



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

**Caracterización de la biomasa en pie y de la productividad de biomasa
en bosques tropicales primarios, de producción y
bosques secundarios en 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

Leslie Pamela Morrison Vila

Turrialba, Costa Rica

2020

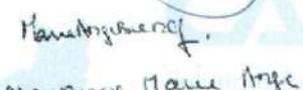
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero de la estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

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

FIRMANTES:



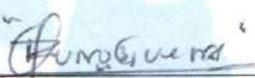
Bryan Finegan, Ph.D.
Codirector de tesis



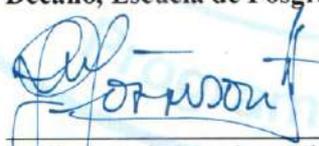
Marie-Ange Ngo Bieng, Ph.D.
Codirectora de tesis



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Roberto Quiroz, Ph.D.
Decano, Escuela de Posgrado



Leslie Pamela Morrison Vila
Candidata

DEDICATORIA

A Nelson, mi pilar, mi columna vertebral, mi fortaleza,
mi compañía, mi refugio, mi mejor amigo,
consejero y confidente.

A mis padres, Guillermo y Marcela por su apoyo
incondicional y por sus palabras de aliento
que me han nutrido todo el tiempo lejos de casa.

A mi hermana Wendy que, a pesar de la distancia, me ha
mantenido unida a su vida y a la vida de su
familia con cada llamada y mensaje, borrando
los kilómetros que nos separan.

AGRADECIMIENTOS

A Marie Ange, quien me ha acompañado a lo largo de todo el trabajo de elaboración de esta investigación, guiándome a través del proceso de la redacción, ayudándome en la interpretación de los resultados y compartiendo su conocimiento de los bosques y en la discusión. No ha sido solo una asesora, sino también una amiga.

A Bryan, por su tiempo, por sus consejos, por sus enseñanzas y por su paciencia. Por compartir su amplia experiencia y estar siempre disponible y al alcance de un mensaje.

A Diego, quien ha sido el precursor de que pueda contar con datos e información para esta investigación. Gracias por esas horas revisando las bases de datos.

A Matthieu, por todas esas horas sentado a mi lado, enseñándome el mundo de R con paciencia y de la forma más dinámica posible.

A Fernando Casanoves, por su ayuda en el análisis de datos, por estar siempre disponible y sobre todo por su paciencia y meticulosidad.

Al Observatorio de Ecosistemas Forestales de Costa Rica (OEFo), principalmente a Víctor Meza de CODEFORSA, Pedro Zúñiga de FUNDECOR, Marvin Castillo del TEC, y Gustavo Hernández, Henry Sánchez y Luis Ángel Aguilar de INISEFOR – UNA, por la disponibilidad de su tiempo y compartir conmigo años de trabajo traducidos en bases de datos de parcelas permanentes de muestreo de bosques tropicales.

A los buena onda, Lore, Kari, Regi, Rocío, Sami, Estef, por su compañía, por las risas, por las bulleadas, por las bromas, por las comidas, por todos esos momentos inolvidables que me permitieron compartir con ustedes y por darme la certeza de que esta amistad será para toda la vida.

A mis compañeros de la maestría, quienes dejaron su propia huella en mi vida.

Al personal de la escuela de postgrado de CATIE quienes siempre estuvieron disponibles para cualquier consulta, ayuda o consejo.

ÍNDICE GENERAL

1.	Introducción	1
1.1.	Antecedentes	1
1.2.	Justificación e importancia.....	2
1.3.	Referencias bibliográficas	3
2.	Objetivos	5
2.1.	Objetivo general	5
2.2.	Objetivos específicos.....	5
3.	Hipótesis de investigación.....	5
4.	Artículo: Estimación de la biomasa en pie y la productividad de biomasa en bosques primarios, nosques de producción y bosques secundarios en Costa Rica.	6
4.1.	Resumen.....	6
4.2.	Introducción	7
4.3.	Materiales y métodos	9
4.3.1.	Área de estudio.....	9
4.3.2.	Red de parcelas permanentes de monitoreo OEFO.....	10
4.3.3.	Material	12
4.3.4.	Metodología	15
4.3.5.	Análisis de Datos.....	18
4.4.	Resultados	19
4.4.1.	Biomasa en pie	20
4.4.2.	Productividad de biomasa bruta (AGBb) y neta (AGBn)	22
4.5.	Discusión.....	26
4.5.1.	Biomasa en pie	26
4.5.2.	Biomasa en pie y factores ambientales y espaciales	29
4.5.3.	Productividad bruta y neta de biomasa.....	30
4.5.1.	Productividad de biomasa y factores ambientales y espaciales.....	31
4.5.2.	Aspectos metodológicos.....	33
4.5.3.	Mitigación del Cambio Climático	34
4.6.	Conclusiones	35
4.7.	Referencias bibliográficas	37
5.	Anexos.....	46

LISTA DE TABLAS

Cuadro 1. Zonas de vida en las que OEFO tiene establecidas parcelas permanentes de monitoreo, el piso altitudinal al que pertenecen, los rangos de precipitación y temperatura y el número de parcelas por zona de vida	11
Cuadro 2. Características de las parcelas seleccionadas de la red OEFO.	13
Cuadro 3. Variables utilizadas para responder a los objetivos de la presente investigación.....	14
Cuadro 4. Descripción de los estadísticos de la biomasa en pie según los diferentes tipos de bosque. Se muestra el número de parcelas (No. parcelas) por tipo de bosque, la desviación estándar (DS) y el error estándar (EE).	20
Cuadro 5. Partición de la varianza de la biomasa en pie media de 169 parcelas explicada por variables espaciales y ambientales. Se muestran los valores del R^2 ajustado, el estadístico F y el valor de significancia P para todas las fracciones medidas para espacio (Esp), suelo (Su) y clima (Cli).....	21
Cuadro 6. Descripción de las medias ajustadas de la productividad de biomasa bruta ($\Delta AGBb$) y de productividad de biomasa neta ($\Delta AGBn$) según los diferentes tipos de bosque. Se muestra el número de parcelas (No. parcelas) por tipo de bosque, la media ajustada de $\Delta AGBb$ y $\Delta AGBn$ ($Mg\ ha^{-1}a\ o^{-1}$) y el error estándar (EE).....	22
Cuadro 7. Partición de la varianza de la productividad de la biomasa bruta de 93 parcelas explicada por variables espaciales y ambientales. Se muestran los valores del R^2 ajustado, el estadístico F y el valor de significancia P para todas las fracciones medidas para espacio (Esp), suelo (Su) y clima (Cli)..	24
Cuadro 8. Partición de la varianza de la productividad de la biomasa neta de 93 parcelas explicada por variables espaciales y ambientales. Se muestran los valores del R^2 ajustado, el estadístico F y el valor de significancia P para todas las fracciones medidas para espacio (Esp), suelo (Su) y clima (Cli).	25

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de relieve de las regiones climáticas de Costa Rica.....	10
Figura 2. Mapa de la distribución de las parcelas de la red OEFO en Costa Rica y las zonas de vida.	12
Figura 3. Medias ajustadas de biomasa en pie según el tipo de bosque	20
Figura 4. Diagrama de Venn de la variabilidad en la AGBs.....	22
Figura 5. Medias ajustadas de la productividad de biomasa: A) se muestran las medias de la productividad de biomasa bruta ($\mu\Delta AGBb \pm EE$) con diferencia significativa entre tipos de bosque; B) se muestran las medias de la productividad neta ($\mu\Delta AGBn \pm EE$).....	23
Figura 6. Diagrama de Venn de la variabilidad de la $\Delta AGBb$	24
Figura 7. El diagrama de Venn de la variabilidad en la $\Delta AGBn$	26

LISTA DE ACRÓNIMOS

- ACP: Análisis de componentes principales
- AGB: Biomasa en pie
- Δ AGB: Productividad de biomasa
- Δ AGBb: Productividad de biomasa bruta
- Δ AGBn: Productividad de biomasa neta
- ANOVA: Análisis de varianza
- CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
- CCT: Asociación Centro Científico Tropical
- CO₂: Dióxido de carbono
- CODEFORSA: Comisión de Desarrollo Forestal de San Carlos, Costa Rica
- DAP: Diámetro de la altura del pecho
- FUNDECOR: Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central, Costa Rica
- H: Altura
- INISEFOR: Instituto de Investigaciones y Servicios Forestales, Costa Rica
- IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change
- OEFO: Observatorio de Ecosistemas Forestales de Costa Rica
- OET: Organización de Estudios Tropicales, Costa Rica
- PCNM: Análisis de coordenadas principales de matrices vecinas
- POM: Point of measurement
- TEC: Tecnológico de Costa Rica
- T₀: Tiempo inicial
- T₁: Tiempo final
- UNA: Universidad Nacional Autónoma, Costa Rica
- VARPART: Análisis de Partición de Varianza
- WD: Wood density

UNIDADES DE MEDIDA

°C: grados centígrados

cm: centímetros

g/m^3 : gramos por metro cúbico

Mg ha^{-1} : megagramos por hectárea

$\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$: megagramos por hectárea por año

mm: milímetros

m: metros

RESUMEN

Los bosques tropicales cubren cerca de 18 millones de km², almacenan cerca del 59% del carbono terrestre almacenado a nivel global y son responsables del 34% de la productividad primaria terrestre. Además de promover la formación de nubes y las precipitaciones regionales, juegan un rol primordial en la mitigación del cambio climático por el secuestro y almacenamiento de grandes cantidades de carbono en forma de biomasa. Sin embargo, son los ecosistemas en donde se dan cambios más grandes y rápidos de uso de suelo relacionados con la deforestación y la degradación que pueden convertirlos en fuentes de emisiones de CO₂. Con estas continuas transformaciones afectando el balance de carbono de los bosques maduros, la capacidad de secuestro y almacenamiento de carbono de los bosques secundarios y el potencial productivo y de conservación de los bosques de producción hace a ambos importantes ecosistemas que determinarán cómo los bosques tropicales podrán responder al cambio climático y ayudar en su mitigación. Adicionalmente, la resiliencia de los bosques tropicales a perturbaciones antropogénicas está dada por procesos dinámicos que, a su vez, son moldeados por diferentes impulsores que actúan de manera simultánea; entre estos están la fertilidad del suelo, el efecto de la distribución espacial de los bosques, así como la variación de gradientes ambientales. Considerar estos elementos y relacionarlos con el grado de perturbación de bosques tropicales, podría ayudar a establecer el potencial de secuestro y almacenamiento de carbono en forma de biomasa de estos ecosistemas y establecer su vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático.

Palabras Clave

Bosques tropicales, mitigación del cambio climático, fertilidad del suelo, Distribución espacial de los bosques, variación de gradientes ambientales.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes

Los bosques tropicales tienen un rol esencial en los ciclos de carbono, energía y agua de la tierra. Estos ecosistemas son cruciales en la regulación del clima y en la mitigación del cambio climático ya que secuestran hasta 30% de las emisiones de CO₂ y representan al menos el 59% del carbono terrestre almacenado a nivel global (Lewis *et ál.* 2015; Yguel *et ál.* 2019), ya que el contenido de carbono se obtiene multiplicando la biomasa por un factor igual a 0,5 (Fang *et ál.* 2001). El aumento en las concentraciones atmosféricas de gases de efecto invernadero, especialmente del dióxido de carbono (CO₂) desde la era pre industrial (1850-1900) (IPCC 2007), han generado un aumento de 1,44 °C en la temperatura de la tierra impactando los flujos de CO₂ entre la superficie terrestre y el clima (Jia *et ál.* 2019). En este sentido, el flujo global del CO₂ dependerá del balance entre el potencial de acumulación de biomasa a través de la fijación de carbono (descarbonización) de los bosques tropicales, y la respuesta que estos tengan a aumentos de temperatura y posibles cambios en la precipitación (Ledo *et ál.* 2016, Sullivan *et ál.* 2020).

La sensibilidad de las reservas de carbono de biomasa tropical, las tasas de productividad y la persistencia del carbono fijado pueden ser estimados al relacionar su respuesta interanual y a corto plazo con la variación del clima (Sullivan *et ál.* 2020). Los escenarios del cambio climático predicen una disminución del total de las precipitaciones y mayor variabilidad para muchas regiones del trópico, lo que podría reducir la productividad de biomasa, la biomasa en pie y la capacidad de resiliencia de los bosques en esas regiones (Poorter *et ál.* 2016, Anderson-Teixeira *et ál.* 2013).

Combinado con el cambio climático, la capacidad de almacenamiento de carbono de los bosques tropicales se ve continuamente amenazada por una serie de perturbaciones antropogénicas entre las que se encuentran la deforestación y degradación que han contribuido por lo menos con $8,617 \times 10^6$ Mg año⁻¹ de carbono en el periodo 2003 - 2014. Adicionalmente, los incendios forestales, cuyos regímenes han incrementado en las últimas décadas por eventos climáticos extremos y prácticas agrícolas, han ocasionado pérdida continua de biomasa (Brando *et ál.* 2019). Otras perturbaciones antropogénicas incluyen la tala selectiva, que consiste en el aprovechamiento selectivo de algunas pocas especies de árboles en bosques llamados de producción o de aprovechamiento, que pueden no afectar la cobertura, pero si modificar la funcionalidad del bosque (Piponiot *et ál.* 2016; Hérault y Piponiot 2018); y perturbaciones más duraderas como el cambio de uso de suelo relacionado con la ganadería, la agricultura industrial, la agricultura de tala y quema o la minería (Lewis *et ál.* 2015).

La resiliencia de los bosques tropicales a perturbaciones duraderas y discretas está dada por diferentes procesos dinámicos que a su vez son moldeados por diferentes impulsores que actúan de manera simultánea. Entre estos impulsores se encuentran la variación del clima (precipitación y temperatura), la fertilidad del suelo, la cantidad y la calidad de vegetación remanentes (abundancia, rasgos funcionales, riqueza y diversidad de especies), así como la variación de gradientes ambientales (Finegan *et ál.* 2015, Prado-Junior *et ál.* 2016, Poorter *et ál.* 2017). La riqueza de especies en bosques tropicales de tierras bajas tiende a aumentar con la precipitación y una menor estacionalidad; la densidad de árboles grandes, la biomasa en pie y su productividad incrementan con la disponibilidad de recursos y disminuyen con la temperatura (Poorter *et ál.* 2015). Adicionalmente se ha reportado que la productividad de biomasa es mucho mayor en climas húmedos (1000 - 2500 mm/año) que en climas secos (<1000 mm /año) y climas muy húmedos (>2500 mm/año) donde la influencia de la

precipitación parece saturar la productividad que es igual o menor que en climas húmedos (Anderson-Teixeira *et ál.* 2013).

1.2. Justificación e importancia

Los bosques tropicales cubren cerca de 18 millones de km² y son los ecosistemas más biodiversos de la tierra (Yguel *et ál.* 2019). Además de promover la formación de nubes y las precipitaciones regionales, juegan un rol primordial en la mitigación del cambio climático por el secuestro y almacenamiento de grandes cantidades de carbono (Bala *et ál.* 2007; Lewis *et ál.* 2009; Locatelli *et ál.* 2015) en forma de biomasa.

Al considerar solamente la biomasa terrestre, dos tercios del almacenamiento global de carbono se encuentra en bosques tropicales primarios (Pan *et ál.* 2011). Según Chazdon *et ál.* (2005) estudios demográficos y de productividad han documentado efectos de la variación climática en el crecimiento y mortalidad de especies arbóreas de bosques tropicales maduros, caracterizados por no tener intervención humana conocida reciente, y cuya composición de especies podría ser impactada por la alta mortalidad de árboles grandes (Slik 2004, Clark *et ál.* 2003; Chazdon *et ál.* 2005). Adicionalmente, cambios repentinos en las concentraciones de CO₂ atmosférico podrían afectar el ciclo y la acumulación de biomasa en estos ecosistemas (Clark 2004).

Con estas continuas transformaciones afectando el balance de carbono de los bosques maduros, la capacidad de secuestro de carbono de los bosques secundarios y el potencial productivo y de conservación de los bosques de aprovechamiento hace a ambos importantes ecosistemas que determinarán cómo los bosques tropicales podrán responder al cambio climático y ayudar en su mitigación (Clark 2004; Chazdon *et ál.* 2005; Putz *et ál.* 2012).

Contribuir al conocimiento sobre el potencial de secuestro y almacenamiento significativo de CO₂ de estos tipos de bosque, puede promover su manejo sostenible y conservación para alcanzar objetivos nacionales e internacionales de mitigación del carbono como el mecanismo REDD (Reducción de las emisiones derivadas de la deforestación y la degradación de los bosques, 2005), el Acuerdo de París (2015) y las metas del objetivo 15 de los ODS (Objetivos de Desarrollo Sostenible, 2015).

Adicionalmente, es importante entender como factores ambientales, como la precipitación, temperatura o fertilidad del suelo, pueden influir en la capacidad de almacenamiento o productividad de biomasa y esto a su vez, tener implicancias importantes en los niveles de CO₂ atmosférico (Zuidema *et ál.* 2013). Considerar estas relaciones podría ayudar a establecer la vulnerabilidad y resiliencia al cambio climático de estos ecosistemas.

1.3. Referencias bibliográficas

- Anderson-Teixeira, KJ; Miller, AD; Mohan, JE; Hudiburg, TW; Duval, BD; DeLucia, EH. 2013. Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. *Global Change Biology* 19(7):2001-2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12194>.
- Bala, G; Caldeira, K; Wickett, TJ; Lobell, DB; Delire, C; Mirin, A. 2007. Combined climate and carbon-cycle effects of large-scale deforestation. *PNAS* 104(16):6550-6555.
- Brando, PM; Silvério, D; Maracahipes-Santos, L; Oliveira-Santos, C; Levick, SR; Coe, MT; Migliavacca, M; Balch, JK; Macedo, MN; Nepstad, DC; Maracahipes, L; Davidson, E; Asner, G; Kolle, O; Trumbore, S. 2019. Prolonged tropical forest degradation due to compounding disturbances: Implications for CO₂ and H₂O fluxes. *Global Change Biology* 25(9):2855-2868. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14659>.
- Chazdon, RL; Brenes, AR; Alvarado, BV. 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. *Ecology* 86(7):1808-1815. DOI: <https://doi.org/10.1890/04-0572>.
- Clark, DA. 2004. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359(1443):477-491. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1426>.
- Clark, DA; Piper, SC; Keeling, CD; Clark, DB. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(10):5852-5857. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0935903100>.
- Fang, J; Chen, A; Peng, C; Zhao, S. 2001. Changes in Forest Biomass Carbon Storage in China Between 1949 and 1998. *Science* 292(5525):2320-2323.
- Finegan, B; Peña-Claros, M; de Oliveira, A; Ascarrunz, N; Bret-Harte, MS; Carreño-Rocabado, G; Casanoves, F; Díaz, S; Eguiguren Velepucha, P; Fernandez, 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. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12346>.
- Hérault, B; Piponiot, C. 2018. Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest: Long-term lessons from the Paracou experiment, French Guiana. *Forest Ecosystems* 5(1):1-15. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0126-7>.
- IPCC; Solomon, S; Qin, D; Manning, M; Melinda, M; Kristen, A; Tignor, M; Miller, H; Chen, Z. 2007. *Climate change 2007 The Physical Science Basis*. s.l., s.e., vol.59. 235 p. DOI: <https://doi.org/10.1256/wea.58.04>.
- Jia, G; Shevliakova, E; Artaxo, P; De Noblet-Ducoudré, N; Houghton, R; House, J; Kitajima, K; Lennard, C; Popp, A; Sirin, A; Sukumar, R; Verchot, L. (2019). *Land-climate interactions in Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*. New York, United States of America.
- Ledo, A; Illian, JB; Schnitzer, SA; Wright, SJ; Dalling, JW; Burslem, DFRP. 2016. Lianas and soil

- nutrients predict fine-scale distribution of above-ground biomass in a tropical moist forest. *Journal of Ecology* 104:1819-1828. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12635>.
- Lewis, SL; Edwards, DP; Galbraith, D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349(6259):827-832. DOI: <https://doi.org/doi:10.1126/science.aaa9932>.
- Lewis, SL; Lloyd, J; Sitch, S; Mitchard, ETA; Laurance, WF. 2009. Changing Ecology of Tropical Forests : Evidence and Drivers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:529-549. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173345>.
- Locatelli, B; Catterall, CP; Imbach, P; Kumar, C; Lasco, R; Marín-Spiotta, E; Mercer, B; Powers, JS; Schwartz, N; Uriarte, M. 2015. Tropical reforestation and climate change: Beyond carbon. *Restoration Ecology* 23(4):337-343. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.12209>.
- Pan, Y; Birdsey, R; Fang, J; Houghton, R; Kauppi, P; Kurz, W; Phillips, O; Shvidenko, A; Lewis, SL; Canadell, JG; Ciais, P; Jackson, RB; Pacala, S; McGuire, D; Piao, S; Rautiainen, A; Sitch, S; Hayes, D. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333(6045):988-994.
- Piponiot, C; Cabon, A; Descroix, L; Dourdain, A; Mazzei, L; Ouliac, B; Rutishauser, E; Sist, P; Hérault, B. 2016. A methodological framework to assess the carbon balance of tropical managed forests. *Carbon Balance and Management* 11(1). DOI: <https://doi.org/10.1186/s13021-016-0056-7>.
- Poorter, L; Bongers, F; Aide, TM; Almeyda Zambrano, AM; Balvanera, P; Becknell, JM; Boukili, V; Brancalion, PHS; Broadbent, EN; Chazdon, RL; Craven, D; De Almeida-Cortez, JS; Cabral, GAL; De Jong, BHJ; Denslow, JS; Dent, DH; DeWalt, SJ; Dupuy, JM; Durán, SM; Espírito-Santo, MM; Fandino, MC; César, RG; Hall, JS; Hernandez-Stefanoni, JL; Jakovac, CC; Junqueira, AB; Kennard, D; Letcher, SG; Licona, JC; Lohbeck, M; Marín-Spiotta, E; Martínez-Ramos, M; Massoca, P; Meave, JA; Mesquita, R; Mora, F; Munõz, R; Muscarella, R; Nunes, YRF; Ochoa-Gaona, S; De Oliveira, AA; Orihuela-Belmonte, E; Penã-Claros, M; Pérez-García, EA; Piotta, D; Powers, JS; Rodríguez-Velázquez, J; Romero-Pérez, IE; Ruíz, J; Saldarriaga, JG; Sanchez-Azofeifa, A; Schwartz, NB; Steininger, MK; Swenson, NG; Toledo, M; Uriarte, M; Van Breugel, M; Van Der Wal, H; Veloso, MDM; Vester, HFM; Vicentini, A; Vieira, ICG; Bentos, TV; Williamson, GB; Rozendaal, DMA. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests (en línea). *Nature* 530(7589):211-214. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature16512>.
- Poorter, L; Sande, MT Van Der; Arets, EJMM; Ascarrunz, N; Enquist, BJ; Finegan, B; Carlos, J; Lucas, MM; Jorge, M; Rodrigo, AM; Nytch, CJ; Oliveira, AA De; Eduardo, AP; Rodríguez-vel, JPJ. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 26:1423-1434. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12668>.
- Poorter, L; Sande, MT Van Der; Thompson, J; Arets, EJMM; Alarcón, A; Ascarrunz, N; Balvanera, P. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. 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>.
- Putz, FE; Zuidema, PA; Synnott, T; Peña-Claros, M; Pinard, MA; Sheil, D; Vanclay, JK; Sist, P; Gourlet-Fleury, S; Griscom, B; Palmer, J; Zagt, R. 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: The attained and the attainable. *Conservation Letters* 5(4):296-

303. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00242.x>.

