivos registrados en la medición inicial, en las parcelas del gradiente altitudinal. (a) bmh-P, (b) bp-P, (c) bp-MB y (d) bp-M. Barras corresponden a número de tallos y líneas enteras corresponden a área basal (AB; m <sup>2</sup> ) en la parcela de (0.25 ha). ....	61
Figura 7.3 Distribución de diámetros de árboles muertos entre 2014-2019, registrados en las parcelas del gradiente altitudinal (a) número de tallos, (b) proporción de tallos (%). ....	62

Figura 8.1 (a) Histograma de remuestreo de los valores TRA (LS=0.88721, LI= 0.0024753) (c)  
La línea roja define el umbral de termofilización (UT) y la línea azul define el umbral de  
criofilización (UC), con un IC de 95%..... 64

Figura 8.2 Histograma de remuestreo de los valores TRI (LS= 0.02209412, LI=-0.0008472579).  
La línea roja define el  $UT_{TRI}$  y la línea azul define  $UC_{TRI}$  con un IC de 95%..... 65

## 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los ecosistemas forestales, los cuales equivalen al 31% de la superficie terrestre en todo el mundo, realizan la mayor contribución a la biodiversidad y al bienestar humano y por lo tanto son altamente sensibles a los impulsores del cambio global; pero, debido a las condiciones especiales de aislamiento topográfico, heterogeneidad de hábitats y altas tasas de especiación de los bosques de montaña (o montanos), podrían ser más vulnerables al aumento de la temperatura con respecto a otros ecosistemas de bosque (Körner 2007; Colwell *et ál.* 2008; Rull 2014; Pecl *et ál.* 2017; Danneyrolles *et ál.* 2019; Hoegh-Guldberg *et ál.* 2018; FAO 2020; Sullivan *et ál.* 2020). Los ecosistemas de montaña en general ocupan el 25% de la superficie terrestre del planeta y son reconocidos por contener aproximadamente la mitad de todos los *hotspots* de biodiversidad (Myers *et ál.* 2000; Hoorn *et ál.* 2018). También albergan una alta densidad de población humana (Körner *et ál.* 2017), que históricamente ha transformado el paisaje con actividades como la agricultura y ganadería (Martínez *et ál.* 2009).

El planeta se está “calentando” y la temperatura ha aumentado cerca de 0,75°C en el último siglo (Rangwala y Miller 2012) y, el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés), ha pronosticado un aumento de entre 1,5 y 2°C para el año 2100 (Hoegh-Guldberg *et ál.* 2018). El aumento en la temperatura ha sido considerado uno de los mayores impulsores de los cambios recientes en la biosfera y la respuesta de las especies se refleja en el cambio de los rangos geográficos, tanto en gradientes latitudinales como altitudinales (Parmesan y Yohe 2003; Colwell *et ál.* 2008; Loarie *et ál.* 2009; Pecl *et ál.* 2017).

En bosques de montaña, ubicados por encima de los 300 msnm (Körner 2007), las especies podrían estar moviéndose desde zonas bajas a zonas altas de las montañas, lo que podría inducir a la “extinción” de especies especialistas restringidas en las zonas altas y generar desgaste biótico en los bosques de zonas bajas. En otras palabras, el aumento en la temperatura estaría cambiando la composición de las especies en el gradiente de elevación (Collwel *et ál.* 2008; Loarie *et ál.* 2009; Feeley *et ál.* 2013; Urban 2015; Pecl *et ál.* 2017). Pese a estas amenazas, los bosques de montaña continúan siendo importantes en la provisión de servicios ecosistémicos; cumplen un importante rol en el ciclo del agua (Bruijnzeel 2000), en la productividad primaria neta (PPN) (Girardin *et ál.* 2014, Spracklen y Righelato 2014) y en el soporte de la biodiversidad (Kessler y Kluge 2008), entre otros.

En Mesoamérica, especialmente en Costa Rica, las diferentes cualidades topográficas, edáficas, climáticas y paleoambientales convierte a los bosques de montaña en “laboratorios” interesantes para el estudio de la diversidad, estructura, dinámica y productividad (Islebe y Hooghiemstra 1997; DeClerck *et ál.* 2010; Malhi *et ál.* 2010; Chain-Guadarrama *et ál.* 2012; Kappelle 2016). Por consiguiente, el establecimiento de redes de parcelas de monitoreo en estos ecosistemas, cobra relevancia en la investigación de los impulsores del cambio global y su influencia en los ecosistemas naturales en el tiempo (Clark *et ál.* 2015; Silveira *et ál.* 2019).

Pocos estudios relacionados con la diversidad, dinámica (en términos de crecimiento, mortalidad y reclutamiento), o cambios en la composición funcional de las especies en relación a los impulsores del cambio global, han sido realizados en redes de parcelas de monitoreo en Mesoamérica (Lieberman *et ál.* 1996; Sesnie *et ál.* 2009; Chain-Guadarrama *et ál.* 2012; Feeley *et ál.* 2013; Clark *et ál.* 2015; Veintimilla *et ál.* 2019). Entre estas investigaciones, destacamos el estudio de Feeley *et ál.* (2013) que evaluó el índice de temperatura de la comunidad (definido como la media ponderada (CWM) de los óptimos térmicos de las especies que componen la parcela) y la termofilización (incremento del CTI o aumento de especies “térmoófilas” en las parcelas a través del tiempo) en un gradiente altitudinal de 2800 m en Costa Rica.

Nuestra investigación pretende contribuir al conocimiento del fenómeno de termofilización a partir de un método más conservador para la prueba de hipótesis, así como de aspectos de la dinámica forestal como la diversidad, la productividad, la mortalidad y el reclutamiento en bosques lluviosos a lo largo de un gradiente de 2810 m en la vertiente Caribe de Costa Rica. Consideramos que el entendimiento de estos procesos se hace altamente relevante para describir el cambio en la composición florística que estos ecosistemas forestales estarían experimentando, ya que la integración de rasgos de nicho térmico permitiría una mejor comprensión del funcionamiento de los ecosistemas. Además, en el contexto mundial actual, esta investigación aportaría con datos valiosos para generar mejores indicadores de la vulnerabilidad y la adaptación de las especies al calentamiento global.

### 1.1. Referencias bibliográficas

- Bruijnzeel, LA. 2000. Hydrology of tropical montane cloud forests: a re-evaluation. *Proceedings of the Second International Colloquium on Hydrology of the Humid Tropics* 1:1-18.
- Chain-Guadarrama, A; Finegan, B; Vilchez, S; Casanoves, F. 2012. Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 28(5):463-481. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467412000521>.
- Clark, DB; Hurtado, J; Saatchi, SS. 2015. Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PLoS ONE* 10(4):1-18. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122905>.
- Colwell, RK; Brehm, G; Cardelús, CL; Gilman, AC; Longino, JT; Cardelus, CL; Gilman, AC; Longino, JT. 2008. Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics (en línea). *Science* 322(October):258-261. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1162547>.
- Danneyrolles, V; Dupuis, S; Fortin, G; Leroyer, M; de Römer, A; Terrail, R; Vellend, M; Boucher, Y; Laflamme, J; Bergeron, Y; Arseneault, D. 2019. Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature Communications* 10(1):1-7. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>.
- DeClerck, FAJ; Chazdon, R; Holl, KD; Milder, JC; Finegan, B; Martinez-Salinas, A; Imbach, P; Canet, L; Ramos, Z. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future (en línea). *Biological Conservation* 143(10):2301-2313. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.026>.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2020. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020 – Principales resultados (en línea). Roma, Italia. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4448-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4448-0_1).
- Feeley, KJ; Hurtado, J; Saatchi, S; Silman, MR; Clark, DB. 2013. Compositional shifts in Costa Rican forests due to climate-driven species migrations. *Global Change Biology* 19(11):3472-3480. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12300>.
- Girardin, CAJ; Malhi, Y; Feeley, KJ; Rapp, JM; Silman, MR; Meir, P; Huaraca Huasco, W; Salinas, N; Mamani, M; Silva-Espejo, JE; García Cabrera, K; Farfan Rios, W; Metcalfe, DB; Doughty, CE; Aragão, LEOC. 2014. Seasonality of above-ground net primary productivity along an Andean altitudinal transect in Peru. *Journal of Tropical Ecology* 30(6):503-519. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467414000443>.
- Hoegh-Guldberg, O; Jacob, D; Taylor, M; Bindi, M; Brown, S; Camilloni, I; Diedhiou, A; Djalante, R; Ebi, KL; Engelbrecht, F; Guiot, J; Hijikata, Y; Mehrotra, S; Payne, A; Seneviratne, SI; Thomas, A; Warren, R; Zhou, G. 2018. Chapter 3: Impacts of 1.5°C global warming on

- natural and human systems. *In* Masson-Delmotte, V; P. Zhai, H-OP; Roberts, D; Skea, J; Shukla, PR; Pirani, A; Moufouma-Okia, W; Péan, C; Pidcock, R; Connors, S; Matthews, JBR; Chen, Y; Zhou, X; Gomis, MI; Lonnoy, E; Maycock, T; Tignor, M; Waterfield, T (eds.). *Global Warming of 1.5°C: An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways*. Genova, Italia, IPCC. p. 175-311.
- Hoorn, C; Perrigo, A; Antonelli, A. 2018. Mountains, Climate and Biodiversity: An Introduction. *In* Hoorn, C; Perrigo, A; Antonelli, A (eds.). *Mountains, Climate and Biodiversity*. United States of America, John Wiley & Sons Ltd. p. 1-14.
- Islebe, GA; Hooghiemstra, H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. *Quaternary Science Reviews* 16(6):589-604. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(96\)00051-0](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(96)00051-0).
- Kappelle, M. 2016. The Montane Cloud Forests of the Cordillera de Talamanca. *In* Kappelle, M (ed.). *Costa Rican Ecosystems*. Chicago, United States of America, The University of Chicago Press. p. 451-491.
- Kessler, M; Kluge, J. 2008. Diversity and endemism in tropical montane forests - from patterns to processes. *In* Gradstein, SR; Homeier, J; Gansert, D (eds.). *The Tropical Mountain Forest Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*. Vol. 2. Göttingen, Germany, Universitätsverlag Göttingen. p. 35-50.
- Körner, C; Jetz, W; Paulsen, J; Payne, D; Rudmann-Maurer, K; M. Spehn, E. 2017. A global inventory of mountains for bio-geographical applications. *Alpine Botany* 127(1):1-15. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0182-6>.
- Körner, C. 2007. The use of «altitude» in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22(11):569-574. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, GS. 1996. Tropical forests structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 87:137-152.
- Loarie, SR; Duffy, PB; Hamilton, H; Asner, GP; Field, CB; Ackerly, DD. 2009. The velocity of climate change (en línea). *Nature* 462(7276):1052-1055. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature08649>.
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, N; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Introduction: Elevation gradients in the tropics: Laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16(12):3171-3175. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x>.
- Martínez, ML; Pérez-Maqueo, O; Vázquez, G; Castillo-Campos, G; García-Franco, J; Mehlreter, K; Equihua, M; Landgrave, R. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical montane cloud forests of Mexico. *Forest Ecology and Management* 258(9):1856-1863. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.02.023>.
- Myers, N; Mittermeier, RA; Mittermeier, CG; Fonseca, GAB da; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858. DOI: <https://doi.org/10.1038/468895a>.
- Parmesan, C; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421(2):37-42. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature01286>.
- Pecl, GT; Araújo, MB; Bell, JD; Blanchard, J; Bonebrake, TC; Chen, IC; Clark, TD; Colwell, RK; Danielsen, F; Evengård, B; Falconi, L; Ferrier, S; Frusher, S; Garcia, RA; Griffis, RB; Hobday, AJ; Janion-Scheepers, C; Jarzyna, MA; Jennings, S; Lenoir, J; Linnetved, HI; Martin, VY; McCormack, PC; McDonald, J; Mitchell, NJ; Mustonen, T; Pandolfi, JM; Pettorelli, N; Popova, E; Robinson, SA; Scheffers, BR; Shaw, JD; Sorte, CJB; Strugnell, JM; Sunday, JM; Tuanmu, MN; Vergés, A; Villanueva, C; Wernberg, T; Wapstra, E; Williams,



- SE. 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355(6332). DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>.
- Rangwala, I; Miller, JR. 2012. Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change* 114(3-4):527-547. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3>.
- Rull, V. 2014. Biodiversity, mountains and climate change. *Collectanea Botanica* 33(e006):1-6. DOI: <https://doi.org/10.3989/collectbot.2013.v33.006>.
- Sesnie, SE; Finegan, B; Gessler, PE; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old-growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1):16-26. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00451.x>.
- Silveira, FAO; Barbosa, M; Beiroz, W; Callisto, M; Macedo, DR; Morellato, LPC; Neves, FS; Nunes, YRF; Solar, RR; Fernandes, GW. 2019. Tropical mountains as natural laboratories to study global changes: A long-term ecological research project in a megadiverse biodiversity hotspot (en línea). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 38(March):64-73. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.04.001>.
- Spracklen, DV.; Righelato, R. 2014. Tropical montane forests are a larger than expected global carbon store. *Biogeosciences* 11(10):2741-2754. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-11-2741-2014>
- Sullivan, MJP; Lewis, SL; Affum-Baffoe, K; Castilho, C; Costa, F; Sanchez, AC; Ewango, CEN; Hubau, W; Marimon, B; Monteagudo-Mendoza, A; Qie, L; Sonké, B; Martinez, RV; Baker, TR; Brienen, RJW; Feldpausch, TR; Galbraith, D; Gloor, M; Malhi, Y; Aiba, S-I; Alexiades, MN; Almeida, EC; Oliveira, EA de; Dávila, EÁ; Loayza, PA; Andrade, A; Vieira, SA; Aragão, L; Araujo-Murakami, A; Arets, EJMM; Arroyo, L; Ashton, P; C., GA; Baccaro, FB; Banin, LF; Baraloto, C; Camargo, PB; Barlow, J; Barroso, J; Bastin, J-F; Batterman, SA; Beeckman, H; Begne, SK; Bennett, AC; Berenguer, E; Berry, N; Blanc, L; Boeckx, P; Bogaert, J; Bonal, D; Bongers, F; Bradford, M; Brearley, FQ; Brncic, T; Brown, F; Burban, B; Camargo, JL; Castro, W; Céron, C; Ribeiro, SC; Moscoso, VC; Chave, J; Chezeaux, E; Clark, CJ; Souza, FC de; Collins, M; Comiskey, JA; Valverde, FC; Medina, MC; Costa, L da; Dančák, M; Dargie, GC; Davies, S; Cardozo, ND; Thales de Haulleville; Medeiros, MB de; Pasquel, J del A; Derroire, G; Fiore, A Di; Doucet, J-L; Dourdain, A; Droissart, V; Duque, LF; Ekoungoulou, R; Elias, F; Erwin, T; Esquivel-Muelbert, A; Fauset, S; Ferreira, J; Llampazo, GF; Foli, E; Ford, A; Gilpin, M; Hall, JS; Hamer, KC; Hamilton, AC; Harris, DJ; Hart, TB; Hédli, R; Herault, B; Herrera, R; Higuchi, N; Hladik, A; Euridice Honorio Coronado; Huamantupa-Chuquimaco, I; Huasco, WH; Jeffery, KJ; Jimenez-Rojas, E; Kalamandeen, M; Kamdem, M-N; Kearsley, E; Umetsu, RK; Khoon, LKK; Killeen, T; Kitayama, K; Klitgaard, B; Koch, A; Labrière, N; Laurance, W; Laurance, S; Leal, ME; Levesley, A; Lima, AJN; Lisingo, J; Pontes-Lopes, A; Lopez-Gonzalez, G; Lovejoy, T; Lovett, J; Lowe, R; Magnusson, WE; Malumbres-Olarte, J; Manzatto, ÂG; Jr., BHM; Marshall, AR; Marthews, T; Reis, SM de A; Maycock, C; Melgaço, K; Mendoza, C; Metali, F; Mihindou, V; Milliken, W; Mitchard, E; Morandi, PS; Mossman, HL; Nagy, L; Nascimento, H; Neill, D; Nilus, R; Vargas, PN; Palacios, W; Camacho, NP; Peacock, J; Pendry, C; Mora, MCP; Pickavance, GC; Pipoly, J; Pitman, N; Playfair, M; Poorter, L; Poulsen, JR; Poulsen, AD; Preziosi, R; Prieto, A; Richard Primack; Ramirez-Angulo, H; Reitsma, J; Réjou-Méchain, M; Correa, ZR; Sousa, TR de; Bayona, LR; Roopsind, A; Rudas, A; Rutishauser, E; Salim, KA; Salomão, RP; Schiatti, J; Sheil, D; Silva, RC; Espejo, JS; Valeria, CS; Silveira, M; Simo-Droissart, M; Simon, MF; Singh, J; Shareva, YCS; Stahl, C; Stropp, J; Sukri, R; Sunderland, T; Svátek, M; Swaine, MD; Swamy, V; Taedoumg, H; Talbot, J; James Taplin; Taylor, D; Steege, H ter; Terborgh, J; Thomas, R; Thomas, SC; Torres-Lezama, A; Umunay, P; Gamarra, LV; Heijden, G van der; Hout, P van der; Meer, PJ van der; Nieuwstadt, M van; Verbeek, H; Vernimmen, R; Vicentini, A; Vieira, ICG; Torre, EV; Vleminckx, J; Vos, VA; Wang, O; White, LJT; Willcock, S; Woods, JT; Wortel,

- V; Young, K; Zagt, R; Zemagho, L; Zuidema, PA; Zwerts, JA; Phillips, OL. 2020. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. *Science* 368(800):869-874.
- Urban, M. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348(6234):571-573. DOI: <https://doi.org/10.1111/1467-8322.12302>.
- Veintimilla, D; Ngo Bieng, MA; Delgado, D; Vilchez-Mendoza, S; Zamora, N; Finegan, B. 2019. Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2,520 m altitudinal gradient. *Ecology and Evolution* (March):1-11. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5155>.

## **2. OBJETIVOS**

### 2.1. Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la dinámica de bosques lluviosos tropicales distribuidos a lo largo de gradientes altitudinales.

### 2.2. Objetivos específicos

- Caracterizar la dinámica forestal en términos de estructura y diversidad taxonómica de los bosques asociados al gradiente altitudinal.
- Determinar la relación de las tasas de mortalidad, reclutamiento y crecimiento de las especies arbóreas, con respecto al gradiente altitudinal.
- Describir las tendencias de termofilización en los bosques distribuidos en el gradiente altitudinal

## **3. HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN**

- La diversidad es constante en el gradiente de elevación, en el tiempo.
- La productividad de los bosques evaluados en términos de área basal disminuye conforme aumenta la elevación.
- La tasa de mortalidad y reclutamiento de los bosques evaluados disminuye con la elevación.
- El índice de temperatura de la comunidad (CTI) desciende en relación con la altitud.
- El índice de temperatura de la comunidad (CTI) aumenta con el transcurso del tiempo.

#### 4. ORGANIZACIÓN DE LA DISERTACIÓN

El presente trabajo de investigación consta de dos artículos científicos, cada uno de los cuales abarca los resultados obtenidos a partir de los objetivos específicos planteados y sus correspondientes hipótesis de investigación asociadas.

En el artículo 1 titulado “**Impulsores de las dinámicas y la productividad de bosques tropicales de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal de 2810 m en Costa Rica**” (1) caracterizamos la dinámica forestal y diversidad taxonómica y (2) determinamos las relaciones de las tasas de mortalidad, reclutamiento y crecimiento de las comunidades forestales asociadas a un gradiente de elevación y a otros impulsores de la dinámica.

En el artículo 2 titulado “**¿Hay termofilización en los bosques lluviosos de un gradiente altitudinal mesoamericano?**”, describimos las tendencias de termofilización en los bosques lluviosos asociados al gradiente de elevación.

## **5. ARTÍCULO 1: IMPULSORES DE LAS DINÁMICAS Y LA PRODUCTIVIDAD DE BOSQUES TROPICALES DE MONTAÑA EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE 2810 m EN COSTA RICA**

### 5.1. Resumen

Esperábamos que las tasas dinámicas del bosque disminuyeran con la altitud, de acuerdo con estudios previos en gradientes altitudinales y latitudinales. Concluimos que deben esperarse respuestas más variadas a tales gradientes. Las tasas de mortalidad disminuyeron con la altitud, pero los mejores modelos para las tasas de reclutamiento incluyeron valores de medias ponderadas de rasgos (CWM) como predictores adicionales, lo que sugiere que las características funcionales del bosque correlacionadas con otros factores además de la temperatura, deben tenerse en cuenta para explicar la dinámica y el cambio en los bosques tropicales de montaña (BTM). Los incrementos del área basal proporcionan una aproximación útil de los patrones de productividad y muestran que esos patrones también tienen respuestas matizadas o incluso inesperadas a los gradientes ambientales. Las respuestas dependen de si se analizan los incrementos brutos o netos y demuestran nuevamente el valor de las propiedades funcionales de la comunidad como variables predictoras. La productividad bruta aproximada por incrementos del área basal de sobrevivientes y reclutas puede mostrar relaciones inesperadas con la altitud, en nuestro caso una relación cuadrática negativa. En contraste, la productividad neta en realidad puede aumentar con la altitud, debido a la mortalidad baja o muy baja en los bosques montanos, no a tasas de crecimiento más altas. La comprensión de las respuestas de BTM al cambio climático requiere laboratorios a escala de paisaje donde se miden los gradientes adicionales a los de la temperatura, como el suelo, y requiere la cuantificación de las propiedades funcionales del bosque. Los modelos aditivos generales son herramientas estadísticas apropiadas para el análisis de datos dinámicos forestales de gradientes ambientales complejos que ofrecen flexibilidad no paramétrica y mejores modelos parsimoniosos.

Palabras claves: mortalidad, reclutamiento, productividad, bosques lluviosos tropicales

### 5.2. Abstract

We expected forest dynamic rates to decrease with altitude, in line with previous studies across both altitudinal and latitudinal gradients. We conclude that more nuanced responses to such gradients should be expected. Mortality rates declined with altitude, but best models for recruitment rates included CWM trait values as additional predictors, suggesting that forest functional characteristics correlated with factors other than temperature should be taken into account to explain forest dynamics and change in tropical mountains forest (TMF). Basal area increments provide a useful approximation of patterns of productivity and show that those patterns also have nuanced or even unexpected responses to environmental gradients. Responses depend on whether gross or net increments are analyzed and again demonstrate the value of community functional properties as predictor variables. Gross productivity as approximated by basal area increments of survivors and recruits can show unexpected relationships to altitude, in our case a negative polynomial. In contrast, net productivity may actually increase with altitude due to low or very low mortality in montane forests, not to higher growth rates. Understanding of TMF responses to climate change requires landscape-scale laboratories where gradients additional to those of temperature, such as soil, are measured, and requires quantification of forest functional properties. General Additive Models are appropriate statistical tools for the analysis of forest dynamic data from across complex environmental gradients, offering non-parametric flexibility and parsimonious best models.

Keywords: mortality, recruitment, productivity, tropical rain forests

### 5.3. Introducción

Los bosques tropicales de montaña (BTM) son aquellas áreas de bosque localizadas por encima de los 300 msnm (Körner 2007). Hacen parte del 25% de los ecosistemas montañosos del planeta, y poseen una alta diversidad de especies siendo reconocidos por contener aproximadamente la mitad de todos los *hotspots* de biodiversidad (Myers *et ál.* 2000; Hoorn *et ál.* 2018). Estos ecosistemas se caracterizan por condiciones especializadas como: aislamiento topográfico, heterogeneidad de hábitats y altas tasas de especiación (Körner 2007; Colwell *et ál.* 2008; Rull 2014; Antonelli *et ál.* 2018).

La importancia de los BTM en la provisión de servicios ecosistémicos es reconocida ampliamente por diversas investigaciones alrededor del mundo (Pecl *et ál.* 2017). Cumplen un importante rol en el ciclo del agua (Bruijnzeel 2000, Bruijnzeel *et ál.* 2011), el secuestro y el almacenamiento del C (PPN) (Girardin *et ál.* 2014, Spracklen y Righelato 2014), mantenimiento de la biodiversidad (Kessler y Kluge 2008), entre otros. Además, desde la perspectiva humana, las montañas y sus ecosistemas asociados son consideradas “*construcciones culturales más que objetos conmensurables, con significados estéticos y espirituales y dimensiones económicas, sociales y políticas*” (Gordon 2018). En este sentido, una de las principales amenazas sobre los BTM es el cambio de uso para la agricultura, que ha desencadenado pérdida de cobertura, biodiversidad y servicios ecosistémicos (Martínez *et ál.* 2009).

El incremento en la temperatura en los últimos 100 años (Rangwala y Miller 2012; Hoegh-Guldberg *et ál.* 2018), podría estar cambiando los patrones de distribución de las especies en los gradientes latitudinales y altitudinales en todo el planeta (Colwell *et ál.* 2008; Pecl *et ál.* 2017). En el caso de los BTM la migración podría darse de zonas bajas a zonas altas de las montañas, desencadenando “extinción” de especies en las partes más altas, que se encuentran restringidas a áreas geográficas pequeñas, y desgaste biótico en los bosques de zonas bajas (Colwell *et ál.* 2008; Rehm y Feeley 2016; Pecl *et ál.* 2017). El cambio en la distribución de las especies podría tener consecuencias en el funcionamiento de los ecosistemas, así como en el bienestar humano (Pecl *et ál.* 2017; Hoegh-Guldberg *et ál.* 2018).

La variación de los patrones de vegetación en los BTM de Mesoamérica, y en especial en Costa Rica por diferentes cualidades (topográficas, edáficas, climáticas y paleoambientales), convierte a estos ecosistemas en “laboratorios” adecuados para el estudio de la biodiversidad, estructura, dinámica y productividad (Islebe y Hooghiemstra 1997; DeClerck 2010; Malhi *et ál.* 2010; Chain-Guadarrama *et ál.* 2012; Kappelle 2016). Por lo tanto, el establecimiento de redes de parcelas de monitoreo en los BTM, cobra relevancia para la investigación de los impulsores del cambio global y su influencia en los ecosistemas naturales en el tiempo (Clark *et ál.* 2015; Silveira *et ál.* 2019).

La mayoría de estudios de ecología en bosques lluviosos de Mesoamérica se han enfocado en la diversidad taxonómica (Heaney y Proctor 1990; Lieberman *et ál.* 1996; Sesnie *et ál.* 2009; Chain-Guadarrama *et ál.* 2012; Clark *et ál.* 2015; Veintimilla *et ál.* 2019). Por ejemplo, en Costa Rica, Veintimilla *et ál.* (2019), analizaron la composición de la diversidad de árboles, palmas y helechos en bosques lluviosos primarios a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 440 y 2950 msnm, en la vertiente Caribe de la Cordillera Talamanca, encontrando una fuerte relación negativa de la diversidad *alfa* con la altitud. Por otro lado, es posible que al evaluar datos de diversidad y otras variables de la dinámica en el tiempo, se puedan identificar cambios en la composición de los bosques

con respecto a la heterogeneidad ambiental dada, por ejemplo, por cambios en la temperatura, las características funcionales de la comunidad y los nutrientes en el suelo, entre otros.

Con respecto a los estudios de dinámica en términos de crecimiento, mortalidad y reclutamiento, existe poco conocimiento en bosques mesoamericanos (Lieberman *et ál.* 1996; Clark *et ál.* 2015). Por ejemplo, Clark *et ál.* (2015), evaluaron las dinámicas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de árboles en un gradiente de elevación entre los 130-2830 msnm en el Parque Nacional Braulio Carrillo y el Volcán Barva. Indicaron relaciones negativas de las dinámicas de la regeneración natural y el crecimiento con la elevación, y no encontraron una relación con la tasa de mortalidad; además identificaron una relación positiva del tiempo de residencia de la madera con la elevación.

La productividad de bosques naturales tropicales ha sido evaluada generalmente por el *trade-off* entre la ganancia (reclutamiento y crecimiento), y pérdida (mortalidad) de biomasa o área basal. Estos parámetros son determinantes en la dinámica del carbono en bosques tropicales y están relacionados con los patrones climáticos, así como con la estructura y composición de especies, en escalas globales y regionales (Laurence *et ál.* 2009; Lasky *et ál.* 2014; McDowell *et ál.* 2018).

Generalmente el aumento o descenso de la mortalidad, reclutamiento y crecimiento en bosques tropicales ha sido explicado por factores bióticos como la competencia (Clark y Clark 1984; Peters 2003; Comita *et ál.* 2014), la presencia de patógenos y plagas (Bagchi *et ál.* 2010; Comita *et ál.* 2014; Wood *et ál.* 2020), las características de estructura horizontal y vertical de los rodales (Lorimer *et ál.* 2001), el área basal inicial (o biomasa inicial) (Finegan *et ál.* 2015; Bordin y Müller 2019). Otros estudios han predicho los patrones de la biomasa, enfocándose en los valores de medias de rasgos funcionales de la comunidad (CWM) y métricas de diversidad funcional (Paquette y Messier 2011; Lasky *et ál.* 2014; Lohbeck *et ál.* 2015; Finegan *et ál.* 2015; Prado-Junior *et ál.* 2016). Factores abióticos como la temperatura, la precipitación y la disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo también son determinantes en los patrones de la productividad de los ecosistemas forestales (Girardin *et ál.* 2010; Homeier *et ál.* 2010; Malhi *et ál.* 2004; Aubry-Kientz *et ál.* 2015; Poorter *et ál.* 2017; Wallis *et ál.* 2019). En bosques de montaña se ha incorporado poca información sobre los factores bióticos mencionados y generalmente se ha estudiado la relación de la elevación, el suelo, la productividad de biomasa aérea y variables ambientales como la precipitación (Homeier *et ál.* 2010, 2012; Girardin *et ál.* 2014).

