PROGRAMA DE MAESTRÍA

Maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

PROYECTO DE TESIS

Estimación del carbono aéreo almacenado y su relación con factores ambientales, en tres paisajes boscosos centroamericanos

Por
Fabio Gabriel Díaz Santos

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

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica
Junio, 2017

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

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

FIRMANTES:

Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis

Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Sergio Vílchez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Mario Chacón, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Isabel A. Gutiérrez-Montes, Ph.D.
Decana Programa de Posgrado

Fabio Gabriel Díaz Santos
Candidato

DEDICATORIA

A mi familia, por el apoyo incondicional que me han dado a lo largo de mi vida

AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido posible gracias al apoyo de la Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID) a través del Programa Regional de Cambio Climático. Los contenidos y las opiniones expresadas aquí no son responsabilidad del Programa Regional de Cambio Climático, y no reflejan necesariamente las opiniones de USAID o del Gobierno de los Estados Unidos. CATIE no asume la responsabilidad por las opiniones y las afirmaciones expresadas por los autores. Las ideas de los autores no reflejan necesariamente el punto de vista de la institución. Se autoriza la reproducción parcial o total de la información contenida en este documento, siempre y cuando se cite la fuente.

A mi profesor consejero PhD Bryan Finegan, por su paciencia y por confiar en mí durante todo el proceso de tesis de maestría.

A Diego Delgado, Sergio Vílchez y Mario Chacón, quienes además de excelentes consejeros, también son muy buenos amigos. Me dieron ánimos para continuar a paso firme durante todo el proceso de la tesis. ¡Muchísimas gracias!

A la Cátedra de Ecología en Manejo de Bosques Tropicales, por el apoyo económico que me brindaron en la fase final de mi tesis de maestría.

A Fundación Cocibolca, en particular a los señores Raúl Lacayo, José Manuel Solotoff y Enock Pineda, quienes me dieron todo su apoyo para poder recolectar los datos de campo en volcán Mombacho.

A los miembros de la Cooperativa Carlos Díaz Cajina, por todo el apoyo brindado durante la dura fase de campo en volcán Maderas.

Al profesor Alfredo Grijalva, por su meticulosa identificación de las muestras y fotografías de plantas.

Al PhD Miguel Cifuentes Jara y Andrés Orocú por apoyarme con insumos de importancia, para el desarrollo de mi tesis de maestría.

A la familia de don José Rufino Sánchez por su amabilidad, preocupación y apoyo durante la recolección de datos de campo en volcán Maderas.

A Claudia Rebeca Benavente, a Marlon González y Marcos Castillo, quienes mantuvieron su ánimo en alto frente a la dureza y el riesgoso trabajo de campo, y la inclemencia del clima en los volcanes Mombacho y Maderas. Sin el apoyo de ellos no hubiese sido posible obtener toda la información necesaria, para la realización de la presente tesis. ¡Muchísimas gracias!

A los funcionarios del CATIE, por el apoyo brindado todo el tiempo del programa de maestría, ¡infinitas gracias! Ha sido una inmensa experiencia positiva de aprendizaje.

A mis compañeros de clase, y amigos/gas de maestría Daniela Flores, Nadir Pallqui, Yolanda Granada, Érika Hernández, Oscar Lanuza, Aldo Flores y Héctor Rojas, por los buenos momentos compartidos a lo largo de la maestría.

Al Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales de Nicaragua, en particular a Aura Mireya Izquierdo, y los demás colegas de la Dirección de Patrimonio Nacional, que me apoyaron en la gestión del permiso de investigación en las áreas de los volcanes Mombacho y Maderas.

A los señores Jerry Bauer y Peter Weaver, quienes a finales de los años 90 del siglo pasado, desde la Agencia Internacional para el Desarrollo USAID/Nicaragua, y desde USDA Forest Service/ Instituto Internacional de Dasonomía Tropical (IITF) “sembraron” las primeras parcelas permanentes de seguimiento de la dinámica de largo plazo del bosque natural del volcán Mombacho, y que fueron muy importantes para mi tesis.