Slik J. W. 2004. El Niño droughts and their effects on tree species composition and diversity in tropical rain forests. *Oecologia* 141, 114–120 (2004). <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1635-y>.

Sullivan, M; Simon, L; Affum-Baffoe, K; Castilho, C; Costa, F; Cuni Sanchez, A; Ewango, C; Hubau, W; Marimon, B; Monteagudo-Mendoza, A; Qie, L; Sonké, B; Vasquez Martinez, R. 2020. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. *Science* 368(6493):869-874. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaw7578>.

Yguel, B; Piponiot, C; Mirabel, A; Dourdain, A; Hérault, B; Gourlet-Fleury, S; Forget, PM; Fontaine, C. 2019. Beyond species richness and biomass: Impact of selective logging and silvicultural treatments on the functional composition of a neotropical forest (en línea). *Forest Ecology and Management* 433(February 2019):528-534. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.022>.

Zuidema, PA; Baker, PJ; Groenendijk, P; Schippers, P; van der Sleen, P; Vlam, M; Sterck, F. 2013. Tropical forests and global change: Filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18(8):413-419. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.006>.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

- Contribuir al conocimiento sobre la biomasa en pie y la productividad de biomasa en bosques tropicales húmedos primarios, de producción y secundarios en Costa Rica.

2.2. Objetivos específicos

- 1) Caracterizar y establecer la relación entre la biomasa en pie y la productividad de biomasa de bosques primarios y secundarios en función a diferentes intensidades de perturbación.
- 2) Caracterizar el impacto de factores espaciales y ambientales sobre la biomasa en pie y la productividad de biomasa en los diferentes tipos de bosques.

3. HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN

- 1) Mayor grado de perturbación en bosques producirán mayores pérdidas de biomasa en pie lo que conllevará a una productividad de biomasa mayor.
- 2) La biomasa en pie será mayor en bosques que se encuentren en zonas con precipitaciones y temperaturas anuales intermedias y en suelos fértiles.

4. ARTÍCULO: ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA EN PIE Y LA PRODUCTIVIDAD DE BIOMASA EN BOSQUES PRIMARIOS, BOSQUES DE PRODUCCIÓN Y BOSQUES SECUNDARIOS EN COSTA RICA.

4.1. Resumen

Los bosques tropicales son los ecosistemas donde se presentan cambios más grandes y rápidos de uso de suelo a través de la deforestación y de la degradación. Como resultado, se presentan bosques con diferente grado de perturbación que en esta investigación han sido clasificados como bosques primarios (que no han tenido intervención humana reciente), bosques de producción (cuya perturbación está relacionada con la intensidad de aprovechamiento y los métodos de cosecha) y los bosques secundarios, que representan una recuperación de la cobertura forestal en áreas que previamente fueron agropecuarias. El objetivo de la presente investigación fue caracterizar la biomasa en pie y la productividad de biomasa de estos tres tipos de bosques presentes en Costa Rica, y relacionar esta caracterización con factores ambientales (clima y suelo) y factores espaciales (distribución espacial de las parcelas) cuantificados con el uso de un análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM). Las variables de suelo, clima y espaciales fueron relacionadas con la biomasa en pie y la productividad de biomasa utilizando un análisis de partición de varianza (VARPART). Los bosques de producción fueron los que mayor biomasa en pie acumularon en el periodo estudiado. La productividad bruta fue mayor en bosques secundarios y la productividad neta fue mayor en bosques primarios y bosques primarios de producción. En general, el suelo fue la variable ambiental que mayor porcentaje de variabilidad de biomasa en pie y productividad de biomasa explicó. La variabilidad de la biomasa y su productividad explicada por el efecto de la variable espacial fue significativa, aunque menor que la explicada por el suelo. La variabilidad explicada por el efecto de la variable clima no fue significativa para la biomasa en pie ni para la productividad de biomasa. Los resultados de esta investigación resaltan la importancia del manejo sostenible y el aprovechamiento de impacto reducido de bosques tropicales de producción y su influencia en la dinámica de la biomasa y como estos ecosistemas podrían responder en la mitigación del cambio climático.

Palabras claves

Biomasa, productividad de biomasa, factores ambientales, factores espaciales, fertilidad de suelo, bosques tropicales primarios, bosques tropicales de producción, bosques tropicales secundarios.

Abstract

Tropical forests are the ecosystems where land-use changes occur more rapidly and greatly through deforestation and degradation. As result forest with different perturbation grade happens that in this investigation have been classified as primary forests (forest with no recent human intervention), production forests (which perturbation grade is related to their logged intensity and harvest methods) and secondary forests that represent the recovery of the forest cover in previous farmer lands. This investigation's objective was to characterize the stand biomass and the biomass productivity in these three forests types in Costa Rica, and to relate this characterization with environmental factors (climate and soil) and spatial factors (plot's spatial distribution) quantified with a Principal Coordinates of Neighbor Matrices (PCNM) analysis. A variation partitioning

(VARPART) analysis was used to relate soil, climate and spatial variables with the stand biomass and the biomass productivity. Production forests showed more biomass accumulation in the studied period. Gross productivity was higher in secondary forests and net productivity was higher in primary and production forests. In general, soil was the main environmental variable that explained most of the stand biomass and biomass productivity percentage variation. The stand biomass and biomass productivity variation explained by the spatial variable was significant, but less than the explained by the soil. The variation explained by the climate variable effect was not significative for the stand biomass and the biomass productivity. The results of this investigation highlight the importance of the forest sustainable management and the reduced impact logging in tropical production forests and its influence in biomass dynamic, and how these ecosystems could respond in climate change mitigation.

Keywords

Biomass, biomass productivity, environmental factors, spatial factors, soil fertility, tropical primary forests, tropical production forests, tropical secondary forests.

4.2. Introducción

El rol que juegan los bosques tropicales como uno de los principales ecosistemas proveedores de servicios ecosistémicos, determina su importancia y la de su conservación. Estos ecosistemas son cruciales en la regulación del clima y en la mitigación del cambio climático ya que secuestran hasta 30% de las emisiones de CO₂ (descarbonización). Los bosques tropicales representan al menos el 59% del carbono terrestre almacenado a nivel global (Lewis *et ál.* 2015; Yguel *et ál.* 2019). Además de estos servicios de regulación, los bosques tropicales proveen otra variedad de servicios ecosistémicos a más de un billón de personas como leña, comida, medicina, entre otros (Díaz *et ál.* 2018).

El intercambio de agua y carbono que se da entre los bosques tropicales y la atmósfera, convierte a estos ecosistemas en uno de los principales reguladores del clima a nivel local y global. Los bosques tropicales mantienen altas tasas de evapotranspiración que contribuyen a la formación de nubes que reducen la temperatura superficial y la radiación que llega a la superficie terrestre (Bala *et ál.* 2007; Bonan 2008). Adicionalmente, los procesos de fotosíntesis involucran secuestro de CO₂ de la atmósfera y su almacenamiento por medio de la fijación en forma de biomasa (Karsenty *et ál.* 2003). Cambios en los flujos de carbono en estos ecosistemas por perturbaciones intensas (principalmente antropogénicas), significan la pérdida de estos beneficios, y que estos bosques se vuelvan grandes fuentes de CO₂ y contribuyan al calentamiento global (Bonan 2008; Lewis *et ál.* 2015, Malhi 2012, Mitchard 2018).

Los bosques tropicales almacenan aproximadamente 470 billones de toneladas de CO₂ en su biomasa leñosa y en el suelo (Pan *et ál.* 2011, Huntingford *et ál.* 2013, Pugh *et ál.* 2019), sin embargo, son los ecosistemas donde se presentan cambios más grandes y rápidos de uso de suelo a través de la deforestación o la degradación (Chazdon *et ál.* 2016, Poorter *et ál.* 2016, Mitchard 2018). Entre 1990 y 2015, el área de bosques tropicales declinó en 195 millones de ha, a una tasa de 9.5 millones ha año⁻¹ en los 90's a 5,5 millones ha año⁻¹ entre el 2010 y el 2015, liberando entre 0,5 y 3,5 Pg C año⁻¹ como consecuencia de la deforestación y la degradación (Keenan *et ál.* 2015, Baccini *et ál.* 2017, Mitchard 2018). Como resultado, se presentan bosques con diferente grado de perturbación, que se define como un evento ocasional que provoca pérdidas de biomasa (Piponiot *et ál.* 2018);

entonces, se pueden diferenciar a los bosques primarios (que no han tenido actividad humana reciente), y bosques con diferente grado de perturbación como los bosques de producción (cuyas perturbaciones pueden ser discretas o intermedias) y los bosques secundarios (que son el resultado de perturbaciones intensas) que representan recuperación de cobertura forestal en áreas agropecuarias. Estos bosques se han definido como la vegetación leñosa que se desarrolla luego de que el cambio de uso de suelo haya dañado o destruido la vegetación original, o de que el sitio se haya dejado en descanso (Finegan y Nasi 2004).

La cantidad y productividad de biomasa de los bosques tropicales puede variar en función al grado de su perturbación. Los bosques tropicales primarios pueden llegar a secuestrar hasta $1 \times 10^9 \pm 0,5 \times 10^9$ Mg C año⁻¹ (Pan *et ál.* 2011, Baccini *et ál.* 2017); los bosques secundarios, después de 20 años de sucesión, pueden llegar a almacenar hasta 3,05 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ dependiendo del sitio y sus características (Poorter *et ál.* 2016). En el caso de los bosques de producción, se ha reportado una productividad entre 0,04 y 5,5 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ de biomasa después del aprovechamiento que depende de diversos factores como la biomasa inicial (pre aprovechamiento), la intensidad del aprovechamiento y la duración de los ciclos de corta (Rutishauser *et ál.* 2015, Yguel *et ál.* 2019, Piponiot *et ál.* 2019), que impactan directamente en la acumulación de biomasa.

Caracterizar la dinámica de la biomasa y su respuesta al cambio climático, requiere de entender los procesos que gobiernan la distribución de sus reservas (Ledo *et ál.* 2016). Cambios a largo plazo en la acumulación de la biomasa en bosques tropicales están dados por múltiples impulsores biogeoquímicos, que posiblemente incluyen efectos de la fertilización por las concentraciones elevadas de CO₂ atmosférico, el cambio climático regional (temperatura, precipitación y radiación) y el uso del suelo (Zhu *et ál.* 2016). La sensibilidad de la biomasa en pie y la productividad de biomasa tropical está relacionada con su respuesta a corto plazo a la variación climática. Temperaturas máximas están entre los predictores más importantes asociados con el crecimiento más lento de los árboles y la reducción de la productividad de biomasa por hectárea; así como eventos de sequía incrementan la mortalidad de árboles (Ballantyne *et ál.* 2017, Sullivan *et ál.* 2020).

Adicionalmente, a una escala regional, la cantidad de biomasa en bosques tropicales responde a variaciones en la fertilidad y las propiedades físicas del suelo, la topografía, la interacción entre suelo y factores climáticos, la densidad de árboles, la distribución y composición de las especies y la estructura local de sus comunidades (John *et ál.* 2007, Réjou-Méchain *et ál.* 2014, Ledo *et ál.* 2016, Santiago-García *et ál.* 2019). Igualmente la información espacial explícita de la extensión y distribución de diferentes tipos de bosque puede estar relacionado con las variaciones en el almacenamiento de la biomasa (Chazdon *et ál.* 2016, Santiago-García *et ál.* 2019).

En este sentido, se debe considerar también, el efecto de la fragmentación en paisajes tropicales, derivada de la aparición de límites abruptos entre diferentes usos de suelo y bosques y la consecuente aparición del efecto de borde. La respuesta de los bosques a efectos de borde puede variar ampliamente y afectar la integridad del ecosistema. Varios estudios han documentado que los efectos de borde pueden incrementar la mortalidad de árboles grandes que se encuentren cerca al borde, así como aumentar la densidad de tallos, área basal y por lo tanto de biomasa de árboles con diámetros menores a 20 cm en estos hábitats y mejorar el dinamismo (Schedlbauer *et ál.* 2007, Zahawi *et ál.* 2017). Sin embargo, la proliferación de especies de árboles sucesionales de rápido crecimiento como resultado del incremento de la mortalidad de árboles cerca de los bordes del bosque, podría provocar cambios estructurales e influenciar la composición de especies, reducir la biomasa en pie e impactar

el ciclo de nutrientes en bosques fragmentados (Laurance *et ál.* 2006, Schedlbauer *et ál.* 2007). Se ha documentado que los efectos de borde en bosques tropicales han causado cerca del 31% de las estimaciones de emisiones anuales de carbono debidas a la deforestación tropical (Brinck *et ál.* 2017).

En 2017, se estimó que solo el 20% de los bosques tropicales remanentes a nivel global, eran considerados como no perturbados y estructuralmente intactos (Potapov *et ál.* 2017, Pioniot *et ál.* 2018). Bajo este escenario, el potencial productivo y de conservación de los bosques de producción y la capacidad de secuestro de carbono y su almacenamiento en forma de biomasa de los bosques secundarios, hace a ambos, importantes ecosistemas que determinarán cómo los bosques tropicales podrán responder al cambio climático y ayudar en su mitigación (Clark 2004; Chazdon *et ál.* 2005; Putz *et ál.* 2012, Poorter *et ál.* 2016, Lennox *et ál.* 2018). Por lo tanto, conocer la capacidad de almacenamiento y productividad de biomasa de bosques bajo diferentes intensidades de perturbación, y la relación de esta con factores climáticos (precipitación y temperatura) y factores ambientales (fertilidad del suelo), podría permitir estimar el potencial de secuestro y almacenamiento de CO₂ y su respuesta al cambio climático.

La presente investigación se realizó en Costa Rica en bosques naturales con diferentes grados de perturbación: primarios, secundarios y de producción. Este contexto se ha dado ya que entre los años 1987 y 2014, la cobertura forestal del país alcanzó 52% de la superficie, con un incremento de más de 1628 km² de ganancia neta de vegetación leñosa a través de la sucesión secundaria (Delgado *et ál.* 2018). Adicionalmente, el manejo de bosques naturales en el país ha sido regulado desde el establecimiento de la Ley Forestal No. 7575 en 1996, que prohíbe la conversión del suelo de bosque a no bosque (Arroyo-Rodríguez *et ál.* 2015). El enfoque de la política forestal se ha orientado hacia la protección de los bosques primarios para el sector del ecoturismo: alrededor del 50% de la superficie forestal del país se encuentra en áreas protegidas (FAO, 2016).

El objetivo general de esta investigación fue estimar la biomasa en pie y la productividad de biomasa de bosques con diferente grado de perturbación: primarios, primarios de producción y secundarios. Esto, a través de datos colectados con el uso de parcelas permanentes de monitoreo, establecidas en diferentes zonas de Costa Rica en el periodo 2000 – 2015 por el Observatorio de Ecosistemas Forestales de Costa Rica (OEFo). Los resultados obtenidos fueron relacionados con variables espaciales, variables climáticas, las zonas de vida y variables de suelo, para ver si estas tenían algún efecto en la acumulación de biomasa. Los resultados permitieron identificar los bosques con mayor potencial de secuestro y almacenamiento de carbono y determinar factores ambientales que influyen en la variabilidad de la biomasa. Por lo tanto, la conservación y el manejo sostenible de estos bosques serán claves para la mitigación del cambio climático.

4.3. Materiales y métodos

4.3.1. Área de estudio

Esta investigación se realizó con datos de bosques primarios, bosques de producción y bosques secundarios de Costa Rica. Se ubica entre los 08°02'26" y 11°13'12" de latitud Norte y 82°33'48" y 85°57'57" de longitud Oeste; es un país situado en la faja Tropical (IGN, 2005). Los sistemas montañosos en Costa Rica dividen al territorio en cinco regiones climáticas definidas, dos en la vertiente del Caribe o Atlántico, y tres en la vertiente Pacífica (Figura 1). Al mismo tiempo, Costa

Rica está dividida en 12 zonas de vida o formaciones vegetales y 12 zonas de transición, con base en factores ambientales como humedad, precipitación y temperatura (Quesada 2005).



Figura 1. Mapa de relieve de las regiones climáticas de Costa Rica.

4.3.2. Red de parcelas permanentes de monitoreo OEFO

El Observatorio de Ecosistemas Forestales de Costa Rica (OEFO) cuenta con una red de más de 400 parcelas permanentes de monitoreo en el territorio de Costa Rica. Su objetivo es evaluar el estado y la dinámica de los ecosistemas forestales del país de acuerdo con su grado de perturbación y generar conocimiento acerca de los servicios ecosistémicos que estos bosques proveen. Entre sus líneas de trabajo incluyen determinar los impactos de los impulsores de cambio, como el cambio climático, la deforestación, la fragmentación y la tala selectiva en el estado de los bosques tropicales naturales y los servicios ecosistémicos que estos proveen a la sociedad. El OEFO está conformado por las siguientes instituciones que colaboraron con la facilitación de bases de datos para la presente investigación:

- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).
- Comisión de Desarrollo Forestal de San Carlos (Codeforsa).
- Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (Fundecor).
- Tecnológico de Costa Rica (TEC).
- Instituto de Investigaciones y Servicios Forestales (Inisefor) de la Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar de la Universidad Nacional (UNA).

- La Organización de Estudios Tropicales (OET).
- La Asociación Centro Científico Tropical (CCT).

Las parcelas permanentes de monitoreo seleccionadas para esta investigación estuvieron establecidas en 11 zonas de vida y zonas de transición (Holdridge 1966, Quesada 2007) que se describen en el Cuadro 1 y se muestran en la Figura 2. Su distribución fue variable; casi el 58% se estableció en la región de la vertiente del Norte, dando predominancia a la zona de vida del bosque muy húmedo tropical sobre las otras zonas de vida.