Los estudios a largo plazo son generalmente esenciales para la generación de datos sobre el efecto de los eventos estocásticos como las tormentas, incendios forestales y eventos climáticos extremos, cada vez más frecuentes en los bosques tropicales (Miles *et ál.* 2004; Kreyling *et ál.* 2011; Poorter *et ál.* 2017; Aleixo *et ál.* 2019). Por ejemplo, Aleixo *et ál.* (2019), investigaron los impulsores que influyen en la mortalidad de árboles en la Amazonía mediante el monitoreo de árboles por un lapso de 50 años, encontrando que los eventos climáticos extremos (lluvias, temperatura, tormentas, sequías), podrían aumentar la mortalidad de árboles al menos dos años luego del evento. Por consiguiente, los estudios a largo plazo permitirían generar una línea base sólida para el entendimiento de los procesos de los ecosistemas de bosques tropicales de montaña en el contexto actual de cambio climático, a partir de la evaluación de impulsores bióticos y abióticos.

En nuestra investigación pretendemos contribuir al conocimiento de la dinámica de bosques tropicales de montaña en Mesoamérica, a partir del análisis de información de bosques en un gradiente altitudinal entre los 440 y 2810 msnm. La comprensión de la dinámica los BTM iría más allá del conocimiento de la diversidad taxonómica y la productividad como un cambio de biomasa o área basal en el tiempo, asociada a la elevación; también permitiría establecer cómo los diferentes impulsores podrían influir en estos procesos de los ecosistemas (Prado-Junior *et ál.* 2016). De hecho,

en este estudio, además de la elevación, exploramos el efecto en la dinámica de bosques de montaña con variables poco consideradas como: la densidad del bosque (área basal inicial), propiedades funcionales de los bosques (CWM de rasgos de área específica foliar (SLA), nitrógeno (N), fósforo (P), relación N/P y densidad de madera (WSG)), y características de suelo como el contenido de carbono (C), relación C/N y capacidad de intercambio catiónico (CICE).

Esperamos probar las siguientes hipótesis: (1) la diversidad de bosques asociados al gradiente es constante en el tiempo. (2) La productividad en términos de área basal disminuye con la elevación. (3) La tasa de mortalidad, reclutamiento y productividad de los bosques disminuye con la elevación.

## 5.4. Materiales y métodos

### 5.4.1. Área de estudio

La presente investigación se realizó con datos registrados en la red de parcelas de monitoreo a largo plazo de la Unidad de Bosques y Biodiversidad en Paisajes Productivos del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), distribuidas en bosques primarios no intervenidos de la vertiente Caribe de la Cordillera Talamanca, Costa Rica (Figura 5.1; Anexo 1). La Cordillera de Talamanca se extiende desde la parte sur del Valle Central de Costa Rica y continúa en territorio panameño y de acuerdo con Drummond *et ál.* (1995), se formó en el periodo cretácico, a partir de procesos de sedimentación y vulcanismo.

Las parcelas se distribuyen a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 440 y los 2810 msnm. La precipitación media anual se encuentra entre los 2000 mm en la parte más alta del gradiente y 4000 mm alrededor de 1200 msnm. La temperatura promedio anual varía entre los 24,4°C a los 400 msnm y 10°C a los 3000 msnm (Veintimilla *et ál.* 2019). Las parcelas fueron establecidas en cuatro zonas de vida de acuerdo a la clasificación de Holdridge (ITCR 2008): bosque muy húmedo premontano (bmh-P), bosque pluvial premontano (bp-P), bosque pluvial montano bajo (bp-MB) y el bosque pluvial montano (bp-M) (Veintimilla *et ál.* 2019). Los suelos presentes a lo largo del gradiente de elevación son Ultisoles e Inceptisoles (ITCR 2008).



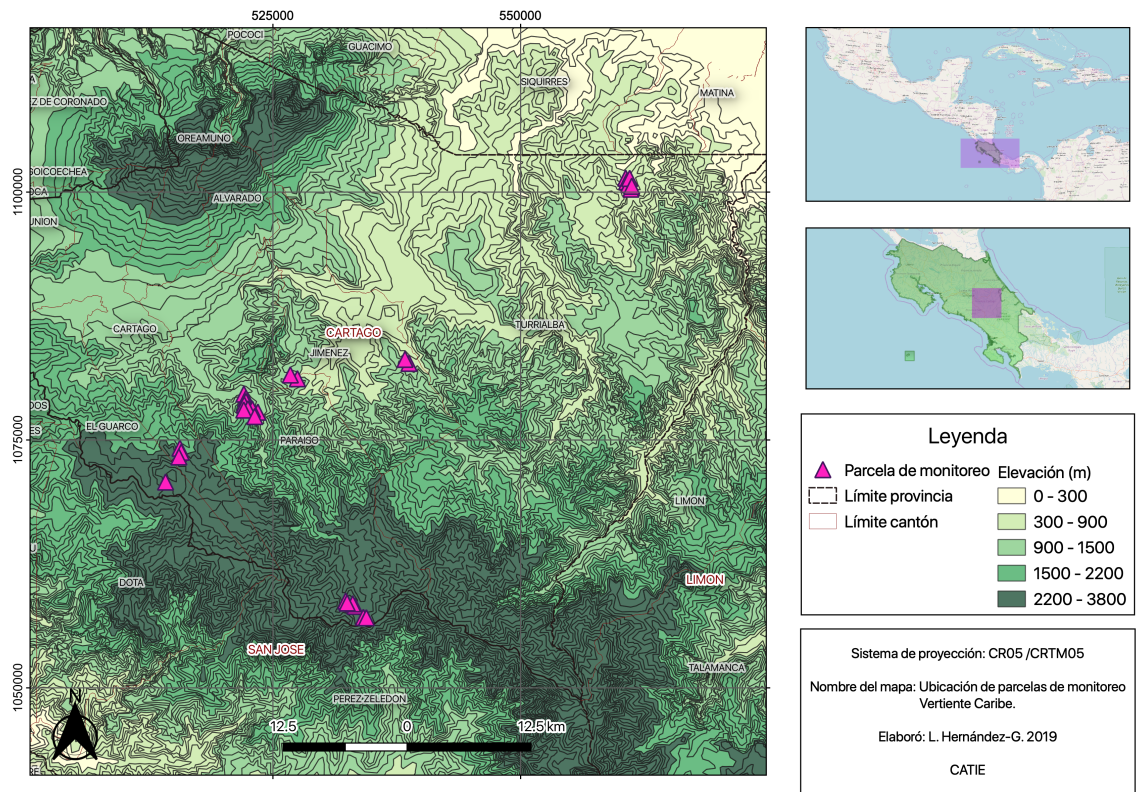


Figura 5.1. Ubicación de parcelas de monitoreo en la vertiente Caribe de la Cordillera Talamanca, Costa Rica

#### 5.4.2. Información de las parcelas de monitoreo y datos analizados

Se analizaron datos de 29 parcelas permanentes de monitoreo (PPM), cada una con un área de 0,25 ha (50 m x 50 m), distanciadas entre sí por un mínimo de 300 m en cada tipo de bosque y distribuidas a lo largo del gradiente altitudinal. Los datos corresponden a cinco mediciones realizadas entre el periodo 2012 y 2019. Las parcelas se instalaron en 2012 siguiendo la metodología propuesta por Camacho (2000) y descrita con mayor detalle por Veintimilla *et ál.* (2019). Para el establecimiento se seleccionaron zonas homogéneas de bosques primarios, sin evidencia de reciente intervención humana, ubicadas en áreas de ladera, con pendientes bajas, para evitar afectaciones futuras, como deslizamientos o derrumbes y conservando una distancia mayor a 50 m de cuerpos de agua (Veintimilla *et ál.* 2019).

En las parcelas se realizaron mediciones en los años 2014, 2015, 2017 y 2018 de todas las plantas de hábito arbóreo, incluidas palmas y helechos arborescentes, además de lianas, con diámetros a la altura del pecho (DAP)  $\geq 10$  cm medidos a 130 cm de altura desde el suelo. La medición se realizó con cinta diamétrica de fibra de vidrio y cada individuo dentro de la parcela fue identificado con un código único de inventario. A partir de la segunda medición (2014), se registraron todos los individuos reclutados que alcanzaron DAP  $\geq 10$  cm. Además, se identificaron los árboles muertos o desaparecidos entre una y otra medición, y en lo posible se anotaron las causas probables de muerte o desaparición.

Durante los eventos de medición se identificaron algunos árboles con aumento en el tamaño de las gambas, engrosamiento en la corteza o deformación en el tronco a la altura de 130 cm, impidiendo que se pudiera repetir la medición a esta altura, por lo tanto, estos individuos fueron medidos por encima de 130 cm. Para efectos del cálculo de incrementos diamétricos se tuvo en cuenta solamente dos o más datos de DAP tomados a la misma altura de evaluación del DAP.

Durante la instalación de las parcelas y los eventos de medición, se realizó la identificación botánica en campo por el parataxónomo Vicente Herra. La corroboración de la identificación se realizó mediante la recolección y herborización de muestras botánicas para el análisis posterior en el Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica, por el especialista Nelson Zamora. La identificación se llevó en lo posible a nivel de especie.

La información de palmas, helechos arbóreos y lianas no se consideró para el cálculo de valores de la dinámica debido a que estas plantas no presentan crecimiento secundario que se traduzca en un incremento de diámetro representativo (Duque *et ál.* 2017). Para el análisis de diversidad solamente se consideraron especies de plantas con hábito arbóreo incluidas palmas y helechos.

#### 5.4.3. Manejo de la información

La base de datos consolidada para el manejo de la información fue depurada mediante la revisión de formularios de campo, así como la verificación de aquellos datos atípicos que pudieran considerarse errores de muestreo; por ejemplo: (1) errores en la medición del DAP; (2) estimación del DAP de árboles que no fueron encontrados durante una medición, pero fueron hallados en la siguiente (ej. árbol no encontrado en la medición de 2014, pero encontrado en la medición de 2015); el ajuste del DAP faltante se estimó mediante promedios; (3) revisión de individuos con dos o más ejes o tallos; (4) revisión de árboles con dos o más alturas de medición del DAP; (5) errores de escritura en los formularios, entre otros. La revisión y ajuste del incremento diamétrico entre mediciones fue realizada siguiendo la propuesta de Finegan *et ál.* (1999). Ellos indican que el

incremento de diámetro anual en especies arbóreas en bosques tropicales de Costa Rica, puede variar entre -2 y 50 mm; por lo tanto, valores fuera de este rango fueron ajustados mediante promedios a partir del dato de la medición siguiente y del de la medición anterior al dato fuera del rango.

También, se realizó la revisión del listado de especies de todas las parcelas en el portal TNRS (Taxonomic Name Resolution Service), disponible en <http://tnrs.iplantcollaborative.org>, y la taxonomía a nivel de familia siguiendo el sistema de clasificación APG IV, disponible en el portal del jardín botánico de Missouri (<http://www.mobot.org>) (APG IV 2016).

#### 5.4.4. Características del suelo y rasgos funcionales de la comunidad

Para identificar si existió influencia de las propiedades funcionales del bosque en las tasas de la dinámica, se utilizaron valores de medias ponderadas de la comunidad (CWM) de cinco rasgos funcionales obtenidos para las especies dominantes de hábito arbóreo de este mismo gradiente, evaluados por Finegan *et ál.* (en preparación), los cuales fueron obtenidos a partir de protocolos estándar para la evaluación de rasgos funcionales de plantas (Pérez-Harguindeguy *et ál.* 2013). Adicionalmente se evaluaron tres características de suelo (Veintimilla *et ál.* 2019).

Los valores CWM de rasgos de árboles fueron calculados utilizando el área basal (BA) como ponderadora. Se seleccionaron: nitrógeno foliar (N, mg g<sup>-1</sup>), fósforo foliar (P, mg g<sup>-1</sup>), la relación N/P (mg g<sup>-1</sup>) del follaje, el área específica foliar (SLA, mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>) y la densidad de madera (WSG, sin unidades), pertenecientes a 27 de las 29 parcelas evaluadas. Adicionalmente, se calcularon CWM para las parcelas 18 y 19 ubicadas al interior del Parque Nacional Tapantí (PNT) (Anexo 1), a partir de datos de rasgos funcionales medidos a 162 especies de árboles y palmas. Los valores CWM de los rasgos fueron calculados con el grupo de especies que representaron entre el 75 y 80% del AB por parcela. La especie *Weinmannia karsteniana* no se registró dentro de la base de datos de rasgos funcionales de CATIE; por consiguiente, se utilizaron valores de rasgos a nivel de género teniendo en cuenta lo sugerido por Chave *et ál.* (2006), quienes indican que en ausencia de estimadores de rasgos a nivel de especie, es aceptable utilizar valores promedio a nivel de género. Se calcularon los rasgos funcionales promedio para *W. karsteniana* a partir de los valores de rasgos de especies del género *Weinmannia* reportados en Jager *et ál.* (2015) y Kattge *et ál.* (2020).

Los valores de características del suelo fueron recolectados por Veintimilla *et ál.* (2019) a partir de los protocolos indicados en Chain-Guadarrama *et ál.* (2012) y Sesnie *et ál.* (2009), para su estudio de impulsores de la composición y la diversidad *alpha* en este gradiente. Colectaron muestras de suelo homogenizadas dentro de las parcelas, así como valores de la pendiente y profundidad del suelo (Veintimilla *et ál.* 2019). Dentro de los análisis físicos y químicos obtuvieron valores de carbono (C, expresado en mg g<sup>-1</sup>), relación C/N (mg g<sup>-1</sup>) y capacidad de intercambio catiónico (CICE, %), datos que fueron utilizados en el presente estudio.

#### 5.4.5. Análisis de datos

- Diversidad

De acuerdo con Hsieh *et ál.* (2016), los números de Hill han incrementado su uso a través de los años debido a que representan de manera intuitiva y estadísticamente más rigurosa, la diversidad presente en una comunidad. A partir de la información depurada se organizó una tabla de especies por parcela, para las cinco mediciones, donde se incluyen datos de especies basados en abundancia (Chao *et ál.* 2012; Hsieh *et ál.* 2016). Se utilizó la librería iNEXT del *software* R (Hsieh *et ál.* 2016; R Core Team 2020), para el cálculo de los números Hill (q), de orden cero, uno y dos para cada

parcela. El primer número equivale a la riqueza de especies ( $q=0$ ), el segundo al índice de Shannon-Wiener ( $q=1$ ) y el tercero al índice de Simpson ( $q=2$ ).

Debido a que los números de Hill dependen del tamaño de la muestra (Hsieh *et ál.* 2016), se utilizó rarefacción estandarizando el número de árboles por parcela al valor promedio de individuos (Chiarucci *et ál.* 2008; López-Mejía *et ál.* 2017), con el fin de poder comparar estadísticamente los bosques distribuidos en el gradiente altitudinal de interés (Hsieh *et ál.* 2016).

- Dinámica de bosques

Los análisis de la dinámica de bosques fueron realizados solamente con datos de tallos de árboles con DAP >10 cm. El área basal (AB; expresada en  $m^2$ ) fue estimada asumiendo que los tallos presentaron forma circular, siguiendo la fórmula:

$$BA = \pi \frac{DAP^2}{4} \quad (1)$$

Se calcularon valores de incremento corriente anual periódico (ICA) del AB para los árboles sobrevivientes ( $ICA_s$ ), o árboles vivos durante todo el periodo medido entre 2012 y 2019, y el incremento corriente neto periódico ( $ICA_{neto}$ ), teniendo en cuenta el AB ganada (reclutas) y perdida (muertos). Los valores resultantes fueron extrapolados en área basal por hectárea (AB;  $m^2 ha^{-1}$ ). Se utilizaron las fórmulas siguientes (Prodan *et ál.* 1997, Quinto-Mosquera y Moreno-Hurtado 2010, Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado 2013, Morera 2019):

$$ICA = \frac{(DAP_1 - DAP_0)}{t} \quad (2)$$

Donde  $ICA$  es el incremento corriente anual periódico,  $DAP_0$  corresponde al diámetro inicial,  $DAP_1$  es el diámetro final y  $t$  es el tiempo en años entre ambas mediciones.

$$ICA_{neto} = ICA_s + r - m \quad (3)$$

Donde  $ICA_{neto}$  es el incremento neto del periodo medido,  $ICA_s$  es la suma de incrementos de AB de árboles sobrevivientes entre 2012-2019, e incluye valores de árboles sobrevivientes, reclutas y muertos; así,  $r$  es el AB ganada que corresponde al reclutamiento y  $m$  es el AB de árboles muertos o AB perdida.

Además, calculamos la tasa de mortalidad ( $Mr$ ) siguiendo la propuesta de Sheil *et ál.* (1995) que establece que la mortalidad en los bosques tropicales es constante (Deevey 1947; Begon *et ál.* 2004) y no es independiente del tiempo (Sheil *et ál.* 1995, 2000; Sheil y May 1996).

$$Mr = \left[ 1 - \left( \frac{N_s}{N_0} \right)^{1/t} \right] * 100 \quad (4)$$

Donde,  $Mr$  es la tasa de mortalidad expresada en porcentaje anual ( $\% \text{ año}^{-1}$ ),  $N_0$  corresponde al número de individuos iniciales censados,  $N_s$  es el número de individuos iniciales menos el número de individuos muertos durante el periodo 2012-2019 ( $N_s = N_0 - m$ ), y  $t$  es el intervalo de tiempo desde el inicio de la primera medición hasta la medición final, expresado en años.

La tasa de reclutamiento, por otro lado, se calculó de acuerdo con Sheil *et ál.* (2000), utilizando la fórmula siguiente:

$$Rr = \left[ 1 - \left( 1 - \frac{r}{N_i} \right)^{1/t} \right] * 100 \quad (5)$$

Donde,  $Rr$  es la tasa de reclutamiento expresada en porcentaje anual ( $\% \text{ año}^{-1}$ ),  $N_i$  corresponde al número de individuos iniciales censados más el número de individuos reclutados durante todo el

periodo evaluado ( $N_i = N_0 + r$ ), y  $t$  es el intervalo de tiempo desde el inicio de la primera medición hasta la medición final, expresado en años.

Adicionalmente, se calculó el AB inicial para cada parcela extrapolada a hectárea para ser usado en la etapa de exploración de modelos.

#### 5.4.6. Análisis estadísticos

- Diversidad y dinámica

Todos los análisis, así como la construcción de modelos lineales y los ajustes de los mismos, se llevaron a cabo utilizando el *software* R (R Core Team 2019) y se usaron las librerías ‘lme4’ (Bates *et ál.* 2015, ‘nlme’ (Pinheiro *et ál.* 2020), ‘mgcv’ (Woods 2017) y ‘car’ (R Core Team 2019). Adicionalmente se elaboraron gráficos para la exploración de modelos y generación de resultados usando las librerías ‘ggplots2’ (Wickham 2016).

Para determinar si existen diferencias entre los valores de los números de Hill de orden  $q=0$ ,  $q=1$  y  $q=2$  con respecto al gradiente altitudinal y el tiempo de medición, se usaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM), teniendo en cuenta medidas repetidas en el tiempo. Los efectos fijos del modelo propuesto fueron la altitud y el tiempo, y el efecto aleatorio fue la parcela. Se usó la función ‘glmer’ de la librería ‘lme4’, para el ajuste de los modelos (Bates *et ál.* 2015). Por último, se aplicó una distribución Poisson para muestras basadas en conteos (Zuur *et ál.* 2009).

Para identificar las relaciones entre las variables de la dinámica, la altitud, el área basal inicial y ejes de los PCA de rasgos de árboles y características de suelo, se construyeron en total 19 modelos lineales y no lineales, significativos a partir del cociente de verosimilitud de chi cuadrado ( $X^2$ ,  $p < 0,05$ ; Anexo 3). En esta etapa se utilizó la función ‘gls’ de la librería ‘nlme’, para el ajuste de la varianza de los modelos lineales generalizados (GLM), a través del método de mínimos cuadrados generalizados (GLS) y la función ‘VarIdent’ para diferenciar las varianzas por estratos (Zuur *et ál.* 2009). También se exploraron modelos aditivos generalizados (GAM) mediante la función ‘gam’ de la librería ‘mgcv’. Para evaluar el ajuste de un modelo se consideraron los grados de libertad efectivos (dfe) mayores a cuatro, así como gráficos con segmentos suavizados  $s$  para la selección de los mejores modelos (Zuur *et ál.* 2009, Wood 2017).

Finalmente, se seleccionaron los seis modelos más parsimoniosos a partir del menor número de variables predictoras usadas en los modelos explorados, los valores de  $R^2$  ajustado ( $R^2 adj$ ) y los valores  $p \leq 0,05$ .

- Medias ponderadas de rasgos

Para reducir la dimensionalidad de las CWM de rasgos de árboles y las características del suelo, se realizaron análisis de componentes principales (PCA) utilizando la función ‘princomp’ y estandarizando los valores de rasgos con la función ‘scale’ de la librería ‘stats’ de R (R Core Team 2019). La información de los de los PCA fue utilizada en la construcción de modelos estadísticos (Anexo 2).

## 5.5. Resultados

### 5.5.1. Diversidad de los bosques asociados al gradiente

Desde 2012 al 2019 se registraron 4380 individuos de hábito arbóreo, distribuidos en 88 familias, 203 géneros y 419 especies; 372 individuos correspondieron a cinco especies de palmas y nueve

especies de helechos arbóreos. El 96,5% de los individuos registrados en las 29 parcelas, fue identificado a nivel de especie; el valor restante se encontró a nivel de género (106 árboles, que representan el 2,42%) y solamente 45 árboles (1,03%), no pudieron ser identificados debido, en la mayoría de los casos, a la ausencia de follaje o la ausencia de copa durante las fechas de medición, y/o dificultad o riesgo en el ascenso del árbol para la recolección de muestras botánicas. El listado de las especies identificadas en las parcelas se presenta en el Anexo 5).

No hubo diferencias significativas entre años de medición de los valores de los índices de Hill (análisis de varianza y prueba de hipótesis marginales,  $p > 0,05$ ). Sin embargo, si se encontraron relaciones lineales descendentes de los tres índices con respecto a la elevación durante todo el periodo (modelo de regresión lineal mixto;  $R^2 adj$ : 0,96, 0,93, 0,92,  $p < 2e-16$ , respectivamente. Figura 5.2). Nuestros resultados de diversidad son similares a los reportados por Veintimilla *et al.* (2019).

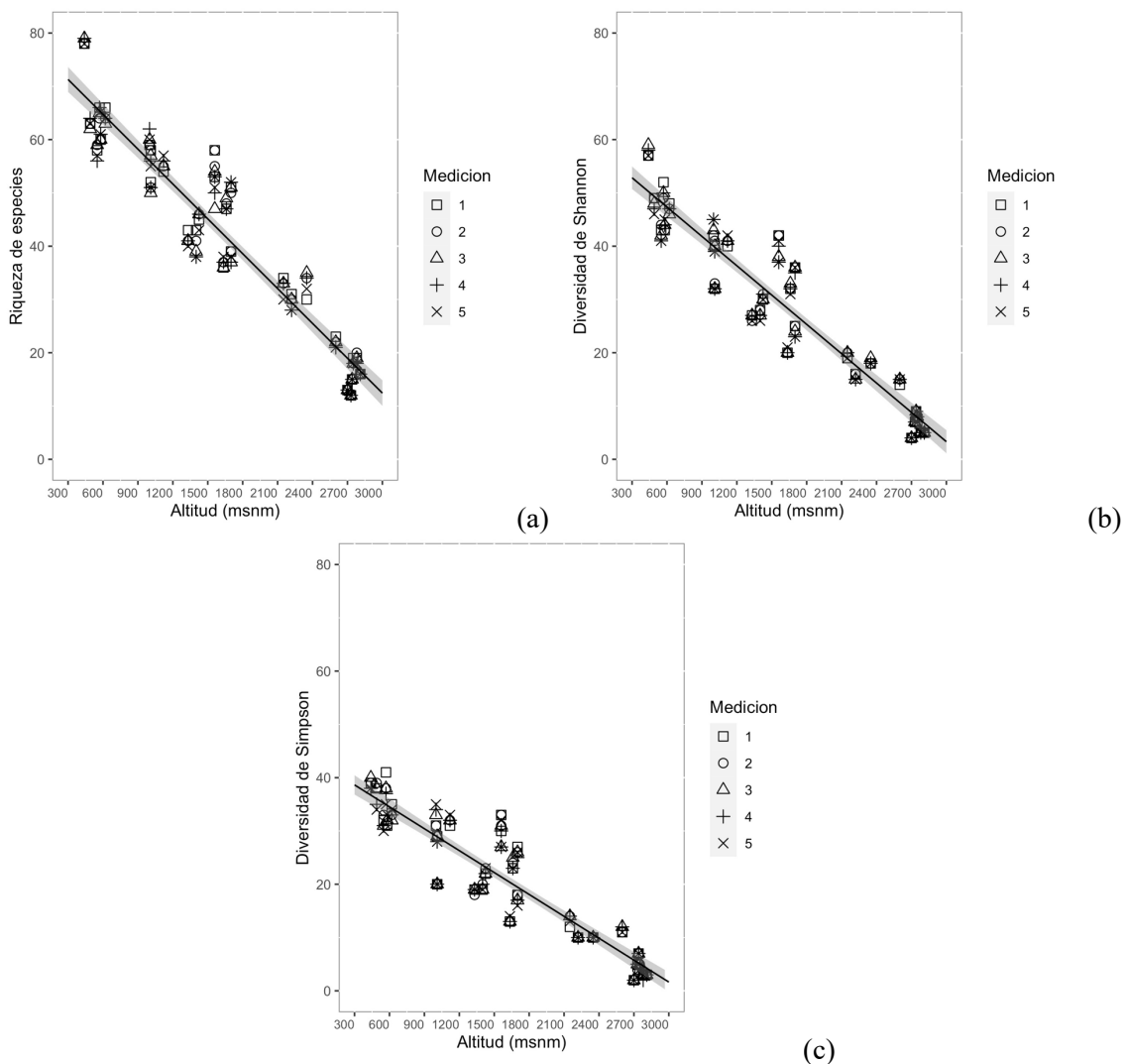


Figura 5.2. Relaciones entre los números de Hill y el gradiente de elevación para las cinco mediciones (2012-2019). (a) riqueza de especies ( $q^0$ ), (b) índice de entropía de Shannon ( $q^1$ ) y (c) diversidad de Simpson ( $q^2$ ).

### 5.5.2. Dinámica de bosques lluviosos tropicales

En el periodo evaluado se censaron un total de 4008 árboles y se midieron 4099 tallos. En la segunda medición fueron evaluados 3675 tallos, mientras que en el 2019 solamente fueron censados 3595 tallos vivos (sobrevivientes + reclutas), indicando una tendencia al descenso en el número de tallos. En términos generales, el número de tallos muertos sobrepasó al número de reclutas en un 17,06%, teniendo en cuenta los valores absolutos. Adicionalmente, la densidad promedio fue de  $547 \pm 115$  tallos  $\text{ha}^{-1}$ .

Se encontró una relación negativa entre la tasa de mortalidad ( $Mr$ ) y la altitud (modelo GAM; análisis de varianza;  $R^2 \text{ adj: } 0,44$ ,  $X^2: 18,40$ ,  $p = 7,34\text{e-}06$ . Figura 5.3), siendo menor la  $Mr$  de tallos en bosques montanos (bp-M) por encima de los 2600 msnm, con relación a los bmh-P. Este resultado soporta nuestra hipótesis de que las tasas de procesos de la dinámica, en este caso  $Mr$ , tiende a disminuir a medida que se asciende en el gradiente y por lo tanto es más baja en bosques pluviales montanos.

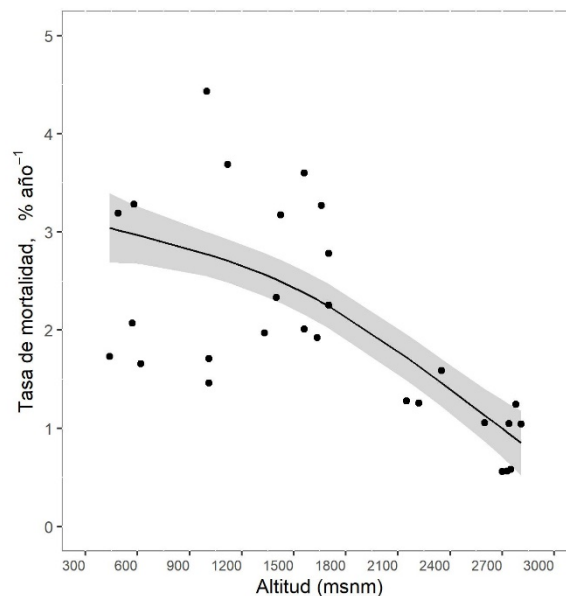


Figura 5.3 Relación entre la tasa de mortalidad ( $Mr$ ) y la altitud. Modelo tipo GAM.  $R^2 \text{ adj} = 0,44$ ;  $X^2 = 18,40$ ,  $p = 7,34\text{E-}06$ .