A Fauna & Flora Internacional, la cuál a través de nuestras colegas Teresa Zúñiga (q.e.p.d) y Salvadora Morales, que junto a la Fundación Entre Volcanes en 2008 y 2011 apoyaron la instalación de las primeras parcelas permanentes de muestreo en volcán Maderas. Estas parcelas de muestreo fueron muy importantes para este estudio sobre carbono aéreo.

A Wildlife Conservation Society (WCS), en particular a John Polisar y Fabricio Díaz Santos, por todo el apoyo que me dieron en diferentes temas, desde antes de iniciar mi programa de maestría.

CONTENIDO

DEDICATORIA……. III
AGRADECIMIENTOS…….. IV
CONTENIDO……. VII
RESUMEN……. IX
SUMMARY…… XI
ÍNDICE DE CUADROS……. XIII
ÍNDICE DE FIGURAS……... XIV
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS……. XV
1 INTRODUCCIÓN…….. 1
1.1 Objetivos de estudio…… 3
1.1.1 Objetivo general…… 3
1.1.2. Objetivos específicos…… 3
1.2 Hipótesis de estudio……. 4
2 MARCO CONCEPTUAL…….. 5
2.1 Cambio climático…….
2.2 Importancia de los bosques naturales como sumideros y reservorios de carbono…… 6
2.3 La estimación de la biomasa con modelos alométricos…… 7
2.4 Estimación de C en bosques naturales y su relación con factores ambientales……. 8
2.5 Carbono en el suelo en gradientes altitudinales…….. 11
2.6 Efectos del suelo sobre la biomasa aérea de los bosques tropicales……. 12
2.7 Características climáticas en gradientes altitudinales y su efecto en la distribución de formaciones vegetales……. 13
2.8 Influencia de la lluvia horizontal sobre los cambios estructurales de la vegetación a lo largo de los gradientes altitudinales…… 15
2.9 Características edáficas en gradientes altitudinales…….. 17
2.10 Impacto del cambio climático en los bosques naturales……. 18
3 ÁREA DE ESTUDIO……. 20
3.1 Parque Nacional Volcán Maderas y Reserva Natural Volcán Mombacho…… 20
3.1.1 Localización de las áreas de estudio…… 20
3.1.2 Clima…….. 20
3.1.3 Geología……. 21
3.1.4 Edafología…….. 21
3.1.5 Vegetación…….. 22
3.2 Gradiente altitudinal de la Cordillera de Talamanca (GACT)…… 22
3.2.1 Localización y extensión de las áreas de estudio……. 22
3.2.2 Geología…… 23
3.2.3 Edafología……... 23
3.2.4. Vegetación…….. 23
4 METODOLOGÍA……. 24
4.1 Establecimiento de parcelas de muestreo…….. 24
4.2 Identificación de especies…….. 27
4.3 Variables medidas en árboles y helechos…….. 28
4.4 Variables edáficas……. 31
4.5 Altitud sobre el nivel del mar…… 31
4.6 Variables climáticas……. 32

4.7 Análisis de los datos…… 32
4.7.1 Caracterización de los tipos de bosques……... 32
4.7.2 Construcción de ecuaciones locales D-H……. 33
4.7.3 Modelos alométricos utilizados en tres paisajes boscosos……... 34
4.7.4 Elección de ecuaciones a utilizar en los volcanes Mombacho y Maderas…….. 34
4.7.5 Elección de ecuaciones a utilizar en el GACT……. 36
5 RESULTADOS…….. 42
5.1 Resultados generales……... 42
5.2 Identificación de las formaciones vegetales en los sitios de Nicaragua…… 42
5.3 Estimaciones de C en la biomasa aérea de tres paisajes boscosos centroamericanos…… 51
5.4 Estimaciones de C por tipo de bosque en tres paisajes boscosos centroamericanos…… 52
5.5 Relación C y altitud msnm en las tres áreas de investigación……. 53
5.6 Relación C con variables edáficas y Tma en el GACT……... 54
5.7 Importancia relativa de las variables ambientales en el C en las tres áreas de investigación…….. 55
6 DISCUSIÓN……... 58
6.1 Efecto de la altitud y la temperatura en el C almacenado en los tres paisajes boscosos…… 58
6.2 C en bosques montanos tropicales: el aporte de la familia Fagaceae….. 60
6.3 Influencia de los factores edáficos, y las variables espaciales en el C almacenado en los bosques naturales de tres paisajes boscosos…… 63
6.4 Posibles fuentes de incertidumbre en las estimaciones de la biomasa y C……. 65
6.5 Implicaciones de los resultados en las tres áreas de investigación en políticas y gestión……... 68
7 CONCLUSIONES……. 69
8 RECOMENDACIONES…… 70
9 LITERATURA CITADA…….. 71
10 ANEXOS…….. 111