Cuadro 1. Se muestran las zonas de vida en las que OEFO tiene establecidas parcelas permanentes de monitoreo, el piso altitudinal al que pertenecen, los rangos de precipitación y temperatura y el número de parcelas por zona de vida

Zona de vida	Piso altitudinal	Rango altitudinal (msnm)	Régimen de precipitación (mm)	Temperatura (°C)	No. parcelas	Tipo de bosque
Bosque seco tropical (BST)	Basal	0 - 700	1000 - 2000	24 - 30	10	secundario
Bosque húmedo tropical (BHT)	Basal	0 - 700	2000 - 4000	24 - 30	8	primario
Bosque húmedo premontano transición a basal (BHPTB)	Premontano	700 - 1400	2000 - 4000	18 - 24	3	primario (1) secundario (2)
Bosque húmedo tropical transición a premontano (BHTtP)	Basal	0 - 700	2000 - 4000	24 - 30	3	primario (2) secundario (2)
Bosque muy húmedo premontano (BMHP)	Premontano	700 - 1400	4000 - 8000	18 - 24	1	primario
Bosque muy húmedo premontano transición a basal (BMHPtB)	Premontano	700 - 1400	4000 - 8000	18 - 24	18	primario (1) producción (17)
Bosque muy húmedo tropical (BmHT)	Basal	0 - 700	4000 - 8000	24 - 30	99	primario (54) producción (40) secundario (5)
Bosque muy húmedo tropical transición a premontano (BmHTtP)	Basal	0 - 700	4000 - 8000	24 - 30	6	producción
Bosque pluvial premontano (BPIP)	Premontano	700 - 1400	8000 +	18 - 24	7	primario (4) producción (3)
Bosque pluvial premontano transición a basal (BPIPtB)	Premontano	700 - 1400	8000 +	18 - 24	4	Producción
Bosque seco tropical transición a húmedo (BSTtH)	Basal	0 - 700	1000 - 2000	24 - 30	10	secundario

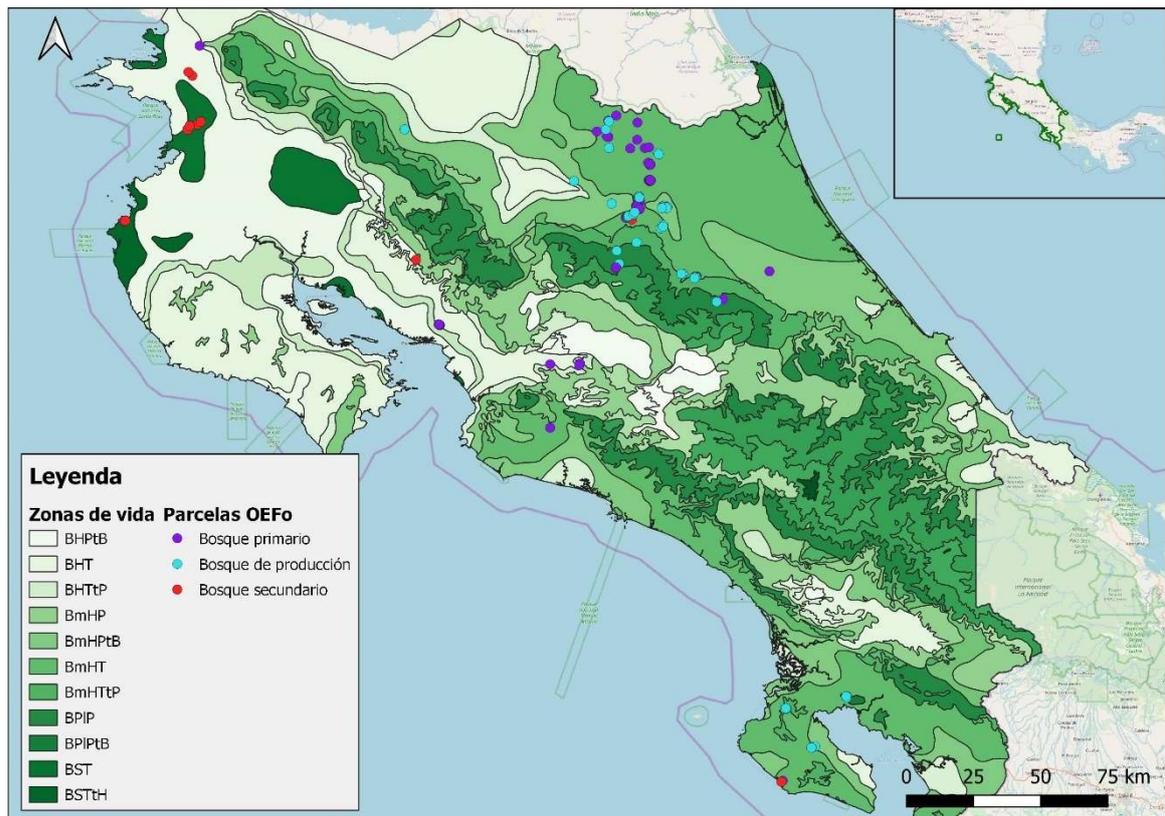


Figura 2. Mapa de la distribución de las parcelas de la red OEFO en Costa Rica y las zonas de vida. Los colores de las parcelas de OEFO distinguen los diferentes tipos de bosque que fueron monitoreados.

4.3.3. Material

4.3.3.1. Bases de datos y selección de parcelas

Las bases de datos fueron proporcionadas por las siguientes instituciones de OEFO: CATIE, CODEFORSA, FUNDECOR, TEC e Inisefor – UNA. Éstas fueron elaboradas por medio de registros de individuos en campo con parcelas permanentes de monitoreo. El área de las parcelas varió entre 0,24 y 1,66 ha. En la mayoría de las parcelas se midieron árboles con diámetro mayor o igual a 10 cm a una altura de 1,3 m del nivel del suelo. Todos los árboles fueron identificados a nivel de género y familia; en la mayoría de los casos la identificación llegó a nivel de la especie. La identificación fue realizada por personal calificado y botánicos. La información de las parcelas seleccionadas se presenta en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Características de las parcelas seleccionadas de la red OEFO. Se muestra el número de parcelas por tipo de bosque, según la institución, así como el área de las parcelas y los tratamientos recibidos

Institución	Tipo de bosque	No. de parcelas	Tamaño (ha)	Tratamiento
CATIE	Primario	13	1	Sin aprovechamiento
	Primario	36	0.2	Fragmentado – sin aprovechamiento
	Primario aprovechado	18	1	Aprovechado, con tratamiento silvicultural
	Secundario	4	1,16 - 1,44 – 1,6	Cosechado y abandonado
CODEFORSA	Primario aprovechado	8	1	Aprovechado
FUNDECOR	Primario	5	0,3	Sin aprovechamiento
	Primario aprovechado	33	0,3 – 1	Aprovechado
TEC	Primario	9	1 – 0,25	Sin aprovechamiento
	Primario aprovechado	12	1	Aprovechado
	Secundario	11	0,36 – 1	Cosechado y abandonado
UNA	Primario	7	1	Sin aprovechamiento
	Secundario	13	1 – 0,24 – 0,36	Cosechado y abandonado

La selección de las parcelas para esta investigación se realizó según la disponibilidad de las variables necesarias para el objetivo de estimación de la biomasa en diferentes tipos de bosque. Las bases de datos debían incluir la siguiente información: tipo de bosque, es decir bosque primario, de producción o secundario, el año de perturbación (aprovechamiento para bosques de producción o de cosecha para bosques secundarios), nombre del sitio o experimento, coordenadas geográficas, el área, parcela, el número del árbol, el género, la especie, la forma de vida (árbol, palma o liana), el diámetro (DAP), la altura de medición del diámetro (POM) y el año de medición. Las variables utilizadas para alcanzar los objetivos de la investigación se presentan en Cuadro 3.

Cuadro 3. Variables utilizadas para responder a los objetivos de la presente investigación. La disponibilidad de estas fue clave para seleccionar las parcelas de este estudio

Objetivos	Variables
Estimación de la biomasa y la productividad de biomasa	Tipo de bosque (primario, de producción, secundario) Forma de vida (palma, liana, árbol) Género, especie Número del árbol Diámetro a la altura del pecho Coordenadas geográficas: latitud y longitud Año de medición
Relación entre factores ambientales y climáticos con biomasa	Coordenadas geográficas Biomasa obtenida en el Objetivo 1
Productividad de biomasa de bosques secundarios y uso previo del suelo	Tipo de bosque Perturbación: año de deforestación

Las palmas fueron excluidas de esta investigación ya que no fueron consideradas en las mediciones de todas parcelas escogidas, por lo que incluirlas en el análisis podría extrapolar la estimación de la biomasa para algunas parcelas en relación con otras. Además, estas no presentan crecimiento diamétrico por lo que es difícil estimar su contribución a la productividad. Las lianas también fueron excluidas del análisis ya que no existe un inventario consistente sobre sus datos.

4.3.3.2. Variables ambientales: Factores climáticos y edáficos

Para caracterizar la relación de factores climáticos con la biomasa en pie y con la productividad de biomasa se consideraron la precipitación y la temperatura media anual de todas las parcelas. Éstos factores fueron obtenidas de la base de datos *Chelsa* (Climatologies at high resolution for the earth's land Surface areas) (Karger *et ál.* 2017; Karger *et ál.* 2018), a través de su interpolación con las coordenadas de ubicación de las parcelas mediante el uso del software *Rstudio* (Rstudio Team 2019).

Además de la temperatura y la precipitación, se consideraron factores edáficos como las características de fertilidad del suelo que fueron obtenidas de la base de datos del Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la Universidad de Costa Rica (Mata *et ál.* 2016). Esta base de datos cuenta con más de 1500 puntos de muestro de suelo distribuidos por todo el territorio de Costa Rica. Los valores de fertilidad obtenidos fueron escogidos según la cercanía y la zona de vida de los puntos de muestreo de CIA con las parcelas de la red OEFO. Cada muestra de suelo consideraba entre 3 y 4 horizontes que variaban en profundidad; para esta investigación se consideraron valores con profundidad entre 0 y 40 cm (Sesnie *et ál.* 2009, Santiago-García *et ál.* 2019). Para evaluar la fertilidad del suelo se consideraron las siguientes variables: pH en agua, acidez, Ca, Mg, K, capacidad

de intercambio catiónico efectiva (CICE), Zn, P, Cu, Fe, Mn, porcentaje de materia orgánica (%MO), C orgánico (Corg) y el porcentaje de arena, limo y arcilla en el suelo, Estas variables fueron consideradas como atributos de fertilidad por el CIA y también fueron consideradas en el estudio de Santiago-García *et al.* (2019).

Adicionalmente, a partir del mapa de las zonas de vida obtenidas del Atlas de Costa Rica (Ortiz-Malavasi 2014), se realizó una interpolación con las coordenadas geográficas de las parcelas seleccionadas y se construyó una matriz con esta información. Para poder utilizar la información de las zonas de vida, fue necesaria su transformación a variables cuantitativas (*dummy*) y para ello se utilizó la función *spread* en el *software Rstudio*. Se incluyen estas variables en el análisis ya que, además de incluir variables climáticas, consideran variables de elevación.

4.3.4. Metodología

4.3.4.1. Depuración y consolidación de las bases de datos

Para cada base de datos, se verificó que todos los registros contaran con las variables necesarias para alcanzar los objetivos. En una primera etapa, se verificó que en las bases originales no existieran registros duplicados o inexistentes y que existiera coherencia entre las unidades y las variables. Al finalizar esta revisión, en una segunda etapa, las bases de datos fueron consolidadas en un mismo formato y se exportaron al *software* estadístico *Rstudio* (Rstudio Team 2019) para su posterior limpieza, depuración y revisión.

Se trabajó en la interfaz *Rstudio*, usando librerías como *dplyr*, *stringr*, *lubridate*, *readxl* con las que se identificaron todos los registros que tenían algún dato faltante y si este era un registro de diámetro, fue eliminado. Los demás datos, como número de parcela, subparcela, año de medición o área, fueron completados con la información de la parcela o subparcela. La información de la columna “forma de vida” permitió identificar si el registro pertenecía a un árbol, a una liana o a una palma y remover los registros de lianas y palmas de las bases de datos.

Para la depuración de las bases de datos se hizo una revisión de las especies y géneros identificados utilizando la función *correctTaxo* del paquete *BIOMASS*, que, a través del Servicio de Resolución de Nombres Taxonómicos (TNRS, 2013) y la interfaz *Taxosaurus*, corrige errores tipográficos en los nombres taxonómicos de cada registro.

En una tercera etapa se utilizó el paquete *ForestData* que provee de correcciones simples y genéricas a censos forestales. Para usar este paquete fue necesario transformar el diámetro (DAP) de milímetros a centímetros. Se utilizó la función *correct_size* que provee correcciones para las mediciones del DAP en inventarios forestales y se da a partir del punto de medida (POM o *point of measurement*) que se refiere a la altura a la que se midió el diámetro; este por lo general es a 1,3 m del nivel del suelo. En general, pocos fueron los registros de árboles que contaron con este dato, por lo que para la mayoría se asumió la medida estándar (1,3 m) y para los que lo tenían se construyó una función que reconociera y mantuviera el cambio de POM para las mediciones posteriores que presentaran estos cambios de altura.

La función *correct_size* reconoce los cambios en el POM y en base a estos, desestima la pérdida del tamaño observada entre mediciones. Para la función *correct_size* un incremento anual del diámetro mayor a 50 mm entre dos mediciones de un mismo individuo, es considerado anormal. Esto

se aplica a todas las especies excepto a las especies pioneras conocidas que, muchas veces, exhiben crecimientos rápidos; en estos casos, un incremento de hasta 80 mm es tolerado. Un decremento anual de 2 mm o más entre dos mediciones es también considerado anormal. Esta función además ajusta las medidas de los DAP con relación a mediciones anteriores.

4.3.4.2. Estimación de la biomasa en pie (AGB)

Para la estimación de la biomasa en pie (AGB) se seleccionaron parcelas que hubieran sido medidas en el periodo 2000 – 2015. Se escogió este periodo ya que incluye a la mayoría de las parcelas y permite tener información reciente. En este periodo, el número de monitoreos de las parcelas varió mucho entre las instituciones y los tipos de bosques, habiendo parcelas que tuvieron desde una sola medición hasta parcelas que tuvieron 10 mediciones (Anexo 1). Todas las parcelas estaban caracterizadas según su tipo de bosque.

Para estimar la AGB (Mg ha^{-1}) de los árboles se utilizó la función *computeAGB* del paquete *BIOMASS* con el software *Rstudio*. Esta función utiliza la ecuación pantropical de Chave *et ál.* (2014) que utiliza las variables densidad de madera del árbol, DAP y altura según se muestra a continuación:

$$AGB = 0.0673 * (WD * H * D^2)^{0.976}$$

Para estimar la variable densidad de madera (WD) se usó la función *getWoodDensity* del paquete *BIOMASS*. La estimación se hace a partir de la taxonomía de los árboles o la de sus congéneres utilizando la base de datos global de densidad de madera (Chave *et ál.*, 2009; Réjou-Méchain *et ál.*, 2017) y devuelve un valor a nivel de especie (g/m^3) que representa la masa seca dividida por el volumen seco. Para los árboles que no fueron identificados a nivel de especie, el paquete *BIOMASS* promedia valores de densidad de madera por nivel taxonómico (género) o asigna valores medios por subparcela.

Siendo la altura del árbol (H) una variable que no se encontraba disponible en las bases de datos, se utilizó la función *retrieveH*, también del paquete *BIOMASS*, que estima la altura del árbol a partir del modelo general de Chave *et ál.* 2014. En el modelo se relaciona la altura del árbol con el diámetro y las variables bioclimáticas que incluyen el déficit climático de agua y la estacionalidad de la temperatura y la precipitación. Para estimar estas variables bioclimáticas se utilizan las coordenadas geográficas de las parcelas.

La estimación de la AGB a nivel de parcela fue el resultado de la suma de las biomásas de todos los árboles en cada parcela en Mg ha^{-1} . Para considerar el número de monitoreos de varios años, se calculó un promedio por parcela con base en la cantidad de monitoreos y se obtuvo una biomasa media; esto permitió considerar la variabilidad anual de la biomasa. Finalmente, para poder comparar la biomasa en pie entre los bosques con diferente grado de perturbación, se sumó la biomasa de todas las parcelas y se dividió entre el número de parcelas por tipo de bosque.

Para comparar la AGB entre los tipos de bosque se realizó un ANOVA (análisis de varianza) usando modelos lineales generales con el software *Infostat* (Di Rienzo *et ál.* 2012). Se consideró como efecto fijo el tipo de bosque y como efecto aleatorio a la parcela. Los criterios AIC y BIC indicaron que el mejor modelo fue sin efecto aleatorio de parcela. Debido a que las medias provienen

de parcelas con diferente cantidad de mediciones (1 a 6), se usó esta covariable como un ponderador en la función de varianzas.

Los supuestos de normalidad fueron evaluados mediante Qqplot, y el supuesto de homogeneidad de varianzas usando gráficos de residuos versus predichos (Anexo 2.1 y Anexo 2.2).

4.3.4.3. Estimación de la productividad de la biomasa (ΔAGB)

Para la estimación de la productividad de biomasa (ΔAGB) se escogieron parcelas cuyos criterios de selección fueron que hubieran sido medidas en el periodo 2000 – 2010 y tuvieran un monitoreo de al menos seis años (Anexo 3). Este periodo fue escogido porque incluye a la mayoría de las parcelas con un mínimo de seis años de medición, considerado un tiempo adecuado para evaluar la productividad. (Picard *et ál.* 2010, Finegan *et ál.* 2015). El número de años entre monitoreos de las parcelas varió entre seis y diez, en el periodo 2000 - 2010.

A partir de la AGB estimada para cada árbol, se estimó la productividad de biomasa bruta ($\Delta AGBb$) y la productividad de biomasa neta ($\Delta AGBn$). La estimación de la productividad de biomasa bruta se hizo siguiendo la metodología planteada por Finegan *et ál.* (2015) que usa la terminología de Chave *et ál.* (2003) en la que:

- El incremento de la biomasa de los sobrevivientes ($Mg\ ha^{-1}\ año^{-1}$) es el incremento anual por parcela de la biomasa producida por los árboles sobrevivientes entre los periodos t_0 (inicial) a t_1 (final).
- El incremento de biomasa de los reclutas ($Mg\ ha^{-1}\ año^{-1}$) se midió como el incremento anual de la biomasa obtenida en el t_1 de árboles que alcanzaron el límite de los 10 cm de diámetro durante el periodo escogido de crecimiento. Esta se calculó como la diferencia entre la biomasa del recluta, calculada en el t_1 y la biomasa del mismo árbol cuando este tenía un DAP de 10 cm. Este ajuste se hace porque el valor del incremento de la biomasa es para árboles con $DAP \geq 10\ cm$. Para estimar la biomasa del árbol con $DAP = 10\ cm$ se utilizó la ecuación de Chave *et ál.* 2014 usada para estimar la AGB.

La productividad de biomasa bruta ($\Delta AGBb$) se estimó como la suma de la biomasa de los sobrevivientes (AGB_{surv}) más la suma de la biomasa de los reclutas (AGB_{rec}) en cada parcela y se dividió entre el número de años entre monitoreos:

$$\Delta AGBb = \frac{AGB_{surv} + AGB_{rec}}{t_1 - t_0}$$

La productividad de biomasa neta ($\Delta AGBn$), se estimó como la diferencia de la AGB en el t_1 y la AGB en el t_0 , que considera a sobrevivientes, reclutas y muertos en ambos tiempos y se divide entre el número de años entre monitoreos:

$$\Delta AGBn = \frac{AGBs_1 - AGBs_0}{t_1 - t_0}$$

Para comparar las productividades de biomasa bruta (ΔAGB_b) y neta (ΔAGB_n) entre los tipos de bosque se realizó un ANOVA (análisis de varianza) usando modelos lineales generales y mixtos con el software *Infostat* (Di Rienzo *et ál.* 2012). La zona de vida y la institución a la que pertenecen las parcelas fueron utilizadas como un efecto aleatorio para contemplar el desbalance en el número de parcelas por tipo de bosque. Para considerar el hecho de que los datos son obtenidos a partir de periodos de seis a diez años, se utilizó el número de años entre mediciones como una variable de peso en la función varianza. Además, se modeló una función de varianza para dos categorías obtenidas mediante análisis de conglomerados jerárquicos (método de Ward, distancia Euclídea) de las varianzas de las combinaciones de zona de vida e institución. Para la comparación de ΔAGB_b se utilizó como covariable la biomasa inicial de las parcelas; esta variable no fue considerada para la comparación de ΔAGB_n entre bosques, ya que esta no fue significativa para este análisis.

Ambos modelos cumplieron con los supuestos de normalidad que fueron evaluados mediante Qqplot, y el supuesto de homogeneidad de varianzas usando gráficos de residuos versus predichos.