La tasa de reclutamiento ( $Rr$ ) presentó valores entre 0,42-3,31% al año, siendo mayor  $Rr$  en los bosques por debajo de los 2300 msnm (Anexo 1). No se encontró una relación directa entre  $Rr$  y la altitud (regresión lineal simple;  $R^2 \text{ adj: } 0,01$ ;  $p > 0,05$ ). Sin embargo, al incluir en el modelo valores CWM SLA y CWM P (Figura 5.4-a), hubo una relación negativa significativa de  $Rr$  con la altitud y CWM SLA, y positiva con CWM P (modelo GAM;  $R^2 \text{ adj: } 0,32$ ,  $X^2: 7,02$ ,  $p = 1,57\text{E-}12$ ; Figura 5.4).

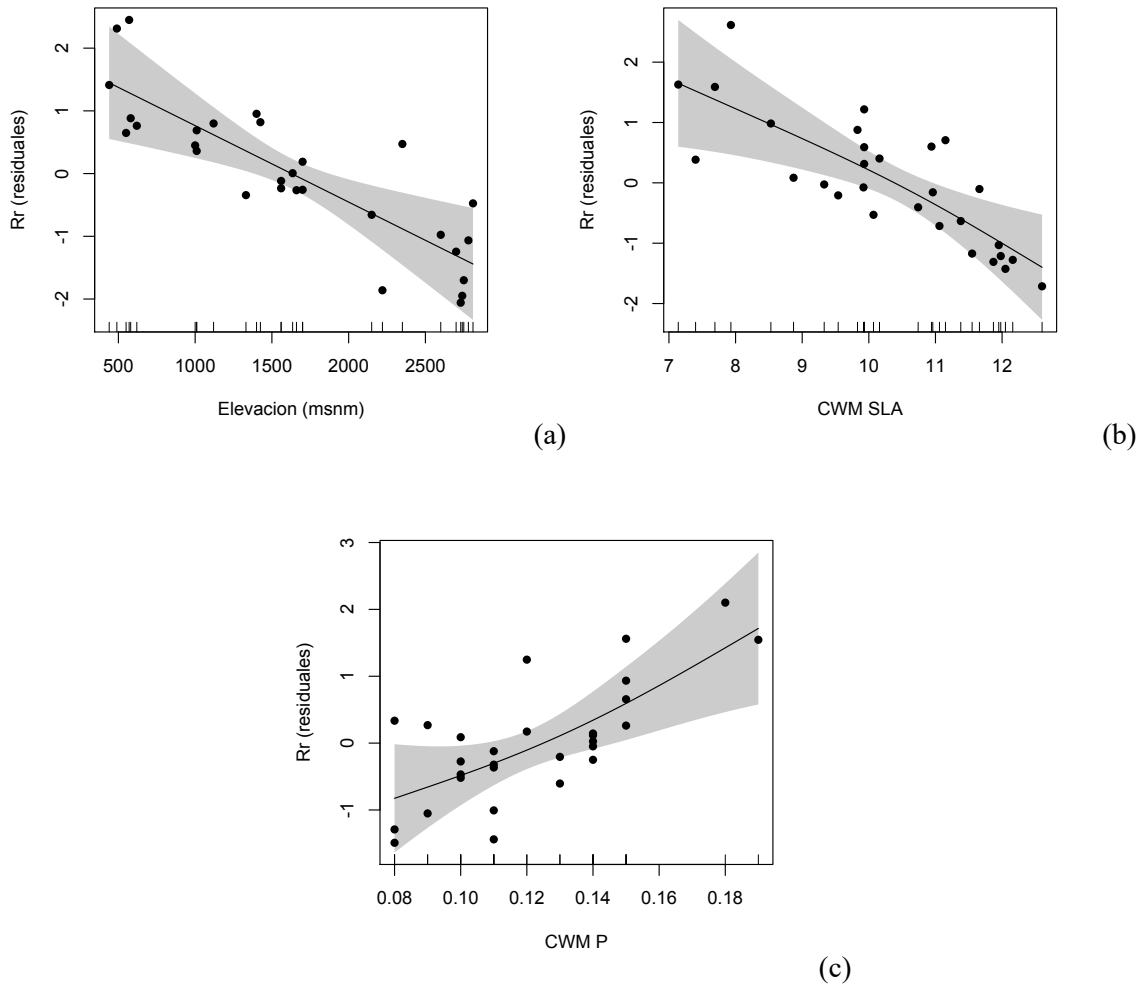


Figura 5.4 Relación de los residuales de la tasa de reclutamiento ( $R_r$ ; % año<sup>-1</sup>) la (a) altitud y los valores (b) CWM SLA y (c) CWM P. Modelo tipo GAM;  $R^2$  *adj*: 0,32,  $X^2$ : 7,02,  $p=1,57E-12$ .

El incremento corriente anual ( $ICA_s$ ) presentó una relación cuadrática negativa con la altitud ( $R^2$  *adj*= 0,30;  $X^2=0,14$ ,  $p= 2,51E-03$ ), indicando bosques más productivos en términos de AB en zonas intermedias del gradiente, entre 1000 y 2300 msnm (Figura 5.5).



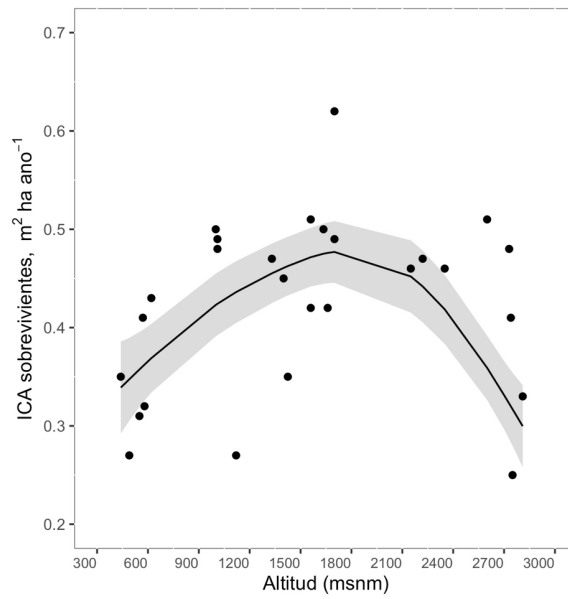


Figura 5.5 Relación entre el incremento corriente anual de área basal de árboles sobrevivientes (ICA<sub>s</sub>) y la altitud. Modelo GAM.  $R^2_{adj} = 0,30$ ;  $X^2 = 0,14$ ,  $p = 2,51E-03$ .

Finalmente, se identificaron dos modelos que podrían explicar las relaciones entre el ICA<sub>neto</sub> y la altitud y el ICA<sub>neto</sub>, la altitud y CWM WGS. El ICA<sub>neto</sub>, presentó, para el primer modelo, una relación positiva con la altitud ( $R^2_{adj} = 0,30$ ;  $X^2 = 1,70$ ,  $p = 1,15E-03$ ) (Figura 5.6).

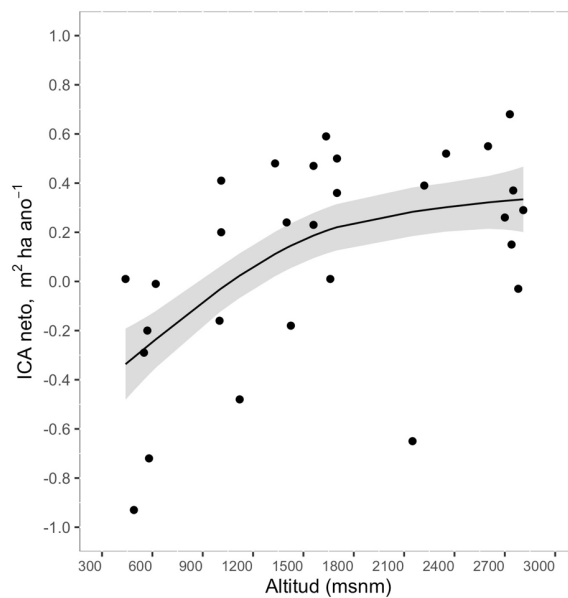
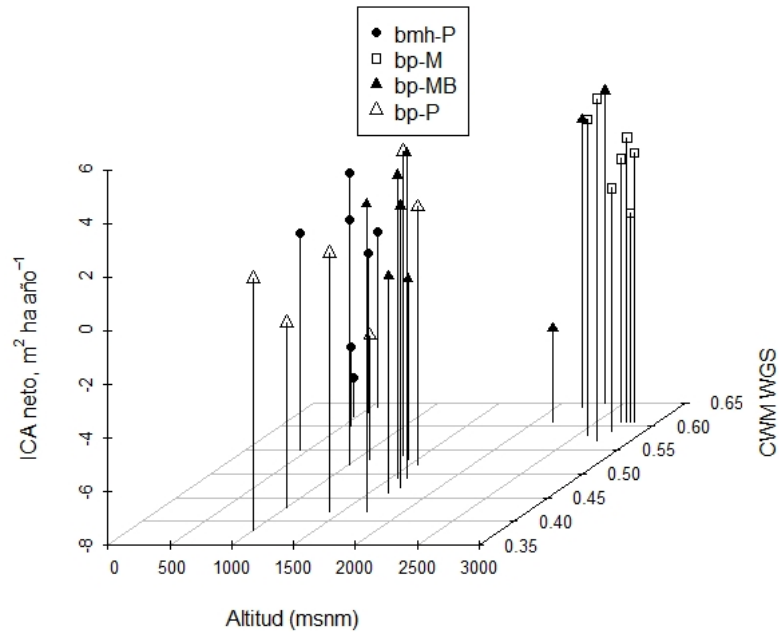


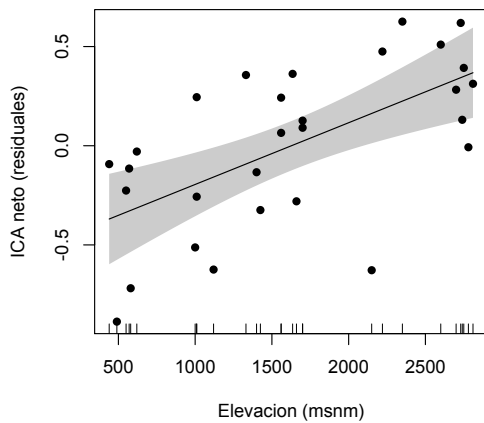
Figura 5.6 Relación entre el incremento corriente anual (ICA) neto de área basal y la altitud. Modelo GAM.  $R^2_{adj} = 0,30$ ;  $X^2 = 1,70$ ,  $p = 1,15E-03$ .

Incorporando valores de densidad de madera (CWM WGS) al modelo dos, se observa una diferenciación clara de los bosques montaños con respecto a los bosques de zonas bajas, con excepción de tres parcelas de bp-MB (Figura 5.7-a). Por lo tanto, la relación entre el ICA<sub>neto</sub> y la

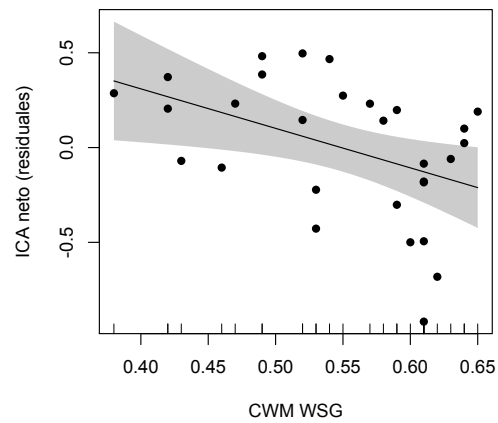
altitud continúa siendo positiva, mientras que la relación de la tasa con CWM WGS es negativa (modelo GAM,  $R^2$  adj: 0,36,  $X^2$ : 1,97,  $p= 1,57E-04$ ; Figura 5.7-b).



(a)



(b)



(c)

Figura 5.7 (a) Relación del  $ICA_{neto}$ , la altitud y CWM WSG y (b-c) Relaciones de los residuales del ICA neto con las variables explicativas, separadas. Modelo GAM;  $R^2$  adj: 0,36,  $X^2$ : 1,97,  $p= 1.57E-04$ .

## 5.6. Discusión

En bosques tropicales distribuidos en gradientes altitudinales existe poco conocimiento sobre la dinámica en términos de mortalidad, reclutamiento y productividad expresada en incrementos de

área basal. Probamos las hipótesis de que la productividad y las tasas de mortalidad y reclutamiento, disminuyen conforme aumenta la altitud. Confirmamos la hipótesis de Veintimilla *et ál.* (2019) de que la diversidad taxonómica presentó valores altos en bosques de tierras bajas y desciende hacia los bosques montanos. Sin embargo, en nuestro análisis no encontramos diferencias en la diversidad en los siete años de medición, por lo tanto, la diversidad taxonómica se mantiene constante en el tiempo.

La identificación de patrones negativos entre la productividad, la mortalidad y la diversidad con la elevación, podría sugerir que los bosques lluviosos primarios de la vertiente Caribe de Mesoamérica presentan diferente respuesta a la temperatura, a medida que se aumenta o se desciende en el gradiente de elevación, lo cual sugiere procesos más lentos en bosques de zonas altas donde la comunidad es dominada por especies conservativas, y ocurre mayor recambio de tallos de árboles en bosques de zonas bajas. Encontramos que la relación del reclutamiento con la elevación fue mejor explicada cuando se incorporaron medias ponderadas (CWM) de rasgos foliares SLA (área específica foliar) y P (fósforo), sugiriendo que las especies con características más adquisitivas son las precursoras de la sucesión natural en bosques de zonas bajas. En nuestro estudio identificamos también que los bosques entre los 1000 y 2300 msnm presentan la mayor productividad con respecto a los bosques de zonas bajas y zonas altas y, probablemente la productividad podría ser explicada por la elevación como *proxy* de la temperatura.

#### 5.6.1. Diversidad taxonómica en el tiempo

La composición de las especies de árboles, palmas y helechos arbóreos en los bosques lluviosos tropicales analizados presentaron una reducción en términos de diversidad a medida que se aumenta en el gradiente de elevación. Estos resultados concuerdan con los patrones de diversidad analizados en otros gradientes altitudinales en bosques tropicales alrededor del mundo (Gentry 1988, 1995; Lieberman *et ál.* 1996; Homeier *et ál.* 2010; Hemp 2011; Clark *et ál.* 2015; Veintimilla *et ál.* 2019; Worthy *et ál.* 2019).

Nuestro análisis arrojó que la diversidad *alfa* de los bosques primarios asociados al gradiente es constante en los siete años de monitoreo. A partir de nuestros resultados planteamos varias posibles explicaciones: (1) probablemente la más obvia sea que el periodo de tiempo de siete años analizado en este estudio, es demasiado corto para evidenciar cambios significativos en la composición de especies de árboles, que presentan ciclos de vida largos (Phillips 1997). (2) El análisis es llevado a cabo en bosques primarios lluviosos, considerados altamente diversos (Gentry y Dodson 1987; Gentry 1988, 1995; Phillips 1997), los cuales exhiben cambios en la diversidad más lentos que los bosques en estado de sucesión temprana o intermedia (Chazdon 2008; Lasky *et ál.* 2014; Prado-Junior *et ál.* 2016). (3) Los cambios drásticos en la composición de especies solo podrían ser explicados por disturbios de origen natural o antrópicos suficientemente destructivos (Lugo y Scatena 1996; Burslem y Whitmore 1999; Sheil 1999; Kreyling *et ál.* 2011; Poorter *et ál.* 2017; Aleixo *et ál.* 2019) y durante el periodo medido, no se reportó ninguno de esos eventos en el área de estudio.

#### 5.6.2. Tasas de reclutamiento y mortalidad y los factores que los afectan

El patrón de la tasa de mortalidad y reclutamiento en gradientes altitudinales ha sido poco estudiado y algunas investigaciones no han encontrado relaciones claras de la mortalidad y el reclutamiento de árboles con la elevación. Por ejemplo, Sherman *et ál.* (2012) evaluaron bosques primarios y secundarios distribuidos en un gradiente altitudinal entre 1100 y 3100 msnm en la

cordillera Central Caribeña de República Dominicana y Clark *et ál.* (2015) evaluaron bosques primarios lluviosos en un gradiente de 2800 m en Costa Rica (ver Introducción).

En nuestro estudio encontramos que existe una relación negativa de la tasa de mortalidad y reclutamiento (calculadas a partir del número de tallos) con la elevación. La ganancia y pérdida de tallos en un bosque podría estar influenciada por diferentes factores bióticos y abióticos (ver Introducción). Consideramos que el agua no fue un factor limitante, por lo que asumimos que las tasas de recambio de árboles (diferencia entre la tasa de mortalidad y la tasa de reclutamiento) podrían estar influenciadas por la elevación (como *proxy* de la temperatura), teniendo en cuenta que se ha demostrado que existe un patrón descendente de la PPN, la diversidad y dinámica de la biomasa arriba del suelo con la temperatura en otros gradientes de elevación en el trópico (Girardin *et ál.* 2010; Clark *et ál.* 2015; Veintimilla *et ál.* 2019; Malizia *et ál.* 2020).

Adicionalmente, los procesos de descomposición de la hojarasca, considerados importantes en el ciclaje de nutrientes y en las funciones de productividad y mantenimiento de los ecosistemas (Díaz *et ál.* 2009), también podrían explicar tasas más lentas de la dinámica en gradientes de elevación en el Neotrópico. Resaltamos las investigaciones de Salinas *et ál.* (2010) y Esquivel *et ál.* (2019), quienes encontraron patrones descendentes de descomposición de la hojarasca en gradientes altitudinales en Perú y Costa Rica, respectivamente. El primer estudio analizó la hojarasca de 15 especies de árboles y evaluó la tasa de descomposición en un periodo de 448 días en parcelas de bosque primario a lo largo de un gradiente de 2800 m. Por otro lado, el estudio de Esquivel *et ál.* (2019) evaluó la descomposición de hojarasca de 10 especies nativas, por un periodo de 540 días, en el mismo gradiente de nuestro estudio. De manera independiente ambas investigaciones encontraron que las tasas de composición de la hojarasca dependen de la composición de especies (ej. rasgos de hojas como SLA, P, M y contenido de materia seca (siglas en inglés LDMC), en el estudio de Esquivel *et ál.* 2019) y la temperatura del suelo. En otras palabras, en bosques montanos de zonas altas, la tasa de descomposición es baja y tiende a aumentar en bosques de media y baja elevación, debido al aumento de la temperatura del suelo.

En este sentido, las especies dominantes juegan un rol importante en la dinámica de los ecosistemas (Grime 1998; Finegan *et ál.* 2015; Lohbeck *et ál.* 2015; Esquivel *et ál.* 2019), y podrían explicar las bajas tasas  $M_r$  en los bosques montanos de nuestro gradiente. Por ejemplo, el género *Quercus*, tiene características conservativas, con valores altos de densidad de madera (Culmsee *et ál.* 2010; Peña *et ál.* 2018), que se traduce en árboles de maderas duras y mayor longevidad. Otros rasgos de árboles como, hojas duras, de construcción más compleja, que se descomponen lentamente en el suelo del bosque, también contribuyen a las bajas tasas de la dinámica en bosques montanos de zonas altas (Bruijnzeel y Veneklass 1998; Salinas *et ál.* 2010, Esquivel *et ál.* 2019). En nuestro estudio, los bosques montanos dominados por *Quercus* (ver Veintimilla *et ál.* 2019), presentarían mayor tiempo de residencia de la biomasa arriba del suelo, de manera similar a los resultados de Clark *et ál.* (2015) y Esquivel *et ál.* (2019). Los bosques de crecimiento lento, como los bosques montanos (con  $<$  tiempo de residencia), podrían prosperar mejor en suelos pobres en nutrientes, e invertir más recursos en defensa contra patógenos y plagas (Galbraith *et ál.* 2014), y por consiguiente, tendrían menor mortalidad de individuos y menores tasas de descomposición, así como menor PPN (Girardin *et ál.* 2010; Salinas *et ál.* 2010; Esquivel *et ál.* 2019).

Los bosques por debajo de los 2350 msnm, no solamente tuvieron mayor productividad, medida como incremento de área basal de sobrevivientes (ver abajo), también presentaron los valores más altos en las tasas de mortalidad y reclutamiento (Anexo 1 y Anexo 4). Encontramos un mayor número de tallos muertos, que se traduciría en mayores tasas de mortalidad en árboles con DAP  $<$ 30

cm, por lo tanto, consideramos que los bosques intermedios y de zonas bajas podrían ser más dinámicos en el recambio de individuos. Nuestros resultados, serían equivalentes a los obtenidos por Stephenson y Mantgem (2005) y Clark *et ál.* (2015), quienes indican que el recambio presenta una relación negativa con el gradiente de elevación. De acuerdo con Lasky *et ál.* (2014), el trade-off entre la muerte y crecimiento (reclutas + sobrevivientes) de tallos, podría estar vinculado igualmente con la densidad de madera. Estos autores encontraron que en bosques lluviosos de zonas bajas el crecimiento de especies con densidad de madera baja es más acelerado, luego de un disturbio, traduciéndose en un mayor incremento en la productividad y la mortalidad.

El cálculo de tasas de mortalidad y reclutamiento, fue realizado con datos de parcelas pequeñas (<1 ha), por lo tanto, los valores de las tasas pueden tener una fuerte influencia de eventos estocásticos (Clark *et ál.* 2015) como tormentas tropicales, que podrían afectar drásticamente la estructura del bosque (Sheil 1996; Burslem y Whitmore 1999; Miles *et ál.* 2004; Kreyling *et ál.* 2011; Poorter *et ál.* 2017; Aleixo *et ál.* 2019). Recientemente se ha identificado que los relámpagos podrían explicar la muerte de árboles grandes en bosques primarios de zonas bajas en el trópico (Yanoviak *et ál.* 2020). En el periodo evaluado, registramos la muerte de 504 árboles de los cuales solo nueve (1.8%) tenían DAP >60 cm, y murieron en bosques por debajo de los 2350 m; encontramos que la tasa de mortalidad para árboles grandes (>60 cm) fue de 0.83% año<sup>-1</sup>, (Anexo 4) y consideramos que a pesar de ser poco significativa para un periodo de siete años, podría explicar la alta variabilidad en las tasas de mortalidad y reclutamiento en nuestro gradiente en bosques de zonas intermedias y bajas. La importancia de los árboles grandes en los bosques tropicales ha sido destacada por diversos autores, debido a su importancia en la dinámica de claros, secuestro de carbono y productividad (Clark *et ál.* 1996; 2019; Hubbell *et ál.* 1999; Lutz *et ál.* 2018). Al morir un árbol grande, ocurren impactos positivos y negativos al interior de la parcela. Primero, se crea un claro, que promueve la sucesión de la regeneración natural, y a su vez favorece o no el crecimiento de las especies tolerantes a la sombra presentes en el sotobosque. Segundo, el daño mecánico generado por la caída de árboles grandes, podría provocar un aumento en la mortalidad de árboles con DAP <30 cm (Anexo 4). Y tercero, la apertura del claro, cambia las condiciones ambientales del bosque: mayor entrada de luz, cambios en la humedad del suelo, la disponibilidad de nutrientes y la exposición al viento, que podrían afectar a los árboles circundantes al claro (Hubbell *et ál.* 1999; Gray *et ál.* 2012; Galbraith *et ál.* 2014).

Las tasas de reclutamiento presentaron un patrón negativo con la elevación siendo, sin embargo, mejor explicadas por los valores CWM de los rasgos foliares SLA y P. A medida que se desciende en el gradiente altitudinal, CWM P foliar disminuye en la comunidad, siendo más bajo en bosques muy húmedos premontanos (bmh-P; entre 400-620 msnm). El fósforo es considerado el nutriente más limitante en la PPN en bosques tropicales de zonas bajas debido a que estos bosques se han establecido sobre suelos altamente meteorizados, bien drenados y profundos, y el P es menos disponible para las plantas por la saturación de aluminio en el suelo (Vitousek *et ál.* 2010; Wright *et ál.* 2011; Fisher *et ál.* 2013). Por el contrario, los bosques montanos de nuestro gradiente presentaron valores altos de CWM P. Los suelos en sistemas montañosos podrían presentar mayor disponibilidad de fósforo debido al origen geológico más reciente, relacionado con dinámicas de vulcanismo; por lo tanto, este elemento podría estar disponible de manera más abundante en el material parental (Vitousek *et ál.* 2010 y Fisher *et ál.* 2013).

Por otro lado, comunidades con valores altos de CWM SLA, presentaron mayor tasa de reclutamiento. En general, valores altos de este rasgo funcional indicarían características adquisitivas de la comunidad, así como mayor producción en términos de biomasa (Apaza-Quevedo *et ál.* 2015; Finegan *et ál.* 2015; Prado-Junior *et ál.* 2016).

### 5.6.3. Relación de la productividad de biomasa y la altitud

Los valores de incremento corriente anual (ICA) de sobrevivientes resultaron en una forma de joroba, sugiriendo que los bosques de elevaciones intermedias (entre 1000 y 2000 msnm) presentan mayor productividad de biomasa arriba del suelo, tomando el área basal como una aproximación de la biomasa (Homeier *et ál.* 2010). Este patrón fue similar al encontrado por Malizia *et ál.* (2020), en su análisis del área basal acumulada de 491 parcelas de bosques primarios andinos y por Phillips *et ál.* (2019) en su investigación sobre la variación de los *stocks* de carbono acumulado en bosques montanos de Colombia a lo largo de un gradiente entre los 750 y 280 msnm.

Los valores de ICA de sobrevivientes estuvieron en un rango entre 0,06 y 0,62 m<sup>2</sup> ha año<sup>-1</sup>, similar a los valores de incremento de área basal reportados por Clark *et ál.* (2015), para su estudio en Costa Rica. La alta productividad de área basal en los bosques intermedios de nuestro gradiente, podría estar relacionada con los valores altos de diversidad (Anexo 1) y esta relación podría ser explicada por la hipótesis de complementariedad de nicho (Tilman *et ál.* 2001), la cual sugiere que las comunidades con altos valores de diversidad podrían usar de manera más eficiente los recursos, lo que resultaría en un aumento en la productividad de biomasa (Lohbeck *et ál.* 2015; Prado-Junior *et ál.* 2016).

Los bosques de elevación intermedia podrían ofrecer condiciones climáticas ideales para las especies vegetales debido al balance entre la temperatura moderada y la alta humedad ambiental (Venter *et ál.* 2017; Muñoz -Mazón *et ál.* 2020). Este patrón fue encontrado por Kluge *et ál.* (2006) quienes analizaron la relación de la riqueza de especies de pteridofitos con la elevación en un gradiente entre los 100 y 3400 msnm en Costa Rica. Por otro lado, la relación diversidad-productividad podría estar determinada por la escala espacial de análisis, dado que a escala local la composición florística podría jugar un rol importante en la productividad (Poorter *et ál.* 2015; Sullivan *et ál.* 2017), en relación a la heterogeneidad aportada por los cambios abruptos en la topografía, el clima y el suelo en los gradientes de elevación (Chalcraft *et ál.* 2004; Homeier *et ál.* 2010; Werner y Homeier 2015).

A pesar de reportarse alta diversidad *alfa* en bosques por debajo de los 1000 msnm, los valores del ICA de sobrevivientes tendieron a ser bajos y creemos que se debe a la alta variabilidad en las tasas de mortalidad de tallos en parcelas en bosques de zonas bajas. Como se mencionó anteriormente, el cálculo de las tasas de la dinámica del presente estudio se realizó en parcelas pequeñas las cuales podrían presentar mayor variabilidad (Lewis *et ál.* 2004). Además, cabe la posibilidad de que las tasas calculadas sean influidas por eventos aleatorios que causarían la muerte de árboles grandes. En nuestro estudio registramos la muerte de siete de los nueve árboles con DAP  $\geq 60$  cm, entre 2012-2019 en bosques entre los 400 y 600 msnm, lo cual pudo influir en las dinámicas de los bosques evaluados. Por consiguiente, la caída de árboles grandes podría afectar negativamente a los árboles cercanos, lo cual se traduce en menor crecimiento.

Las bajas tasas de productividad en bosques montanos, por otro lado, estaría vinculada a las características conservativas, del género *Quercus* y a un menor número de tallos en las parcelas, con DAP  $\geq 60$ cm (Anexo 4). Álvarez *et ál.* (2017), sugieren que la biomasa acumulada estaría más relacionada con el área basal que con la densidad de tallos. Nuestros resultados fueron similares a los de Culmsee *et ál.* (2010) y Peña *et ál.* (2018), quienes encontraron en sus estudios que existe una relación de la dominancia de la familia Fagaceae con valores altos de biomasa almacenada arriba del suelo, tanto en los bosques montanos de gradientes de elevación en Sulawesi, Indonesia, como en el noroeste de Colombia, respectivamente.