RESUMEN

En Nicaragua y Costa Rica, se han realizado investigaciones de almacenamiento de biomasa y carbono en sistemas agroforestales, silvopastoriles, y en bosques naturales manejados y sin manejo. Sin embargo, esas investigaciones no reflejan los factores ambientales, que pueden contribuir a las variaciones en las reservas de biomasa y carbono de esos ecosistemas. Los objetivos de la presente investigación, se enfocaron en llenar algunos vacíos de información, referentes a la relación entre variables ambientales, y el carbono almacenado en la biomasa aérea, de algunos bosques naturales centroamericanos, a partir de datos primarios de campo. Para ello, se seleccionaron los gradientes altitudinales con bosques naturales en el Parque Nacional Volcán Maderas (volcán Maderas) y la Reserva Natural Volcán Mombacho (Volcán Mombacho), en Nicaragua, y el gradiente altitudinal de la vertiente del Caribe de la Cordillera de Talamanca (GACT), en Costa Rica. Se establecieron 18 parcelas de muestreo en los gradientes altitudinales entre los 400 y 1200 msnm de los volcanes Mombacho y Maderas, respectivamente, y 27 parcelas de muestreo en un gradiente altitudinal entre los 440 y 2810 msnm en el GACT, para un total de 63 parcelas de muestreo de 0.25 ha.

En las parcelas se midieron todos los árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (*D*). Se identificaron tres tipos de bosques en volcán Mombacho, similar al volcán Maderas, mediante análisis estadísticos con datos de las abundancias de los árboles registrados en las parcelas evaluadas. La identificación de 4 tipos de bosques a lo largo de la vertiente Caribe del GACT fue realizada por la cátedra de Ecología del CATIE durante el año 2013. En los volcanes Mombacho y Maderas, se tomaron datos de las variables de suelo (Macronutrientes y pH), altitud en metros sobre el nivel del mar, y coordenadas de cada parcela para generar autovectores (variables espaciales). En el caso del GACT, se incluyó la temperatura media anual (Tma). Las variables ambientales para el GACT fueron proporcionadas por la Cátedra de Ecología del CATIE.

En Nicaragua, las estimaciones de biomasa aérea fueron generadas mediante el uso de las ecuaciones de Chave *et al*. (2014), que contemplaron el empleo de las variables *D*, densidad de la madera (ρ), y la altura total de los árboles (*H*). En el GACT se

utilizó una combinación de ecuaciones (Chave *et al*. 2005, Álvarez *et al*. 2012 y Goodman *et al*. 2013) que consideró el uso de *D* y ρ; posteriormente, se estimó el C en los sitios de investigación, utilizando el factor de 0.5.

Las distintas variables ambientales se utilizaron para buscar relaciones con el C, en las tres áreas de investigación, a partir de regresiones lineales. Las regresiones lineales sugieren una relación lineal negativa entre el C y la altitud en los gradientes altitudinales evaluados en Nicaragua, y entre los 440 y 1120 msnm en el GACT. Sin embargo, se encontró una relación lineal positiva entre el C y la altitud entre los 1400 y 2810 msnm en el GACT. No se halló relación entre las variables edáficas con el C, en los volcanes Mombacho y Maderas. En el GACT se encontraron relaciones lineales negativas entre los cationes K, Ca, Mg y pH con el C, y relaciones lineales positivas entre P y limo con el C.