4.3.4.4. Variables espaciales: Análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM)

Para evaluar el efecto de la repartición espacial de las parcelas en la variación de la AGB y la ΔAGB se utilizó el análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM) como variable espacial. Esta fue calculada a través de una transformación logarítmica de las coordenadas espaciales de cada parcela que resulta en una matriz de distancias euclidianas entre estas. Para detectar y cuantificar los patrones espaciales estos valores logarítmicos se truncan para crear una segunda matriz de autovalores que es sometida a un análisis de componentes principales (ACP). El resultado es un conjunto de autovectores llamados PCNM (Borcard y Legendre 2002, Dray *et ál.* 2006). Estos representan la estructura espacial de las parcelas a diferentes escalas. El análisis fue realizado en el software *Rstudio* (Rstudio Team 2019) con la librería *Vegan* y la función *PCNM* (Oksanen *et ál.* 2013).

4.3.5. Análisis de Datos

4.3.5.1 Forward Selection

Para evaluar la relación de la AGB y la ΔAGB con las variables espaciales y ambientales se realizó una estandarización de las variables explicativas precipitación, temperatura, y suelo. A continuación, se realizó un *forward selection* utilizando la función *forward.sel* del paquete *Vegan* en la interface *Rstudio* (Rstudio Team 2019) para las matrices de suelo y PCNM. Esta función selecciona las variables más asociadas a la matriz de respuesta (AGB y ΔAGB) a través de un proceso de permutación usando residuos del modelo reducido; este proceso regresa una base de datos con las variables seleccionadas, el R^2 y el R^2 ajustado acumulado de las variables y los estadísticos de prueba F y p (Blanchet *et ál.* 2008). Para la matriz de PCNM la prueba de hipótesis se basó en 1000 permutaciones y se usó un enfoque conservador con $\alpha = 0,01$. La prueba de hipótesis para la matriz de suelos se basó en 999 permutaciones con $\alpha = 0,05$.

Para verificar que no existiera correlación entre las variables seleccionadas por la función *forward.sel*, y las variables climáticas y zonas de vida, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson para AGB y ΔAGB .

4.3.5.2. Partición de la varianza (VARPART)

Para poder evaluar el porcentaje de variación de la AGB y la Δ AGB explicada por los factores climáticos (temperatura y precipitación medias anuales) o zonas de vida, factores edáficos (fertilidad del suelo) y la distribución espacial (PCNM), se llevó a cabo un análisis de partición de la varianza (VARPART) (Jones *et ál.* 2008). El VARPART combina un análisis de redundancia y un análisis de redundancia parcial dividiendo la variación en la matriz de la variable respuesta (AGB y Δ AGB) en matrices explicativas o predictivas; en este caso las matrices fueron espaciales (PCNM), de suelo, de clima (precipitación y temperatura) y zonas de vida y permite la identificación del “efecto puro” de cada matriz, así como cuánta variación está espacialmente estructurada y cuánta variabilidad queda sin explicación.

Se realizaron dos análisis VARPART: el primero consideró, la matriz de las variables respuesta (AGB y Δ AGB) y las matrices de variables explicativas PCNM, suelo y clima; el segundo análisis consideró la matriz de las variables respuesta y las matrices explicativas PCNM, suelo y zonas de vida. Se consideró a la matriz de zonas de vida ya que ésta, además de contemplar variables climáticas, incluye la elevación la cual podría explicar un porcentaje de la variabilidad de AGB y Δ AGB. Sin embargo, la explicación general de las matrices explicativas no presentó grandes diferencias entre ambos análisis (Anexo 4), por lo que se decidió trabajar con las variables climáticas, que fueron calculadas de manera individual para cada parcela utilizando sus coordenadas geográficas.

Por lo tanto, el VARPART se aplicó a las variables seleccionadas con la función *forward.sel* en cada matriz (PCNM y suelo) y a las variables climáticas. Para esto se utilizó la función *varpart* del paquete *Vegan* (Oksanen *et ál.* 2013). Esto permitió identificar los efectos individuales y grupales de las variables espaciales, el suelo y el clima, cuanto explican estas la variación presente en la AGB y la Δ AGB y cuanto se mantiene sin explicación.

Los valores de R^2 ajustado (R^2 adj) indican la proporción de la variación de la AGB y la Δ AGB explicada por cada variable explicativa. La significancia de las fracciones del análisis VARPART ($p \leq 0,05$) fue comprobada con una prueba RDA.

4.4. Resultados

Se estimó la biomasa en pie (AGB) de 60,656 árboles y 820 especies distribuidas en las 169 parcelas escogidas de la red OEFO. Estas parcelas estuvieron ubicadas en la Vertiente Norte, el Pacífico Norte o Seco, el Caribe o Zona Atlántica y el Pacífico Sur o Húmedo de Costa Rica en once zonas de vida. Para la estimación de la AGB se trabajó con 70 parcelas de bosque primario, 71 de bosque de producción y 28 de bosque secundario.

Para la estimación de la productividad de biomasa (Δ AGB) se seleccionaron 93 de las 169 parcelas, según criterios establecidos previamente, que estuvieron ubicadas en seis zonas de vida. Se estimó la Δ AGB de 44,653 árboles de 753 especies distribuidos en 45 parcelas de bosque primario, 42 de bosques de producción y 6 de bosque secundario. A continuación, se detallan todos los resultados obtenidos para la biomasa en pie y luego se detallan los resultados obtenidos para la productividad de biomasa.

4.4.1. Biomasa en pie

4.4.1.1. Estimación de la biomasa en pie (AGB)

La media de la biomasa en pie fue significativamente diferente entre tipos de bosque ($p < 0,0001$). Los bosques con mayor AGB fueron los bosques de producción, seguidos de los bosques primarios y finalmente los bosques secundarios (Cuadro 4). La distribución de las medias ajustadas se puede observar en la Figura 3.

Cuadro 4. Descripción de los estadísticos de la biomasa en pie según los diferentes tipos de bosque. Estos fueron obtenidos de la suma de la biomasa de los árboles medidos en las 169 parcelas; se muestra el número de parcelas (No. parcelas) por tipo de bosque, la desviación estándar (DS) y el error estándar (EE).

Tipo de bosque	No. parcelas	Media AGB (Mg ha ⁻¹)	DS	EE	Min	Max
Primario	70	267,4	89,14	12,62	179,9	530,8
Producción	71	348,4	83,21	14,89	160,6	496,1
Secundario	28	186,3	57,72	13,07	98,91	330,49

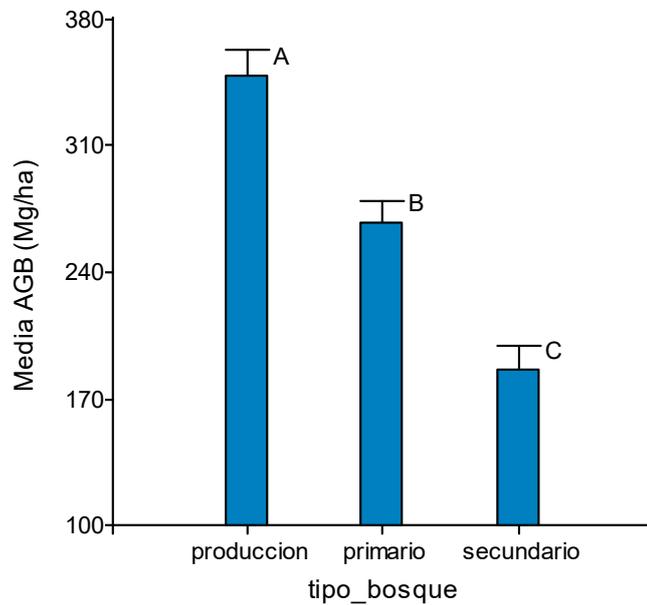


Figura 3. Medias ajustadas de biomasa en pie según el tipo de bosque (media \pm EE). El bosque con mayor AGB media fue el bosque de producción. Las letras indican medias significativamente diferentes.

4.4.1.2. Influencia de variables espaciales, de suelo y climáticas en la AGB

La función *forward selection* permitió la selección de las siguientes variables de las matrices de PCNM y suelo: (i), PCNM2, PCNM15, PCNM66, PCNM164 para la matriz espacial, que representan la relación espacial entre las parcelas tanto a escala local (PCNM164), como a escala regional (PCNM2, PCNM15) (ii) Cu, %MO (materia orgánica), limo, pH, Fe, acidez y arena para la matriz de suelo (Anexo 5).

Para verificar que la relación espacial a escala regional explicada por el PCNM2 y el PCNM15 no contemplaran la variabilidad climática y del suelo, se realizó una prueba de correlación de Pearson. Esto permitió verificar que no existiera correlación entre las variables. Para la AGBs el coeficiente de Pearson mostró que el PCNM 2 estaba muy correlacionado (0,71) con la precipitación media anual estimada para las parcelas (Anexo 6), por lo que fue eliminado entre las variables espaciales seleccionadas.

El resultado del VARPART mostró que, los efectos de las variables seleccionadas explican un 40% de variación en la AGB. El espacio, el suelo y el clima solos y en interacción, explican 10%, 33% y 17% respectiva y significativamente ($p < 0,001$). Sin embargo, el efecto individual de la matriz espacial y de suelo explican el 7% y el 12% respectivamente. La prueba de significancia reveló como significativo el efecto individual de la matriz de espacio ($p = 0,002$), y el efecto individual de la matriz de suelo ($p = 0,001$). El efecto individual de la matriz de clima es nulo (Cuadro 4).

Cuadro 5. Partición de la varianza de la biomasa en pie media de 169 parcelas explicada por variables espaciales y ambientales. Se muestran los valores del R^2 ajustado, el estadístico F y el valor de significancia P para todas las fracciones medidas para espacio (Esp), suelo (Su) y clima (Cli). El efecto de una matriz sin interacción con las otras se muestra con el símbolo |. Las tres variables (Todas las variables) explicarían el 40 % de la variación de AGB.

Variable	R ² Adj	F	P
Esp	0,10	7,9	0,001
Su	0,33	13,17	0,001
Cli	0,17	18,53	0,001
Todas las variables	0,40	10,48	0,001
Esp Su,Cli	0,07	7,33	0,002
Su Esp,Cli	0,12	5,77	0,001
Cli Esp,Su	-0,002	0,7	0,474

La interacción entre las matrices de las variables explicativas se observa en el diagrama de Venn (Figura 4). Las interacciones se dan de a pares entre matrices y al centro se observa el porcentaje explicado por la interacción de las tres matrices (0,3%), controlando los efectos individuales y las interacciones de a pares. Al eliminar el PCNM2, se eliminó la interacción entre las matrices espaciales y de clima. La interacción de la matriz espacial y de suelo explican 3,8% de la variabilidad en la AGB.

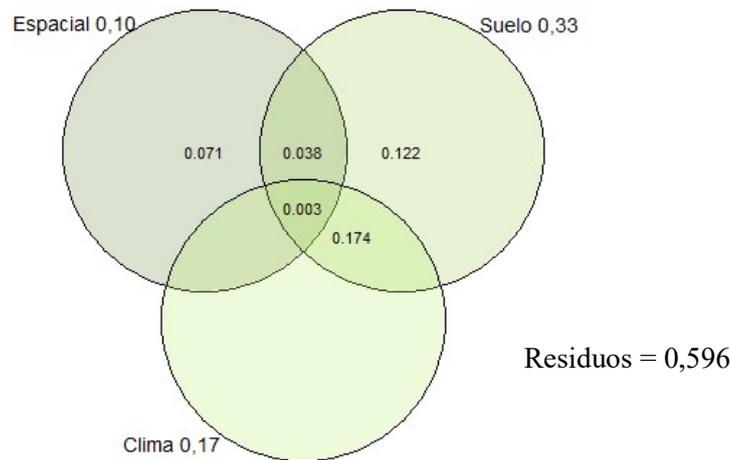


Figura 4. Diagrama de Venn donde se observa que la interacción de las tres matrices: espacial, de suelo y de clima, explica el 0,3% de la variabilidad en la AGB. Los residuos indican el porcentaje de variación que queda sin explicar (59,6%).

4.4.2. Productividad de biomasa bruta y neta

4.4.2.1. Estimación de la productividad

Se encontró que existe diferencia significativa en la productividad de biomasa bruta (ΔAGBb) entre bosques con diferente grado de perturbación ($p < 0,0001$). Los bosques secundarios son los que presentaron mayor ΔAGBb ($\mu = 10,86 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en comparación con los bosques de producción ($\mu = 7,93 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y los bosques primarios ($\mu = 5,92 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). Al contrario, los bosques de producción y los bosques primarios no muestran diferencia significativa en la productividad de biomasa neta (ΔAGBn) ($p = 0,11$), mientras que los bosques secundarios muestran una ΔAGBn media negativa ($\mu = -1,55 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), que implicaría una pérdida de biomasa total (Cuadro 6).

Cuadro 6. Descripción de las medias ajustadas de la productividad de biomasa bruta (ΔAGBb) y de productividad de biomasa neta (ΔAGBn) según los diferentes tipos de bosque. Estas fueron obtenidas de 93 parcelas monitoreadas en el periodo 2000 – 2010; se muestra el número de parcelas (No. parcelas) por tipo de bosque, la media ajustada de ΔAGBb y ΔAGBn ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y el error estándar (EE).

Tipo de bosque	No. parcelas	ΔAGBb (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	EE (ΔAGBb)	ΔAGBn (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	EE (ΔAGBn)
Primario	45	5,92	1,50	4,01	2,31
Producción	42	7,93	1,44	5,59	2,21
Secundario	6	10,86	1,71	-1,55	2,59

La distribución de las medias ajustadas de productividad de biomasa bruta y neta se pueden observar en la Figura 5.

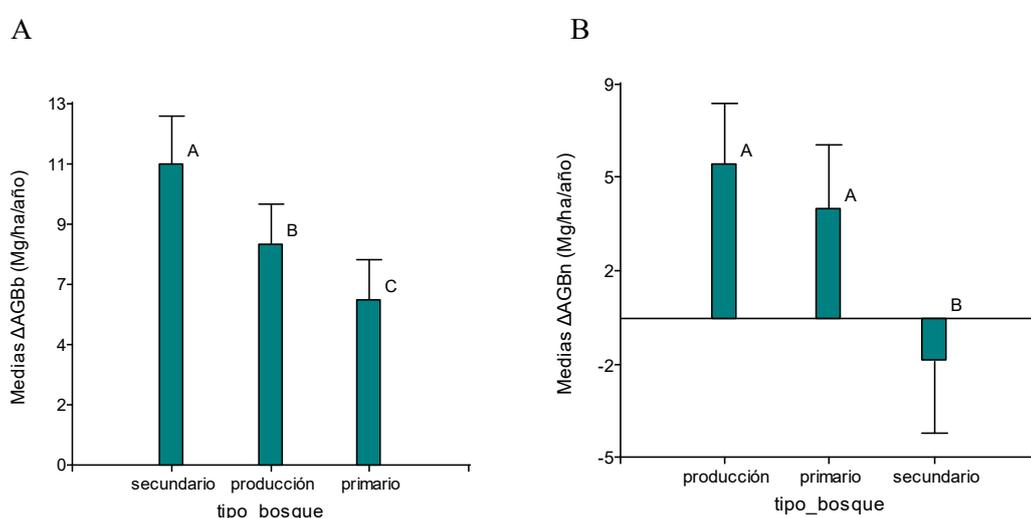


Figura 5. Medias ajustadas de la productividad de biomasa: A) se muestran las medias de la productividad de biomasa bruta ($\mu\Delta\text{AGBb} \pm \text{EE}$) con diferencia significativa entre tipos de bosque; B) se muestran las medias de la productividad neta ($\mu\Delta\text{AGBn} \pm \text{EE}$) en la que los bosques de producción y los bosques primarios no muestran diferencias significativas y los bosques secundarios muestran una productividad negativa. Medias ajustadas con letra diferente indican diferencia significativa.

4.4.2.2. Influencia de variables espaciales, de suelo y climáticas en ΔAGBb

Para la ΔAGBb (suma de la producción de biomasa de árboles sobrevivientes y reclutas) la función *forward selection* seleccionó las siguientes variables de las matrices de PCNM y suelo: (i) PCNM31 para la matriz espacial, (ii) Zn, P, arena y K para la matriz de suelo (Anexo 7). El cálculo del coeficiente de correlación de Pearson no mostró correlación alguna entre las variables.

El resultado del VARPART para la ΔAGBb mostró que las variables seleccionadas explican un 42% de su variación. El espacio, el suelo y el clima solos y en interacción, explican 6%, 39% y 7% respectiva y significativamente ($p = 0,009$, $p = 0,001$, $p = 0,019$). El efecto individual de las matrices de espacio y suelo explican el 3% y 27% respectivamente. La prueba de significancia reveló como

significativo el efecto individual de la matriz de espacio ($p = 0,025$), y el efecto individual de la matriz de suelo ($p = 0,001$). El efecto individual de la matriz de clima es nulo (Cuadro 7).

Cuadro 7. Partición de la varianza de la productividad de la biomasa bruta de 93 parcelas explicada por variables espaciales y ambientales. Se muestran los valores del R^2 ajustado, el estadístico F y el valor de significancia P para todas las fracciones medidas para espacio (Esp), suelo (Su) y clima (Cli). El efecto de una matriz sin interacción con las otras se muestra con el símbolo |. Las tres variables (Todas las variables) explicarían el 42 % de la variación de Δ AGBb.

Variable	R^2 Adj	F	P
Esp	0,06	7,9	0,009
Su	0,39	16,11	0,001
Cli	0,07	4,78	0,019
Todas las variables	0,42	10,72	0,001
Esp Su,Cli	0,03	5,71	0,025
Su Esp,Cli	0,27	12,79	0,001
Cli Esp,Su	-0,006	0,54	0,577

La relación e interacción entre las matrices de las variables explicativas se observa en el diagrama de Venn (Figura 6). Las interacciones se dan de a pares entre las matrices. La interacción de las tres matrices, controlando los efectos individuales y por pares, no explicaría ningún porcentaje de variabilidad de la Δ AGBb.

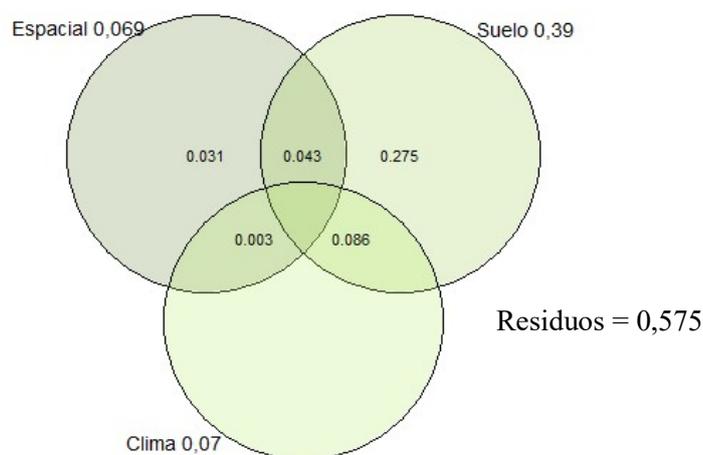


Figura 6. Diagrama de Venn que muestra que la interacción de la matriz espacial y de suelo explican 4,3%, mientras que la interacción de la matriz de suelo y clima explica 8,6% de la variabilidad en la

Δ AGBb. La interacción de las tres matrices no explicaría ningún porcentaje de variabilidad de la Δ AGBb. Los residuos indican el porcentaje de variación que quedaría sin explicar (57,5%).

4.4.2.3. Influencia de las variables espaciales, de suelo y climáticas en Δ AGBn

Para la Δ AGBn (suma de la biomasa de árboles sobrevivientes y reclutas, menos la biomasa de los árboles muertos), la función *forward selection* seleccionó las siguientes variables de las matrices de PCNM y suelo: (i) PCNM29, PCNM31, PCNM9, PCNM53 para la matriz espacial, (ii) arena, Fe, K, Mg, Acidez, pH_{H₂O} para la matriz de suelo (Anexo 8). El coeficiente de correlación de Pearson no mostró correlación alguna entre las variables

El resultado del VARPART para la productividad de biomasa neta mostró que los efectos de las variables seleccionadas explican un 53% de su variación. El espacio, el suelo y el clima solos y en interacción, explican 30%, 41% y 5% respectiva y significativamente ($p = 0,001$, $p = 0,001$, $p = 0,044$). El efecto individual de las matrices de espacio y suelo explican el 10% y 19% respectivamente de la variabilidad. La prueba de significancia reveló como significativo el efecto individual de la matriz de espacio ($p = 0,009$) y el efecto individual de la matriz de suelo ($p = 0,001$). El efecto individual de la matriz de clima es nulo (Cuadro 8).

Cuadro 8. Partición de la varianza de la productividad de la biomasa neta de 93 parcelas explicada por variables espaciales y ambientales. Se muestran los valores del R^2 ajustado, el estadístico F y el valor de significancia P para todas las fracciones medidas para espacio (Esp), suelo (Su) y clima (Cli). El efecto de una matriz sin interacción con las otras se muestra con el símbolo |. Las tres variables (Todas las variables) explicarían el 53 % de la variación de Δ AGBn.