Por otro lado, el ICA neto confirmó que las parcelas en bosques montanos presentaron poca variación en el incremento de área basal, de manera similar a lo reportado por Báez *et ál.* (2015) en bosques andinos. Encontramos diferencias entre los bosques de zonas altas con los bosques de zonas intermedias y bajas (< 1660 msnm), cuando se incorporaron valores CWM WGS en la relación del ICA neto y la altitud. El cambio en la composición de este rasgo en el gradiente sugiere estrategias más adquisitivas en bosques bajos, relacionadas con mayor crecimiento y productividad en términos de biomasa arriba del suelo (Chavé *et ál.* 2009; Finegan *et ál.* 2015). Además, la evaluación de composición taxonómica en este estudio confirmó una alta diversidad en zonas bajas del gradiente que podría estar relacionada a una alta productividad, de acuerdo a lo señalado por Lohbeck *et ál.* (2012). Adicionalmente, un estudio ha comparado la distribución de producción primaria neta (PPN) arriba y abajo del suelo, encontrando que no hay diferencias entre los bosques distribuidos en zonas bajas del gradiente y los bosques de tierras bajas de la Amazonía (Girardin *et ál.* 2010), Por lo tanto, conjeturamos que los bosques de transición y de zonas bajas de gradientes altitudinales en Mesoamérica son muy importantes en la comprensión de la dinámica del ciclo del carbono y se hace relevante ahondar en más estudios. En otras palabras, las tasas calculadas en nuestro estudio confirman dinámicas lentas y productividad de biomasa arriba del suelo más baja a medida que se asciende en el gradiente.

## 5.7. Conclusiones

Esperábamos que las tasas dinámicas de los bosques evaluados disminuyeran con la altitud, de acuerdo con estudios previos en gradientes altitudinales y latitudinales. Concluimos que deben esperarse respuestas más variadas a tales gradientes.

Las tasas de mortalidad disminuyeron con la altitud, pero los mejores modelos para las tasas de reclutamiento incluyeron valores de medias ponderadas de rasgos (CWM) de densidad de madera y área específica foliar como predictores adicionales, lo que sugiere que las características funcionales del bosque correlacionadas con otros factores, además de la temperatura, deben ser consideradas para explicar la dinámica del bosque y el cambio en los bosques tropicales de montaña. Los incrementos del área basal proporcionan una aproximación útil de los patrones de productividad y muestran que esos patrones también podrían tener respuestas variables o incluso inesperadas a los gradientes ambientales. Las respuestas dependen de si se analizan los incrementos brutos o netos de biomasa arriba del suelo y demuestran nuevamente el valor de las propiedades funcionales de la comunidad como variables predictoras.

La productividad bruta aproximada por incrementos del área basal de sobrevivientes y reclutas puede mostrar relaciones inesperadas con la altitud, en nuestro caso resultando en una relación cuadrática negativa que sugiere mayor productividad en los bosques de zonas intermedias en el gradiente. En contraste, la productividad neta en realidad puede aumentar con la altitud debido a la mortalidad baja o muy baja en los bosques montanos arriba de los 2300 msnm y no a tasas de crecimiento más altas. La comprensión de las respuestas de los BTM al cambio climático requiere un análisis a escala de paisaje donde se midan los gradientes adicionales a los de la temperatura, como el suelo, y requiere la cuantificación de las propiedades funcionales del bosque.

Finalmente, los modelos aditivos generales son herramientas estadísticas apropiadas para el análisis de datos dinámicos forestales de gradientes ambientales complejos, porque ofrecen flexibilidad no paramétrica y mejores modelos parsimoniosos.

## 5.8. Referencias bibliográficas

- Aleixo, I; Norris, D; Hemerik, L; Barbosa, A; Prata, E; Costa, F; Poorter, L. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change* 9(5):384-388. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0>.
- Álvarez-Dávila, E; Cayuela, L; González-Caro, S; Aldana, AM; Stevenson, PR; Phillips, O; Cogollo, Á; Peñuela, MC; Von Hildebrand, P; Jiménez, E; Melo, O; Londoño-Vega, AC; Mendoza, I; Velásquez, O; Fernández, F; Serna, M; Velázquez-Rua, C; Benítez, D; Rey-Benayas, JM. 2017. Forest biomass density across large climate gradients in northern South America is related to water availability but not with temperature. *PLoS ONE* 12(3):1-16. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171072>.
- Antonelli, A; Kissling, WD; Flantua, SGA; Bermúdez, MA; Mulch, A; Muellner-Riehl, AN; Krefl, H; Linder, HP; Badgley, C; Fjeldsã, J; Fritz, SA; Rahbek, C; Herman, F; Hooghiemstra, H; Hoorn, C. 2018. Geological and climatic influences on mountain biodiversity (en línea). *Nature Geoscience* 11(10):718-725. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0236-z>.
- Apaza-Quevedo, A; Lippok, D; Hensen, I; Schleuning, M; Both, S. 2015. Elevation, Topography, and Edge Effects Drive Functional Composition of Woody Plant Species in Tropical Montane Forests. *Biotropica* 47(4):449-458. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12232>.
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1):1-20. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>.
- Aubry-Kientz, M; Rossi, V; Wagner, F; Hérault, B. 2015. Identifying climatic drivers of tropical forest dynamics. *Biogeosciences* 12(19):5583-5596. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-12-5583-2015>.
- Báez, S; Malizia, A; Carilla, J; Blundo, C; Aguilar, M; Aguirre, N; Aguirre, Z; Álvarez, E; Cuesta, F; Duque, Á; Farfán-Ríos, W; García-Cabrera, K; Grau, R; Homeier, J; Linares-Palomino, R; Malizia, LR; Cruz, OM; Osinaga, O; Phillips, OL; Reynel, C; Silman, MR; Feeley, KJ. 2015. Large-scale patterns of turnover and basal area change in Andean forests. *PLoS ONE* 10(5):1-14. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126594>.
- Bagchi, R; Swinfield, T; Gallery, RE; Lewis, OT; Gripenberg, S; Narayan, L; Freckleton, RP. 2010. Testing the Janzen-Connell mechanism: Pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters* 13(10):1262-1269. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01520.x>.
- Bates, D; Mächler, M; Bolker, BM; Walker, SC. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Begon, M; Townsend, CR; Harper, JL. 2004. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Fourth edi. Oxford, United Kingdom, Blackwell Publishing. 759 p.
- Bordin, KM; Müller, SC. 2019. Drivers of subtropical forest dynamics: The role of functional traits, forest structure and soil variables. *Journal of Vegetation Science* 30(6):1164-1174. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12811>.
- Bruijnzeel, LA; Mulligan, M; Scatena, FN. 2011. Hydrometeorology of tropical montane cloud forests: Emerging patterns. *Hydrological Processes* 25(3):465-498. DOI: <https://doi.org/10.1002/hyp.7974>.
- Bruijnzeel, LA; Veneklaas, EJ. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology* 79(1):3-9. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0003:CCATMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0003:CCATMF]2.0.CO;2).
- Bruijnzeel, LA. 2000. Hydrology of tropical montane cloud forests: a re-evaluation. *Proceedings of the Second International Colloquium on Hydrology of the Humid Tropics* 1:1-18.



- Burslem, DFRP; Whitmore, TC. 1999. Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 10(6):767-776. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237301>.
- Camacho, M. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical: guía para el establecimiento y medición. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 52 p. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 42).
- Carvajal-Vanegas, D; Calvo-Alvarado, J. 2013. Tasas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de vegetación en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 10(25):1. DOI: <https://doi.org/10.18845/rfmk.v10i25.1371>.
- Chain-Guadarrama, A; Finegan, B; Vílchez, S; Casanoves, F. 2012. Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 28(5):463-481. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467412000521>.
- Chalcraft, DR; Williams, JW; Smith, MD; Willig, MR. 2004. Scale dependence in the species-richness-productivity relationship: The role of species turnover. *Ecology* 85(10):2701-2708. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-0561>.
- Chao, A; Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93(12):2533-2547. DOI: <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>.
- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, SL; Swenson, NG; Zanne, AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12(4):351-366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>.
- Chave, J; Muller-Landau, HC; Barker, T; Easdale, T; Ter Steege, H; Webb, C. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical trees species. *Ecological Applications* 16(6):2356-2367.
- Chazdon, RL. 2008. Change and determinism in tropical forest succession Chapter 23. *In* Carlson, WP; Schnitzer, SA (eds.). *Tropical Forest community ecology*. Oxford, United Kingdom, Wiley-Blackwell. P. 384-408.
- Chiarucci, A; Bacaro, G; Rocchini, D; Fattorini, L. 2008. Discovering and rediscovering the sample-based rarefaction formula in the ecological literature. *Community Ecology* 9(1):121-123. DOI: <https://doi.org/10.1556/ComEc.9.2008.1.14>.
- Clark, DA; Clark, DB. 1984. Spacing Dynamics of a Tropical Rain Forest Tree: Evaluation of the Janzen-Connell Model. *The American Naturalist* 124(6):769-788.
- Clark, DB; Clark, DA. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 80(1-3):235-244. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03607-5](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03607-5).
- Clark, DB; Ferraz, A; Clark, DA; Kellner, JR; Letcher, SG; Saatchi, S. 2019. Diversity, distribution and dynamics of large trees across an old-growth lowland tropical rain forest landscape (en línea). *PLoS ONE* 14(11):1-23. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224896>.
- Clark, DB; Hurtado, J; Saatchi, SS. 2015. Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PLoS ONE* 10(4):1-18. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122905>.
- Colwell, RK; Brehm, G; Cardelús, CL; Gilman, AC; Longino, JT; Cardelus, CL; Gilman, AC; Longino, JT. 2008. Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics (en línea). *Science* 322(October):258-261. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1162547>.

- Comita, LS; Queenborough, SA; Murphy, SJ; Eck, JL; Xu, K; Krishnadas, M; Beckman, N; Zhu, Y. 2014. Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology* 102(4):845-856. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12232>.
- Culmsee, H; Leuschner, C; Moser, G; Pitopang, R. 2010. Forest aboveground biomass along an elevational transect in Sulawesi, Indonesia, and the role of Fagaceae in tropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* 37(5):960-974. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02269.x>.
- DeClerck, FAJ; Chazdon, R; Holl, KD; Milder, JC; Finegan, B; Martínez-Salinas, A; Imbach, P; Canet, L; Ramos, Z. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future (en línea). *Biological Conservation* 143(10):2301-2313. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.026>.
- Deevey, ES. 1947. Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly review of biology* 22(4):283-314. DOI: <https://doi.org/10.1086/395888>.
- Díaz, S; Hector, A; Wardle, DA. 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1(1):55-60. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2009.08.001>.
- Drummond, MS; Bordelon, M; De Boer, JZ; Defant, MJ; Bellon, H; Feigenson, MD. 1995. Igneous petrogenesis and tectonic setting of plutonic and volcanic rocks of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica-Panama, Central American Arc. *American Journal of Science*. DOI: <https://doi.org/10.2475/ajs.295.7.875>.
- Duque, A; Saldarriaga, J; Meyer, V; Saatchi, S. 2017. Structure and allometry in tropical forests of Chocó, Colombia (en línea). *Forest Ecology and Management* 405(September):309-318. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.048>.
- Esquivel, J; Park, BB; Casanoves, F; Delgado, D; Park, GE; Finegan, B. 2019. Altitude and species identity drive leaf litter decomposition rates of ten species on a 2950 m altitudinal gradient in Neotropical rain forests. *Biotropica* (March):1-11. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12730>.
- Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121(3):159-176. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00551-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00551-9).
- Finegan, B; Peña-Claros, M; de Oliveira, A; Ascarrunz, N; Bret-Harte, MS; Carreño-Rocabado, G; Casanoves, F; Díaz, S; Eguiguren Velepucha, P; Fernández, F; Licona, JC; Lorenzo, L; Salgado Negret, B; Vaz, M; Poorter, L. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103(1):191-201.
- Fisher, JB; Malhi, Y; Torres, IC; Metcalfe, DB; van de Weg, MJ; Meir, P; Silva-Espejo, JE; Huasco, WH. 2013. Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia* 172(3):889-902. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2522-6>.
- Galbraith, D; Malhi, Y; Aragão, L; Baker, T. 2014. The ecosystem dynamics of Amazonian and Andean forests. *Plant Ecology and Diversity* 7(1-2):1-6. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.826744>.
- Gentry, A; Dodson, C. 1987. Contribution of Nontrees to Species Richness of a Tropical Rain Forest. *Biotropica* 19(2):149-156.
- Gentry, AH. 1988. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of The Missouri Botanical Garden* 75(1):1-34.

- Gentry, AH. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. Proc. Symposium, New York Botanical Garden, 1993.
- Girardin, CAJ; Malhi, Y; Aragão, LEOC; Mamani, M; Huaraca Huasco, W; Durand, L; Feeley, KJ; Rapp, J; Silva-Espejo, JE; Silman, M; Salinas, N; Whittaker, RJ. 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology* 16(12):3176-3192. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x>.
- Girardin, CAJ; Malhi, Y; Feeley, KJ; Rapp, JM; Silman, MR; Meir, P; Huaraca Huasco, W; Salinas, N; Mamani, M; Silva-Espejo, JE; García Cabrera, K; Farfan Rios, W; Metcalfe, DB; Doughty, CE; Aragão, LEOC. 2014. Seasonality of above-ground net primary productivity along an Andean altitudinal transect in Peru. *Journal of Tropical Ecology* 30(6):503-519. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467414000443>.
- Gordon, J. 2018. Mountain Geodiversity: Characteristics, Values and Climate Change. In Hoorn, C; Perrigo, A; Antonelli, A (eds.). *Mountains, Climate and Biodiversity*. United States of America, John Wiley & Sons Ltd. p. 137-154.
- Gray, AN; Spies, TA; Pabst, RJ. 2012. Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests in the Pacific Northwest (en línea). *Forest Ecology and Management* 281:111-120. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.035>.
- Grime, J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- Heaney, A; Proctor, J. 1990. Preliminary Studies on Forest Structure and Floristics on Volcan Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 6(3):307-320. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400004557>.
- Hemp, A. 2011. Altitudinal zonation and diversity patterns in the forests of Mount Kilimanjaro, Tanzania. In Bruijnzeel, LA; Scatena, FN; Hamilton, LS (eds). *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. New York, United States of America, Cambridge University Press p. 134-141. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.014>.
- Hoegh-Guldberg, O; Jacob, D; Taylor, M; Bindi, M; Brown, S; Camilloni, I; Diedhiou, A; Djalante, R; Ebi, KL; Engelbrecht, F; Guiot, J; Hijioka, Y; Mehrotra, S; Payne, A; Seneviratne, SI; Thomas, A; Warren, R; Zhou, G. 2018. Impacts of 1.5°C global warming on natural and human systems (en línea). In Masson-Delmotte, V; P. Zhai, H-OP; Roberts, D; Skea, J; Shukla, PR; Pirani, A; Moufouma-Okia, W; Péan, C; Pidcock, R; Connors, S; Matthews, JBR; Chen, Y; Zhou, X; Gomis, MI; Lonnoy, E; Maycock, T; Tignor, M; Waterfield, T (eds.). *Global Warming of 1.5°C: An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways*. Genova, Italia, IPCC (The Intergovernmental Panel on Climate Change). p. 175-311. Disponible en [https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/06/SR15\\_Chapter3\\_High\\_Res.pdf](https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/06/SR15_Chapter3_High_Res.pdf).
- Homeier, J; Breckle, SW; Günter, S; Rollenbeck, RT; Christoph Leuschner. 2010. Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest (en línea). *Biotropica* 42(2):140-148. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x>.
- Hoorn, C; Perrigo, A; Antonelli, A. 2018. Mountains, Climate and Biodiversity: An Introduction. In Hoorn, C; Perrigo, A; Antonelli, A (eds.). *Mountains, Climate and Biodiversity*. United States of America, John Wiley & Sons Ltd. p. 1-14.
- Hsieh, TC; Ma, KH; Chao, A. 2016. iNEXT: interpolation and extrapolation for species diversity. R package version 2.0.8. R-project. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.

- Hubbell, SP; Foster, RB; O'Brien, ST; Harms, KE; Condit, R; Wechsler, B; Wright, SJ; Loo De Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283(5401):554-557. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.283.5401.554>.
- Islebe, GA; Hooghiemstra, H; Van't Veer, R. 1996. Holocene vegetation and water level history in two bogs of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Vegetatio* 124(2):155-171. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00045491>.
- Islebe, GA; Hooghiemstra, H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. *Quaternary Science Reviews* 16(6):589-604. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(96\)00051-0](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(96)00051-0).
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2008. Atlas digital de Costa Rica. Cartago, Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Jager, MM; Richardson, SJ; Bellingham, PJ; Clearwater, MJ; Laughlin, DC. 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology* 103(2):374-385. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12366>.
- Kappelle, M. 2016. The Montane Cloud Forests of the Cordillera de Talamanca. In Kappelle, M (ed.). *Costa Rican Ecosystems*. Chicago, United States of America, The University of Chicago Press. p. 451-491.
- Kattge, J, Bönisch, G, Díaz, S; *et l.* TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Glob Change Biol.* 2020; 26: 119– 188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Kessler, M; Kluge, J. 2008. Diversity and endemism in tropical montane forests - from patterns to processes. In Gradstein, SR; Homeier, J; Gansert, D (eds.). *The Tropical Mountain Forest Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*. Vol. 2. Göttingen, Germany, Universitätsverlag Göttingen, p. 35-50.
- Kluge, J; Kessler, M; Dunn, RR. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15(4):358-371. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x>.
- Körner, C. 2007. The use of «altitude» in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22(11):569-574. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- Kreyling, J; Jentsch, A; Beierkuhnlein, C. 2011. Stochastic trajectories of succession initiated by extreme climatic events. *Ecology Letters* 14(8):758-764. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01637.x>.
- Lasky, JR; Uriarte, M; Boukili, VK; Erickson, DL; John Kress, W; Chazdon, RL. 2014. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters* 17(9):1158-1167. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12322>.
- Laurance, S; Laurance, W; Nascimento, H; Andrade, A; Fearnside, P; Rebello, E; Condit, R. 2009. Long-term variation in Amazon forest dynamics. *Journal of Vegetation Science* 20:323-333.
- Lewis, SL; Phillips, OL; Sheil, D; Vinceti, B; Baker, TR; Brown, S; Graham, AW; Higuchi, N; Hilbert, DW; Laurance, WF; Lejoly, J; Malhi, Y; Monteagudo, A; Nuñez, P; Sonke, B; Supardi, N; Terborgh, JJW; Vazquez-Martinez, R; Vargas, PN; Sonké, B; Nur Supardi, MN; Terborgh, JJW; Martínez, RV. 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: Calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* 92(6):929-944. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00923.x>.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, GS. 1996. Tropical forests structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 87:137-152.

- Lohbeck, M; Poorter, L; Martínez-Ramos, M; Bongers, F; Craft, NJB. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession (en línea). *Ecology* 96(5):1242-1252. DOI: <https://doi.org/10.1890/14-0472.1>.
- Lohbeck, M; Poorter, L; Paz, H; Pla, L; van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession (en línea). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(2):89-96. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.002>.
- López-Mejía, M; Moreno, CE; Zuria, I; Sánchez-Rojas, G; Rojas-Martínez, A. 2017. Comparación de dos métodos para analizar la proporción de riqueza de especies entre comunidades: un ejemplo con murciélagos de selvas y hábitats modificados (en línea). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(1):183-191. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.008>.
- Lorimer, CG; Dahir, SE; Nordheim, E V. 2001. Tree mortality rates and longevity in mature and old-growth hemlock-hardwood forests. *Journal of Ecology* 89(6):960-971. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00619.x>.
- Lugo, AE; Scatena, FN. 1996. Background and Catastrophic Tree Mortality in Tropical Moist, Wet, and Rain Forests. *Biotropica* 28(4 A):585-599. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389085>.
- Lutz, JA; Furniss, TJ; Johnson, DJ; Davies, SJ; Allen, D; Alonso, A; Anderson-Teixeira, KJ; Andrade, A; Baltzer, J; Becker, KML; Blomdahl, EM; Bourg, NA; Bunyavejchewin, S; Burslem, DFRP; Cansler, CA; Cao, K; Cao, M; Cárdenas, D; Chang, LW; Chao, KJ; Chao, WC; Chiang, JM; Chu, C; Chuyong, GB; Clay, K; Condit, R; Cordell, S; Dattaraja, HS; Duque, A; Ewango, CEN; Fischer, GA; Fletcher, C; Freund, JA; Giardina, C; Germain, SJ; Gilbert, GS; Hao, Z; Hart, T; Hau, BCH; He, F; Hector, A; Howe, RW; Hsieh, CF; Hu, YH; Hubbell, SP; Inman-Narahari, FM; Itoh, A; Janík, D; Kassim, AR; Kenfack, D; Korte, L; Král, K; Larson, AJ; Li, Y De; Lin, Y; Liu, S; Lum, S; Ma, K; Makana, JR; Malhi, Y; McMahan, SM; McShea, WJ; Memiaghe, HR; Mi, X; Morecroft, M; Musili, PM; Myers, JA; Novotny, V; de Oliveira, A; Ong, P; Orwig, DA; Ostertag, R; Parker, GG; Patankar, R; Phillips, RP; Reynolds, G; Sack, L; Song, GZM; Su, SH; Sukumar, R; Sun, IF; Suresh, HS; Swanson, ME; Tan, S; Thomas, DW; Thompson, J; Uriarte, M; Valencia, R; Vicentini, A; Vrška, T; Wang, X; Weiblen, GD; Wolf, A; Wu, SH; Xu, H; Yamakura, T; Yap, S; Zimmerman, JK. 2018. Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography* 27(7):849-864. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12747>.
- Malhi, Y; Baker, TR; Phillips, OL; Almeida, S; Alvarez, E; Arroyo, L; Chave, J; Czimczik, CI; Di Fiore, A; Higuchi, N; Killeen, TJ; Laurance, SG; Laurance, WF; Lewis, SL; Montoya, LMM; Monteagudo, A; Neill, DA; Vargas, PN; Patino, S; Pitman, NCA; Quesada, CA; Salomao, R; Silva, JNM; Lezama, AT; Martínez, RV; Terborgh, J; Vinceti, B; Lloyd, J. 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology* 10(5):563-591. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00778.x>.
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, N; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Introduction: Elevation gradients in the tropics: Laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16(12):3171-3175. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x>.
- Malizia, A; Blundo, C; Carilla, J; Acosta, OO; Cayola, L; Cayuela, L; Baez, S; Caldero, M; Feeley, KJ; Ceballos, S; Cedillo, H; Farfan, W; Gamez, LE; Jadan, O; Llambi, LD; Loza-Rivera, M; Macia, MJ; Malhi, Y; Malizia, L; Peralvo, M; Pinto, E; Tello, S; Silman, M; Young, KR. 2020. Elevation and latitude drives structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network. *PLoS ONE* 15(4):1-18. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231553>.
- Martínez, ML; Pérez-Maqueo, O; Vázquez, G; Castillo-Campos, G; García-Franco, J; Mehlreter, K; Equihua, M; Landgrave, R. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem

- services in tropical montane cloud forests of Mexico. *Forest Ecology and Management* 258(9):1856-1863. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.02.023>.
- McDowell, N; Allen, CD; Anderson-Teixeira, K; Brando, P; Brienen, R; Chambers, J; Christoffersen, B; Davies, S; Doughty, C; Duque, A; Espirito-Santo, F; Fisher, R; Fontes, CG; Galbraith, D; Goodsman, D; Grossiord, C; Hartmann, H; Holm, J; Johnson, DJ; Kassim, AR; Keller, M; Koven, C; Kueppers, L; Kumagai, T; Malhi, Y; McMahon, SM; Mencuccini, M; Meir, P; Moorcroft, P; Muller-Landau, HC; Phillips, OL; Powell, T; Sierra, CA; Sperry, J; Warren, J; Xu, C; Xu, X. 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist* 219(3):851-869. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15027>.
- Miles, L; Grainger, A; Phillips, O. 2004. The impact of global climate change on tropical forest biodiversity in Amazonia. *Global Ecology and Biogeography* 13(6):553-565. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00105.x>.
- Morera, A. 2019. Dinámica y estructura en ecosistemas forestales y su aporte al ciclo del carbono en la Península de Osa, Costa Rica. Salamanca, España, Universidad de Salamanca. 176 p. DOI: <https://doi.org/10.2307/j.ctvc5d3q.7>.
- Muñoz Mazón, M; Klanderud, K; Finegan, B; Veintimilla, D; Bermeo, D; Murrieta, E; Delgado, D; Sheil, D. 2020. How forest structure varies with elevation in old growth and secondary forest in Costa Rica (en línea). *Forest Ecology and Management* 469(118191):1-10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118191>.
- Myers, N; Mittermeier, RA; Mittermeier, CG; Fonseca, GAB da; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858. DOI: <https://doi.org/10.1038/468895a>.
- Paquette, A; Messier, C. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20(1):170-180.
- Pecl, GT; Araújo, MB; Bell, JD; Blanchard, J; Bonebrake, TC; Chen, IC; Clark, TD; Colwell, RK; Danielsen, F; Evengård, B; Falconi, L; Ferrier, S; Frusher, S; Garcia, RA; Griffis, RB; Hobday, AJ; Janion-Scheepers, C; Jarzyna, MA; Jennings, S; Lenoir, J; Linnetved, HI; Martin, VY; McCormack, PC; McDonald, J; Mitchell, NJ; Mustonen, T; Pandolfi, JM; Pettorelli, N; Popova, E; Robinson, SA; Scheffers, BR; Shaw, JD; Sorte, CJB; Strugnell, JM; Sunday, JM; Tuanmu, MN; Vergés, A; Villanueva, C; Wernberg, T; Wapstra, E; Williams, SE. 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355(6332). DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>.
- Peña, MA; Feeley, KJ; Duque, A. 2018. Effects of endogenous and exogenous processes on aboveground biomass stocks and dynamics in Andean forests. *Plant Ecology* 219(12):1481-1492. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0895-2>.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; De Vos, AC; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; Ter Steege, H; Van Der Heijden, MGA; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, M V.; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3):167-234. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT12225>.
- Peters, HA. 2003. Neighbour-regulated mortality: The influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters* 6(8):757-765. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00492.x>.
- Phillips, J; Ramírez, S; Wayson, C; Duque, A. 2019. Differences in carbon stocks along an elevational gradient in tropical mountain forests of Colombia. *Biotropica* 51(4):490-499. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12675>.

- Phillips, OL. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6(2):291-311. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1018352405482>.
- Pinheiro, J; Bates, D; DebRoy, S; Sarkar, D; Authors, E; Heisterkamp, S; Willigen, B Van; R-core team. (2020). Package 'nlme'. *Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* (en línea). s.l., s.e. Consultado 10 mar. 2020. Disponible en <https://svn.r-project.org/R-packages/trunk/nlme>.
- Poorter, L; van der Sande, MT; Arets, EJMM; Ascarrunz, N; Enquist, B; Finegan, B; Licona, JC; Martínez-Ramos, M; Mazzei, L; Meave, JA; Muñoz, R; Nytch, CJ; de Oliveira, AA; Pérez-García, EA; Prado-Junior, J; Rodríguez-Velázquez, J; Ruschel, AR; Salgado-Negret, B; Schiavini, I; Swenson, NG; Tenorio, EA; Thompson, J; Toledo, M; Uriarte, M; Hout, P van der; Zimmerman, JK; Peña-Claros, M. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 26(12):1423-1434. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12668>.
- Poorter, L; van der Sande, MT; Thompson, J; Arets, EJMM; Alarcón, A; Álvarez-Sánchez, J; Ascarrunz, N; Balvanera, P; Barajas-Guzmán, G; Boit, A; Bongers, F; Carvalho, FA; Casanoves, F; Cornejo-Tenorio, G; Costa, FRC; de Castilho, C V.; Duivenvoorden, JF; Dutrieux, LP; Enquist, BJ; Fernández-Méndez, F; Finegan, B; Gormley, LHL; Healey, JR; Hoosbeek, MR; Ibarra-Manríquez, G; Junqueira, AB; Levis, C; Licona, JC; Lisboa, LS; Magnusson, WE; Martínez-Ramos, M; Martínez-Yrizar, A; Martorano, LG; Maskell, LC; Mazzei, L; Meave, JA; Mora, F; Muñoz, R; Nytch, C; Pansonato, MP; Parr, TW; Paz, H; Pérez-García, EA; Rentería, LY; Rodríguez-Velazquez, J; Rozendaal, DMA; Ruschel, AR; Sakschewski, B; Salgado-Negret, B; Schiatti, J; Simões, M; Sinclair, FL; Souza, PF; Souza, FC; Stropp, J; ter Steege, H; Swenson, NG; Thonicke, K; Toledo, M; Uriarte, M; van der Hout, P; Walker, P; Zamora, N; Peña-Claros, M. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24(11):1314-1328. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12364>.
- Prado-Junior, JA; Schiavini, I; Vale, VS; Arantes, CS; van der Sande, MT; Lohbeck, M; Poorter, L. 2016. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology* 104(3):817-827. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12543>.
- Prodan, M; Peters, R; Cox, F; Real, P. 1997. *Mensura Forestal*. San José, Costa Rica, GTZ /IICA. 586 p.
- Quinto-Mosquera, H; Moreno-hurtado, F. 2010. Crecimiento de árboles en un bosque pluvial tropical del Chocó y sus posibles efectos sobre las líneas de energía. *Revista de Biología y Ciencias de la Tierra* 10:12-28.
- R Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Rangwala, I; Miller, JR. 2012. Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change* 114(3-4):527-547. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3>.
- Rehm, EM; Feeley, KJ. 2016. Many species risk mountain top extinction long before they reach the top. *Frontiers of Biogeography* 8(1):1-4. DOI: <https://doi.org/10.21425/f5fbg27788>.
- Rull, V. 2014. Biodiversity, mountains and climate change. *Collectanea Botanica* 33(e006):1-6. DOI: <https://doi.org/10.3989/collectbot.2013.v33.006>.
- Salinas, N; Malhi, Y; Meir, P; Silman, M; Cuesta, RR; Huaman, J; Salinas, D; Huaman, V; Gibaja, A; Mamani, M; Farfan, F. 2010. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytologist* 189(4):967-977. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03521.x>.