En volcán Maderas, la partición de la varianza sugirió un efecto conjunto de la altitud sobre el nivel del mar y las variables espaciales sobre la varianza del C, explicando un 25% de la varianza total del C. En volcán Mombacho, no fue posible encontrar efecto de alguna variable ambiental, a partir de la partición de la varianza; se identificó únicamente una relación con la altitud a partir de regresiones lineales. En el GACT se halló un efecto conjunto de la temperatura media anual (Tma), las variables edáficas, y espaciales, que explicaron un 3% de la varianza total del C.

El conocimiento generado en la presente investigación podría servir de base, para la mejora del diseño de políticas nacionales de adaptación y mitigación al cambio climático, en Costa Rica y Nicaragua, que incluya el manejo y monitoreo de flujos de carbono en la biomasa aérea de los bosques naturales. El conocimiento de potenciales sumideros de carbono, puede ayudar a identificar sitios prioritarios para implementar los pagos por servicios ambientales (PSA), dándole un mayor valor económico al bosque natural y áreas protegidas.

Palabras clave: Carbono aéreo, biomasa aérea, variables edáficas, temperatura, altitud, variables espaciales, gradiente altitudinal.

SUMMARY

In Nicaragua and Costa Rica, biomass and carbon storage research has been carried out in agroforestry systems, silvopastoral systems, and in managed and unmanaged natural forests. However, such research does not reflect environmental factors, which may contribute to variations in the biomass and carbon stocks of these ecosystems. The objectives of the present research were to fill some gaps in information related to the relationship between environmental variables and carbon stored in the aerial biomass of some Central American natural forests from primary field data. For this purpose, the altitudinal gradients with natural forests were selected in the Maderas Volcano National Park (Maderas Volcano) and the Mombacho Volcano Natural Reserve (Mombacho Volcano) in Nicaragua, and the altitudinal gradient of the Caribbean slope of the Talamanca mountain range (GACT), in Costa Rica. 18 sampling plots were established in the altitudinal gradients between 400 and 1200 meter above sea level (masl) in the Mombacho and Maderas volcanoes, respectively, and 27 sampling plots in an altitudinal gradient between 440 and 2810 masl in the GACT, for a total of 63 sampling plots of 0.25 ha. In the plots all trees ≥ 10 cm diameter breast height (*D*) were measured. Three types of forests were identified in Mombacho volcano, similar to the Maderas volcano, by means of statistical analyzes with data of the abundances of the trees registered in the evaluated plots. The identification of 4 types of forests along the Caribbean slope of the GACT was carried out by the CATIE Ecology Chair during the year 2013. In Mombacho and Madera volcanoes data were taken from the soil variables (macronutrients and pH), Altitude in meters above sea level, and coordinates of each plot to generate spatial variables. In the case of GACT, the mean annual temperature (Tma) was included. The environmental variables for the GACT were provided by the CATIE Ecology Chair.

In Nicaragua, aerial biomass estimates were generated using the equations of Chave *et al*. (2014), which includes the use of variables *D*, wood density (ρ), and total tree height (*H*). In GACT were used a combination of equations (Chave *et al*., 2005, Alvarez *et al*., 2012 and Goodman *et al*., 2013), which includes the use of *D* and ρ, then C was estimated at research sites using Factor of 0.5.

The different environmental variables were used to search for relationships with the C, in the three research areas, from linear regressions. Linear regressions suggest a negative linear relationship between C and altitude in the altitudinal gradients evaluated in Nicaragua, and between 440 and 1120 m in GACT. However, a positive linear relationship between C and altitude was found between 1400 and 2810 masl in GACT. No relationship was found between the edaphic variables and C, in the Mombacho and Maderas volcanoes. In the GACT were found negative linear relationships between the cations K, Ca, Mg and pH with the C, and positive linear relations between P and silt with C.

In Maderas volcano, the partition of the variance suggests a joint effect of altitude above sea level and spatial variables on the C variance, explaining a 25% of the variance of C. In Mombacho volcano, it was not possible to find an effect of some environmental variable, starting from the partition of the variance, finding only a relation with the altitude from linear regressions. In the GACT, we found a joint effect of the annual mean temperature (Tma), the edaphic and spatial variables, which explain 3% of the C variance.