Variable	R ² Adj	F	P
Esp	0,30	11,12	0,001
Su	0,41	12,02	0,001
Cli	0,05	3,72	0,032
Todas las variables	0,53	9,88	0,001
Esp Su,Cli	0,10	5,6	0,006
Su Esp,Cli	0,19	6,96	0,001
Cli Esp,Su	0,013	2,18	0,107

La relación e interacción entre las matrices de las variables explicativas se observa en el diagrama de Venn (Figura 7). Las interacciones se dan de a pares entre las matrices. La interacción de las tres matrices espacial, suelo y clima, explicaría 1,4% de la variabilidad de la Δ AGBn.

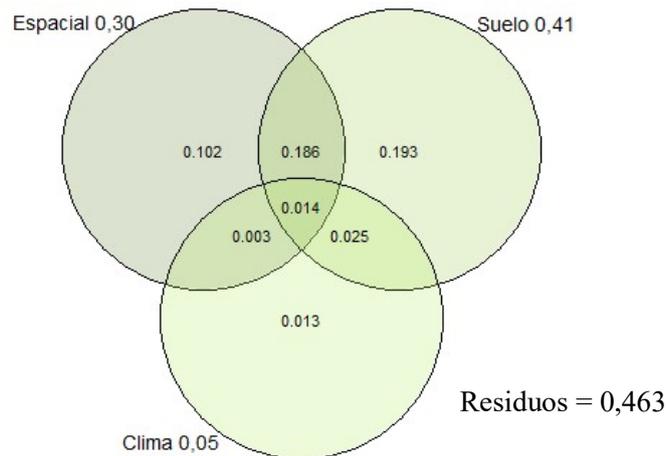


Figura 7. El diagrama de Venn muestra que la interacción de las matrices espacial y de suelo explican 18,6%, mientras que la interacción de las matrices de suelo y clima explica 2,5% de la variabilidad en la Δ AGBn. La interacción de las tres matrices explicaría 1,4% de variabilidad de la Δ AGBn. La interacción de las matrices espacial y de clima es la que menos variabilidad de Δ AGBn explica (0,3%). Los residuos indican el porcentaje de variación que quedaría sin explicar (46,3%).

4.5. Discusión

4.5.1. Biomasa en pie

El monitoreo y evaluación de las reservas actuales de carbono en bosques tropicales con diferente grado de perturbación, son importantes para caracterizar la variabilidad de la biomasa en pie y la productividad de biomasa. Los bosques primarios de producción, en promedio, fueron los que más biomasa en pie acumularon en el periodo 2000 – 2015 y los bosques con menor acumulación de biomasa fueron los secundarios. La productividad neta fue menor en bosques secundarios por lo que los resultados de esta investigación contradicen la hipótesis, ya que perturbaciones más intensas mostraron acumulación de menor biomasa en pie y la productividad neta fue mayor en bosques con perturbaciones intermedias (bosques de producción). Al estar estos bosques inmersos en un paisaje que abarca cuatro regiones climáticas de Costa Rica y once zonas de vida, relacionamos la biomasa en pie con factores ambientales y espaciales y encontramos que la fertilidad del suelo fue el factor que más explicó la variabilidad de la biomasa y las variables climáticas mostraron tener un efecto nulo.

A pesar de que se ha reportado que los bosques tropicales primarios son la mayor reserva de carbono terrestre (Potapov *et ál.* 2017) es probable que el contexto en el que se dan los bosques de producción en Costa Rica influya en su mayor almacenamiento de biomasa. Los bosques de producción, por lo general, son sometidos a un aprovechamiento de impacto reducido de acuerdo con el artículo 20 de la Ley Forestal No. 7575 de 1996 que regula el manejo de bosques naturales en Costa Rica. Numerosos estudios han demostrado que en bosques donde el aprovechamiento fue de impacto reducido y llevado a cabo bajo planes sostenibles de manejo, la biomasa retenida fue substancialmente mayor que en bosques donde el aprovechamiento fue convencional (Putz *et ál.* 2012, Sasaki *et ál.* 2016, Cerullo y Edwards 2019). En vista de que en nuestra investigación no

contamos con la información de intensidad de aprovechamiento en los bosques de producción, suponemos que éstos tuvieron una intensidad discreta, dada la recuperación de la biomasa.

En Costa Rica, los planes de manejo deben presentar una evaluación de los posibles impactos del aprovechamiento específicamente referidos al impacto sobre la masa residual y el suelo, así como sus correspondientes medidas de mitigación (MINAE 1997). El aprovechamiento bajo planes de manejo incluye una planificación apropiada de las rutas de extracción de troncos junto con una capacitación a los trabajadores en la direccionalidad de caída de los árboles, además de una metodología para calcular la intensidad de corta a partir de censos forestales. Todo esto se traduce en una disminución en un 50% o más del impacto causado por el daño colateral (Putz *et ál.* 2008, Sasaki *et ál.* 2016, Cerullo y Edwards 2019). La relativamente pequeña emisión neta de CO₂ que implica el manejo forestal sostenible de impacto reducido esconde un gran potencial de almacenamiento de CO₂ (Houghton *et ál.* 2015). En esta investigación no se pudo estimar la pérdida de biomasa relacionada con el aprovechamiento de impacto reducido por no contar con las tasas de aprovechamiento, pero se ha reportado que en bosques de la Amazonía la recuperación post aprovechamiento está correlacionada con la proporción de biomasa perdida en el aprovechamiento (número de árboles cosechados y daño colateral), siendo esta la que mejor predecirá el tiempo que tomará al bosque, recuperar la biomasa inicial (Rutishauser *et ál.* 2015). Sasaki *et ál.* 2016, por otro lado, reportaron que bosques tropicales de producción recuperaron la biomasa pre-aprovechamiento 40 años después de haber sido aprovechados con métodos de impacto reducido. En bosques de la Amazonía brasilera, donde hubo aprovechamiento de impacto reducido, la biomasa tardó 16 años en alcanzar su estado inicial, mientras que en bosques con aprovechamiento convencional la biomasa se recuperó en un 77% en el mismo tiempo.

Por otro lado, varios estudios han reportado que el aprovechamiento de bosques tropicales alteran la riqueza y composición de especies principalmente por la apertura creada por la remoción de árboles (Pinard y Cropper 2000, Hérault y Piponiot 2018, Yguel *et ál.* 2019) que promueve el establecimiento y crecimiento de especies adquisitivas de crecimiento rápido asociadas con menor densidad de madera (Edwards *et ál.* 2014, Hérault y Piponiot 2018) que por lo general están ausentes de bosques primarios. Sin embargo, el estudio de Yguel *et ál.* (2019) mostró que bosques tropicales lluviosos de tierras bajas, evaluados 27 años después de haber sido aprovechados bajo diferentes intensidades, tuvieron una riqueza de especies similar a la del estado pre-aprovechamiento; esto probablemente asociado a que las especies pioneras reemplazan más que añadirse al stock de carbono existente. Sin embargo, la permanencia de estas especies puede ser un estado transitorio y puede disminuir con el tiempo (Yguel *et ál.* 2019). En el caso de esta investigación, no se realizó un estudio de la pérdida de biodiversidad, pero es probable que incluirla influya en la recuperación post-aprovechamiento de la biomasa.

Los bosques tropicales primarios de nuestra investigación, en promedio, registraron un almacenamiento de biomasa igual a $267 \pm 89 \text{ Mg ha}^{-1}$, superior a lo reportado en bosques de la Amazonía (179 Mg ha^{-1}) por Longo *et ál.* (2016). Cabe mencionar que los resultados de Longo *et ál.* (2016) sugieren una tendencia diferente a los encontrados en esta investigación ya que reportó mayor biomasa en pie en bosques primarios que en bosques de producción bajo técnicas de aprovechamiento de impacto reducido (174 Mg ha^{-1}). Sin embargo, en la investigación de Longo *et ál.* (2016) se realizaron estimaciones de la densidad de biomasa basadas en el uso de bases de datos aerotransportadas Lidar, que se derivan de resoluciones a escalas gruesas y tienen poca sensibilidad a variaciones de escala más fina como las locales. Por otro lado, Slik *et ál.* (2013) han reportado una

media de biomasa en pie de $288 \pm 105 \text{ Mg ha}^{-1}$ en bosques neotropicales, cifra significativamente más baja que la media de la biomasa en pie de bosques Paleotropicales (África $418 \pm 92 \text{ Mg ha}^{-1}$, Asia $393 \pm 109 \text{ Mg ha}^{-1}$). Esta variabilidad en la biomasa fue explicada principalmente por el efecto de la densidad de árboles grandes y en menor medida por la fertilidad del suelo. La apertura de claros por el aprovechamiento podría desencadenar una competencia local donde árboles de dosel alto aumentarían sus tasas de crecimiento ya que interceptarían más luz y por el potencial de expansión de madera en sus troncos; esto significaría un mayor aporte de biomasa al sistema (Herault *et ál.* 2010) y podría explicar los resultados de esta investigación.

La presente investigación no considera la biomasa que aportan las palmas dentro del bosque. Las palmas no presentan crecimiento secundario (diámetro) de manera que estimar su productividad requiere datos de crecimiento de alturas que no fueron registrados en ningún monitoreo. Sin embargo, Goodman *et ál.* (2013) reportaron en su estudio realizado en nueve parcelas de 1 ha. en la Amazonía peruana, que las palmas representaron entre el 3 y el 32% de los tallos y contribuyeron entre 5 a 43 Mg ha^{-1} de biomasa. Este rango está probablemente asociado a diferentes patrones de crecimiento encontrados en palmas arborescentes de estas parcelas. A nivel de este bosque, el aumento de biomasa relacionado con la estimación de la biomasa de palmas fue localmente pequeño (0,9 – 1,8%).

En su estudio, Letcher y Chazdon (2009) reportaron que bosques secundarios, mayores a 30 años de edad, acumularon significativamente más biomasa en pie que bosques tropicales primarios al noreste de Costa Rica. Sin embargo, su estudio obtiene los resultados de una cronosecuencia que asume que sitios de diferente edad representan tendencias predecibles a lo largo del tiempo. Lo reportado en nuestra investigación es el resultado del promedio de varios monitoreos longitudinales sobre las mismas parcelas de bosques secundarios. Feldepaush *et ál.* (2007) encontraron que la acumulación de biomasa de bosques secundarios de la Amazonía que monitorearon por 4 años no era predecible cuando se extrapolaba en una cronosecuencia. Adicionalmente se encontró que la composición de especies de un sitio fue menos dinámica que lo predicho por una cronosecuencia (Letcher y Chazdon 2009).

El bosque secundario con mayor acumulación de biomasa en pie registró, en promedio, $330,5 \text{ Mg ha}^{-1}$. Este bosque tiene 43 años y la acumulación de su biomasa se compararía con la reportada por Letcher y Chazdon (2009), que encontraron mayor biomasa en bosques de edad intermedia, que en bosques primarios. Esta acumulación rápida de biomasa podría deberse a que muchas especies se reclutan de debajo del dosel más que de claros. Más tarde, en el proceso de maduración del bosque, la denso-dependencia regulará los niveles de biomasa en pie. Por otro lado, en nuestra investigación, bosques secundarios con edades intermedias presentaron diferentes rangos de biomasa en pie, aunque, en promedio, son los que menor biomasa en pie acumularon en el periodo 2000 – 2015. Esto podría estar ligado a la historia del uso de la tierra, la cantidad de bosque remanente en el paisaje, las altas tasas de crecimiento en el trópico húmedo en comparación con la de bosques secos tropicales (considerando las parcelas establecidas en la región del Pacífico Norte de Costa Rica), la composición de las especies, entre otros (Letcher y Chazdon 2009, Norden *et ál.* 2015, Jakovac *et ál.* 2015, Poorter *et ál.* 2016, Lennox *et ál.* 2018), información que no fue considerada en esta investigación.

Los bosques tropicales han tenido un rol fundamental en los cambios de las concentraciones de carbono atmosférico de la era industrial. Estos actúan como un sumidero de carbono que varía de año en año y puede revertirse para convertirse en una fuente en años calurosos. Diversos estudios de

seguimiento a parcelas en campo muestran grandes variaciones en el secuestro de C y su almacenamiento, que podrían estar relacionadas con el grado de perturbaciones previas (Poorter *et ál.* 2016, Mitchard 2018). La estimación de los flujos de carbono se deriva de modelos cuyos resultados dependen en parte, de estimaciones de la biomasa en bosques. La cantidad de biomasa de un bosque determina la cantidad potencial de carbono (1 Mg de biomasa = 0,5 Mg C) (Brown y Lugo 1992) que ha sido secuestrada y almacenada de la atmósfera. En este contexto, en el periodo 2000 – 2015 los bosques primarios de esta investigación habrían almacenado en promedio 133,7 Mg C, los bosques de producción 174,2 Mg C y los bosques secundarios 93,15 Mg C.

4.5.2. Biomasa en pie y factores ambientales y espaciales

La biomasa en pie y la productividad de biomasa dependen de condiciones ambientales en términos de disponibilidad de recursos (agua, nutrientes y luz) y de atributos forestales, en términos de calidad y cantidad de vegetación (Lohbeck *et ál.* 2015, Poorter *et ál.* 2017). Numerosos estudios han asociado el clima y el suelo con la biomasa en pie a escalas locales y regionales, sugiriendo un potencial rol en las escalas globales (Malhi *et ál.* 2006, Slik *et ál.* 2013). El presente estudio mostró que el efecto de la fertilidad del suelo, fue el factor más relevante para explicar la variabilidad de la biomasa en pie y su productividad en bosques con diferente grado de perturbación. Aunque nuestro estudio contempló cuatro regiones climáticas de Costa Rica, la temperatura y la precipitación no mostraron tener un efecto significativo en la variabilidad de la biomasa. Es probable que nuestro rango de precipitación y temperatura no contemple tanta variación como la considerada en el estudio de Poorter *et ál.* (2015).

En su estudio, Poorter *et ál.* 2015 encontraron que la variabilidad de la biomasa en pie de bosques tropicales primarios estuvo más fuertemente afectada por la precipitación que por la fertilidad del suelo. Además, los bosques mostraron mayor biomasa en pie en rangos entre 2000 y 3000 mm anuales de precipitación, en la que es más probable que los bosques estén dominados por árboles altos, de grandes diámetros y deciduos que contribuyen con grandes cantidades de biomasa. Poorter *et ál.* (2015) hacen notar que, al mismo nivel de precipitación, se presentó una gran variabilidad de la biomasa entre bosques. Esto podría indicar que la precipitación podría establecer un límite superior a los *stocks* de biomasa pero que hay otros factores como la topografía, suelos poco profundos o rocosos y la disponibilidad de nutrientes, que podrían restringir que la biomasa alcance su potencial máximo.

La variabilidad de la biomasa en pie estuvo explicada más fuertemente por la fertilidad del suelo que por las otras variables climáticas y espaciales. Este resultado es comparable al encontrado por Slik *et ál.* (2013) en cuyo estudio reportaron que, a una escala global, comparando los bosques neotropicales (Sudamérica) y paleotropicales (Asia y África), la fertilidad del suelo fue la variable más importante ya que estuvo positivamente correlacionada con la densidad de árboles grandes y la biomasa en pie. Este estudio reporta que la precipitación estuvo positivamente correlacionada con la biomasa en pie de los bosques paleotropicales pero no así con los bosques neotropicales de Sudamérica. La temperatura estuvo correlacionada negativamente con los bosques de África, pero no mostró efecto en bosques de Sudamérica y Asia, tendencia observada en nuestra investigación.

La relación entre el suelo y la biomasa en pie y su productividad muestran, por lo general, resultados mezclados y conflictivos. Esto muchas veces se debe a que diversos estudios utilizan metodologías ligeramente diferentes de muestreo (por ejemplo, profundidad e intensidad del

muestreo), que incluirá diferentes nutrientes y difiere en si esta muestra representa la cantidad disponible o la cantidad total de estos nutrientes. Los resultados obtenidos por Poorter *et ál.* (2015) también podrían deberse en parte, a las restricciones en la metodología, ya que no utilizaron datos del suelo a nivel del sitio para cada parcela sino una Base Global Armonizada de Suelos (FAO, 2012) para inferir la fertilidad. Adicionalmente solo consideraron la capacidad de intercambio catiónico (CEC) y no otros nutrientes.

Por otro lado, el estudio de Ledo *et ál.* (2016) reportó que, a nivel continental, la distribución espacial de la biomasa responde al clima y a la fertilidad del suelo y a escalas más finas a suelos ricos en nutrientes. Este patrón es compatible con investigaciones que sugieren que la disponibilidad de nutrientes podría limitar la acumulación de biomasa en bosques tropicales (Wright 2013, Ledo *et ál.* 2016). Ledo *et ál.* (2016) también reportan mayor acumulación de biomasa en vegetación que crece en suelos menos ácidos, una de las variables más asociada con la variabilidad de la biomasa en pie de nuestro estudio. En conclusión, parece haber un patrón general de aumento de biomasa en pie en suelos fértiles en bosques tropicales (Slik *et ál.* 2013).

La relación entre la variabilidad de la biomasa y la distribución espacial de las parcelas podría estar influenciada por el patrón geográfico. En este sentido, la relación entre la biomasa y la productividad de biomasa podría variar con la escala espacial. Chisholm *et ál.* (2013) reportaron que la riqueza de especies y la biomasa en pie estaban positivamente relacionadas entre sitios de bosque a escalas espaciales pequeñas (Chisholm *et ál.* 2013). Por lo tanto, bosques cercanos compartirían la variabilidad local de las condiciones ambientales, mostrando una estructura y composición similar. Cabe mencionar que no se ha encontrado información en otras investigaciones, que incluya la variable espacial como una posible explicación de la variabilidad de la biomasa.

El porcentaje no explicado por las variables climáticas, espaciales y de suelo (60%) de nuestra investigación, podría relacionarse con efectos indirectos de impulsores subyacentes como los atributos estructurales de los bosques: el diámetro de los árboles, la densidad de árboles y el área específica foliar. Estos atributos podrían variar entre comunidades (debido a perturbaciones) y a través de comunidades (debido a gradientes ambientales) (Poorter *et ál.* 2015). Por ejemplo, el estudio de Finegan *et ál.* (2015) reportó que, en bosques tropicales primarios, la biomasa estaba positivamente correlacionada con la biomasa de especies conservativas que son altas cuando son adultas. Adicionalmente, la relación entre la riqueza de especies y la biomasa en pie podría variar a lo largo de gradientes ambientales. La riqueza de especies podría asociarse también con un efecto de selección donde especies altamente productivas o de gran tamaño que almacenan mucha biomasa, están incluidas en el bosque (Poorter *et ál.* 2015).

4.5.3. Productividad bruta y neta de biomasa

Los cambios netos en la biomasa en pie de los bosques son el resultado de tres procesos dinámicos: la ganancia de biomasa de árboles reclutas, el crecimiento de la biomasa de árboles sobrevivientes y la pérdida de biomasa por los árboles muertos (Rozendaal y Chazdon 2015; Prado-Junior *et ál.* 2016). En este contexto, la intensidad de las perturbaciones en los bosques tropicales tendrá un impacto clave en la productividad neta y bruta de biomasa de estos. Los resultados de nuestra investigación mostraron que los bosques primarios y los bosques secundarios de producción no mostraron diferencia significativa en cuanto a su productividad neta, pero si se evidenció que esta es

mayor a la productividad de bosques secundarios. Por otro lado, nuestros resultados evidencian mayor productividad de biomasa bruta en bosques secundarios y menor en bosques primarios.

En teoría, los bosques primarios se encuentran en equilibrio en términos de flujos de carbono ya que el crecimiento de la biomasa es balanceado por recambio y la biomasa muerta por la respiración heterotrófica (Pugh *et ál.* 2019). Sin embargo, perturbaciones antropogénicas externas como el efecto de la fertilización por concentraciones elevadas de CO₂ atmosférico en la fotosíntesis, podría estimular el crecimiento de la biomasa (Pugh *et ál.* 2019, Funk *et ál.* 2019). Adicionalmente, se ha evidenciado que bosques de producción sujetos a aprovechamiento de impacto reducido reportan menores pérdidas de biomasa y una recuperación post aprovechamiento más rápida (Putz *et ál.* 2008, Rutishauser *et ál.* 2015, Sasaki *et ál.* 2016, Cerullo y Edwards 2019). Esto podría explicar que, en nuestro estudio, la productividad neta de ambos bosques no muestre diferencias significativas, aunque se observe que la productividad de bosques de producción (5,59 Mg ha⁻¹año⁻¹) es mayor a la de bosques primarios (4,01 Mg ha⁻¹año⁻¹) y esto se relacione con el crecimiento en árboles reclutas (Poorter *et ál.* 2017).