- Sesnie, SE; Finegan, B; Gessler, PE; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old-growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1):16-26. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00451.x>.
- Sheil, D; Burslem, DFRP; Alder, D. 1995. The Interpretation and Misinterpretation of Mortality Rate Measures. *The Journal of Ecology* 83(2):331-333.
- Sheil, D; Douglas, S. 1999. Tropical forest diversity, environmental change and species augmentation: after the intermediate disturbance hypothesis. *Journal of Vegetation Science* 10(6):851-860. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237310>.
- Sheil, D; Jennings, S; Savill, P. 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 16:765-800. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400001723>.
- Sheil, D; May, RM. 1996. Mortality and Recruitment Rate Evaluations in Heterogeneous Tropical Forests. *The Journal of Ecology* 84(1):91-100. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261703>.
- Sherman, RE; Fahey, TJ; Martin, PH; Battles, JJ. 2012. Patterns of growth, recruitment, mortality and biomass across an altitudinal gradient in a neotropical montane forest, Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology* 28(5):483-495. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467412000478>.
- Silveira, FAO; Barbosa, M; Beiroz, W; Callisto, M; Macedo, DR; Morellato, LPC; Neves, FS; Nunes, YRF; Solar, RR; Fernandes, GW. 2019. Tropical mountains as natural laboratories to study global changes: A long-term ecological research project in a megadiverse biodiversity hotspot (en línea). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 38(March):64-73. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.04.001>.
- Spracklen, DV; Righelato, R. 2014. Tropical montane forests are a larger than expected global carbon store. *Biogeosciences* 11(10):2741-2754. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-11-2741-2014>.
- Stephenson, NL; Van Mantgem, PJ. 2005. Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecology Letters* 8(5):524-531. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00746.x>.
- Sullivan, MJP; Talbot, J; Lewis, SL; Phillips, OL; Qie, L; Begne, SK; Chave, J; Cuni-Sanchez, A; Hubau, W; Lopez-Gonzalez, G; Miles, L; Monteagudo-Mendoza, A; Sonké, B; Sunderland, T; Ter Steege, H; White, LJT; Affum-Baffoe, K; Aiba, SI; De Almeida, EC; De Oliveira, EA; Alvarez-Loayza, P; Dávila, EÁ; Andrade, A; Aragão, LEOC; Ashton, P; Aymard, GA; Baker, TR; Balinga, M; Banin, LF; Baraloto, C; Bastin, JF; Berry, N; Bogaert, J; Bonal, D; Bongers, F; Brienen, R; Camargo, JLC; Cerón, C; Moscoso, VC; Chezeaux, E; Clark, CJ; Pacheco, AC; Comiskey, JA; Valverde, FC; Coronado, ENH; Dargie, G; Davies, SJ; De Canniere, C; Djuikouo, MN; Doucet, JL; Erwin, TL; Espejo, JS; Ewango, CEN; Fauset, S; Feldpausch, TR; Herrera, R; Gilpin, M; Gloor, E; Hall, JS; Harris, DJ; Hart, TB; Kartawinata, K; Kho, LK; Kitayama, K; Laurance, SGW; Laurance, WF; Leal, ME; Lovejoy, T; Lovett, JC; Lukasu, FM; Makana, JR; Malhi, Y; Maracahipes, L; Marimon, BS; Junior, BHM; Marshall, AR; Morandi, PS; Mukendi, JT; Mukinzi, J; Nilus, R; Vargas, PN; Camacho, NCP; Pardo, G; Peña-Claros, M; Pétronelli, P; Pickavance, GC; Poulsen, AD; Poulsen, JR; Primack, RB; Priyadi, H; Quesada, CA; Reitsma, J; Réjou-Méchain, M; Restrepo, Z; Rutishauser, E; Salim, KA; Salomão, RP; Samsuedin, I; Sheil, D; Sierra, R; Silveira, M; Slik, JWF; Steel, L; Taedoumg, H; Tan, S; Terborgh, JW; Thomas, SC; Toledo, M; Umunay, PM; Gamarra, LV; Vieira, ICG; Vos, VA; Wang, O; Willcock, S; Zemagho, L. 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome (en línea). *Scientific Reports* 7(January):1-12. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep39102>.
- Tilman, D; Reich, PB; Knops, J; Wedin, D; Mielke, T; Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294(5543):843-845. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1060391>.



- Veintimilla, D; Ngo Bieng, MA; Delgado, D; Vilchez-Mendoza, S; Zamora, N; Finegan, B. 2019. Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2,520 m altitudinal gradient. *Ecology and Evolution* (March):1-11. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5155>.
- Venter, M; Dwyer, J; Dieleman, W; Ramachandra, A; Gillieson, D; Laurance, S; Cernusak, LA; Beehler, B; Jensen, R; Bird, MI. 2017. Optimal climate for large trees at high elevations drives patterns of biomass in remote forests of Papua New Guinea. *Global Change Biology* 23(11):4873-4883. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13741>.
- Vitousek, P; Porder, S; Houlton, B; Chadwick, O. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions (en línea). *Ecological Applications* 20(1):5-15.
- Wallis, CIB; Homeier, J; Peña, J; Brandl, R; Farwig, N; Bendix, J. 2019. Modeling tropical montane forest biomass, productivity and canopy traits with multispectral remote sensing data (en línea). *Remote Sensing of Environment* 225(January):77-92. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.02.021>.
- Werner, FA; Homeier, J. 2015. Is tropical montane forest heterogeneity promoted by a resource-driven feedback cycle? Evidence from nutrient relations, herbivory and litter decomposition along a topographical gradient. *Functional Ecology* 29(3):430-440. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12351>.
- Wickham, H. 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, United States of America, Springer-Verlag.
- Wood, JL; Green, PT; Vido, JJ; Celestina, C; Harms, KE; Franks, AE. 2020. Microbial communities associated with distance- and density-dependent seedling mortality in a tropical rainforest (en línea). *Plant Ecology* 221(1):41-54. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-019-00989-y>.
- Wood, S. 2017. *Generalized Additive Models. An introduction with R*. Second edi. New York, USA, Taylor & Francis group. 497 p. DOI: <https://doi.org/10.1214/ss/1177013609>.
- Wood, S. 2017. *Generalized Additive Models. An introduction with R*. Second edition. New York, United States of America, Taylor & Francis Group. 497 p. DOI: <https://doi.org/10.1214/ss/1177013609>.
- Worthy, SJ; Jiménez Paz, RA; Pérez, ÁJ; Reynolds, A; Cruse-Sanders, J; Valencia, R; Barone, JA; Burgess, KS. 2019. Distribution and community assembly of trees along an andean elevational gradient. *Plants* 8(9):7-10. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants8090326>.
- Wright, SJ; Yavitt, JB; Wurzbarger, N; Turner, BI; Tanner, EVJ; Sayer, EJ; Santiago, LS; Kaspari, M; Hedin, LO; Harms, KE; Garcia, MN; Corre, MD. 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology* 92(8):1616-1625. DOI: <https://doi.org/10.1890/10-1558.1>.
- Yanoviak, SP; Gora, EM; Bitzer, PM; Burchfield, JC; Muller-Landau, HC; Detto, M; Paton, S; Hubbell, SP. 2020. Lightning is a major cause of large tree mortality in a lowland neotropical forest. *New Phytologist* 225(5):1936-1944. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16260>.
- Zuur, AF; Ieno, EN; Walker, JN; Saveliev, AA; Smith, GM. 2009. *Mixed Effects models and Extensions in Ecology with R* (en línea). First Edit. Gail, M (ed.). Rockville, United States of America, Springer. 549 p. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>.

## 6. ARTÍCULO 2: ¿HAY TERMOFILIZACIÓN EN LOS BOSQUES LLUVIOSOS DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL MESOAMERICANO?

### 6.1. Resumen

Se esperan, en el contexto actual de calentamiento global, cambios en la composición de especies arbóreas y en las funciones de los bosques tropicales de montaña en Mesoamérica. Se predice que la composición de especies a cualquier punto en el bosque cambiará hacia una mayor importancia ecológica de especies adaptadas a temperaturas mayores que las del ambiente pre-calentamiento. A este fenómeno de cambio se le denomina termofilización; la detección de la termofilización indica la existencia de procesos naturales de adaptación ecológica al calentamiento. La termofilización puede ser detectada mediante el uso de rasgos de nicho térmico de las especies como el óptimo térmico (OT) y el índice de temperatura de la comunidad (CTI). El CTI es la media de los OT de las especies en una muestra, ponderada por sus abundancias relativas. Las mediciones repetidas en parcelas permanentes de muestreo permiten determinar la tasa de termofilización, el aumento del CTI en el tiempo. Para este trabajo usamos datos de siete años de mediciones de 29 parcelas de 0,25 ha de bosques lluviosos tropicales primarios, ubicadas a lo largo de un gradiente de 2810 m en la cordillera de Talamanca en la vertiente Caribe de Costa Rica. Predijimos que el CTI tiene una fuerte relación negativa con la elevación y determinamos las tendencias de la termofilización a través del gradiente. A partir de modelos de regresión lineal exploramos las relaciones entre los CTI y la elevación. Para reducir las tasas de error tipo I, que afectan estudios anteriores, proponemos un método de detección de la termofilización basado en *bootstrapping* para el cálculo de un umbral de termofilización (UT). Cumpliendo con nuestra predicción, encontramos una relación negativa fuerte del CTI con la elevación. Detectamos que la termofilización está ocurriendo en cerca del 30% de las parcelas del gradiente, un resultado más conservador que los de otros estudios debido a nuestra aplicación del UT. Además, con el uso del mismo umbral, encontramos que en algunas parcelas hay una reducción del CTI, o criofilización. Sugerimos incorporar la medición del CTI y la tasa de termofilización en futuros estudios de vulnerabilidad de ecosistemas forestales, debido a la sensibilidad de estos para la detección del efecto del calentamiento global sobre la comunidad. Sin embargo, la aplicación de un UT u otro procedimiento cuantitativo es clave para contribuir al rigor estadístico en la detección del cambio en estos bosques.

Palabras claves: índice de temperatura de la comunidad, cambio climático, vulnerabilidad, criofilización, adaptación

### 6.2. Abstract

In the current context of global warming, changes in the composition of tree species and in the functions of tropical mountain forests in Mesoamerica are expected. Species composition at any point in the forest is predicted to shift toward greater ecological importance of species adapted to higher temperatures than the pre-warming environment. This phenomenon of change is called thermophilization; the detection of thermophilization indicates the existence of natural processes of ecological adaptation to warming. Thermophilization can be detected through the use of thermal niche features of species such as the thermal optimum (OT) and the community temperature index (CTI). The CTI is the mean of the OT of the species in a sample, weighted by their relative abundances. Repeated measurements in permanent sample plots allow determining the rate of thermophilization, the increase in CTI over time. For this work we used data from seven years of measurements of 29 0.25 ha plots in primary tropical rain forests, located along a 2810 m gradient in the Talamanca mountain range on the Caribbean slope of Costa Rica. We predicted that CTI has a strong negative relationship to elevation and we determined thermophilization trends across the

gradient. Using linear regression models, we explored the relationships between CTIs and elevation. To reduce the type I error rates that affect previous studies, we propose a bootstrapping-based thermophilization detection method for calculating a thermophilization threshold (UT). In keeping with our prediction, we found a strong negative relationship of CTI to elevation. We found that thermophilization is occurring in about 30% of the plots, a more conservative result than in other studies due to our application of the TT. Also, applying the same threshold, we found reductions of the CTI, or cryophilization, in a small number of plots. We suggest incorporating the measurement of the CTI and thermophilization rate in future studies of the vulnerability of forest ecosystems to climate warming, due to their sensitivity to detect the effect of warming on the community. However, the application of a UT or other quantitative procedure is key to contributing to the statistical rigor in detecting change in these forests.

Key words: community temperature index, climate change, vulnerability, cryophilization, adaptation.

### 6.3. Introducción

La temperatura del planeta ha aumentado cerca de 0,75°C en el último siglo y se espera que aumente entre 1,5 y 2°C para el año 2100 (Rangwala y Miller 2012; Hoegh-Guldberg *et ál.* 2018). El calentamiento global es considerado uno de los mayores impulsores de los cambios recientes en la biosfera y la respuesta de las especies se refleja en el cambio de los rangos geográficos, tanto en gradientes latitudinales y altitudinales (Paserman y 2003; Colwell *et ál.* 2008; Loarie *et ál.* 2009; Pecl *et ál.* 2017).

Los ecosistemas forestales, los cuales equivalen al 31% de la superficie terrestre en todo el mundo (FAO 2020), realizan la mayor contribución a la biodiversidad de plantas y a los servicios ecosistémicos (Danneyrolles *et ál.* 2019; Sullivan *et ál.* 2020); por lo tanto, el funcionamiento de los ecosistemas y el bienestar humano podría verse afectado por los cambios en la distribución de las especies (Pecl *et ál.* 2017; Hoegh-Guldberg *et ál.* 2018). Adicionalmente, algunos autores indican que los bosques montaños (o de montaña), podrían ser más vulnerables a extinciones debido en parte a las condiciones especiales de aislamiento topográfico, heterogeneidad de hábitats y contracción y ampliación de rangos geográficos durante el Pleistoceno, que han contribuido a altas proporciones de especies endémicas (Körner 2007; Colwell *et ál.* 2008; Rull 2014). En los bosques de montaña, ubicados por encima de los 300 msnm (Körner 2007), algunas investigaciones sugieren que las especies se están moviendo desde zonas bajas a zonas altas de las montañas, lo que podría inducir a la extinción local de especies que se encuentran restringidas en las zonas altas; por el contrario, en las zonas bajas podría estar ocurriendo desgaste biótico (Collwel *et ál.* 2008; Loarie *et ál.* 2009; Feeley *et ál.* 2011; Urban 2015; Rehm y Feeley 2016; Pecl *et ál.* 2017). Algunos autores predicen que el desgaste biótico sucedería debido al retraso en la migración, ya que el movimiento ascendente de las especies adaptadas a las condiciones de zonas bajas podría ser más lento, debido a la baja tolerancia térmica, las barreras geográficas, la competencia por recursos y la limitación en la dispersión (Collwel *et ál.* 2008; Bertrand *et ál.* 2011; Anderson *et ál.* 2012).

En los últimos años han surgido investigaciones en ecosistemas templados de Europa y Norteamérica, que pretendían analizar los patrones de distribución de especies de aves, insectos y plantas a partir del índice de temperatura de la comunidad (siglas en inglés CTI) (Devictor *et ál.* 2008, 2012; De Frenne *et ál.* 2013; Roth *et ál.* 2014; Nieto-Sánchez *et ál.* 2015; Princé y Zuckerberg 2015; Gaüzère *et ál.* 2017, 2019; Kwon 2017a, 2017b). En ecosistemas tropicales, los estudios que

utilizan el CTI se han enfocado en describir el cambio en la composición en comunidades vegetales (Duque *et ál.* 2015; Fadrique *et ál.* 2018; Peña *et ál.* 2018).

Para definir este índice de manera clara, inicialmente se debe calcular el valor promedio de la temperatura que experimentan los individuos de una especie en su rango geográfico conocido (Devictor *et ál.* 2008). Este valor promedio de temperatura es conocido como índice de temperatura de las especies en Devictor *et ál.* (2008) y como óptimo térmico (OT; °C) de las especies en Duque *et ál.* (2015) y Fadrique *et ál.* (2018). El óptimo térmico es considerado un rasgo de nicho térmico (Cuesta *et ál.* 2020) y en nuestro estudio corresponde al valor promedio de la temperatura media anual a partir de los registros conocidos de cada especie.

El CTI corresponde a la media ponderada de la comunidad (CWM) de los OT de las especies en una parcela o el ensamble, ponderados por su abundancia relativa en la muestra (Devictor *et ál.* 2008; Feeley *et ál.* 2013; Graüzère *et ál.* 2019). Por consiguiente, el CTI podría ser sensible para comparar la composición funcional relativa de especies con diferentes nichos térmicos; por ejemplo, de rangos climáticos cálidos (especies termófilas) vs. especies con rangos climáticos fríos (especies criófilas). Este índice ha sido adaptado y estandarizado como un indicador de impacto del cambio climático en la biodiversidad en Europa (Devictor *et ál.* 2012; Kwon 2017a), y en la actualidad es considerado como una herramienta útil para analizar el efecto de la temperatura en la composición funcional en sistemas hiperdiversos como los bosques tropicales (Fadrique *et ál.* 2018).

De Frenne *et ál.* (2013) y Fadrique *et ál.* (2018), sugieren que el cambio climático podría estar incrementando la dominancia (área basal) de especies termófilas en bosques templados de Europa y Norteamérica y en bosques tropicales andinos, respectivamente. Este fenómeno es denominado termofilización. La tasa de termofilización (también llamada tasa de migración termal en Feeley *et ál.* (2013) y Duque *et ál.* (2015)), puede ser calculada como el cambio neto entre los valores CTI en el tiempo (Feeley *et ál.* 2013; Duque *et ál.* 2015; Freeman *et ál.* 2020). Los valores positivos de la tasa de termofilización (en decir aumento del CTI), indicarían incremento de abundancia relativa de las especies termófilas en la parcela (Feeley *et ál.* 2013; Fadrique *et ál.* 2018); contrariamente, los valores negativos de la tasa (descenso del CTI), según Fadrique *et ál.* (2018), estarían asociados con: (1) tasas de calentamiento más lentas, (2) comunidades menos diversas y más especializadas y (3) tasas de crecimiento y reclutamiento más lentas. Adicionalmente, aun es poco claro cómo se define la termofilización debido a que en las publicaciones existentes no se especifica un umbral cuantitativo de aceptación de este proceso.

Existe poco conocimiento sobre el cambio de los valores CTI o índices análogos en bosques tropicales y los pocos estudios que analizan el fenómeno de la termofilización, se han enfocado en redes de parcelas de monitoreo de bosques primarios en gradientes de elevación de los Andes (Duque *et ál.* 2015; Fadrique *et ál.* 2018; Peña *et ál.* 2018), destacando así la importancia de los estudios a largo plazo para la generación de datos sobre el efecto de los impulsores de cambio climático (Malhi *et ál.* 2010; Silveira *et ál.* 2019).

En general, son pocas las investigaciones en gradientes altitudinales mesoamericanos, los cuales se han centrado principalmente en la diversidad, productividad y recambio de árboles (Lieberman *et ál.* 1996; Clark *et ál.* 2015; Veintimilla *et ál.* 2019). Hernández-Gordillo *et ál.* (en preparación), analizaron las dinámicas de bosque primarios lluvioso, en términos de crecimiento, mortalidad y reclutamiento en el mismo gradiente altitudinal de 2810 m del presente estudio. Confirmaron que las dinámicas tienden a ser más lentas a medida que se asciende en el gradiente de elevación.

Solamente se ha realizado un estudio que incorpora valores CTI y tasas de termofilización en Mesoamérica. Feeley *et ál.* (2013) analizaron el cambio temporal de la composición de especies de árboles a partir de los valores CTI (que ellos denominan puntaje de temperatura de la comunidad), y de la tasa de termofilización en parcelas a lo largo de un gradiente altitudinal de 2800 m en Costa Rica. Encontraron: (1) una relación negativa fuerte entre los CTI y la elevación, (2) incremento de los valores CTI en el 90% de las parcelas al evaluar la termofilización y (3) identificaron que los valores de CTI pueden ser afectados negativamente (es decir que la tasa descende), por la mortalidad de árboles grandes de especies termófilas (cf. Feeley *et ál.* 2013). Estos investigadores además sugieren que el recambio de especies podría estar acelerándose y en un futuro cercano, un gran número de especies podría desaparecer en la región.

El conocimiento del fenómeno de termofilización se hace altamente relevante para describir el cambio en la composición que estarían experimentando las especies forestales en los gradientes altitudinales en el Antropoceno, debido a la integración de rasgos de nicho térmico que podrían ayudar en la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas. Adicionalmente, el establecimiento de un marco sencillo para definir el umbral de termofilización y/o criofilización, permitiría describir y comprender de manera más rigurosa este fenómeno.

En nuestro trabajo pretendemos determinar cuáles son las tendencias de termofilización de bosques lluviosos primarios en Mesoamérica, a lo largo de un gradiente altitudinal de 2810 m de la vertiente Caribe, Costa Rica, para lo cual utilizamos datos de un periodo de siete años de medición de parcelas permanentes. Probamos las siguientes hipótesis: (1) el valor del puntaje de temperatura óptima de la comunidad (CTI; °C) disminuye, conforme se asciende en el gradiente altitudinal y (2) los bosques asociados al gradiente se están termofilizando, es decir están aumentando los valores CTI en el transcurso del tiempo.

#### 6.4. Materiales y métodos

##### 6.4.1. Área de estudio

La presente investigación se realizó con datos registrados en la red de parcelas de monitoreo a largo plazo de la Unidad de Bosques y Biodiversidad en Paisajes Productivos del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), distribuidas en bosques primarios no intervenidos de la vertiente Caribe de la Cordillera Talamanca, Costa Rica (Figura 6.1; Anexo 1). La Cordillera de Talamanca se extiende desde la parte sur del Valle Central de Costa Rica y continúa en territorio panameño y de acuerdo con Drummond *et ál.* (1995), se formó en el periodo cretácico, a partir de procesos de sedimentación y vulcanismo.

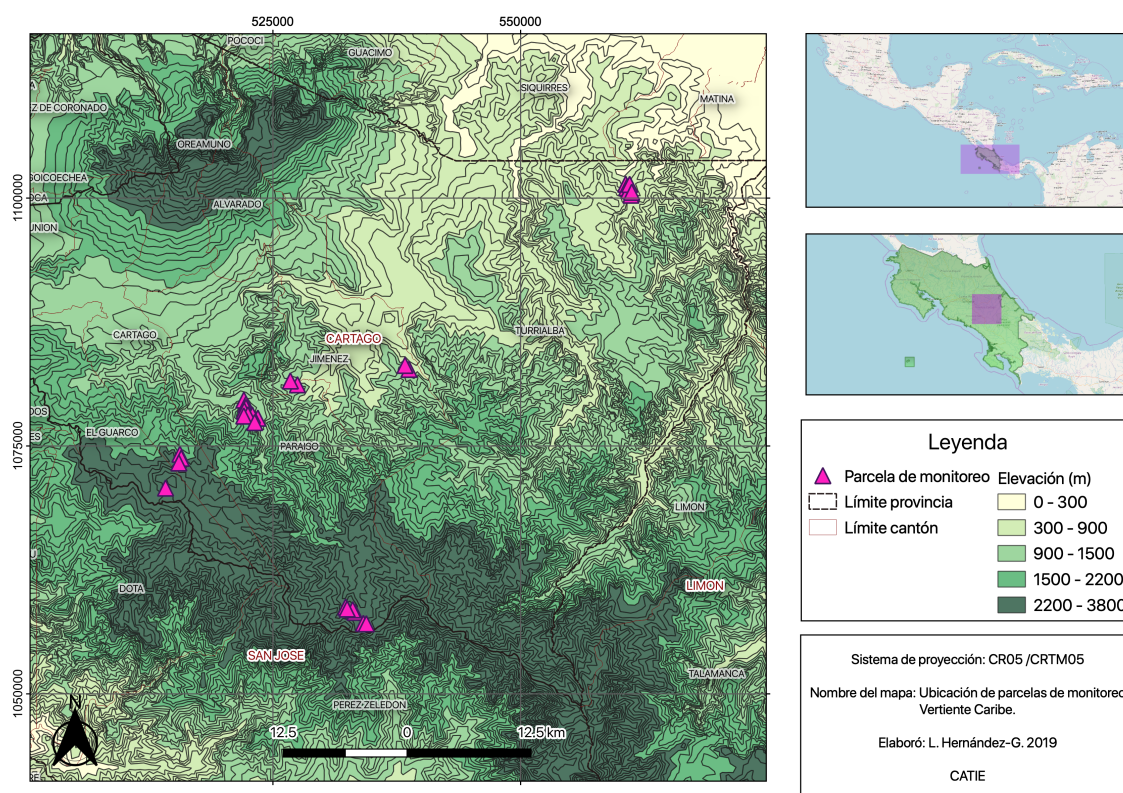


Figura 6.1. Ubicación de parcelas de monitoreo en la vertiente Caribe de la Cordillera Talamanca, Costa Rica

Las parcelas se distribuyen a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 440 y los 2810 msnm. La precipitación media anual se encuentra entre los 2000 mm en la parte más alta del gradiente y 4000 mm alrededor de 1200 msnm. La temperatura promedio anual varía entre los 24,4°C a los 400 msnm, y 10°C a los 3000 msnm (Veintimilla *et ál.* 2019). Las parcelas fueron establecidas en cuatro zonas de vida de acuerdo a la clasificación de Holdridge (ITCR 2008): bosque muy húmedo premontano (bmh-P), bosque pluvial premontano (bp-P), bosque pluvial montano bajo (bp-MB) y finalmente el bosque pluvial montano (bp-M) (Veintimilla *et ál.* 2019). Los suelos presentes a lo largo del gradiente de elevación son Ultisoles e Inceptisoles (ITCR 2008).

#### 6.4.2. Información de las parcelas de monitoreo y datos analizados

Se analizaron datos de 29 parcelas permanentes de monitoreo (PPM), cada una con un área de 0,25 ha (50 m x 50 m), distanciadas entre sí por un mínimo de 300 m en cada tipo de bosque y distribuidas a lo largo del gradiente altitudinal. Los datos corresponden a cinco mediciones realizadas entre el periodo 2012 y 2019. Las parcelas se instalaron en 2012 siguiendo la metodología propuesta por Camacho (2000) y descrita con mayor detalle por Veintimilla *et ál.* (2019). Para el establecimiento se seleccionaron zonas homogéneas de bosques primarios, sin evidencia de reciente intervención humana, ubicadas en áreas de ladera, con pendientes bajas, para evitar afectaciones futuras, como deslizamientos o derrumbes y conservando una distancia mayor a 50 m de cuerpos de agua (Veintimilla *et ál.* 2019).

En las parcelas se realizaron mediciones en los años 2014, 2015, 2017 y 2018 de todas las plantas de hábito arbóreo, incluidas palmas y helechos arborescentes, con diámetros a la altura del pecho

(DAP)  $\geq 10$  cm medidos a 130 cm de altura desde el suelo. La medición se realizó con cinta diamétrica de fibra de vidrio y cada individuo dentro de la parcela fue identificado con un código único de inventario. A partir de la segunda medición (2014), se registraron todos los individuos reclutados que alcanzaron DAP  $\geq 10$  cm. Además se identificaron los árboles muertos o desaparecidos entre una y otra medición, y en lo posible se anotaron las causas probables de muerte o desaparición.

En la remediación se identificaron algunos árboles con aumento en el tamaño de las gambas, engrosamiento en la corteza o deformación en el tronco a la altura de 130 cm, impidiendo que se pudiera repetir la medición a esta altura, por lo tanto, estos individuos fueron medidos por encima de 130 cm. Para efectos del cálculo de incrementos diamétricos se tuvo en cuenta solamente dos o más datos de DAP tomados a la misma altura de evaluación del DAP.

Durante la instalación de las parcelas y los eventos de remediación, se realizó la identificación botánica en campo por el parataxónomo Vicente Herra. La corroboración de la identificación se realizó mediante la recolección y herborización de muestras botánicas para el análisis posterior en el Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica, por el especialista Nelson Zamora. La identificación se llevó en lo posible a nivel de especie.

#### 6.4.3. Manejo de la información

La base de datos consolidada para el manejo de la información fue depurada mediante la revisión de formularios de campo, así como la verificación de aquellos datos atípicos que pudieran considerarse errores de muestreo, por ejemplo: (1) errores en la medición del DAP; (2) estimación del DAP de árboles que no fueron encontrados durante una medición, pero fueron hallados en la siguiente (ej. árbol no encontrado en la medición de 2014, pero encontrado en la medición de 2015); el ajuste del DAP faltante se estimó mediante promedios; (3) revisión de individuos con dos o más ejes o tallos; (4) revisión de árboles con dos o más alturas de medición del DAP; (5) errores de escritura en los formularios, entre otros. La revisión y ajuste del incremento diamétrico entre mediciones fue realizada siguiendo la propuesta de Finegan y Camacho (1999). Ellos indican que el incremento de diámetro anual en especies arbóreas en bosques tropicales de Costa Rica puede variar entre -2 y 50 mm; por lo tanto, valores fuera de este rango fueron ajustados mediante promedios a partir del dato de la medición siguiente y del de la medición anterior al dato fuera del rango.