The knowledge generated in the present research could serve as a basis for improving the design of national policies for adaptation and mitigation to climate change in Costa Rica and Nicaragua, including the management and monitoring of carbon fluxes in the aerial biomass of the Natural forests Knowledge of potential carbon sinks can help identify priority sites to implement Environmental Services Payments (ESP), giving greater economic value to the natural forest and protected areas.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Comparación de medias de carbono almacenado (Mg ha-1) en árboles vivos en sistemas agroforestales y bosques naturales en la Amazonía peruana (Callo-Concha et al. 2002). Promedios seguidos de la misma letra no son estadísticamente diferentes, Tukey P<0.05…….. 9

Cuadro 2. Medias en Mg ha-1 de biomasa aérea en dos tipos de suelos en cuatro bosques neotropicales de tierras bajas (sitios y orden de los suelos en las áreas de investigación se enumeran en orden creciente de relativa fertilidad del suelo). Los números en negrita dentro de los sitios indican diferencias significativas entre los tipos de suelos. Diferencias entre los dos tipos de suelos, Tukey p<0.05……. 13

Cuadro 3. Combinaciones de ecuaciones utilizadas a lo largo del GACT, para realizar estimaciones de biomasa aérea y C. La combinación de ecuaciones en negrita fue la elegida para realizar análisis estadísticos posteriores…….. 38

Cuadro 4. Comparación entre los tipos de bosques identificados en volcán Maderas a partir de un ANOSIM……... 43

Cuadro 5. Especies indicadoras por tipo de formación vegetal en volcán Maderas……. 46

Cuadro 6. Comparación entre los tipos de bosques identificados en volcán Mombacho a partir de un ANOSIM…….. 48

Cuadro 7. Especies indicadoras por tipo de formación vegetal en volcán Mombacho……. 50

Cuadro 8. Valores de biomasa aérea y C estimados con diferentes ecuaciones alométricas en los tres sitios de investigación……. 51

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de PPMs y PTMs en volcán Maderas…… 25

Figura 2. Ubicación de PPMs y PTMs en volcán Mombacho……... 26

Figura 3. Ubicación de 27 PPMs de 0.25 ha, en el GACT. Símbolos de color verde corresponden al bosque muy húmedo premontano (bmh-P) encontrado entre los 430 y 620 msnm; símbolos de color rojo representan al bosque pluvial premontano (bp-P), entre los 1000 y 1591 msnm; símbolos de color azul corresponden al bosque pluvial montano bajo (bp-MB) hallado entre los 1635 y los 2350; símbolos de color amarillo corresponden a parcelas ubicadas en el bosque pluvial montano (bp-M) entre los 2600 y los 2810 msnm…… 27

Figura 4. Medición de la H de un árbol a partir de un clinómetro óptico…….. 29

Figura 5. Conglomerado de las parcelas basadas en la abundancia de las especies de árboles y helechos ≥ 10 cm de D en 18 parcelas de muestreo de 0.25 ha, ubicadas en volcán Maderas. Los colores identifican los tipos de bosques…….. 43

Figura 6. Diagrama de ordenación NMS muestra la posición de las especies de árboles más abundantes en relación con 18 parcelas de muestreo en volcán Maderas……... 45

Figura 7. Análisis de conglomerados basado en la abundancia de especies de árbol y helecho ≥ 10 cm de D, en 18 parcelas de muestreo de 0.25 ha ubicadas en volcán Mombacho. Los colores identifican los tipos de bosques…….. 47

Figura 8. Diagrama de ordenación NMS, muestra la posición de las especies de árboles más abundantes en relación a 18 parcelas de muestreo en volcán Mombacho…….. 49

Figura 9. Medias de C estimado para los bosques identificados en volcán Maderas (a), volcán Mombacho (b) y GACT (c). Letras distintas indican diferencias significativas con un $p<0.05$ (LSD de Fisher)…….. 52

Figura 10. Relaciones lineales entre C y la altitud en msnm en los volcanes Maderas (a), Mombacho (b) y GACT (c)…… 53

Figura 11. Variables edáficas relacionadas con el C de los bosques naturales del GACT……. 54