La generación de claros relacionada con el aprovechamiento crea aperturas en el dosel del bosque que expone a árboles del sotobosque a mayor intensidad y duración de luz solar. En su estudio Herault *et ál.* (2010) reportaron que, a nivel de comunidad, algunas especies en proximidades a claros de aprovechamiento incrementan su tamaño, aunque existe mucha variabilidad en esta respuesta. De todas formas, se espera que el aumento de la entrada de luz al sotobosque genere un impulso de crecimiento en los árboles (dado que la luz es probablemente el factor más limitante que afecta el crecimiento en bosques tropicales) (Herault *et ál.* 2010) y esto a su vez aumente la productividad neta.

Los patrones de recuperación de la biomasa durante la sucesión secundaria de bosques secundarios no parecen ser consistentes y podrían variar a lo largo de una escala geográfica, climática, en un gradiente de fertilidad de suelos e intensidades de uso previo. En general, los bosques secundarios tienen tasas rápidas de secuestro y almacenamiento de carbono que muestran una relación de saturación con la edad del bosque (Poorter *et ál.* 2016). La biomasa en pie aumenta con la edad del bosque durante la sucesión, mientras que la productividad neta disminuye (Rozendaal y Chazdon 2015). Bosques secundarios de edad media (40 – 100 años), podrían contener gran abundancia de árboles viejos de especies pioneras, que estarían en un periodo de mortalidad. Esto podría asociarse a los resultados de los bosques secundarios de esta investigación cuya edad está en un rango entre 28 y 50 años, y que estarían en un estado donde la alta productividad bruta se relacionaría con el incremento del diámetro de los árboles (que disminuye con la edad de los bosques) mientras que la productividad neta disminuye por el aumento de la mortalidad.

4.5.1. Productividad de biomasa y factores ambientales y espaciales

Globalmente, la biomasa en pie y la productividad de biomasa incrementan con la temperatura y la precipitación. En los trópicos, la productividad de biomasa es mucho mayor en climas húmedos (1000 - 2500 mm/año) que en climas secos (<1000 mm /año) y climas muy húmedos (>2500 mm/año) donde la influencia de la precipitación parece saturar las tasas de productividad que son iguales o menores que en climas húmedos (Anderson-Teixeira *et ál.* 2013). Adicionalmente, los procesos dinámicos de la biomasa están conformados por diferentes impulsores que actúan de forma simultánea, como la cantidad de vegetación (biomasa inicial) y la calidad de la vegetación (riqueza

de especies y sus rasgos funcionales). Además, como se mencionó antes, la dinámica de la biomasa también dependería de condiciones ambientales en términos de disponibilidad de recursos (luz, agua y nutrientes) y de atributos (Lohbeck *et ál.* 2015, Poorter *et ál.* 2017).

Los resultados de nuestro estudio sugieren que la fertilidad del suelo es el factor que más explicaría la variabilidad de la productividad de biomasa bruta y neta de los diferentes tipos de bosque. Contrario a este resultado, el estudio de Poorter *et ál.* (2017) en parcelas distribuidas en el neotrópico desde México a Brasil, encontró más relación entre la productividad de biomasa y los atributos forestales que con las condiciones ambientales. Además, la fertilidad del suelo no tuvo un efecto significativo directo en la productividad de biomasa. Adicionalmente, la disponibilidad de agua (precipitación) estuvo relacionada con el crecimiento de la biomasa y la perturbación incrementó el crecimiento de la biomasa y el reclutamiento.

Los resultados de Poorter *et ál.* (2017) podrían relacionarse con la obtención de los datos de fertilidad de suelo, ya que para el 63% de las parcelas, estos fueron obtenidos de la Base de Datos Mundial Armonizada de Suelos (FAO, 2012). Además, solo consideraron las bases intercambiables (la suma de bases catiónicas Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} y Na^{+}) como rasgos de fertilidad del suelo y no así otros nutrientes. Nuestra investigación consideró la base de datos del Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la Universidad de Costa Rica que desarrollo un mapa digital de suelos a partir de más de 1500 perfiles de suelo (CIA, 2014). Por lo tanto, las características de fertilidad de suelo de esta investigación serían más precisas a un nivel local ya que se consideró todos los parámetros de fertilidad del suelo (pH del agua, acidez, Ca, Mg, K, capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE), Zn, P, Cu, Fe, Mn, porcentaje de materia orgánica (%MO), C orgánico (Corg) y el porcentaje de arena, limo y arcilla).

Entre las variables de fertilidad del suelo, el K el P y el Zn fueron las variables más asociadas con la productividad bruta de biomasa y el Fe, K, Mg y pH fueron las más relacionadas con la productividad neta de la biomasa. Estudios han reportado que las concentraciones de K y P en el suelo tienen un rol fundamental en la regulación de la productividad del bosque (Wright *et ál.* 2011, Ledo *et ál.* 2016, van der Sande *et ál.* 2018). Ledo *et ál.* (2016) reportaron que áreas con mayores valores de concentración de K soportaron mayor biomasa y que mayores concentraciones de P incrementaron la producción de hojarasca fina y las tasas de fotosíntesis, ambos contribuirían a una variación de la biomasa a nivel de ecosistema. En su estudio van de Sande (2018) reportan que el P es el elemento más limitado en bosques tropicales, lo que podría indicar que además de otros factores ambientales, los bosques primarios, y en menor grado los bosques de producción y los bosques secundarios tienen suelos pobres en P.

Por otro lado, los resultados de Poorter *et ál.* (2017) contradicen lo reportado por estudios que indican que la biomasa a una escala continental, responde a la variación en el clima y en la fertilidad del suelo (Quesada *et ál.* 2012, Lewis *et ál.* 2013). Adicionalmente, los estudios de Porter *et ál.* (2015, 2017) reportan la ausencia de efecto del suelo en grandes escalas, mientras que Ledo *et ál.* 2016, reporta que suelos ricos en nutrientes mejoran la acumulación de biomasa a escalas más finas que podría extenderse a escalas continentales. Por lo tanto, la disponibilidad de nutrientes podría limitar la acumulación de la biomasa en bosques tropicales.

Entre los factores que pueden influir en el almacenamiento y acumulación de biomasa se encuentra la fragmentación de bosques y el consecuente efecto de borde. Este puede variar

ampliamente y afectar la integridad del ecosistema (Schedlbauer *et ál.* 2007). Adicionalmente, los efectos de borde pueden variar en relación con el tiempo que transcurre desde la fragmentación. Una respuesta común a bordes recientemente creados es el aumento de la mortalidad de árboles que, por la apertura del dosel, promueve el crecimiento de plántulas y árboles jóvenes, que después de 17 años, pueden representar más de un cuarto de todos los árboles. Sin embargo, se ha reportado que esta etapa es de corta duración y en bosques, después de más de 20 años de la creación del borde, existe una severa pérdida de biomasa (Laurance *et ál.* 2006, Schedlbauer *et ál.* 2007). Estas pérdidas de biomasa pueden ser mayores dentro de los primeros 100 - 300 metros de los bordes del fragmento, donde la mortalidad aumenta por cambios microclimáticos, turbulencias de viento elevadas, desecación y hasta fuego (Laurance *et ál.* 1997, Brinck *et ál.* 2017), que constituyen una fuente de carbono y exacerban el calentamiento global.

El porcentaje no explicado de la variabilidad de la biomasa entre diferentes tipos de bosque podría estar asociado a la relación entre la riqueza de especies y la productividad de biomasa. La riqueza de especies en bosques tropicales de tierras bajas tiende a aumentar con la precipitación y una menor estacionalidad; la densidad de árboles grandes, la biomasa en pie y su productividad incrementan con la disponibilidad de recursos (precipitación anual) y disminuyen con la temperatura (Poorter *et ál.* 2015). Se ha reportado que la riqueza de especies tiene una relación significativa con la productividad de biomasa bruta pero no con la biomasa neta. Por lo tanto, la diversidad mejora la productividad de biomasa bruta en los bosques, conlleva a una mayor dinámica de la biomasa y por consiguiente a una pérdida alta de biomasa atribuible a la mortalidad (Poorter *et ál.* 2017). Aunque la diversidad no fue considerada en la presente investigación es evidente que es un factor clave que podría explicar la variabilidad en la productividad de biomasa en los diferentes bosques y debería ser considerada en futuras investigaciones.

Por otro lado, variaciones en la productividad de un ecosistema podrían estar dadas por la presencia o ausencia de especies altamente productivas y no por la diversidad de especies. Esto probablemente porque el rango en la diversidad es pequeño a una escala local. Por lo tanto, un efecto positivo de la diversidad de especies podría estar presente a grandes escalas (regionales o continentales) donde la variación en la riqueza de especies es mayor (Poorter *et ál.* 2015, 2017, van der Sande *et ál.* 2018).

4.5.2. Aspectos metodológicos

4.5.2.1. Modelo alométrico para la estimación de biomasa

La estimación de la biomasa en pie de bosques tropicales es una variable crucial que permite a ecólogos, forestales y tomadores de decisiones, evaluar las reservas de carbono de estos ecosistemas y, por consiguiente, su capacidad de mitigación del cambio climático. Sin embargo, se debe considerar la incertidumbre existente asociada a la estimación de la biomasa que Chave *et ál.* (2004) cuantifican en cuatro tipos: el error asociado a la medida, el error asociado al modelo de ecuación alométrica escogida, la incertidumbre asociada al tamaño de las parcelas y el error asociado a la representatividad de estas parcelas de un paisaje (Chave *et ál.* 2004). En su estudio, Chave *et ál.* (2004) identifican la elección del modelo alométrico como la principal fuente de error.

Para la estimación de la biomasa en pie se consideró el modelo alométrico de Chave *et ál.* (2014) que se basa en una compilación regional de datos de densidad de madera de árboles directamente cosechados que abarcan un amplio rango de condiciones climáticas y tipos de vegetación. Incluir la

densidad de madera mejora la calidad del modelo ya que es un importante predictor de la biomasa especialmente cuando se considera un amplio rango de tipos de vegetación (Baker *et ál.* 2004, Chave *et ál.* 2004, Chave *et ál.* 2014). Lastimosamente, la altura fue una variable que no estaba disponible en ninguna de las bases de datos recopiladas. Por lo general, esta variable es ignorada en inventarios forestales porque su medición se dificulta en bosques de dosel cerrado (Hunter *et ál.* 2013, Chave *et ál.* 2014). Sin embargo, diversos estudios (Kempes *et ál.* 2011, Mugasha *et ál.* 2013, Hunter *et ál.* 2013, Chave *et ál.* 2014) sugieren que la relación alométrica diámetro – altura depende de factores fisiológicos y ambientales considerados en la ecuación alométrica escogida en esta investigación: déficit climático de agua y la estacionalidad de la temperatura y la precipitación.

Adicionalmente, se debe considerar que los modelos alométricos de regresión no deberían ser utilizados fuera del rango de su validez y que se deberían construir ecuaciones alométricas locales para la mayoría de sitios y especies; sin embargo, según Chave *et ál.* 2014, cuando se contempla la variación en la alometría de diámetro – altura, los modelos pantropicales son consistentes entre diversos sitios.

Las estimaciones precisas de biomasa son importantes para la mitigación del cambio climático (Duncanson *et ál.* 2019), además de que son herramientas que permiten evaluar la estructura y condición forestal y pueden ayudar a identificar manejos sostenibles de los bosques (Mugasha *et ál.* 2013).

4.5.2.2. Bases de datos

Los resultados de la presente investigación fueron obtenidos a partir de data derivada de monitoreos longitudinales en todas sus parcelas. Varios estudios reportan resultados obtenidos a partir de cronosecuencias que proveen una metodología rápida y costo-efectiva para evaluar los cambios de bosques en el tiempo. Sin embargo, al comparar predicciones derivadas de cronosecuencias con resultados de monitoreos longitudinales o de largo plazo, se encontró que algunas propiedades de bosques pueden ser predecibles con cronosecuencias y otras no (Chazdon *et ál.* 2007, Letcher y Chazdon 2009).

La modelación estadística permitió encontrar diferencias significativas en la biomasa en pie y en la productividad de biomasa bruta y neta entre los tipos de bosque, ya que el número de parcelas varió considerablemente, siendo las de bosques secundarios las menos representativas. En este sentido, una cantidad similar de parcelas de monitoreo por tipo de bosque permitirá evidenciar las tendencias de la productividad de biomasa de una manera más equitativa.

4.5.3. Mitigación del Cambio Climático

La sensibilidad del carbono de los bosques tropicales relacionada con el clima es una incertidumbre clave en la predicción del cambio climático global. Aunque se sabe que sequías y el aumento de temperatura a corto plazo, afectan los bosques, existe incertidumbre en si estos efectos se traducirán en respuestas a largo plazo (Sullivan *et ál.* 2020). Además de los efectos del cambio del clima sobre los bosques tropicales, estos se ven continuamente amenazados por la deforestación y la degradación que contribuyen un estimado entre 8 y 15% de las emisiones anuales globales de carbono antropogénico, lo cual exacerba el cambio climático (Chazdon *et ál.* 2016). En este contexto, surgen el manejo sostenible de los bosques tropicales y la regeneración natural de bosques

secundarios como mecanismos de respuesta a los esfuerzos globales de mitigación de las emisiones de carbono.

Esta investigación mostró que los bosques de producción (manejados de forma sostenible) acumularon mayor biomasa que bosques primarios en un periodo de 15 años. Este potencial de secuestro y almacenamiento de carbono de los bosques de producción revela la resiliencia de estos bosques a perturbaciones discretas. Éstas, pueden empujar a estos ecosistemas de un "estado estable" a un "estado de inestabilidad" que, sin mayores perturbaciones, se desplazará de vuelta a su estado inicial. Este desplazamiento dependerá del tipo, escala, intensidad y duración de la perturbación; si esta es grande, frecuente o nueva, el regreso del ecosistema a su estado original podría ser improbable (Ghazoul *et ál.* 2015). Por lo tanto, dependiendo del manejo, estos bosques pueden funcionar como fuentes o sumideros de carbono dependiendo del tipo de manejo al que sean sometidos (Piponiot *et ál.* 2016a). Según los resultados, en Costa Rica los bosques de producción estarían actuando como sumideros por la baja intensidad de aprovechamiento.

Estimaciones independientes basadas en concentraciones atmosféricas de CO₂ sugieren que los bosques primarios son un sumidero general de $1,04 \times 10^7$ Mg año⁻¹ de carbono (Baccini *et ál.* 2017) en su biomasa. En este contexto, es de esperar que grandes árboles "viejos" sean reservorios de grandes cantidades de carbono debido a sus altos volúmenes de madera, ya que conforman el dosel de los bosques donde la mayor ganancia de carbono fotosintético es concentrada (Poorter *et ál.* 2015). En su estudio, Slik *et ál.* 2013 reportaron que la variación de la biomasa encontrada entre el neotrópico y el paleotrópico está estrechamente relacionada con la densidad de árboles grandes; el impacto de los árboles grandes sobre la biomasa se da porque, en promedio, almacenan 25,1, 39,1 y 44,5 % de la biomasa en Sudamérica, en el sudeste asiático y en África, pero representan solo el 1,5, 2,4 y 3,8 % de tallos con DAP > 10 cm en estas tres regiones. Por lo tanto, cualquier impacto en estos árboles grandes, que afecte su abundancia y persistencia, es probable que impacte en la biomasa del bosque (Slik *et ál.* 2013). En este sentido, sequías prolongadas que podrían aumentar desproporcionalmente la mortalidad de árboles grandes, y el aumento de temperaturas mínimas más altas, que se asocian con el crecimiento más lento de los árboles probablemente asociado al incremento en la respiración, podrían impactar directamente en la reducción de los stocks del carbono forestal (Slik *et ál.* 2013, Sullivan *et ál.* 2020). Por lo que, la conservación de los bosques primarios no deja de ser clave en la mitigación del cambio climático.

Adicionalmente, diversos estudios han reportado que los bosques secundarios se han convertido en una característica prominente de paisajes tropicales y ahora representan una mayoría de la cobertura forestal en muchas regiones (Chazdon 2003, Poorter *et ál.* 2016, Lennox *et ál.* 2018, Rozendaal *et ál.* 2019). Se ha reportado que bosques secundarios, después de 20 años de sucesión, almacenaron en promedio 122 Mg ha⁻¹ de biomasa en pie, que corresponde a una acumulación de 3,05 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Poorter *et ál.* 2016). En general, estos bosques tienen tasas rápidas de secuestro de carbono y potenciales consecuencias para la mitigación del cambio climático.

4.6. Conclusiones

Combinando el análisis de todas las parcelas según los tipos de bosques, aquellos con perturbación media, es decir, los bosques primarios de producción, en promedio, fueron los que acumularon más biomasa en pie en el periodo 2000 – 2015 y los bosques que acumularon menor biomasa fueron los secundarios. La productividad neta fue menor en bosques producto de

perturbaciones intensas, es decir, los bosques secundarios. Los resultados de nuestra investigación contradicen nuestra hipótesis, ya que perturbaciones más intensas mostraron acumulación de menor biomasa en pie y la productividad neta fue mayor en bosques con perturbaciones discretas.

La fertilidad del suelo fue el factor que más explicó la variabilidad de la biomasa y las variables climáticas mostraron tener un efecto nulo.

Los bosques secundarios son elementos de manejo que deben ser considerados para monitoreos más continuos por la red OEFO y que son clave para la conservación de bosques en Costa Rica.

Aunque no encontramos un efecto del clima en la variabilidad de la biomasa en pie y su productividad, no se puede negar el efecto que tiene la disponibilidad de agua en el crecimiento de la vegetación que resulta en la acumulación de mayor biomasa en pie en el tiempo. Es probable que un estudio a escala regional o continental evidencie el efecto del clima en patrones de variabilidad de la biomasa.

Es recomendable incluir la diversidad de especies en esta clase de investigaciones, ya que los rasgos funcionales juegan un papel importante al aumentar las reservas de carbono y la productividad de los bosques, llevando a una mayor dinámica de biomasa.

Si bien es conocido que los bosques tropicales son los biomas forestales más ricos en carbono y más productivos, la constante amenaza bajo la que se encuentran hace necesario encontrar mecanismos que ayuden a su manejo sostenible y conservación. El potencial productivo y de conservación de los bosques de producción y la capacidad de secuestro y almacenamiento de carbono de los bosques secundarios hace a ambos, importantes ecosistemas que determinarán como los bosques tropicales responderán a la mitigación del cambio climático.

Conocer sobre el potencial de mitigación de estos bosques ayudará a prevenir perturbaciones intensas como el aprovechamiento convencional (en caso de bosques de producción) y el cambio de uso de suelo (en caso de bosques secundarios) que puedan comprometer la resiliencia de estos bosques en la recuperación de su composición, estructura, funcionalidad y en los servicios que brindan a la gente.

4.7. Referencias bibliográficas

Anderson-Teixeira, KJ; Miller, AD; Mohan, JE; Hudiburg, TW; Duval, BD; DeLucia, EH. 2013. Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. *Global Change Biology* 19(7):2001-2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12194>.

Arroyo-Rodríguez, V; Melo, FPL; Martínez-ramos, M; Bongers, F; Chazdon, RL; Meave, JA; Norden, N; Santos, B; Leal, I; Tabarelli, M. 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes : New insights from forest succession , forest fragmentation and landscape ecology research *Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes : new insights from fore.* (July 2016). DOI: <https://doi.org/10.1111/bry.12231>.

Baccini, A; Walker, W; Carvalho, L; Farina, M; Houghton, RA. 2017. Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science* 358 (6360):230-234.

Baker, TR; Phillips, OL; Malhi, Y; Almeida, S; Arroyo, L; Di Fiore, A; Erwin, T; Killeen, TJ; Laurance, SG; Laurance, WF; Lewis, SL; Lloyd, J; Monteagudo, A; Neill, DA; Patino, S; Pitman, NCA; Silva, JNM; Martínez, RV. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10(5):545-562. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x>.

Bala, G; Caldeira, K; Wickett, TJ; Lobell, DB; Delire, C; Mirin, A. 2007. Combined climate and carbon-cycle effects of large-scale deforestation. *PNAS* 104(16):6550-6555.

Ballantyne, A; Smith, W; Anderegg, W; Kauppi, P; Sarmiento, J; Tans, P; Shevliakova, E; Pan, Y; Poulter, B; Anav, A; Friedlingstein, P; Houghton, R; Running, S. 2017. Accelerating net terrestrial carbon uptake during the warming hiatus due to reduced respiration. *Nature Climate Change* 7(2):148-152. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate3204>.

Blanchet, FG; Legendre, P; Borcard, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89(9):2623-2632.

Bonan, GB. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320(5882):1444-1449. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1155121>.

Borcard, D; Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153(1-2):51-68. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00501-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00501-4).