También se realizó la revisión del listado de especies de todas las parcelas en el portal TNRS (Taxonomic Name Resolution Service), disponible en <http://tnrs.iplantcollaborative.org>, y la taxonomía a nivel de familia siguiendo el sistema de clasificación APG IV, disponible en el portal del jardín botánico de Missouri (<http://www.mobot.org> (APG IV 2016).

#### 6.4.4. Análisis de datos

Para analizar la termofilización de las parcelas distribuidas en el gradiente se siguieron los procedimientos propuestos en Feeley *et ál.* (2013), Duque *et ál.* (2015) y Fadrique *et ál.* (2018). Inicialmente se calcularon los valores de óptimo térmico de todas las especies (OT; C°) identificadas en las parcelas de monitoreo, incluyendo especies de palmas y helechos arbóreos.

Los OT se obtuvieron a partir de todos los registros de ocurrencias por especie, consignados en el portal de datos de GBIF (Global Biodiversity Information Facility) y la temperatura media anual (MAT; C°) correspondiente a cada registro en CHELSA BIO1 (Karger *et ál.* 2017) disponible en <http://chelsa-climate.org/>. Se utilizaron solamente registros con distribución en Centroamérica, desde Panamá hasta el estado de Chiapas en México (<https://www.gbif.org/>; datos descargados el 19 de

diciembre de 2019, <https://doi.org/10.15468/dl.yqwqj1>). La descarga de la información geográfica se realizó a través de la función ‘gbif’ de la librería ‘Rgbif’ (Chamberlain *et ál.* 2020). Los datos fueron filtrados y depurados descartando ocurrencias duplicadas, errores de georreferenciación y/o de proyección; también datos que pudieran haberse traslapado con áreas como cuerpos de agua.

Posteriormente se realizó la superposición de los datos de ocurrencias con la capa *raster* MAT de CHELSA, con resolución de 30-arcoseno (que equivale aproximadamente a 1 km en la línea del Ecuador) (Karger *et ál.* 2017), para obtener los valores MAT de cada ocurrencia por especie.

Se calculó el OT de cada especie como la media de los valores de MAT para aquellas especies con  $n > 10$  ocurrencias. Para los individuos identificados a nivel de género o especie con menos de 10 registros, se utilizaron los valores MAT de todas las ocurrencias a nivel de género y, en el caso de encontrarse géneros con menos de 10 registros, se utilizó el valor de MAT de la parcela ( $MAT_{plot}$ ) (Feeley *et ál.* 2013; Duque *et ál.* 2015; Fadrique *et ál.* 2018). Los valores  $MAT_{plot}$  se obtuvieron a partir de las coordenadas de las parcelas y la capa de CHELSA BIO1.

En el Anexo 5 se presenta el listado de especies, así como los valores de OT calculados para este estudio a partir de la información de la base de datos de GBIF.

Con el valor de OT posteriormente se calculó el índice de temperatura de la comunidad (CTI; C°). El CTI de una parcela se calculó a partir de la siguiente fórmula:

$$CTI = \sum_{i=1}^n \left( OT_i \times \left( \frac{BA_i}{BA_{plot}} \right) \right)$$

Donde,  $n$  es el número de especies en la parcela,  $OT_i$  es el óptimo térmico de la especie  $i$ , y  $BA_i$  y  $BA_{plot}$  son el área basal (BA; m<sup>2</sup>) de la especie  $i$  y de la parcela, respectivamente. El CTI se calculó para cada medición de cada parcela.

Finalmente calculamos la tasa de termofilización por intervalo (TRI; °C año<sup>-1</sup>), que correspondió al cambio neto en los valores de CTI para cada parcela, entre las mediciones consecutivas (ejemplo: medición 2017-2018, 2018- 2019, etc.) y estimamos la tasa de termofilización anual (TRA; C° año<sup>-1</sup>), como el cambio neto entre los CTI de la medición final e inicial dividido entre el periodo total de tiempo en años.

#### 6.4.5. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos y la construcción y exploración de modelos lineales, así como los ajustes de los mismos, se llevaron a cabo utilizando el *software* R (R Core Team 2019) y las librerías ‘mgcv’ (Woods 2017), ‘nlme’ (Pinheiro *et ál.* 2020) y ‘car’ (R Core Team 2019). Adicionalmente, se realizaron gráficos de resultados usando la librería ‘ggplots2’ (Wickham 2016).

Se exploraron modelos de regresión lineal simple ‘lm’ así como modelos lineales aditivos generalizados (GAM) y modelos lineales generales mixtos (MLM) para determinar las relaciones entre el CTI, la altitud y el tiempo. Los efectos fijos del modelo propuesto fueron la altitud y el tiempo y se incluyó como efecto aleatorio la parcela para el ajuste de falta de independencia del modelo. También, se exploraron modelos de regresión para encontrar relación entre los valores de las tasas de termofilización con respecto a la altitud.



Debido a la falta de claridad sobre cómo saber cuándo ocurre o no termofilización en una comunidad (Feeley *et ál.* 2013; Duque *et ál.* 2015; Fadrique *et ál.* 2018), proponemos definir un umbral de rechazo de la termofilización para los valores de TRA y TRI. El umbral tiene el fin de tener una estimación con mayor suficiencia estadística, así como límites de confianza válidos para los parámetros de la población (Davison y Hinkley 1997; Navarro 2016). De igual manera, proponemos un umbral de criofilización. Adicionalmente proponemos incorporar un umbral de criofilización que creemos identificaría las parcelas donde estaría ocurriendo mayor descenso de los valores CTI y de las tasas netas y por intervalos, teniendo en cuenta lo sugerido por Fadrique *et ál.* (2018).

Para el cálculo de los umbrales de termofilización (UT) y criofilización (UC) de la tasa de termofilización anual (TRA), se realizó *bootstrapping* (n=1000) de los valores de TRA y se definieron los umbrales de no cambio con una confianza del 95%. De igual manera se estimaron los umbrales de la tasa de termofilización por intervalos (TRI). El procedimiento es explicado en detalle en el Anexo 1.

## 6.5. Resultados

En las 29 parcelas ubicadas en bosques asociados al gradiente altitudinal de la vertiente Caribe de Costa Rica, se censaron 4380 individuos con DAP  $\geq 10$  cm, entre el 2012 y 2019. Se identificaron 419 especies distribuidas en 88 familias y 203 géneros que comprendieron especies de árboles, palmas y helechos arbóreos. El 96,5% de los individuos fue identificado a nivel de especie, mientras que los individuos restantes solo pudieron ser identificados hasta género (2,42% de los individuos) o no pudieron ser identificados (45 árboles que representaron el 1,02%), debido en la mayoría de los casos a la ausencia de follaje o de copa durante las fechas de medición, y/o dificultad o riesgo en el ascenso del árbol para la recolección de muestras botánicas.

El área basal evaluada en bosques pluviales montanos fue  $>41$  m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, mientras que en los bosques de tierras bajas (entre los 400 y 1200 msnm) ronda los 25 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (Anexo 2).

Los valores CTI promedio (CTIs) de las parcelas evaluadas en los cinco periodos de medición, se encontraron en un rango entre 12,09 y 24,10°C (Anexo 2), similar a los calculados por Feeley *et ál.* (2013). Se encontró una relación negativa significativa entre los CTIs y la elevación (regresión lineal simple;  $R^2$  *adj*: 0,92,  $p = 2,573e-16$ , Figura 6.2, Anexo 2). No encontramos diferencias significativas de los valores CTIs entre los años de medición (análisis de varianza y prueba de hipótesis marginales;  $p > 0,05$ ).

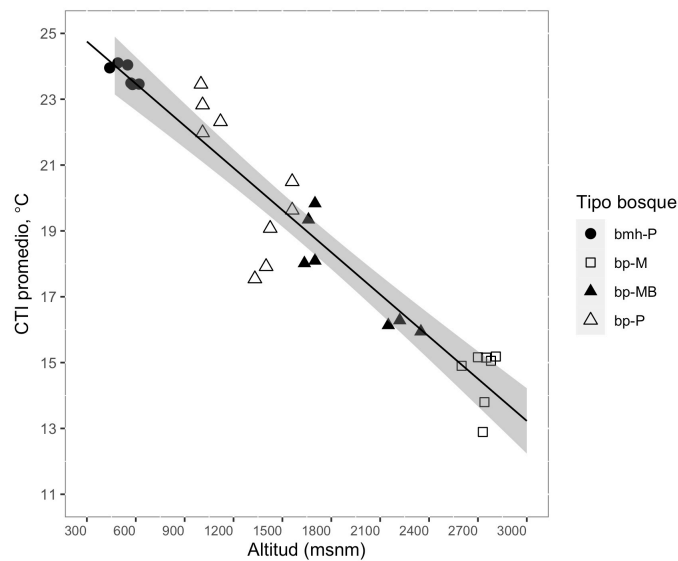


Figura 6.2 (a) Relación entre los CTI promedio (CTIs) y la altitud. Modelo de regresión lineal simple.  $R^2_{adj} = 0,92$ ;  $p = 2,573e-16$ .

A partir de los umbrales para la tasa de termofilización anual (TRA;  $^{\circ}\text{C año}^{-1}$ ), encontramos que el 55,17% de las parcelas ( $n = 16$ ) están cambiando su composición de manera positiva o negativa entre el 2012 y 2019; las parcelas restantes no presentaron cambios. Ocho parcelas (27,58%) presentaron termofilización; igualmente ocho parcelas presentaron criofilización (Figura 6.3; Anexo 1).

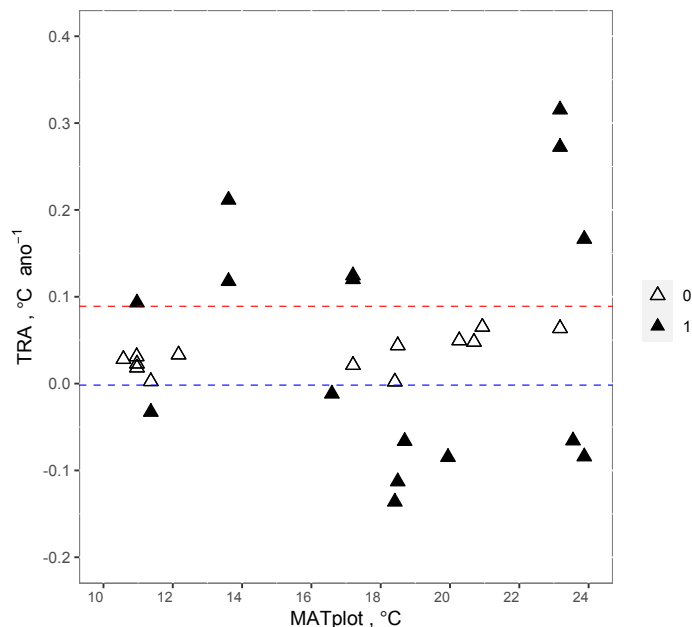


Figura 6.3 Tasa anual de termofilización (TRA;  $^{\circ}\text{C año}^{-1}$ ) y su relación con la temperatura media anual de la parcela (MAT,  $^{\circ}\text{C}$ ). Triángulos negros indican parcelas que presentaron cambios estadísticamente significativos durante el periodo 2012-2019. Línea punteada roja indica umbral de termofilización (UT) y línea punteada azul indica umbral criofilización (UC) con IC del 95%.

Se identificaron 116 intervalos consecutivos de medición para las 29 parcelas de los cuales el 64,7% (n=75) presentaron cambios positivos o negativos. Por otro lado, 41 intervalos no presentaron cambios significativos teniendo en cuenta los umbrales  $UT_{TRI}$  y  $UC_{TRI}$  calculados. 31 intervalos (el 26,72%) presentaron termofilización y 44 intervalos (37,93%) (Figura 6.4, véase el Anexo 1), por el contrario criofilizaron.

El promedio de la tasa de termofilización de todos los intervalos consecutivos (TRIs) fue  $0,0107$   $^{\circ}\text{C}$  por año (IC al 95%=  $-0,0078$  y  $0,033$   $^{\circ}\text{C}$  año $^{-1}$ ) y el promedio de la tasa de termofilización anual (TRAs) fue  $0,04312$   $^{\circ}\text{C}$  por año (IC al 95%=  $-0,02929$  y  $0,10964$   $^{\circ}\text{C}$  año $^{-1}$ ). No encontramos una relación entre el promedio de los valores de TRI por parcela con respecto a la elevación (regresión lineal simple;  $R^2$  *adj*=  $-0,01584$ ;  $p > 0,05$ ) (Figura 6.4).

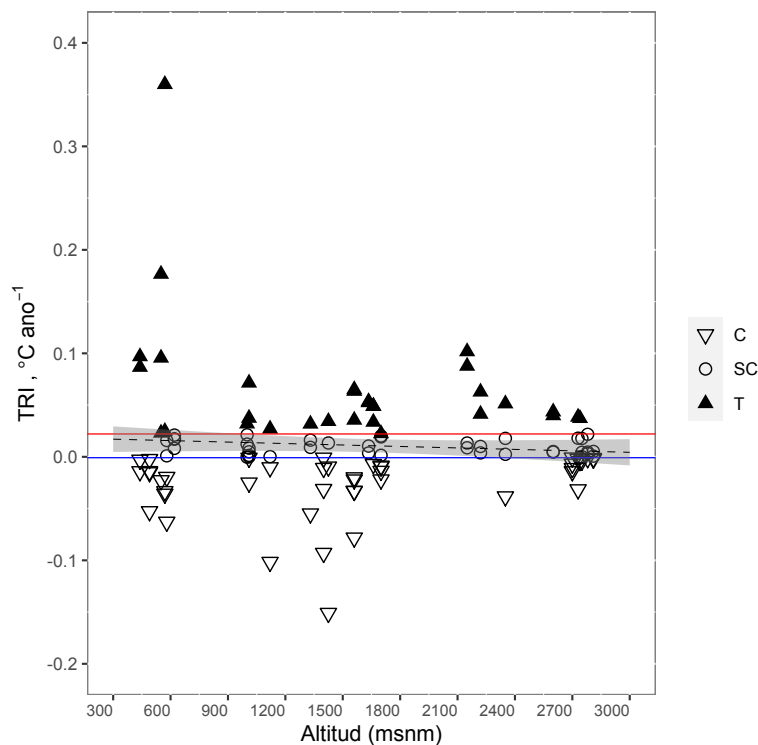


Figura 6.4 Tasa de termofilización por intervalos (TRI;  $^{\circ}\text{C}$  año $^{-1}$ ) y su relación con la altitud. Triángulos negros ascendentes indican los intervalos que mostraron termofilización (T), triángulos blancos indican intervalos que mostraron criofilización (C), círculos corresponden a intervalos sin cambios (SC) teniendo en cuenta los umbrales. Línea roja indica umbral de termofilización y línea azul indica umbral de criofilización. La línea punteada representa los TRI promedio de los 116 intervalos (regresión lineal simple;  $R^2$  *adj*=  $-0,01584$ ;  $p > 0,05$ ).

## 6.6. Discusión

Entender la respuesta de los bosques tropicales de montaña al cambio de temperatura (ej. el cambio en la composición florística), aun es un reto grande para los ecólogos. En la presente investigación buscamos determinar si los bosques primarios en 29 parcelas de 0,25 ha, a lo largo de

un gradiente altitudinal de 2810 m, presentaron termofilización o no en un periodo de siete años. Primero, confirmamos que existe una relación negativa fuerte entre el índice de temperatura de la comunidad (CTI) y la altitud, reiterando que la temperatura es un control importante de la composición del bosque en las montañas tropicales.

Posteriormente, utilizando un procedimiento estadístico basado en *bootstrapping*, proponemos el uso de umbrales para determinar la termofilización. Probamos la hipótesis de termofilización a partir del análisis de los cambios netos y por intervalos del CTI. Encontramos que en las parcelas del gradiente están ocurriendo cambios en la abundancia de las especies, tanto positivos (incremento de CTI) como negativos (descenso del CTI o criofilización) en el tiempo.

Demostramos que la termofilización está ocurriendo en el gradiente, pero contrariamente a otros estudios en el Neotrópico, este fenómeno solo ocurre en algunas parcelas y algunos intervalos entre mediciones consecutivas. Finalmente, no encontramos una relación de la termofilización con la elevación. Nuestro estudio sugiere que el uso de métodos más rigurosos para determinar la realidad de la termofilización, podría reducir la certeza de que este proceso está ocurriendo.

#### 6.6.1. La relación de los CTI con la altitud

La composición florística de los bosques asociados a nuestro gradiente de estudio a partir de la evaluación del índice de temperatura de la comunidad (CTI), como esperábamos, presentó una relación fuerte con la altitud, confirmando que la temperatura es uno de los impulsores más importantes en la zonificación de la vegetación en los bosques tropicales de montaña. En otras palabras, en zonas bajas del gradiente de elevación, los bosques presentarían una mayor dominancia de especies termófilas y a medida que se asciende en el gradiente, presentarían rasgos más especializados para la tolerancia al frío, menor diversidad, así como tasas de procesos más lentas en relación con la elevación (Rehm *et al.* 2015; Fadrique *et al.* 2018; Veintimilla *et al.* 2019; Harrison 2020; Hernández-Gordillo *et al.* en preparación). Sin embargo, interpretar ecológicamente las relaciones entre el CTI, la diversidad y las tasas de procesos, requiere más estudios detallados los cuales están fuera del alcance de esta investigación.

Nuestros resultados concuerdan con los patrones del CTI determinados por Feeley *et al.* (2013) en bosques lluviosos en un gradiente de 2800 msnm en Mesoamérica y en otros estudios en bosques tropicales de montaña de los Andes. Duque *et al.* (2015) analizaron separadamente la tendencia de los valores CTI de árboles adultos (DAP  $\geq 10$  cm) y árboles juveniles (DAP  $< 10$  cm), con la elevación, a partir de datos de 16 parcelas permanentes de 1 ha a lo largo de un gradiente de 4000 m en el noroccidente de Colombia. Encontraron un patrón descendente del CTI con la elevación, independiente la talla de los árboles. Ellos además detectaron que los CTI de árboles juveniles fueron ligeramente más altos que el de los árboles grandes. Sugieren, por lo tanto, que se estarían reclutando más especies termófilas en bosques por arriba de los 2000 msnm que a futuro cambiarían la composición de la comunidad. Por otro lado, Fadrique *et al.* (2018) evaluaron el cambio en la composición florística de 186 parcelas de bosques tropicales y subtropicales andinos, ubicadas en elevaciones entre 360 y 3660 msnm y distribuidas en Colombia, Ecuador, Perú y el noreste de Argentina. Estos investigadores también reportan una relación negativa fuerte entre el CTI y la elevación, aportando con su estudio un análisis a escala regional y encontrando que la composición funcional de las parcelas está fuertemente determinada por la temperatura a pesar de la distancia entre parcelas y una composición taxonómica distinta. Los resultados de nuestra investigación en América Central respaldan esta conclusión.

El CTI, al ser una media ponderada (WCM) de los óptimos térmicos de las especies en la parcela, es un índice que refleja las tendencias positivas o negativas de las especies dominantes al calentamiento global (Devictor *et ál.* 2012; Gaüzère *et ál.* 2019), por lo tanto, es necesario interpretar este índice en este sentido, sin desconocer el rol de las especies raras en los procesos de la comunidad.

### 6.6.2. La termofilización

Estudios previos han concluido que la termofilización es un fenómeno generalizado en bosques montanos en el Neotrópico (Feeley *et ál.* 2011, Feeley *et ál.* 2013; Duque *et ál.* 2015, Fadrique *et ál.* 2018). Nuestro estudio pretende contribuir a la comprensión de la termofilización, no solo a través de un nuevo estudio de caso, sino con un nuevo enfoque de prueba de hipótesis. Al definir umbrales de rechazo y evaluar el cambio neto (TRA) y entre intervalos (TRI) de los CTI, planteamos ser más conservadores en la aceptación de la hipótesis de que la termofilización está ocurriendo en los bosques primarios de nuestro gradiente altitudinal.

Confirmamos la hipótesis de que está ocurriendo termofilización, pero a diferencia de los estudios de Feeley *et ál.* (2013), Duque *et ál.* (2015) y Fadrique *et ál.* (2018), este fenómeno fue detectado en una minoría de las parcelas al evaluar TRA y TRI usando umbrales estadísticos. Los otros estudios citados reportaron tendencias de termofilización neta en el 90% de las parcelas analizadas en el estudio de Costa Rica (Feeley *et ál.* 2013), el 85% en Colombia (Duque *et ál.* 2015) y en el 72% en bosques andinos tropicales y subtropicales de cuatro países suramericanos (Fadrique *et ál.* 2018).

El fenómeno de termofilización en nuestro gradiente, confirma que la composición florística podría estar cambiando en el tiempo por efecto del calentamiento global, en sintonía con los estudios anteriormente mencionados. Sin embargo, no encontramos una relación de las tasas de termofilización con la elevación, por lo tanto, el aumento de la abundancia relativa de especies termófilas estaría ocurriendo tanto en bosques de zonas bajas como en bosques de zonas altas, probablemente impulsado por otros factores bióticos y abióticos. Fadrique *et ál.* (2018), sugieren que la presencia de barreras ecotonales estarían retrasando la migración. Por ejemplo, la presencia de nubes en bosques intermedios y la transición de bosques con dosel cerrado a zonas abiertas con pastos alpinos. Otros autores sugieren que a escala local el disturbio y la competencia jerárquica podrían influir en los patrones de distribución de las especies en gradientes de elevación en escenarios de calentamiento global (Muñoz-Mazón *et ál.* 2019).

Proponemos el umbral de criofilización a partir de las tasas TRA y TRI que calculamos. El uso de valores TRA sugiere que el fenómeno de criofilización estaría ocurriendo de igual manera que la termofilización, es decir en bosques de zonas bajas y zonas altas. Pero al analizar la tasa por intervalos (TRI) no encontramos una relación con la elevación; sin embargo, observamos una evidente variabilidad en las parcelas de zonas bajas con respecto a los bosques montanos. En estudios previos de termofilización en bosques neotropicales, se ha reportado que la mortalidad de árboles de especies termófilas podría impulsar el descenso de los CTI (Feeley *et ál.* 2013; Duque *et ál.* 2015). Adicionalmente, Bertrand *et ál.* (2011), indican que en general la contribución de la mortalidad de árboles en las tasas de recambio, podría amortiguar la dinámica de la población contra los efectos negativos del calentamiento, causando un “retraso en la migración” que llevaría al desgaste biótico en los bosques de zonas bajas en Europa; sin embargo, el entendimiento de este fenómeno en bosques tropicales aun no es claro y debe ser mejor analizado.

El presente estudio fue realizado con datos registrados en parcelas pequeñas (<1 ha) y de acuerdo con Lewis *et ál.* (2004), en parcelas pequeñas la variabilidad de tasas de mortalidad, reclutamiento y crecimiento es más alta; por lo tanto, creemos que podría ocurrir una situación similar en la estimación de la tasa de termofilización. Adicionalmente, estas tasas podrían ser influenciadas por eventos estocásticos como tormentas tropicales, sequías, relámpagos, etc. (Poorter *et ál.* 2017; Aleixo *et ál.* 2019; Yanoviak *et ál.* 2020), que podrían causar la muerte de árboles grandes (DAP  $\geq$ 60 cm), los cuales aportan mayor área basal y por ende podrían influenciar positiva o negativamente los valores CTI. Observamos este fenómeno al revisar la relación de las tasas de termofilización por intervalos y la muerte de árboles grandes y vimos que especies de zonas bajas (entre 400 y 600 msnm) y con óptimos térmicos altos (>25°C), como *Elaeoluma glabrescens* o *Inga alba* durante el intervalo 2017-2019, sufrieron un descenso del CTI o criofilización; por el contrario, la muerte de un árbol de *Quercus sapotifolia* en el intervalo 2015 y 2017 con óptimo térmico bajo (15,03°C), se tradujo en un aumento del CTI o termofilización (Anexo ).

Recientemente Sullivan *et ál.* (2020), en un análisis pantropical de la pérdida, ganancia y residencia de carbón en bosques tropicales, sugieren que estos ecosistemas son altamente sensibles al aumento de la temperatura a partir del análisis del balance de la respiración y la fertilización del CO<sub>2</sub> y las proyecciones de aumento en la temperatura a nivel global (Hoegh-Guldberg *et ál.* 2018). Estos autores predicen que los bosques primarios estarían “cuasi adaptándose”, a partir del cambio en la composición de especies y podrían continuar con la capacidad de secuestrar altos niveles de carbono, pero se requieren medidas de conservación y estabilización climática global que permita la continuidad de este servicio ecosistémico. Probablemente, el incremento de la abundancia de especies termófilas en los bosques asociados a nuestro gradiente de elevación, podría ser una respuesta adaptativa de los ecosistemas al cambio global. Por otro lado, se debe considerar que, a pesar de la capacidad adaptativa, la pérdida de especies en bosques tropicales de montaña podría aumentar en respuesta a otros impulsores como el cambio de uso del suelo, la deforestación y degradación de los bosques, el aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos y, el cambio en el régimen de precipitación, entre otros (Loarie *et ál.* 2009; Stork *et ál.* 2009; Orsenigo *et ál.* 2014; Vellend *et ál.* 2017; Sullivan *et ál.* 2020).

Nuestros resultados sugieren que, al incorporar umbrales para validar cuando está ocurriendo o no termofilización, podría reducirse la sobreestimación del efecto del calentamiento global en la composición de los bosques. Es necesario ahondar en más estudios al respecto, enfocados en el conocimiento de la respuesta de las especies a la velocidad del cambio climático (Loarie *et ál.* 2009), los cambios de rangos geográficos de las especies en función de su nicho térmico (hipótesis de variabilidad climática) (Cuesta *et ál.* 2020), e incorporar dentro del análisis de la composición, otros impulsores como los disturbios naturales y antropogénicos (Danneyrolles *et ál.* 2019; Muñoz Mazón *et ál.* 2019).

## 6.7. Conclusiones

El índice de temperatura de la comunidad (CTI) es una métrica de composición funcional que tiene mucho potencial para la detección de la respuesta de los bosques a los gradientes espaciales de temperatura y al calentamiento del clima. Nuestro estudio confirma que el CTI de bosques lluviosos tropicales tiene relaciones fuertes predecibles con los gradientes altitudinales de temperatura. Por otra parte, la demostración rigurosa del cambio en el tiempo del CTI requiere de mayor rigor estadístico. El cálculo de umbrales de cambio como nuestro umbral de termofilización provee un

enfoque más conservador para este fin y nuestros resultados sugieren que la termofilización resultará ser menos común que lo que es sugerido por los pocos estudios anteriores. De hecho, el uso de un umbral estadístico indica procesos de criofilización en algunas parcelas. Las implicaciones de esta conclusión respecto a la capacidad natural de los bosques de adaptarse al calentamiento del clima, requieren más atención de parte de los investigadores.

## 6.8. Referencias bibliográficas

- Aleixo, I; Norris, D; Hemerik, L; Barbosa, A; Prata, E; Costa, F; Poorter, L. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change* 9(5):384-388. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0>.
- Anderson, AS; Reside, AE; Vanderwal, JJ; Shoo, LP; Pearson, RG; Williams, SE. 2012. Immigrants and refugees: The importance of dispersal in mediating biotic attrition under climate change. *Global Change Biology* 18(7):2126-2134. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02683.x>.
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1):1-20. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>.
- Bertrand, R; Lenoir, J; Piedallu, C; Dillon, GR; De Ruffray, P; Vidal, C; Pierrat, JC; Gégout, JC. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479(7374):517-520. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature10548>.
- Camacho, M. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical: guía para el establecimiento y medición. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 52 p. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 42).
- Chamberlain S; Barve V; Mcglinn D; Oldoni D; Desmet P; Geffert L; Ram K. 2020. rgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API. R package version 2.3, <https://CRAN.R-project.org/package=rgbif>.
- Clark, DB; Hurtado, J; Saatchi, SS. 2015. Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PLoS ONE* 10(4):1-18. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122905>.
- Colwell, RK; Brehm, G; Cardelús, CL; Gilman, AC; Longino, JT; Cardelus, CL; Gilman, AC; Longino, JT. 2008. Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics (en línea). *Science* 322(October):258-261. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1162547>.
- Cuesta, F; Tovar, C; Llambí, LD; Gosling, WD; Halloy, S; Carilla, J; Muriel, P; Meneses, RI; Beck, S; Ulloa, C; Yager, K; Aguirre, N; Viñas, P; Jácome, J; Suárez-Duque, D; Buytaert, W; Pauli, H. 2020. Thermal niche traits of high alpine plant species and communities across the tropical Andes and their vulnerability to global warming. *Journal of Biogeography* 47(2):408-420. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13759>.
- Dannebrolles, V; Dupuis, S; Fortin, G; Leroyer, M; de Römer, A; Terrail, R; Vellend, M; Boucher, Y; Laflamme, J; Bergeron, Y; Arseneault, D. 2019. Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature Communications* 10(1):1-7. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>.
- Davison, A; Hinkley, D. 1997. Bootstrap methods and their application. Cambridge, United Kingdom, Cambridge University Press. 582 p.
- De Frenne, P; Rodríguez-Sánchez, F; Coomes, DA; Baeten, L; Verstraeten, G; Vellen, M; Bernhardt-Römermann, M; Brown, CD; Brunet, J; Cornelis, J; Decocq, GM; Dierschke, H; Eriksson, O; Gilliam, FS; Hédli, R; Heinken, T; Hermy, M; Hommel, P; Jenkins, MA; Kelly, DL; Kirby, KJ; Mitchell, FJG; Naaf, T; Newman, M; Peterken, G; Petřík, P; Schultz, J; Sonnier, G; Van Calster, H; Waller, DM; Walther, GR; White, PS; Woods, KD; Wulf, M; Graae, BJ; Verheyen, K. 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(46):18561-18565. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1311190110>.