Figura 12. Relación de la Tma con el C en los bosques naturales del GACT……... 55

Figura 13. Diagrama de Venn que ilustra la partición de la varianza del C en los bosques naturales de volcán Maderas. El rectángulo representa la varianza total del C almacenado; los círculos representan la varianza explicada por las variables espaciales y la altitud. La intersección de los círculos corresponde a la varianza que no puede ser separada entre la altitud y las variables espaciales……. 56

Figura 14. Diagrama de Venn, representando la partición de la varianza del C de los bosques naturales del GACT. El rectángulo corresponde a la varianza total del C almacenado, los círculos representan la varianza explicada por las variables Tma, variables espaciales y edáficas. La intersección de los círculos representa la varianza que no puede ser separada entre la Tma, variables espaciales y edáficas…….. 57

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

AIC: Akaike´s Information Criterion

ANAVA: Análisis de varianza

ANOSIM: Análisis de similitud

BIC: Bayesian´s Information Criterion

BID: Banco Interamericano de Desarrollo

bh: Bosque húmedo

bmh-P: Bosque muy húmedo premontano

bp: Bosque pluvial

bp-M: Bosque pluvial montano

bp-MB: Bosque pluvial montano bajo

bp-P: Bosque pluvial premontano

C: Carbono aéreo

°C: Grados Celcius

Ca: Calcio

CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

CFCs: Clorofluorocarbonados

CLIMIFORAD: Climate Change, Latin America Mountain Forest and Adaptation

Cm: Centímetros

CMNUCC: Convención Marco de las Naciones Unidas Sobre el Cambio Climático

CNE: Comisión Nacional de Energía

CO_2: Dióxido de carbono

d: Distancia horizontal

D: diámetro altura al pecho

FCPF: Forest Carbon Partnership Facility

G: Área basal

GACT: Gradiente altitudinal de la Cordillera de Talamanca

g/cm^3: Gramo por centímetro cúbico

GPS: Global Positioning System

H: Altura total del árbol

HC_4: Metano

H_2O: Agua

INAFOR: Instituto Nacional Forestal

INETER: Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales

INIFOM: Instituto Nicaragüense de Fomento Municipal

IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change

IVI: Índice de Valor de Importancia

K: Potasio

Km: Kilómetros

Log_{10}: Logaritmo base 10

Ln: Logaritmo natural

MAGFOR: Ministerio Agropecuario Forestal

MO: Materia orgánica

m:Masa seca

Mg: Magnesio

Mg ha^{-1}: Megagramos por hectárea

ml: Mililitros

mm: Milímetros

N: Nitrógeno

NETL: National Energy Technology Laboratory

NMS: Nometric Multidimensional Scaling

m: Metros

msnm: metros sobre el nivel del mar

O2: Oxígeno

O2N: Dióxido de nitrógeno

ρ: Densidad de la madera

P: Fósforo

PCNM: Principal Coordinates of Neighbor Matrices

Ppm: Partes por millón

PPMs: Parcelas Permanentes de Muestreo

PRCC: Programa Regional del Cambio Climático

PSA: Pagos por servicios ambientales

PTMs: Parcelas temporales de muestreo

Rda: Redundancy analysis

REDD+: Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación

R^2: Coeficiente de determinación

S: Azufre

Tma: Temperatura media anual

UN: United Nations

UNA: Universidad Nacional Agraria

UNAN: Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua

USAID: United State Agency for International Development

v: Volumen

VI: Valor de importancia

1 INTRODUCCIÓN

La conservación y el manejo de bosques tropicales sirve como estrategia para reducir, almacenar, y monitorear los flujos de carbono producidos por actividades humanas (FAO 2010, UN 2014, UN-REDD programe 2015). En el año 2007, los países miembros de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC) tomaron la decisión de reducir las emisiones de gases de efecto invernadero, causadas por la Deforestación y Degradación (REDD+). La decisión se asumió dentro del marco de la conservación de los bosques naturales, y el incremento de la captura de carbono en países en vías de desarrollo (Rey *et al* 2013, BID *et al.* 2015). Para esto, se tomó en cuenta el reconocimiento y la provisión de incentivos financieros a esos países, y el fortalecimiento de la gobernanza forestal a nivel nacional, para proteger sus recursos forestales, de modo que fueran utilizados de manera sostenible (BID *et al.* 2015). Costa Rica y Nicaragua, como miembros de la CMNUCC, han desarrollado estrategias REDD+ (Gobierno de Costa Rica 2010, Secretaría REDD+ Costa Rica 2013, Gobierno de Nicaragua 2010, MAGFOR 2010, FCPF 2015, Gobierno de Costa Rica 2015).