Brando, PM; Silvério, D; Maracahipes-Santos, L; Oliveira-Santos, C; Levick, SR; Coe, MT; Migliavacca, M; Balch, JK; Macedo, MN; Nepstad, DC; Maracahipes, L; Davidson, E; Asner, G; Kolle, O; Trumbore, S. 2019. Prolonged tropical forest degradation due to compounding disturbances: Implications for CO₂ and H₂O fluxes. *Global Change Biology* (June). DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14659>.

Brinck, K; Fischer, R; Lehmann, S; Paula, MD De. 2017. High resolution analysis of tropical forest fragmentation and its impact on the global carbon cycle. *Nature Communications* 8:14855. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms14855>.

Brown, S; Lugo, AE. 1992. Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. *Interciencia* 17(1):818.

Cerullo, GR; Edwards, DP. 2019. Actively restoring resilience in selectively logged tropical forests. *Journal of Applied Ecology* 56(1):107-118. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13262>.

Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Hernandez, A; Lao, S; Perez, R. 2004. Error propagation and sealing for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359(1443):409-420. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425>.

Chave, J; Muller-landau, HC; Baker, TR; Easdale, TA; Webb, CO. 2009. Regional and Phylogenetic Variation of Wood Density across 2456 Neotropical Tree Species Published by: Ecological Society of America REGIONAL AND PHYLOGENETIC VARIATION OF WOOD DENSITY ACROSS 2456 NEOTROPICAL TREE SPECIES. *America* 16(6):2356-2367.

Chave, J; Réjou-Méchain, M; Búrquez, A; Chidumayo, E; Colgan, MS; Delitti, WBC; Duque, A; Eid, T; Fearnside, PM; Goodman, RC; Henry, M; Martínez-Yrizar, A; Mugasha, WA; Muller-Landau, HC; Mencuccini, M; Nelson, BW; Ngomanda, A; Nogueira, EM; Ortiz-Malavassi, E; Péllissier, R; Ploton, P; Ryan, CM; Saldarriaga, JG; Vieilledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20(10):3177-3190. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.

Chazdon, RL; Brenes, AR; Alvarado, BV. 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. *Ecology* 86(7):1808-1815. DOI: <https://doi.org/10.1890/04-0572>.

Chazdon, RL; Broadbent, EN; Rozendaal, DMA; Bongers, F; Zambrano, AMA; Aide, TM; Balvanera, P; Becknell, JM; Boukili, V; Brancalion, PHS; Craven, D; Almeida-Cortez, JS; Cabral, GAL; De Jong, B; Denslow, JS; Dent, DH; DeWalt, SJ; Dupuy, JM; Durán, SM; Espírito-Santo, MM; Fandino, MC; César, RG; Hall, JS; Hernández-Stefanoni, JL; Jakovac, CC; Junqueira, AB; Kennard, D; Letcher, SG; Lohbeck, M; Martínez-Ramos, M; Massoca, P; Meave, JA; Mesquita, R; Mora, F; Muñoz, R; Muscarella, R; Nunes, YRF; Ochoa-Gaona, S; Orihuela-Belmonte, E; Peña-Claros, M; Pérez-García, EA; Piotto, D; Powers, JS; Rodríguez-Velazquez, J; Romero-Pérez, IE; Ruíz, J; Saldarriaga, JG; Sanchez-Azofeifa, A; Schwartz, NB; Steininger, MK; Swenson, NG; Uriarte, M; Van Breugel, M; Van Der Wal, H; Veloso, MDM; Vester, H; Vieira, ICG; Bentos, TV; Williamson, GB; Poorter, L. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2(5). DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>.

Chazdon, RL; Letcher, SG; Van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362(1478):273-289. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>.

Chisholm, RA; Muller-Landau, HC; Abdul Rahman, K; Bebbler, DP; Bin, Y; Bohlman, SA; Bourg, NA; Brinks, J; Bunyavejchewin, S; Butt, N; Cao, H; Cao, M; Cárdenas, D; Chang, LW; Chiang, JM; Chuyong, G; Condit, R; Dattaraja, HS; Davies, S; Duque, A; Fletcher, C; Gunatilleke, N; Gunatilleke, S; Hao, Z; Harrison, RD; Howe, R; Hsieh, CF; Hubbell, SP; Itoh, A; Kenfack, D; Kiratiprayoon, S; Larson, AJ; Lian, J; Lin, D; Liu, H; Lutz, JA; Ma, K; Malhi, Y; McMahon, S; Mcshea, W; Meegaskumbura, M; Mohd. Razman, S; Morecroft, MD; Nytech, CJ; Oliveira, A; Parker, GG; Pulla, S; PUNCHI-Manage, R; Romero-Saltos, H; Sang, W; Schurman, J; Su, SH; Sukumar, R; Sun, IF; Suresh, HS; Tan, S; Thomas, D; Thomas, S; Thompson, J; Valencia, R; Wolf, A; Yap, S; Ye, W; Yuan, Z; Zimmerman, JK. 2013. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology* 101(5):1214-1224. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12132>.

Clark, DA. 2004. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359(1443):477-491. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1426>.

Clark, DA; Piper, SC; Keeling, CD; Clark, DB. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(10):5852-5857. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0935903100>.

Delgado, LD; Serrano, JJ; Vilchez, S; Morales, JP (eds.). 2018. Manual para el monitoreo ecológico y productivo de bosques secundarios latifoliados de Mesoamérica. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 49 p. (Serie técnica. Manual técnico no. 143).

Díaz, S; Pascual, U; Stenseke, M; Martín-López, B; Watson, RT; Molnár, Z; Hill, R; Chan, KMA; Baste, IA; Brauman, KA; Polasky, S; van Oudenhoven, APE; Bukvareva, E; Lavorel, S; Church, A; Schröter, M; Davies, K; Demissew, S; Shirayama, Y; Leadley, PW; Lonsdale, M; Guerra, CA; Lindley, S; Hewitt, CL; Keune, H; Larigauderie, A; Erpul, G; Failler, P; Aumeeruddy-Thomas, Y; van der Plaats, F. 2018. Assessing nature's contributions to people. *Science* 359(6373):270-272. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>.

Di Rienzo, MJ; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2012. InfoStat version 2012. Grupo InfoStat, FCA. Cordoba, AR, Universidad Nacional de Córdoba.

Dray, S; Legendre, P; Peres-Neto, PR. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196(3-4):483-493. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015>.

Duncanson, L; Armston, J; Disney, M; Avitabile, V; Barbier, N; Calders, K; Carter, S; Chave, J; Herold, M; Crowther, TW; Falkowski, N; Kellner, JR; Labrière, N; Lucas, R; MacBean, N; McRoberts, RE; Meyer, V; Naesset, E; Nickeson, JE; Paul, KI; Phillips, OL; Réjou-Méchain, M; Roman, M; Roxburgh, S; Saatchi, S; Schepaschenko, D; Scipal, K; Siqueira, PR; Whitehurst, A; Williams, M. 2019. The Importance of Consistent Global Forest Aboveground Biomass Product Validation (en línea). *Surveys in Geophysics* (0123456789). DOI: <https://doi.org/10.1007/s10712-019-09538-8>.

Fang, J; Chen, A; Peng, C; Zhao, S. 2001. Changes in Forest Biomass Carbon Storage in China Between 1949 and 1998. *292(June):2320-2323*.

FAO (Food and Agriculture Organization of United Nations). 2016. Global forest resources assessment 2015. Segunda edición. Consultado 20 feb. 2020. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i4793e.pdf>

FAO (Food and Agriculture Organization of United Nations). 2012. State of the world's forests. Consultado 15 ener. 2020. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i3010e.pdf>.

Finegan, B; Nasi, R. 2004. The biodiversity and conservation potential of swidden agricultural landscapes. In *Schroth, G; da Fonseca, GAB; Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, HL; Isaac, AN (eds.)*. Washington, Island Press. p. 153-197.

Finegan, B; Peña-Claros, M; de Oliveira, A; Ascarrunz, N; Bret-Harte, MS; Carreño-Rocabado, G; Casanoves, F; Díaz, S; Eguiguren Velepucha, P; Fernandez, 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. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12346>.

Funk, JM; Aguilar-Amuchastegui, N; Baldwin-Cantello, W; Busch, J; Chuvashov, E; Evans, T; Griffin, B; Harris, N; Ferreira, MN; Petersen, K; Phillips, O; Soares, MG; van der Hoff, RJA. 2019. Securing the climate benefits of stable forests. *Climate Policy* 19(7):845-860. DOI: <https://doi.org/10.1080/14693062.2019.1598838>.

Ghazoul, J; Burivalova, Z; Garcia-Ulloa, J; King, LA. 2015. Conceptualizing Forest Degradation (en línea). *Trends in Ecology and Evolution* 30(10):622-632. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.001>.

Hérault, B; Ouallet, J; Blanc, L; Wagner, F; Baraloto, C; Ecologie, UMR. 2010. Growth responses of neotropical trees to logging gaps. :821-831. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01826.x>.

Hérault, B; Piponiot, C. 2018. Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest: Long-term lessons from the Paracou experiment, French Guiana. *Forest Ecosystems* 5(1):1-15. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0126-7>.

Houghton, RA; Byers, B; Nassikas, AA. 2015. A role for tropical forests in stabilizing atmospheric CO₂. *Nature Climate Change* 5(12):1022-1023. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate2869>.

Hunter, MO; Keller, M; Victoria, D; Morton, DC. 2013. Tree height and tropical forest biomass estimation. *Biogeosciences* 10(12):8385-8399. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-10-8385-2013>.

IPCC, 2007: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 pp.

Jia, G; Shevliakova, E; Artaxo, P; De Noblet-Ducoudré, N; Houghton, R; House, J; Kitajima, K; Lennard, C; Popp, A; Sirin, A; Sukumar, R; Verchot, L. (2019). Land-climate interactions in *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*. s.l., s.e.

John, R; Dalling, JW; Harms, KE; Yavitt, JB; Stallard, RF; Mirabello, M; Hubbell, SP; Valencia, R; Navarrete, H; Vallejo, M; Foster, RB. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS* 104(3):864-869. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0604666104>.

Karger, D; Conrad, O; Böhner, J; Kawohl, T; Kreft, H; Soria-Auza, RW; Zimmermann, NE; Linder, HP; Kessler, M. 2018. Data from : *Climatologies at high resolution for the earth ' s land surface areas*. Dryad, Dataset. DOI: <https://doi.org/10.5061/dryad.kd1d4>.

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*. *Scientific Data* 4:1-20. DOI: <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>.

Karsenty, A; Blanco, C; Dufour, T. (2003). Instruments related to the united nations framework convention on climate change and their potential for sustainable forest management in africa.

Rome, Italy, FAO. (Forest and Climate Change Working Paper 1).

Keenan, RJ; Reams, GA; Achard, F; Freitas, JV De; Grainger, A; Lindquist, E. 2015. Dynamics of global forest area : Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015 q (en línea). *Forest Ecology and Management* 352:9-20. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.014>.

Kempes, CP; West, GB; Crowell, K; Girvan, M. 2011. Predicting maximum tree heights and other traits from allometric scaling and resource limitations. *PLoS ONE* 6(6). DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020551>.

Laurance, WF; Laurance, SG; Ferreira, L V; Merona, JMR; Gascon, C; Lovejoy, TE. 1997. Biomass Collapse in Amazonian Forest Fragments. *Science* 278(5340):1117-1118. DOI: [10.1126/science.278.5340.1117](https://doi.org/10.1126/science.278.5340.1117)

Laurance, WF; Nascimento, HEM; Laurance, SG; Andrade, AC; Fearnside, PM; Ribeiro, JEL; Capretz, R. 2006. Rain Forest Fragmentation and the Proliferation of Successional Trees. *Ecology* 87(2):469-482. DOI: [10.1890/05-0064](https://doi.org/10.1890/05-0064)

Ledo, A; Illian, JB; Schnitzer, SA; Wright, SJ; Dalling, JW; Burslem, DFRP. 2016. Lianas and soil nutrients predict fine-scale distribution of above-ground biomass in a tropical moist forest. *Journal of Ecology* 104:1819-1828. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12635>.

Lennox, GD; Berenguer, E; Gardner, TA; Thomson, JR; Ferreira, J; Lees, AC; Nally, R Mac; Louzada, J; Pardini, R; Moura, NG; Ferraz, SFB; Oliveira, VHF; Mello, FZV De; Vieira, ICG. 2018. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. *Global Change Biology* 24(May):5680-5694. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14443>.

Letcher, SG; Chazdon, RL. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness and species composition in a chronosequence of secondary forests , northeastern Costa Rica. *Biotropica* 146(5):608-617. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.007>.

Lewis, SL; Edwards, DP; Galbraith, D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349(6259):827-832. DOI: [https://doi.org/doi: 10.1126/science.1259322](https://doi.org/10.1126/science.1259322).

Lewis, SL; Lloyd, J; Sitch, S; Mitchard, ETA; Laurance, WF. 2009. Changing Ecology of Tropical Forests : Evidence and Drivers. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173345>.

Lewis, SL; Sonké, B; Sunderland, T; Begne, SK; Lewis, SL; Sonke, B; Lopez-gonzalez, G; Heijden, GMF Van Der; Phillips, OL; Affum-baffoe, K; Baker, TR; Banin, L; Chezeaux, E; Clark, CJ; Collins, M; Djagbletey, G; Noe, M; Djuikouo, K; Droissart, V; Doucet, J; Cornielle, EN; Fauset, S; Feldpausch, TR; Foli, EG; Jeanmart, P; Jeffery, KJ; Kearsley, E; Leal, E; Lloyd, J; Lovett, JC; Makana, J; Malhi, Y; Marshall, AR; Ojo, L; Peh, KS; Pickavance, G; Poulsen, R; Reitsma, JM; Sheil, D; Simo, M; Steppe, K; Taedoumg, HE; Talbot, J; Taplin, JRD; Taylor, D; Thomas, C; Toirambe, B; Verbeeck, H; Vleminckx, J; Lee, J. 2013. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Phil Trans R Soc B* 368: 20120295.

Locatelli, B; Catterall, CP; Imbach, P; Kumar, C; Lasco, R; Marín-Spiotta, E; Mercer, B; Powers, JS; Schwartz, N; Uriarte, M. 2015. Tropical reforestation and climate change: Beyond carbon. *Restoration Ecology* 23(4):337-343. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.12209>.

Lohbeck, M; Poorter, L; Martínez-Ramos, M; Bongers, F. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology* 96(5):1242-1252.

Longo, M; Keller, M; dos-Santos, MN; Leitold, V; Pinagé, ER; Baccini, A; Saatchi, S; Nogueira, EM; Batistella, M; Morton, DC. 2016. Aboveground biomass variability across intact and degraded forests in the Brazilian Amazon. *Global Biogeochemical Cycles* 30(11):1639-1660. DOI: <https://doi.org/10.1002/2016GB005465>.

Malhi, Y. 2012. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 100:65-75. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01916.x>.

Malhi, Y; Wood, D; Baker, TR; Wright, J; Phillips, O; Cochrane, T; Meir, P; Chave, J; Almeida, S; Arroyo, L; Higuchi, N; Killeen, TJ; Laurance, SG; Laurance, WF; Lewis, SL; Monteagudo, A; Neill, DA; Nuñez Vargas, P; Pitman, NCA; Quesada, CA; Salomao, R; Silva, JN. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology* 12 (7): 1107-1138. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01120.x>.

Mata, R; Solis, C; Sandoval, D para mí, es autor corporativo: IICA (Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas); UCR-CIA (Universidad de Costa Rica-Centro de Investigaciones Agronómicas). 2016. Buenas prácticas en la elaboración de mapas de suelos. Resiliencia y gestión integral de riesgos en la agricultura. San José, Costa Rica. 19 p Si hacés el cambio de autor, hay que cambiar la cita en el texto

Mitchard, ETA. 2018. The tropical forest carbon cycle and climate change (en línea). *Nature* 559(7715):527-534. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0300-2>.

Mugasha, WA; Eid, T; Bollandsås, OM; Malimbwi, RE; Chamshama, SAO; Zahabu, E; Katani, JZ. 2013. Allometric models for prediction of above- and belowground biomass of trees in the miombo woodlands of Tanzania (en línea). *Forest Ecology and Management* 310:87-101. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.003>.

Norden, N; Angarita, HA; Bongers, F; Martínez-Ramos, M; Granzow-de, I; van Breugel, M; Lebrija-Trejos, E; Meave, JA; Vandermeer, J; Williamson, GB; Finegan, B; Mesquita, R; Chazdon, RL. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS* 112(26):8013-8018. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1500403112>.

Oksanen, AJ; Blanchet, FG; Friendly, M; Kindt, R; Legendre, P; Mcglinn, D; Minchin, PR; Hara, RBO; Simpson, GL; Solymos, P; Stevens, MHH; Szoecs, E. 2013. Package 'vegan'. Disponible en <https://www.google.com/search?client=firefox-b-d&q=Oksanen%2CAJ%3BBlanchet%2CFG%3BFriendly%2CM%3BKindt%2CR%3BLegendre%2CP%3BMcglinn%2CD%3BMinchin%2CPR%3BHara%2CRBO%3BSimpson%2CGL%3BSolymos%2CP%3BStevens%2CMHH%3BSzoecs%2CE.+2013.+Package+%E2%80%98vegan+%E2%80%99.>

Pan, Y; Birdsey, R; Fang, J; Houghton, R; Kauppi, P; Kurz, W; Phillips, O; Shvidenko, A; Lewis, SL; Canadell, JG; Ciais, P; Jackson, RB; Pacala, S; McGuire, D; Piao, S; Rautiainen, A; Sitch, S; Hayes, D. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333(August):988-994.

Picard, N; Magnussen, S; Banak, LN; Namkossere, S; Yalibanda, Y. 2010. Permanent sample plots for natural tropical forests: A rationale with special emphasis on Central Africa. *Environmental Monitoring and Assessment* 164(1-4):279-295. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0892-y>.

Pinard, MA; Cropper, WP. 2000. Simulated effects of logging on carbon storage in dipterocarp forest. *Journal of Applied Ecology* 37(2):267-283.

Piponiot, C; Cabon, A; Descroix, L; Dourdain, A; Mazzei, L; Ouliac, B; Rutishauser, E; Sist, P; Hérault, B. 2016. A methodological framework to assess the carbon balance of tropical managed forests. *Carbon Balance and Management* 11(1). DOI: <https://doi.org/10.1186/s13021-016-0056-7>.

Piponiot, C; Derroire, G; Descroix, L; Mazzei, L; Rutishauser, E; Sist, P; Hérault, B. 2018. Assessing timber volume recovery after disturbance in tropical forests – A new modelling framework (en línea). *Ecological Modelling* 384 (2018):353-369. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.05.023>.

Piponiot, C; Rödig, E; Putz, FE; Rutishauser, E; Sist, P; Ascarrunz, N; Blanc, L; Derroire, G; Descroix, L. 2019. Can timber provision from Amazonian production forests be sustainable? Can timber provision from Amazonian production forests be sustainable? *Environmental Research Letters*. 14(6) 064014. DOI: <https://doi.org/10.1088/1748>.

Poorter, L; Bongers, F; Aide, TM; Almeyda Zambrano, AM; Balvanera, P; Becknell, JM; Boukili, V; Brancalion, PHS; Broadbent, EN; Chazdon, RL; Craven, D; De Almeida-Cortez, JS; Cabral, GAL; De Jong, BHJ; Denslow, JS; Dent, DH; DeWalt, SJ; Dupuy, JM; Durán, SM; Espírito-Santo, MM; Fandino, MC; César, RG; Hall, JS; Hernandez-Stefanoni, JL; Jakovac, CC; Junqueira, AB; Kennard, D; Letcher, SG; Licona, JC; Lohbeck, M; Marín-Spiotta, E; Martínez-Ramos, M; Massoca, P; Meave, JA; Mesquita, R; Mora, F; Munõz, R; Muscarella, R; Nunes, YRF; Ochoa-Gaona, S; De Oliveira, AA; Orihuela-Belmonte, E; Penã-Claros, M; Pérez-García, EA; Piotta, D; Powers, JS; Rodríguez-Velázquez, J; Romero-Pérez, IE; Ruíz, J; Saldarriaga, JG; Sanchez-Azofeifa, A; Schwartz, NB; Steininger, MK; Swenson, NG; Toledo, M; Uriarte, M; Van Breugel, M; Van Der Wal, H; Veloso, MDM; Vester, HFM; Vicentini, A; Vieira, ICG; Bentos, TV; Williamson, GB; Rozendaal, DMA. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests (en línea). *Nature* 530(7589):211-214. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature16512>.

Poorter, L; Sande, MT Van Der; Arets, EJMM; Ascarrunz, N; Enquist, BJ; Finegan, B; Carlos, J; Lucas, MM; Jorge, M; Rodrigo, AM; Nytech, CJ; Oliveira, AA De; Eduardo, AP; Rodríguez-vel, JPJ. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 26::1423-1434. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12668>.