- Devictor, V; Julliard, R; Couvet, D; Jiguet, F. 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275(1652):2743-2748. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0878>.
- Devictor, V; Van Swaay, C; Brereton, T; Brotons, L; Chamberlain, D; Heliölä, J; Herrando, S; Julliard, R; Kuussaari, M; Lindström, Å; Reif, J; Roy, DB; Schweiger, O; Settele, J; Stefanescu, C; Van Strien, A; Van Turnhout, C; Vermouzek, Z; WallisDeVries, M; Wynhoff, I; Jiguet, F. 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2(2):121-124. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate1347>.
- Drummond, MS; Bordelon, M; De Boer, JZ; Defant, MJ; Bellon, H; Feigenson, MD. 1995. Igneous petrogenesis and tectonic setting of plutonic and volcanic rocks of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica-Panama, Central American Arc. *American Journal of Science* 295:875-919. DOI: <https://doi.org/10.2475/ajs.295.7.875>.
- Duque, A; Stevenson, PR; Feeley, KJ. 2015. Thermophilization of adult and juvenile tree communities in the northern tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112(34):10744-10749. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1506570112>.
- Fadrigue, B; Báez, S; Duque, Á; Malizia, A; Blundo, C; Carilla, J; Osinaga-Acosta, O; Malizia, L; Silman, M; Farfán-Ríos, W; Malhi, Y; Young, KR; Cuesta C, F; Homeier, J; Peralvo, M; Pinto, E; Jadan, O; Aguirre, N; Aguirre, Z; Feeley, KJ. 2018. Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature* 564(7735):207-212. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0715-9>.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2020. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020 – Principales resultados (en línea). Roma, Italia. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4448-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4448-0_1).
- Feeley, KJ; Hurtado, J; Saatchi, S; Silman, MR; Clark, DB. 2013. Compositional shifts in Costa Rican forests due to climate-driven species migrations. *Global Change Biology* 19(11):3472-3480. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12300>.
- Feeley, KJ; Silman, MR; Bush, MB; Farfan, W; Cabrera, G; Malhi, Y; Meir, P; Revilla, NS; Natividad, M; Journal, S; April, N; Feeley, KJ; Silman, MR; Bush, MB; Farfan, W; Cabrera, KG; Malhi, Y; Meir, P; Salinas, N; Raurau, M; Saatchi, S. 2011. Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography* 38(4):783-791. DOI: <https://doi.org/10.1111/j>.
- Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121(3):159-176. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00551-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00551-9).
- Freeman, BG; Song, Y; Feeley, KJ; Zhu, K. 2020. Montane species and communities track recent warming more closely in the tropics (en línea). *bioRxiv:2020.05.18.102848*. DOI: <https://doi.org/10.1101/2020.05.18.102848>.
- Gaüzère, P; Doucier, G; Devictor, V; Kéfi, S. 2019. A framework for estimating species-specific contributions to community indicators. *Ecological Indicators* 99(June 2018):74-82. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.11.069>.
- Gaüzère, P; Princé, K; Devictor, V. 2017. Where do they go? The effects of topography and habitat diversity on reducing climatic debt in birds. *Global Change Biology* 23(6):2218-2229. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13500>.
- Harrison, S. 2020. Plant community diversity will decline more than increase under climatic warming. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)* 375(20190106):1-8. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0106>.
- Hoegh-Guldberg, O; Jacob, D; Taylor, M; Bindi, M; Brown, S; Camilloni, I; Diedhiou, A; Djalante, R; Ebi, KL; Engelbrecht, F; Guiot, J; Hijioka, Y; Mehrotra, S; Payne, A; Seneviratne, SI;

- Thomas, A; Warren, R; Zhou, G. 2018. Chapter 3: Impacts of 1.5°C global warming on natural and human systems (en línea). *In* Masson-Delmotte, V; P. Zhai, H-OP; Roberts, D; Skea, J; Shukla, PR; Pirani, A; Moufouma-Okia, W; Péan, C; Pidcock, R; Connors, S; Matthews, JBR; Chen, Y; Zhou, X; Gomis, MI; Lonnoy, E; Maycock, T; Tignor, M; Waterfield, T (eds.). *Global Warming of 1.5°C: An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways*. Genova, Italia, IPCC. p. 175-311.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2008. *Atlas digital de Costa Rica*. Cartago, Costa Rica.
- Karger, DN; Conrad, O; Böhner, J; Kawohl, T; Kreft, H; Soria-Auza, RW; Zimmermann, NE; Linder, HP; Kessler, M. 2017. *Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas* (en línea). *Scientific Data* 4(September):1-20. DOI: <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>.
- Körner, C. 2007. The use of «altitude» in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22(11):569-574. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- Kwon, TS. 2017a. Family composition and temperature in fly assemblages: Community temperature index using family temperature index (en línea). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity* 10(3):385-389. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.japb.2017.07.003>.
- Kwon, TS. 2017b. Temperature and ant assemblages: Biased values of community temperature index (en línea). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 20(4):1077-1086. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2017.04.005>.
- Lewis, SL; Phillips, OL; Sheil, D; Vinceti, B; Baker, TR; Brown, S; Graham, AW; Higuchi, N; Hilbert, DW; Laurance, WF; Lejoly, J; Malhi, Y; Monteagudo, A; Nuñez, P; Sonke, B; Supardi, N; Terborgh, JJW; Vazquez-Martinez, R; Vargas, PN; Sonké, B; Nur Supardi, MN; Terborgh, JJW; Martínez, RV. 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: Calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* 92(6):929-944. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00923.x>.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, GS. 1996. Tropical forests structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 87:137-152
- Loarie, SR; Duffy, PB; Hamilton, H; Asner, GP; Field, CB; Ackerly, DD. 2009. The velocity of climate change (en línea). *Nature* 462(7276):1052-1055. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature08649>.
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, N; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Introduction: Elevation gradients in the tropics: Laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16(12):3171-3175. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x>.
- Muñoz Mazón, M; Klanderud, K; Finegan, B; Veintimilla, D; Bermeo, D; Murrieta, E; Delgado, D; Sheil, D. 2019. Disturbance and the elevation ranges of woody plant species in the mountains of Costa Rica. *Ecology and Evolution* 9(24):14330-14340. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5870>.
- Navarro Alberto, JA. 2016. The bootstrap: A 35 years old young very useful for analyzing biological data. *Cuban Journal of Agricultural Science* 50(1):11-23.
- Nieto-Sánchez, S; Gutiérrez, D; Wilson, RJ. 2015. Long-term change and spatial variation in butterfly communities over an elevational gradient: Driven by climate, buffered by habitat. *Diversity and Distributions* 21(8):950-961. DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.12316>.
- Orsenigo, S; Mondoni, A; Rossi, G; Abeli, T. 2014. Some like it hot and some like it cold, but not too much: Plant responses to climate extremes. *Plant Ecology* 215(7):677-688. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0363-6>.

- Pecl, GT; Araújo, MB; Bell, JD; Blanchard, J; Bonebrake, TC; Chen, IC; Clark, TD; Colwell, RK; Danielsen, F; Evengård, B; Falconi, L; Ferrier, S; Frusher, S; Garcia, RA; Griffis, RB; Hobday, AJ; Janion-Scheepers, C; Jarzyna, MA; Jennings, S; Lenoir, J; Linnetved, HI; Martin, VY; McCormack, PC; McDonald, J; Mitchell, NJ; Mustonen, T; Pandolfi, JM; Pettoelli, N; Popova, E; Robinson, SA; Scheffers, BR; Shaw, JD; Sorte, CJB; Strugnell, JM; Sunday, JM; Tuanmu, MN; Vergés, A; Villanueva, C; Wernberg, T; Wapstra, E; Williams, SE. 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355(6332). DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>.
- Peña, MA; Feeley, KJ; Duque, A. 2018. Effects of endogenous and exogenous processes on aboveground biomass stocks and dynamics in Andean forests. *Plant Ecology* 219(12):1481-1492. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0895-2>.
- Pinheiro, J; Bates, D; DebRoy, S; Sarkar, D; Authors, E; Heisterkamp, S; Willigen, B Van; R-core team. (2020). Package 'nlme'. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models (en línea). s.l., s.e. Consultado 10 mar. 2020. Disponible en <https://svn.r-project.org/R-packages/trunk/nlme>.
- Poorter, L; van der Sande, MT; Arets, EJMM; Ascarrunz, N; Enquist, B; Finegan, B; Licona, JC; Martínez-Ramos, M; Mazzei, L; Meave, JA; Muñoz, R; Nytch, CJ; de Oliveira, AA; Pérez-García, EA; Prado-Junior, J; Rodríguez-Velázquez, J; Ruschel, AR; Salgado-Negret, B; Schiavini, I; Swenson, NG; Tenorio, EA; Thompson, J; Toledo, M; Uriarte, M; Hout, P van der; Zimmerman, JK; Peña-Claros, M. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 26(12):1423-1434. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12668>.
- Princé, K; Zuckerberg, B. 2015. Climate change in our backyards: The reshuffling of North America's winter bird communities. *Global Change Biology* 21(2):572-585. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12740>.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Rangwala, I; Miller, JR. 2012. Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change* 114(3-4):527-547. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3>.
- Rehm, EM; Feeley, KJ; Meinzer, FC. 2015. Freezing temperatures as a limit to forest recruitment above tropical Andean treelines. *Ecology* 96(7):1856-1865. DOI: <https://doi.org/10.1890/14-1992.1>.
- Rehm, EM; Feeley, KJ. 2016. Many species risk mountain top extinction long before they reach the top. *Frontiers of Biogeography* 8(1):1-4. DOI: <https://doi.org/10.21425/f5fbg27788>.
- Roth, T; Plattner, M; Amrhein, V. 2014. Plants, birds and butterflies: Short-term responses of species communities to climate warming vary by taxon and with altitude. *PLoS ONE* 9(1). DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082490>.
- Rull, V. 2014. Biodiversity, mountains and climate change. *Collectanea Botanica* 33(e006):1-6. DOI: <https://doi.org/10.3989/collectbot.2013.v33.006>.
- Silveira, FAO; Barbosa, M; Beiroz, W; Callisto, M; Macedo, DR; Morellato, LPC; Neves, FS; Nunes, YRF; Solar, RR; Fernandes, GW. 2019. Tropical mountains as natural laboratories to study global changes: A long-term ecological research project in a megadiverse biodiversity hotspot (en línea). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 38(March):64-73. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.04.001>.
- Stork, NE; Coddington, JA; Colwell, RK; Chazdon, RL; Dick, CW; Peres, CA; Sloan, S; Willis, K. 2009. Vulnerability and resilience of tropical forest species to land-use change. *Conservation Biology* 23(6):1438-1447. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01335.x>.

- Sullivan, MJP; Lewis, SL; Affum-Baffoe, K; Castilho, C; Costa, F; Sanchez, AC; Ewango, CEN; Hubau, W; Marimon, B; Monteagudo-Mendoza, A; Qie, L; Sonké, B; Martinez, RV; Baker, TR; Brienen, RJW; Feldpausch, TR; Galbraith, D; Gloor, M; Malhi, Y; Aiba, S-I; Alexiades, MN; Almeida, EC; Oliveira, EA de; Dávila, EÁ; Loayza, PA; Andrade, A; Vieira, SA; Aragão, L; Araujo-Murakami, A; Arets, EJMM; Arroyo, L; Ashton, P; C., GA; Baccaro, FB; Banin, LF; Baraloto, C; Camargo, PB; Barlow, J; Barroso, J; Bastin, J-F; Batterman, SA; Beekman, H; Begne, SK; Bennett, AC; Berenguer, E; Berry, N; Blanc, L; Boeckx, P; Bogaert, J; Bonal, D; Bongers, F; Bradford, M; Brearley, FQ; Brncic, T; Brown, F; Burban, B; Camargo, JL; Castro, W; Céron, C; Ribeiro, SC; Moscoso, VC; Chave, J; Chezeaux, E; Clark, CJ; Souza, FC de; Collins, M; Comiskey, JA; Valverde, FC; Medina, MC; Costa, L da; Dančák, M; Dargie, GC; Davies, S; Cardozo, ND; Thales de Haulleville; Medeiros, MB de; Pasquel, J del A; Derroire, G; Fiore, A Di; Doucet, J-L; Dourdain, A; Droissart, V; Duque, LF; Ekoungoulou, R; Elias, F; Erwin, T; Esquivel-Muelbert, A; Fauset, S; Ferreira, J; Llampazo, GF; Foli, E; Ford, A; Gilpin, M; Hall, JS; Hamer, KC; Hamilton, AC; Harris, DJ; Hart, TB; Hédli, R; Herault, B; Herrera, R; Higuchi, N; Hladik, A; Eurídice Honorio Coronado; Huamantupa-Chuquimaco, I; Huasco, WH; Jeffery, KJ; Jimenez-Rojas, E; Kalamandeen, M; Kamdem, M-N; Kearsley, E; Umetsu, RK; Khoon, LKK; Killeen, T; Kitayama, K; Klitgaard, B; Koch, A; Labrière, N; Laurance, W; Laurance, S; Leal, ME; Levesley, A; Lima, AJN; Lisingo, J; Pontes-Lopes, A; Lopez-Gonzalez, G; Lovejoy, T; Lovett, J; Lowe, R; Magnusson, WE; Malumbres-Olarte, J; Manzatto, ÂG; Jr., BHM; Marshall, AR; Marthews, T; Reis, SM de A; Maycock, C; Melgaço, K; Mendoza, C; Metali, F; Mihindou, V; Milliken, W; Mitchard, E; Morandi, PS; Mossman, HL; Nagy, L; Nascimento, H; Neill, D; Nilus, R; Vargas, PN; Palacios, W; Camacho, NP; Peacock, J; Pendry, C; Mora, MCP; Pickavance, GC; Pipoly, J; Pitman, N; Playfair, M; Poorter, L; Poulsen, JR; Poulsen, AD; Preziosi, R; Prieto, A; Richard Primack; Ramírez-Angulo, H; Reitsma, J; Réjou-Méchain, M; Correa, ZR; Sousa, TR de; Bayona, LR; Roopsind, A; Rudas, A; Rutishauser, E; Salim, KA; Salomão, RP; Schiatti, J; Sheil, D; Silva, RC; Espejo, JS; Valeria, CS; Silveira, M; Simo-Droissart, M; Simon, MF; Singh, J; Shareva, YCS; Stahl, C; Stropp, J; Sukri, R; Sunderland, T; Svátek, M; Swaine, MD; Swamy, V; Taedoumg, H; Talbot, J; James Taplin; Taylor, D; Steege, H ter; Terborgh, J; Thomas, R; Thomas, SC; Torres-Lezama, A; Umunay, P; Gamarra, LV; Heijden, G van der; Hout, P van der; Meer, PJ van der; Nieuwstadt, M van; Verbeek, H; Vernimmen, R; Vicentini, A; Vieira, ICG; Torre, EV; Vleminckx, J; Vos, VA; Wang, O; White, LJ; Willcock, S; Woods, JT; Wortel, V; Young, K; Zagt, R; Zemagho, L; Zuidema, PA; Zwerts, JA; Phillips, OL. 2020. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. *Science* 368(800):869-874.
- Urban, M. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348(6234):571-573. DOI: <https://doi.org/10.1111/1467-8322.12302>.
- Veintimilla, D; Ngo Bieng, MA; Delgado, D; Vilchez-Mendoza, S; Zamora, N; Finegan, B. 2019. Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2,520 m altitudinal gradient. *Ecology and Evolution* (March):1-11. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5155>.
- Vellend, M; Baeten, L; Becker-Scarpitta, A; Boucher-Lalonde, V; McCune, JL; Messier, J; Myers-Smith, IH; Sax, DF. 2017. Plant Biodiversity Change Across Scales During the Anthropocene. *Annual Review of Plant Biology* 68(1):563-586. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040949>.
- Wickham, H. 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, United States of America, Springer-Verlag.
- Wood, S. 2017. *Generalized Additive Models. An introduction with R*. Second edition. New York, United States of America, Taylor & Francis group. 497 p. DOI: <https://doi.org/10.1214/ss/1177013609>.

Yanoviak, SP; Gora, EM; Bitzer, PM; Burchfield, JC; Muller-Landau, HC; Detto, M; Paton, S; Hubbell, SP. 2020. Lightning is a major cause of large tree mortality in a lowland neotropical forest. *New Phytologist* 225(5):1936-1944. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16260>.

## **7. ANEXOS ARTÍCULO 1**

7.1. Anexo 1

**VALORES DE DINÁMICA FORESTAL POR PARCELA, RASGOS FUNCIONALES Y RESUMEN DE DINÁMICA**

Cuadro 7.1 Datos de dinámica forestal de los bosques lluviosos de la Vertiente Caribe de Costa Rica entre 2012 y 2019 por parcela.

Parcela	X	Y	Elevación	Zona de Vida	N0	m	r	t	Mr	Rr	ICAs	ICAneto	Dp T	AB i
1	560610	1101413	490	bmh-P	119	24	17	6.94	3.19	2.91	0.27	-0.93	514.4	25.48
2	560714	1101056	550	bmh-P	124	38	28	6.90	5.17	1.86	0.31	-0.29	580.0	24.68
3	560912	1100766	620	bmh-P	138	15	19	6.89	1.66	0.81	0.43	-0.01	716.0	34.44
4	561140	1100308	570	bmh-P	141	19	30	6.92	2.07	2.75	0.41	-0.20	737.6	35.24
5	561013	1101390	440	bmh-P	142	16	9	6.84	1.73	1.91	0.35	0.01	586.4	31.32
6	561221	1100598	580	bmh-P	157	32	9	6.83	3.28	0.89	0.32	-0.72	709.6	30.28
7	538740	1082737	1000	bp-P	141	36	7	6.50	4.43	0.74	0.50	-0.16	543.2	27.94
8	538338	1083140	1010	bp-P	102	11	7	6.62	1.71	1.00	0.49	0.41	425.6	20.59
9	527475	1081183	1010	bp-P	166	15	14	6.43	1.46	1.25	0.48	0.20	654.4	35.65
10	526761	1081567	1120	bp-P	126	27	15	6.42	3.69	1.74	0.27	-0.48	496.0	26.47
11	522072	1079639	1425	bp-P	151	30	12	6.87	3.17	2.22	0.35	-0.18	648.8	36.25
12	522288	1079211	1560	bp-P	84	11	21	6.91	2.01	1.60	0.42	0.47	366.4	28.01
13	522284	1078881	1635	bp-MB	144	18	24	6.88	1.92	2.07	0.50	0.59	666.4	24.19
14	522109	1078549	1700	bp-MB	187	33	22	6.88	2.78	1.79	0.62	0.36	776.8	28.59
15	523484	1077813	1400	bp-P	107	16	10	6.86	2.33	3.18	0.45	0.24	433.6	31.90
16	522935	1078099	1560	bp-P	103	23	16	6.89	3.60	1.29	0.51	0.23	452.8	28.10
17	522480	1078142	1660	bp-MB	127	26	6	6.89	3.27	0.67	0.42	0.01	516.8	26.15
18	522060	1078028	1700	bp-MB	151	22	20	6.90	2.25	1.93	0.49	0.50	643.2	26.97
19	523164	1077374	1331	bp-P	125	16	18	6.89	1.97	1.11	0.47	0.48	543.2	27.42
20	515616	1074178	2150	bp-MB	103	8	16	6.28	1.28	2.27	0.46	-0.65	472.0	49.83
21	515749	1073770	2220	bp-MB	124	10	8	6.65	1.26	0.94	0.47	0.39	582.4	43.89
22	515510	1073296	2350	bp-MB	99	10	24	6.65	1.59	3.21	0.46	0.52	471.2	38.58
23	514165	1070766	2600	bp-M	131	9	14	6.70	1.06	1.50	0.51	0.55	541.6	34.70
24	533280	1058232	2700	bp-M	104	4	9	7.00	0.56	1.18	0.15	0.26	433.6	54.77
25	533056	1058483	2810	bp-M	99	7	3	6.99	1.04	1.95	0.33	0.29	395.2	54.70
26	532341	1058763	2740	bp-M	155	11	6	7.00	1.05	0.54	0.41	0.15	611.2	50.48
27	532494	1058567	2780	bp-M	96	8	5	6.96	1.24	1.36	0.06	-0.03	377.6	38.35
28	534132	1057111	2750	bp-M	100	4	10	6.98	0.58	0.73	0.25	0.37	416.8	37.73
29	534435	1057075	2730	bp-M	129	5	19	6.98	0.57	0.43	0.48	0.68	544.0	33.01

Convenciones: **X**: coord. en X; **Y**: coord. en Y (Sistema de coordenadas proyectadas UTM CR05); **N<sub>0</sub>**: no. tallos iniciales (2012), DAP > 10 cm; **m**: no. tallos muertos; **r**: no. tallos reclutados; **t**: tiempo de medición en años; **Mr**: tasa de mortalidad (% año<sup>-1</sup>); **Rr**: tasa reclutamiento (% año<sup>-1</sup>); **ICAs**: Incremento corriente anual de árboles sobrevivientes entre 2012-2019 (m<sup>2</sup> ha año<sup>-1</sup>); **ICAneto**: Sumatoria de los ICA netos partir de ICA  $s + r - m$  (m<sup>2</sup> ha año<sup>-1</sup>); **Dp T**: densidad de tallos promedio (N tallos ha<sup>-1</sup>); **BA i**: área basal inicial de tallos (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>).

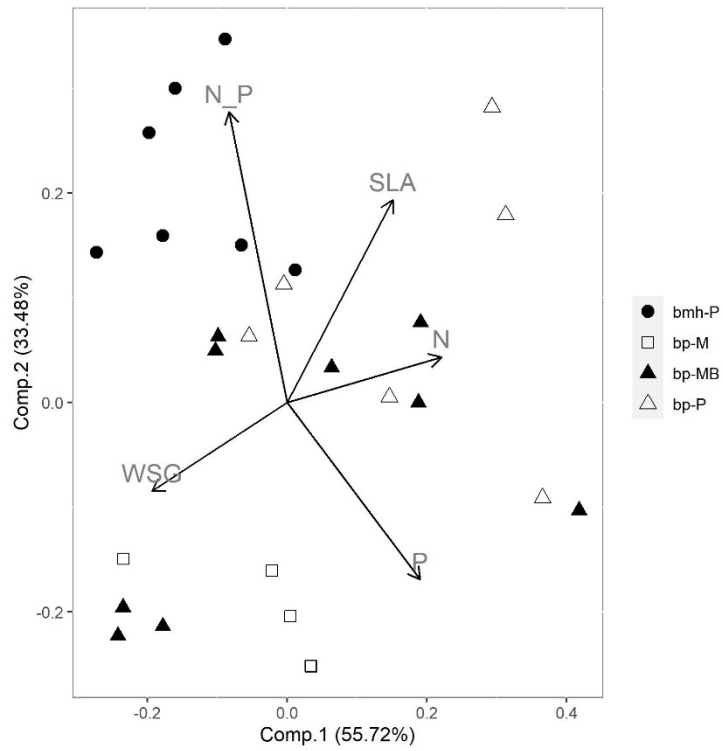
## 7.2. Anexo 2

### **ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES PARA RASGOS DE ÁRBOLES Y CARACTERÍSTICAS DEL SUELO**

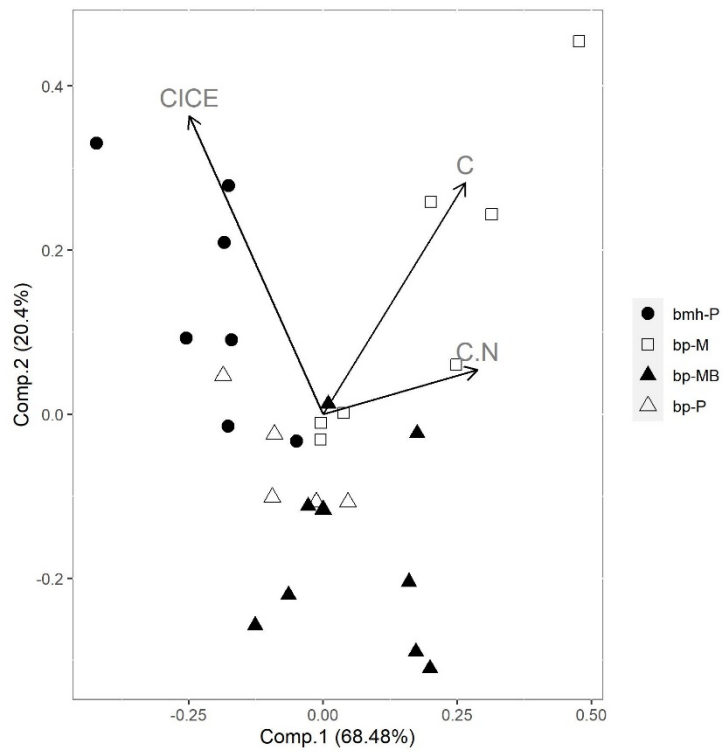
El PCA de los valores CWM de rasgos funcionales de árboles (Figura 7.1-a), explicó el 89,2% de la variabilidad de los datos en dos componentes (CP). El CP1, con el 55,72% de la varianza explicada está relacionado positivamente con CWM N y CWM P foliar y negativamente con CWM WSG. Además, se observa que las medias ponderadas de estos rasgos no diferencian los bosques bp-P y bp-MB ubicados entre los 1000 y 2350 msnm. Los valores de CWM WSG por otro lado, diferencian claramente los bosques montanos (bp-M) de los bosques por debajo de 2600 msnm., excepto por tres parcelas (20,21 y 22) en el Parque Nacional Tapantí - la Esperanza (ver Cuadro 4.1).

El CP2 con el 33,48% de la varianza, presentó una relación positiva con CWM N/P y CWM SLA y negativamente con CWM P. Este último rasgo presentó, valores altos para los bosques de bp-M, apoyando la separación realizada por el rasgo relacionado a la densidad de madera, e indicando características conservativas de estos bosques, donde los valores de CWM WGS son más altos. Por otro lado, los valores de CWM N/P apoyan la diferenciación de los bosques de tierras bajas del Parque Nacional Barbilla (tipo de bosque bmh-P). Se observó, por lo tanto, que las relaciones de estos rasgos podrían apoyar la relación encontrada entre la tasa de mortalidad a la altitud, que se explica más abajo.

El PCA para los rasgos de suelo explicó por su parte (Figura 7.1-b), una variabilidad de los datos en un 88,9% dividida en dos componentes principales. El PC1 representó el 68,48% de la variabilidad y relacionó los valores de CWM C y CWM C/N de manera positiva y los valores CWM CICE negativamente. CWM C y CWM C/N apoyaron la separación de los bosques montanos (bp-M) los cuales presentan valores altos de estos rasgos. Por otro lado, CWM CICE separó los bosques de entre los 440 y 620 msnm. (bmh-P). Por ultimo, el PC2 explicó el 20,4% de la variabilidad y diferenció a los bp-MB (entre los 1425 y 2350 msnm.), debido a los bajos valores de CWM CICE.



(a)



(b)

Figura 7.1 Análisis de componentes principales (PCA). (a) valores CWM de rasgos funcionales de árboles y (b) valores de características de suelo.



### 7.3. Anexo 3

Cuadro 7.2 Resumen de modelos lineales explorados significativos, a partir de las relaciones entre las variables predictoras con las variables de la dinámica de los bosques lluviosos de la vertiente Caribe de Costa Rica.