Poorter, L; Sande, MT Van Der; Thompson, J; Arets, EJMM; Alarcón, A; Ascarrunz, N; Balvanera, P. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24(11): 1314-1328. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12364>.

Potapov, P; Hansen, MC; Laestadius, L; Turubanova, S; Yaroshenko, A; Thies, C; Smith, W; Zhuravleva, I; Komarova, A; Minnemeyer, S; Esipova, E. 2017. The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. *Science Advances* 3(1):1-14. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600821>.

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>.

Pugh, TAM; Lindeskog, M; Smith, B; Poulter, B; Arneth, A; Haverd, V; Calle, L. 2019. Role of forest regrowth in global carbon sink dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(10):4382-4387. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1810512116>.

Putz, FE; Zuidema, PA; Pinard, MA; Boot, RGA; Sayer, JA; Sheil, D; Sist, P; Elias; Vanclay,

JK. 2008. Improved tropical forest management for carbon retention. *PLoS Biology* 6(7):1368-1369. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060166>.

Putz, FE; Zuidema, PA; Synnott, T; Peña-Claros, M; Pinard, MA; Sheil, D; Vanclay, JK; Sist, P; Gourlet-Fleury, S; Griscom, B; Palmer, J; Zagt, R. 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: The attained and the attainable. *Conservation Letters* 5(4):296-303. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00242.x>.

Quesada, CA; Phillips, OL; Schwarz, M; Czimczik, CI; Baker, TR; Patiño, S; Fyllas, N; Hodnett, M. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9:2203-2246. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>.

Quesada, R. 2007. Los Bosques de Costa Rica. Costa Rica, s.e. p. 1-16. (Ponencia presentada en el IX Congreso Nacional de Ciencias Exploraciones fuera y dentro del aula)

Réjou-Méchain, M; Muller-Landau, HC; Detto, M; Thomas, SC; Le Toan, T; Saatchi, SS; Barreto-Silva, JS; Bourg, NA. 2014. Local spatial structure of forest biomass and its consequences for remote sensing of carbon stocks. *Biogeosciences* 11 :6827–6840, <https://doi.org/10.5194/bg-11-6827-2014>.

Rozendaal, DMA; Bongers, F; Aide, TM; Alvarez-Dávila, E; Ascarrunz, N; Balvanera, P; Becknell, JM; Bentos, T V; Brancalion, PHS; Cabral, GAL; Calvo-Rodriguez, S; Chave, J; César, RG; Chazdon, RL; Condit, R; Dallinga, JS; de Almeida-Cortez, JS; de Jong, B; de Oliveira, A; Denslow, JS; Dent, DH; DeWalt, SJ; Dupuy, JM; Durán, SM; Dutrieux, LP; Espírito-Santo, MM; Fandino, MC; Fernandes, GW; Finegan, B; García, H; Gonzalez, N; Moser, VG; Hall, JS; Hernández-Stefanoni, JL; Hubbell, S; Jakovac, CC; Hernández, AJ; Junqueira, AB; Kennard, D; Larpin, D; Letcher, SG; Licona, J; Lebrija-Trejos, E; Marín-Spiotta, E; Martínez-Ramos, M; Massoca, PES; Meave, JA; Mesquita, RCG; Mora, F; Müller, SC; Muñoz, R; de Oliveira Neto, SN; Norden, N; Nunes, YRF; Ochoa-Gaona, S; Ortiz-Malavassi, E; Ostertag, R; Peña-Claros, M; Pérez-García, EA; Piotto, D; Powers, JS; Aguilar-Cano, J; Rodriguez-Buritica, S; Rodríguez-Velázquez, J; Romero-Romero, MA; Ruíz, J; Sanchez-Azofeifa, A; de Almeida, AS; Silver, WL; Schwartz, NB; Thomas, WW; Toledo, M; Uriarte, M; de Sá Sampaio, EV; van Breugel, M; van der Wal, H; Martins, SV; Veloso, MDM; Vester, HFM; Vicentini, A; Vieira, ICG; Villa, P; Williamson, GB; Zanini, KJ; Zimmerman, J; Poorter, L. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests (en línea). *Science Advances* 5(3):eaau3114. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>.

Rozendaal, DMA; Chazdon, RL. 2015. Demographic drivers of tree biomass change during secondary succession in northeastern Costa Rica. *Ecological Applications* 25(2):506-516.

Rutishauser, E; Hérault, B; Baraloto, C; Blanc, L; Descroix, L; Sotta, ED; Ferreira, J; Kanashiro, M; Mazzei, L; D'Oliveira, MVN; De Oliveira, LC; Peña-Claros, M; Putz, FE; Ruschel, AR; Rodney, K; Roopsind, A; Shenkin, A; Da Silva, KE; De Souza, CR; Toledo, M; Vidal, E; West, TAP; Wortel, V; Sist, P. 2015. Rapid tree carbon stock recovery in managed Amazonian forests (en línea). *Current Biology* 25(18):R787-R788. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.034>.

van der Sande, MT; Peña-claros, EJMMAM; Hoosbeek, MR; Peter, YC; Lourens, VDH; Sande, MT Van Der. 2018. Soil fertility and species traits , but not diversity , drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Functional Ecology* 32(2):461-474. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12968>. mal ubicada

Santiago-García, RJ; Finegan, B; Bosque-Pérez, NA. 2019. Soil is the main predictor of secondary rain forest estimated aboveground biomass across a Neotropical landscape. *Biotropica* 51(1):10-

17. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12621>.

Sasaki, N; Asner, GP; Pan, Y; Knorr, W; Durst, PB; Ma, HO; Abe, I; Lowe, AJ; Koh, LP; Putz, FE. 2016. Sustainable Management of Tropical Forests Can Reduce Carbon Emissions and Stabilize Timber Production. *Frontiers in Environmental Science* 4(August):1-13. DOI: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2016.00050>.

Schedlbauer, JL; Finegan, B; Kavanagh, KL. 2007. Rain forest structure at forest-pasture edges in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 39(5):578-584. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00312.x>.

Sesnie, S; Finegan, B; Gessier, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *Biotropica* .

Slik, JWF; Paoli, G; Mcguire, K; Amaral, I; Barroso, J; Bastian, M; Blanc, L; Bongers, F; Boundja, P; Clark, C. 2013. R E S E A R C H Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography* 22(12):1261-1271. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12092>.

Sullivan, M; Simon, L; Affum-Baffoe, K; Castilho, C; Costa, F; Cuni Sanchez, A; Ewango, C; Hubau, W; Marimon, B; Monteagudo-Mendoza, A; Qie, L; Sonké, B; Vasquez Martinez, R. 2020. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. *Science* 368 (6493). DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaw7578>.

Wright, SJ. 2013. The carbon sink in intact tropical forests. *Global Change Biology* 19 (2):337-339. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12052>.

Wright, SJ; Yavitt, JB; Wurzburger, 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>.

Yguel, B; Piponiot, C; Mirabel, A; Dourdain, A; Hérault, B; Gourlet-Fleury, S; Forget, PM; Fontaine, C. 2019. Beyond species richness and biomass: Impact of selective logging and silvicultural treatments on the functional composition of a neotropical forest (en línea). *Forest Ecology and Management* 433(February 2019):528-534. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.022>.

Zahawi, RA; Oviedo-brenes, F; Peterson, CJ. 2017. A degradation debt? Large-scale shifts in community composition and loss of biomass in a tropical forest fragment after 40 years of isolation. *PLOS ONE* (Agosto 2017):1-18. DOI: <https://doi.org/10.5061/dryad.s5r8q>. Funding.

Zhu, Z; Piao, S; Myneni, RB; Huang, M; Zeng, Z; Cao, C; Cheng, L; Kato, E; Koven, C; Li, Y; Lian, X; Liu, Y. 2016. Greening of the Earth and its drivers. (May). *Nature Climate Change* 6: 791-795. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate3004>.

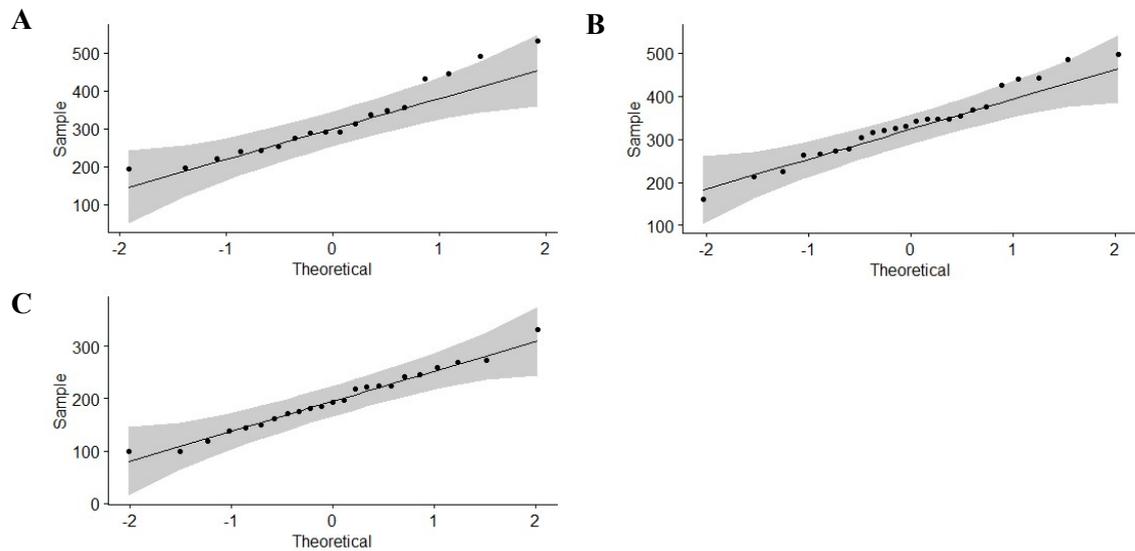
Zuidema, PA; Baker, PJ; Groenendijk, P; Schippers, P; van der Sleen, P; Vlam, M; Sterck, F. 2013. Tropical forests and global change: Filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18(8):413-419. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.006>.

5. ANEXOS

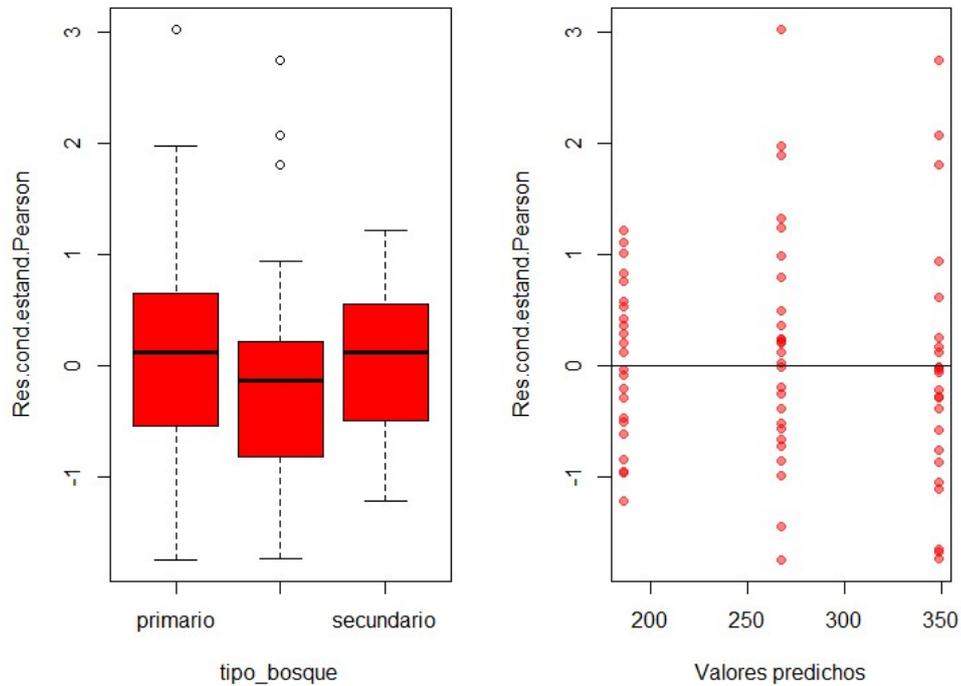
ANEXO1. Parcelas escogidas para la estimación de la biomasa en pie según monitoreos en el periodo 2000 – 2015. Se muestran los tipos de bosques (Bosque), el número de parcelas por experimento (Plots) y el número de mediciones de cada parcela (Mediciones). Los años en que las parcelas fueron monitoreadas se encuentran marcados con “x”.

Bosque	Institución	Experimento	Plots	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	Mediciones	
Primario	CATIE	Darwin	10						x											1	
		Efecto borde	36		x	x				x			x								4
		Corinto	3	x							x				x						3
	FUNDECOR	La Buhardilla	2			x				x							x			x	5
		Rojomaca	3	x			x			x			x				x			x	6
	UNA	El Hacha	1			x											x				3
		El Rodeo	3											x			x				2
		La Cangreja	1											x			x				2
		La Catalina	1											x			x				2
		Mun. Guacimo	1						x							x					2
	TEC	Miramar	8						x								x				2
		La Sirena	1						x								x				2
Producción	CATIE	Corinto	9											x				x		2	
		Tirimbina	9		x	x	x	x			x					x	x				7
	CODEFORSA	Jardín	1	x							x				x						3
		Elki María	1			x	x													x	5
		Hogar ancianos	2								x										1
		La Legua	2				x						x								2
		Montura	1							x											1
		Octubre 78	1							x											1
		Samen	1							x											1
		San Jorge	1					x													1
	FUNDECOR	Antonio Tosi	4	x				x							x				x		5
		Ecovida	3														x			x	2
		Haciendo Río Blanco	1		x					x							x			x	5
		Hector Hidalgo	4		x												x			x	4
		Hermanos Miranda	1	x				x			x						x			x	6
		Ind. Agropecuarias	12	x				x		x						x	x			x	7
		Jose Ferreto	2	x				x			x						x	x		x	7
		Maderal Atlantic	4	x				x		x							x			x	6
		Marvin Zamora	2														x			x	2
		Mauricio Mora	1	x				x									x			x	5
	Victor Jimenez	2	x				x		x	x						x			x	7	
	TEC	Guerra	4					x			x					x					4
		Mogos	4				x			x						x					4
Rincon		4					x		x						x					4	
Secundario	CATIE	Tirimbina	4				x			x			x	x	x	x	x	x	x	10	
		Pocosol	1				x										x				3
	UNA	Pocosol 2	1				x														3
		Conchal	10																x		1
		San Luis Terciopelo	1																	x	1
	TEC	Horizontes	5														x	x			2
		La Sirena	1				x	x	x		x						x	x			6

ANEXO 2.1 Gráficos Q-Qplot muestran la correlación entre la biomasa de bosques primarios (A), de producción (B) y secundarios (C) y la distribución normal. Los datos muestran una distribución normal.



ANEXO 2.2 Gráficos de Pearson y valores residuos versus valores predichos de los tres tipos de bosques para la biomasa en pie.



ANEXO 3. Parcelas escogidas para la estimación de la productividad de biomasa según monitoreos en el periodo 2000 – 2010. Se muestran los tipos de bosques (Bosque), las instituciones, el nombre del experimento, el número de parcelas por experimento (Plots) y el número de años entre mediciones (n_años). Los años en que las parcelas fueron monitoreadas se encuentran marcados con “x”.

Bosque	Institución	Experimento	Plots	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	n_años	
Primario	CATIE	Corinto	3	x										x	10	
		Efecto de Borde	36		x							x				7
	FUNDECOR	La Buhardilla	2			x						x				6
		Rojomaca	3	x									x			8
		El Hacha	1			x							x			6
Producción	CATIE	Corinto	6	x										x	10	
		Tirimbina	6			x						x			6	
	FUNDECOR	Antonio Tosi	4	x											x	10
		Hacienda Río Blanco	1		x								x			7
		Hector Hidalgo	1		x								x			7
		Hermanos Miranda	1	x										x		9
		Ind. Agropecuarias	12	x									x			8
		Jose Luis Ferreto	2	x										x		9
		Maderal Atlantic	2	x									x			8
		Mauricio Mora	2	x									x			8
	Victor Jimenez	1	x										x		9	
	TEC	Mogos	4			x								x	8	
	Secundario	CATIE	Tirimbina	4				x						x		6
UNA		Pocosol 1	1			x							x		7	
		Pocosol 2	1			x							x		6	

ANEXO 4. Comparación de análisis VARPART entre matrices explicativas de clima (Cli) y zonas de vida (Zv). Se observa que los efectos individuales de las matrices clima y zona de vida no son significativos para AGBs, AGBb y AGBn.

Biomasa en pie (AGBs)							
Variable	R ² Adj	F	P	Variable	R ² Adj	F	P
Esp	0,10	7,9	0,002	Esp	0,10	7,9	0,001
Su	0,33	13,17	0,001	Su	0,33	13,17	0,001
Zv	0,21	5,54	0,001	Cli	0,17	18,53	0,001
All	0,42	7,15	0,001	All	0,40	10,48	0,001
Esp Su,Zv	0,056	5,96	0,001	Esp Su,Cli	0,07	7,33	0,002
Su Esp,Zv	0,126	5,84	0,001	Su Esp,Cli	0,12	5,77	0,001
Zv Esp,Su	0,016	1,45	0,155	Cli Esp,Su	-0,002	0,70	0,474
Productividad de biomasa bruta (AGBb)							
Variable	R ² Adj	F	P	Variable	R ² Adj	F	P

Esp	0,006	7,9	0,011	Esp	0,069	7,9	0,009
Su	0,39	11,11	0,001	Su	0,396	16,11	0,001
Zv	0,2	5,62	0,002	Cli	0,076	4,78	0,019
All	0,41	7,45	0,001	All	0,42	10,72	0,001
Esp Su,Zv	0,04	6,92	0,015	Esp Su,Cli	0,03	5,71	0,025
Su Esp,Zv	0,13	5,79	0,006	Su Esp,Cli	0,27	11,66	0,001
Zv Esp,Su	-0,018	0,43	0,81	Cli Esp,Su	-0,006	0,54	0,577
Productividad de biomasa neta (AGBn)							
Variable	R ² Adj	F	P	Variable	R ² Adj	F	P
Esp	0,30	11,12	0,001	Esp	0,30	11,12	0,001
Su	0,41	12,02	0,001	Su	0,41	12,02	0,001
Zv	0,28	8,3	0,001	Cli	0,05	3,72	0,032
All	0,54	8,409	0,001	All	0,53	9,88	0,001
Esp Su,Zv	0,10	5,906	0,006	Esp Su,Cli	0,10	5,6	0,006
Su Esp,Zv	0,07	3,335	0,008	Su Esp,Cli	0,19	6,96	0,001
Zv Esp,Su	1,862	0,107	0,81	Cli Esp,Su	0,013	2,18	0,107

ANEXO 5. Resultados de la función *forward selection* con el coeficiente R² ajustado (R²) y el P valor (<0,05) que muestra la significancia de la correlación entre la variación de la AGBs y las variables explicativas.

Matriz	Variabes	R ² adj	F	P-value
Espacio	PCNM2	0,14	30,09	0,00009
	PCNM15	0,19	10,75	0,002
	PCNM66	0,22	8,5	0,003
	PCNM164	0,26	7,99	0,006
	Cu	0,096	18,97	0,001

Suelo	% MO	0,15	12,95	0,002
	Limo	0,21	13,82	0,002
	pH_H2O	0,23	5,76	0,019
	Fe	0,28	10,85	0,002
	Acidez	0,32	11,02	0,001
	Arena	0,33	4,06	0,042

ANEXO 6. Correlación entre matrices de variables PCNM y suelo seleccionadas por la función *forward.sel*.



ANEXO 7. Resultados de la función *forward selection* con el coeficiente R^2 ajustado (R^2) y el P valor ($<0,05$) que muestra la significancia de la correlación entre la variación de la AGBb y las variables explicativas.

Matriz	Variables	R^2 adj	F	P-value
Espacio	PCNM31	0,069	7,9	0,006

Suelo	Zn	0,2	24,33	0,001
	P	0,300,15	14,44	0,003
	Arena	0,37	10,59	0,003
	K	0,39	4,63	0,041

ANEXO 8. Resultados de la función *forward selection* con el coeficiente R^2 ajustado (R^2) y el P valor ($<0,05$) que muestra la significancia de la correlación entre la variación de la AGBn y las variables explicativas.

Matriz	Variables	R^2 adj	F	P-value
Espacio	PCNM29	0,107	12,06	0,0061
	PCNM31	0,19	10,29	0,002
	PCNM9	0,24	8,00	0,007
	PCNM53	0,30	8,32	0,005
Suelo	Arena	0,11	13,31	0,001
	Fe	0,22	14,44	0,001
	K	0,27	7,56	0,017
	Mg	0,34	9,98	0,003
	Acidez	0,38	7,49	0,014
	pH_H ₂ O	0,41	5,47	0,025