Variable	Modelo	R <sup>2</sup> adj	X <sup>2</sup>	p-valor	Tipo de modelo	Modelo seleccionado
Tasa de mortalidad	Tasa_M ~ altitud	0.44	18.37	7.45E-06	gam	X
	Tasa_M ~ AB inicial + N/P	0.44	19.21	1.44E-05		
	Tasa_M ~ PC2 rasgos	0.42	17.67	2.09E-05		
	Tasa_M ~ PC1 suelo	0.23	10.05	2.18E-03		
Tasa de reclutamiento	Tasa_R ~ altitud + SLA + P	0.32	7.02	1.57E-12	gam	X
	Tasa_R ~ altitud + SLA + N:P	0.35	7.35	6.43E-04		
	Tasa_R ~ altitud + P + N	0.18	4.50	3.02E-02		
	Tasa_R ~ C	0.17	3.45	8.96E-03		
ICA sobrevivientes	ICA_sob ~ altitud	0.30	0.14	2.51E-03	gam	X
	ICA_sob ~ WSG	0.58	11.47	1.38E-08		
	ICA_sob ~ N/P	0.41	9.21	6.13E-05		
	ICA_sob ~ PC2 rasgos	0.50	11.85	2.27E-05		
	ICA_sob ~ PC2 suelo	0.16	3.69	1.27E-02		
ICA Neto	ICA_N ~ altitud	0.30	1.71	1.15E-03	gam	X
	ICA_N ~ altitud + AB_inicial	0.37	228.55	2.20E-16		
	ICA_N ~ altitud + WSG	0.36	1.97	1.57E-04		
	ICA_N ~ N/P	0.25	69.53	3.50E-03		
	ICA_N ~ PC2 rasgos	0.26	77.23	5.20E-03		
	ICA_N ~ PC1 suelo	0.22	67.55	1.08E-02		

Convenciones: **R<sup>2</sup> adj**: coeficiente de determinación ajustado. **X<sup>2</sup>**: Prueba de verosimilitud de Chi cuadrado.

7.4. Anexo 4

**DISTRIBUCIONES DIAMÉTRICAS DE TALLOS EN ÁRBOLES VIVOS EN LA PRIMERA MEDICIÓN Y TALLOS MUERTOS TOTALES**

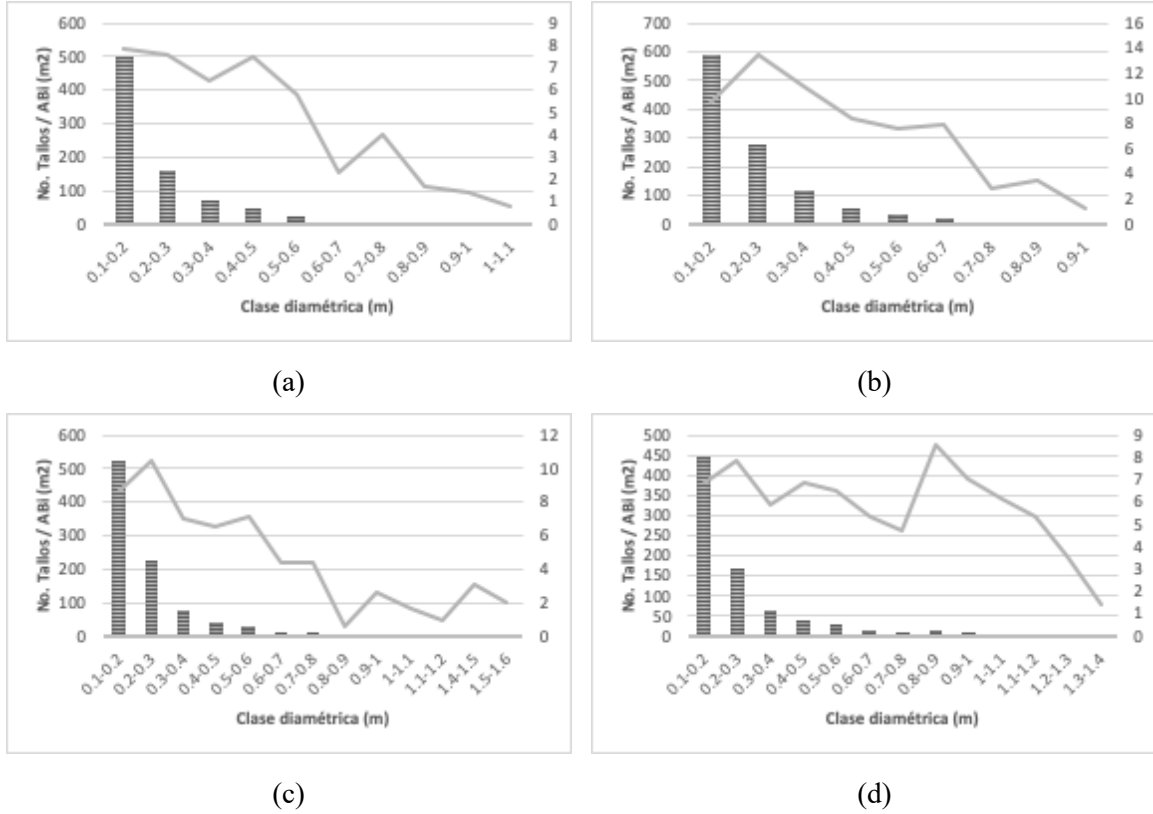
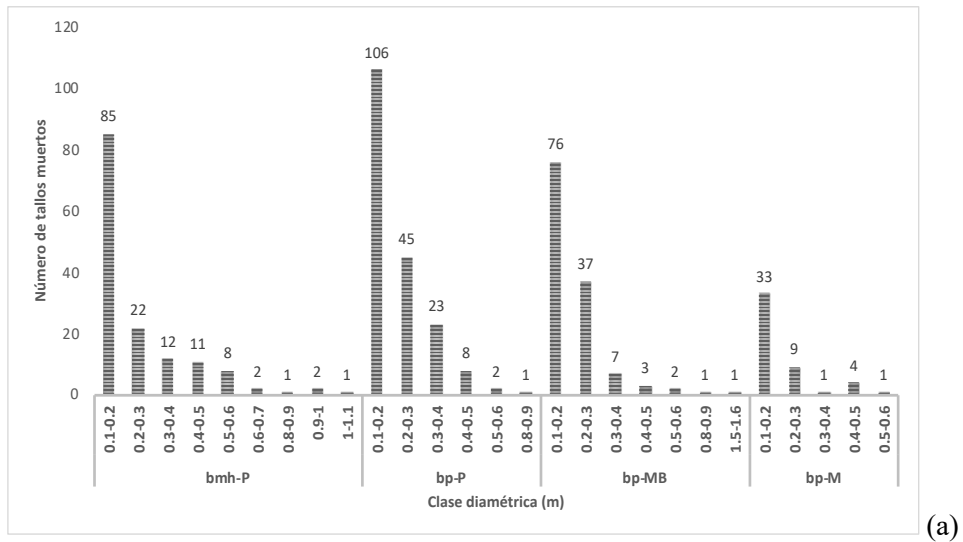


Figura 7.2 Distribución de diámetros de tallos de árboles vivos registrados en la medición inicial, en las parcelas del gradiente altitudinal. (a) bmh-P, (b) bp-P, (c) bp-MB y (d) bp-M. Barras corresponden a número de tallos y líneas enteras corresponden a área basal (AB; m<sup>2</sup>) en la parcela de (0,25 ha).



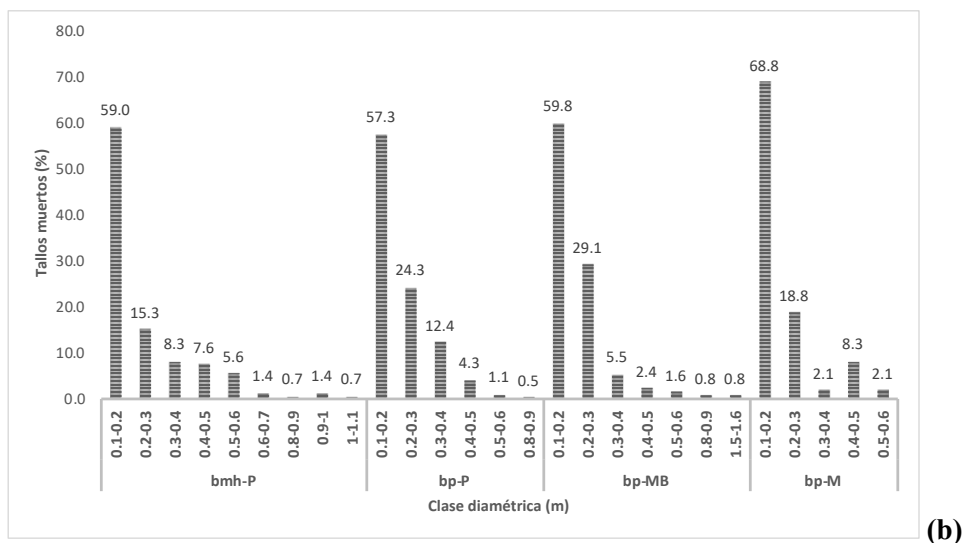


Figura 7.3 Distribución de diámetros de árboles muertos entre 2014-2019, registrados en las parcelas del gradiente altitudinal (a) número de tallos, (b) proporción de tallos (%).

Cuadro 7.3 Tasa de mortalidad (% año<sup>-1</sup>) de árboles grandes (con DAP ≥ 0,60 m).

No. Árboles medición inicial	163.00
No. Árboles muertos	9.00
Tiempo promedio (años)	6.82
Tasa mortalidad árboles ≥ 60 cm	0.83

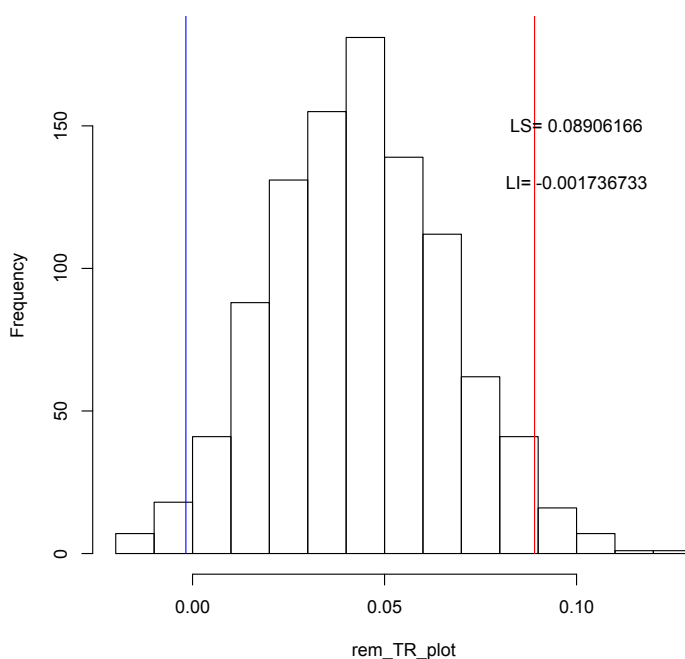
## 8. ANEXOS ARTÍCULO 2

### 8.1. Anexo 1

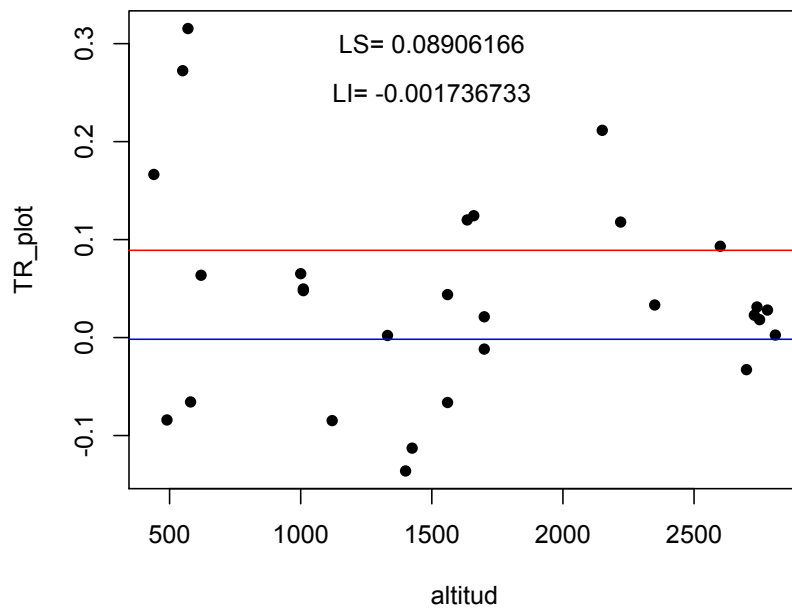
#### DETERMINACIÓN DEL UMBRAL DE LA TERMOFILIZACIÓN (UT)

El fenómeno de termofilización es definido por Duque *et al.* (2015) y Fadrique *et al.* (2018), como el aumento en la abundancia relativa de especies termófilas o de zonas bajas en una comunidad, el cual puede ser medido a partir del puntaje de temperatura de la comunidad (PTC; °C). Este es calculado a partir del promedio de los óptimos térmicos (OT; °C) de las especies en la parcela, ponderadas por el área basal relativa. Con los PTC de cada periodo medido, se estimaron las tasas de termofilización anual (TRA; °C año<sup>-1</sup>) y de termofilización por intervalos (TRI; °C año<sup>-1</sup>) como se describe en el numeral 6.4.4 (página 42).

El cálculo del umbral de la tasa anual de termofilización ( $UT_{TRA}$ ) se realizó mediante la técnica de bootstrap ( $n=1000$ ), donde se remuestrearon los valores de TRA de las 29 parcelas (Anexo 2) y identificó el límite de superior (Umbral de termofilización) e inferior (Umbral de Criofilización), con una confianza (IC) del 95% (Figura 8.1a).



(a)



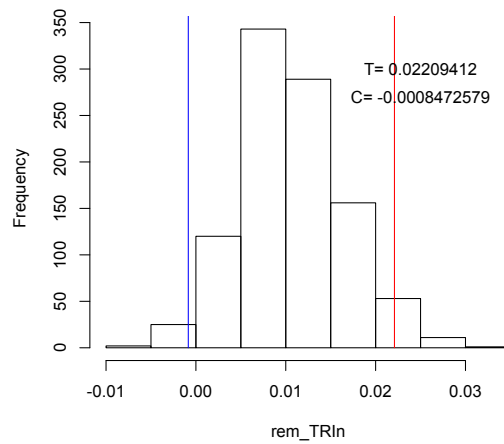
(b)

Figura 8.1 (a) Histograma de remuestreo de los valores TRA (LS=0.88721, LI= 0.0024753) (c) La línea roja define el umbral de termofilización (UT) y la línea azul define el umbral de criofilización (UC), con un IC de 95%.

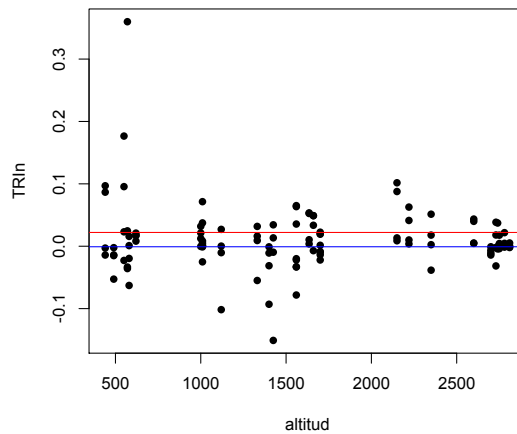
Los resultados calculados en el remuestreo de los valores TRA, fueron reportados como los valores promedio de TRA así como los valores máximos y mínimos.

```
> summary(rem_TR_plot)
  Min. 1st Qu.  Median    Mean 3rd Qu.    Max.
-0.01852  0.02752  0.04332  0.04366  0.05902  0.12520
```

Para el cálculo del umbral de la tasa de termofilización y criofilización por intervalos ( $UT_{TRI}$  y  $UC_{TRI}$ , respectivamente), se utilizó la técnica de bootstrap ( $n=1000$ ) de los valores promedio de TRI para cada parcela y se construyó el límite superior e inferior con una de confianza del 95% (Figura 8.2).



(a)



(b)

Figura 8.2 Histograma de remuestreo de los valores TRI (LS= 0,02209412, LI=-0,0008472579). La línea roja define el  $UT_{TRI}$  y la línea azul define  $UC_{TRI}$  con un IC de 95%.

Los resultados calculados en el remuestreo de los valores TRI, fueron reportados como los valores promedio de TRI así como los valores máximos y mínimos.

```
> summary(rem_TRIn)
  Min. 1st Qu.  Median    Mean 3rd Qu.    Max.
-0.007709 0.006783 0.010117 0.010623 0.014452 0.032519
```

## 8.2. Anexo 2

### SALIDAS DE PRUEBAS ESTADÍSTICAS DEL SOFTWARE 'R'

Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el software R Core Team 2019) y se utilizaron las librerías 'mgcv' (Woods 2017), 'nlme' (Pinheiro *et al.* 2020), 'car' y 'stats' (R Core Team 2019), para la exploración de modelos. Adicionalmente, se realizaron gráficos de resultados usando la librería 'ggplots2' (Wickham 2016).

## Relación analizada: promedio PTC ~elevación

- Tipo de prueba: Modelo de regresión simple uso de la función 'lm'

```
Call:
lm(formula = CTI_mean ~ altitud, data = dtr)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-2.80729 -0.53916  0.07261  0.85631  1.69165

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 26.0331933  0.4396426  59.21 < 2e-16 ***
altitud     -0.0042683  0.0002427 -17.59 2.57e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 1.041 on 27 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.9197, Adjusted R-squared:  0.9168
F-statistic: 309.4 on 1 and 27 DF, p-value: 2.573e-16
```

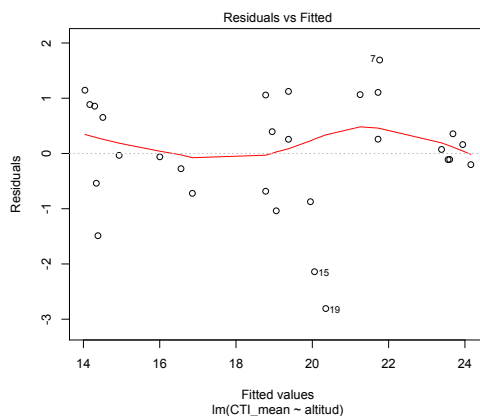
- R<sup>2</sup> ajustado: 0,92
- Análisis de varianza y prueba con estadístico F

### Analysis of Variance Table

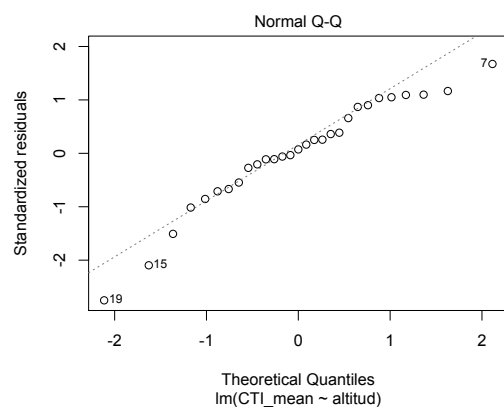
```
Response: CTI_mean
      Df Sum Sq Mean Sq F value    Pr(>F)
altitud  1 335.09  335.09  309.37 2.573e-16 ***
Residuals 27  29.24    1.08
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

Se encontraron relaciones significativas entre el promedio de PTC (°C) y la elevación ( $p=2.573e-16$ ).

- Gráficos se supuestos estadísticos



Residuos vs. Predichos



QQ-Plot

**Relación analizada: PTC ~ elevación + (elevación | medición)**

- Tipo de prueba: Modelo de regresión lineal general mixto “GLMM” usando la función ‘lmer’, se incluyó la parcela como efecto aleatorio.

```

Linear mixed model fit by REML ['lmerMod']
Formula: CTI ~ altitud + (altitud:Medicion) + (1 | parcela)
Data: dts1

REML criterion at convergence: -107.7

Scaled residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-2.5679 -0.3288  0.0080  0.3823  3.7446

Random effects:
 Groups Name          Variance Std.Dev.
 parcela (Intercept) 1.082474 1.04042
 Residual              0.003213 0.05668
Number of obs: 145, groups: parcela, 29

Fixed effects:
              Estimate Std. Error t value
(Intercept)  2.603e+01  4.396e-01  59.214
altitud      -4.279e-03  2.427e-04 -17.627
altitud:MedicionT2  8.208e-06  8.216e-06  0.999
altitud:MedicionT3  1.076e-05  8.216e-06  1.309
altitud:MedicionT4  1.446e-05  8.216e-06  1.760
altitud:MedicionT5  1.785e-05  8.216e-06  2.172

Correlation of Fixed Effects:
      (Intr) altitd al:MT2 al:MT3 al:MT4
altitud      -0.898
altitd:MdcT2  0.000 -0.017
altitd:MdcT3  0.000 -0.017  0.500
altitd:MdcT4  0.000 -0.017  0.500  0.500
altitd:MdcT5  0.000 -0.017  0.500  0.500  0.500

```

- R<sup>2</sup> ajustado: 0,99 utilizando la función ‘cor’ entre los predichos del modelo ‘lmer’
- Análisis de varianza, tipo III para la prueba de las hipótesis marginales y la prueba de Chi cuadrado:

Analysis of Deviance Table (Type III Wald chisquare tests)

```

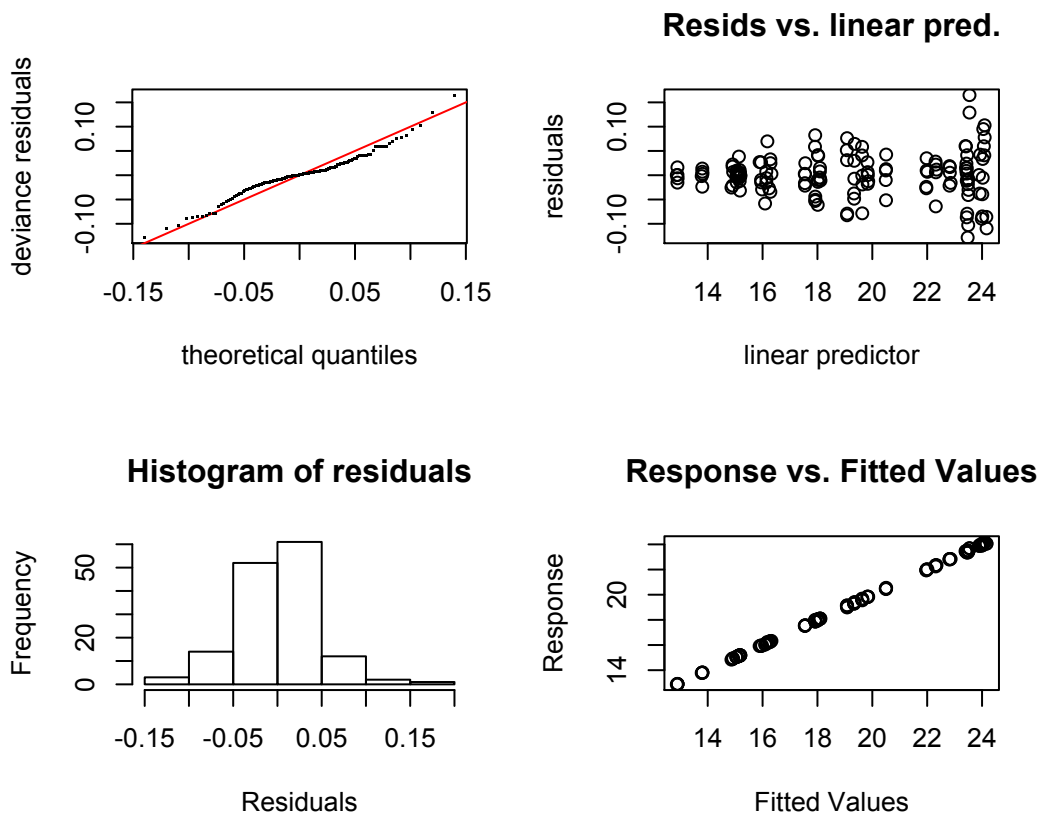
Response: CTI
              Chisq Df Pr(>Chisq)
(Intercept)  3506.3470  1    <2e-16 ***
altitud      310.7179  1    <2e-16 ***
altitud:Medicion  5.4801  4    0.2415
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

Se encontraron relaciones significativas entre PTC (°C) y la elevación ( $p= 2e-16$ ), pero no se encontraron relaciones significativas entre PTC y la interacción de la elevación y la medición ( $p<0.05$ ).

- Gráficos se supuestos estadísticos





### Relación entre valores TRI ~ elevación

- Tipo de prueba: Modelo de regresión simple uso de la función 'lm'.

```
Call:
lm(formula = TR_mean_int ~ altitud, data = dtr)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.04594 -0.01343 -0.00018  0.01704  0.06305

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  1.849e-02  1.136e-02   1.628   0.115
altitud     -4.705e-06  6.269e-06  -0.751   0.459

Residual standard error: 0.02689 on 27 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.02044, Adjusted R-squared:  -0.01584
F-statistic: 0.5633 on 1 and 27 DF,  p-value: 0.4594
```

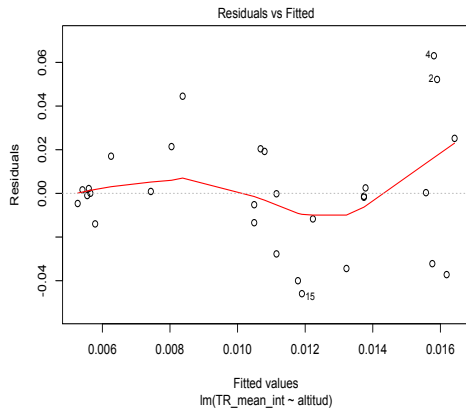
- $R^2$  ajustado: -0.01584
- Análisis de varianza y prueba con estadístico F:

#### Analysis of Variance Table

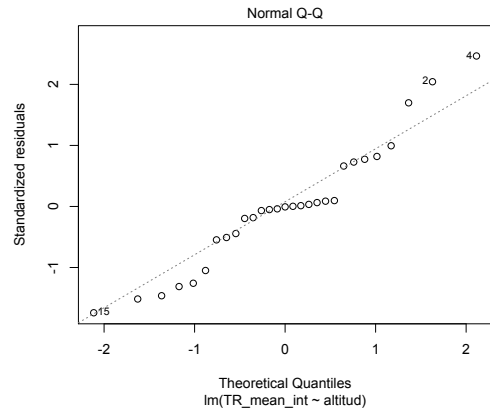
```
Response: TR_mean_int
      Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)
altitud  1 0.0004072  0.00040716  0.5633 0.4594
Residuals 27 0.0195161  0.00072282
```

No encontraron relaciones significativas entre TRI ( $^{\circ}\text{C}; \text{a\~{n}o}^{-1}$ ) y la elevaci3n ( $p < 0.05$ ).

- Gr1ficos se supuestos estadísticos



Residuos vs. Predichos



QQ-Plot

### 8.3. Anexo 3

Cuadro 8.1 Relación de árboles grandes con DAP  $\geq$  60 cm que murieron entre 2012 y 2019 e información de termofilización, de las parcelas asociadas a los bosques lluviosos de la vertiente Caribe de Costa Rica.

No. Parcela	Tipo de bosque	Elevación (msnm)	Año de registro de muerte	Especie	OT	BA	CTI <sub>1</sub>	CTI <sub>2</sub>	CTI <sub>3</sub>	CTI <sub>4</sub>	CTI <sub>5</sub>	TRI <sub>1</sub>	TRI <sub>2</sub>	TRI <sub>3</sub>	TRI <sub>4</sub>	TRA	Causa probable de muerte
1	bmh-P	490	2014	<i>Otoba novogranatensis</i>	23.93	0.29	24.14	24.13	24.12	24.07	24.06	-0.014	-0.002	-0.053	-0.015	-0.084	-2
1	bmh-P	490	2019	<i>Elaeoluma glabrescens</i>	25.55	0.74	24.14	24.13	24.12	24.07	24.06	-0.014	-0.002	-0.053	-0.015	-0.084	-2
2	bmh-P	550	2015	<i>Cupania juglandifolia</i>	22.73	0.36	23.90	23.92	24.02	24.20	24.17	0.023	0.096	0.177	-0.023	0.272	-7
3	bmh-P	620	2014	<i>Vochysia allenii</i>	23.93	0.84	23.43	23.44	23.46	23.48	23.49	0.008	0.021	0.017	0.017	0.064	-5
4	bmh-P	570	2015	<i>Matudaea trinervia</i>	19.23	0.72	23.36	23.38	23.35	23.71	23.67	0.025	-0.033	0.360	-0.036	0.315	-2
6	bmh-P	580	2019	<i>Inga alba</i>	25.35	0.51	23.46	23.47	23.45	23.45	23.39	0.016	-0.020	0.001	-0.063	-0.066	-2
10	bp-P	1120	2017	<i>Calophyllum brasiliense</i>	23.41	0.51	22.33	22.33	22.32	22.35	22.25	0.000	-0.010	0.027	-0.102	-0.085	-4
20	bp-MB	2150	2017	<i>Quercus sapotifolia</i>	15.03	2.01	16.03	16.12	16.13	16.14	16.24	0.088	0.013	0.009	0.102	0.212	-4
22	bp-MB	2350	2019	<i>Quercus sapotifolia</i>	15.03	0.51	15.92	15.97	15.93	15.93	15.95	0.051	-0.038	0.002	0.018	0.033	-2

Convenciones: OT: óptimo térmico de la especie (°C); BA: área basal promedio (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>); CTI: Índice de temperatura de la comunidad para cada una de las 5 mediciones entre el 2012-2019 (° C); TRI: Tasa de termofilización por intervalos, para el intervalo 1, 2, 3 y 4 (° C año<sup>-1</sup>); TRA: tasa de termofilización anual (° C año<sup>-1</sup>); **Código de causa de muerte usado en parcelas del CATIE: -2:** muerto en pie, **-4:** muerte por desraizado, **-5:** árbol quebrado a mas de 1.3 m de altura, **-7:** quebrado por otro árbol.