Para desarrollar y evaluar tales estrategias, se necesitan metodologías de medición, cuantificación, y seguimiento de las variaciones en los flujos de carbono, que podrían relacionarse con el cambio climático (Brown 2002a, Chave *et al.* 2014, FCPF 2015). Esto implica dar seguimiento a cambios de uso de suelos, y el almacenamiento del carbono en la biomasa de los bosques naturales (FCPF 2015). En este contexto, se generó nuevo conocimiento, a partir de datos colectados en parcelas de muestreo de tres paisajes boscosos centroamericanos. Lo anterior se hizo con el apoyo del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), que es uno de los socios del Programa Regional de Cambio Climático de USAID (PRCC-USAID), y del Programa Regional de Impactos Potenciales del Cambio Climático en Ecosistemas Forestales en Cordilleras Latinoamericanas y Herramientas para la Adaptación y la Gestión (CLIMIFORAD).

En Nicaragua, estimaciones de biomasa y carbono han sido realizadas en sistemas silvopastoriles, agroforestales y en bosques naturales (García Ruíz 2002, Mascaro *et al.* 2005, Ibrahim *et al.* 2007, Medina Benavides *et al.* 2008a, Medina Benavides *et al* 2008b, Medina Benavides *et al.* 2009, Hansela *et al.* 2009, FCPF 2015). En Costa Rica existe conocimiento sobre estimaciones de carbono en bosques naturales con y sin

manejo forestal, sistemas silvopastoriles y agroforestales (Clark y Clark 2000, Campos *et al.* 2000, Montero y Kanninen 2002, Dewalt y Chave 2004, Jiménez Rodríguez y Arias Aguilar 2004, Polzot 2004, Segura y Kanninen 2005, Chacón *et al.* 2007, Segura y Andrade 2008, Somarriba *et al*. 2008, Fonseca *et al.* 2009, Fonseca *et al.* 2011, Raich *et al.* 2014, UN-REDD 2015, Finegan *et al.* 2015). Sin embargo, en ambos países es escasa la información que demuestre alguna relación entre variables ambientales, con el contenido de carbono en la biomasa aérea de los bosques naturales (Clark y Clark 2000, Poorter *et al*. 2015, Spracklen y Righelato 2014).

Para comenzar a llenar algunos de estos vacíos de conocimiento, la presente investigación evalúa la relación existente entre variables ambientales, con el carbono almacenado en la biomasa aérea de los bosques naturales (Brown y Lugo 1982, Laurance *et al.* 1999, Clark y Clark 2000, DeWalt y Chave 2004, Castilho *et al.* 2006, Raich *et al.* 2006, Feeley *et al.* 2007, Clark *et al*. 2010, Spracklen y Righelato 2014, Yepes *et al*. 2015). El conocimiento generado contribuye a la toma de decisiones sobre el manejo de bosques naturales, como parte del proceso de adaptación regional al cambio climático. Este puede servir como insumo para el desarrollo de herramientas de manejo y monitoreo de los flujos de carbono, en la biomasa aérea entre ecosistemas forestales y la atmósfera (Houhgton 2003, Álvarez *et al*. 2012).

Los bosques naturales considerados en la presente investigación se encuentran en tres paisajes con gradientes altitudinales: el Parque Nacional volcán Maderas, la Reserva Natural volcán Mombacho, ambos sitios en Nicaragua; y la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. Los tres sitios han sido escenarios de investigaciones relacionadas con la estructura de sus bosques (Atwood 1984, Blaser y Camacho 1991, Kapelle *et al*. 1995, Oosterhoorn y Kapelle 1999, Segura y Venegas 1999, Gillespie 2001, Díaz Santos y Díaz Santos 2008, Díaz Santos *et al.* 2010a, Díaz Santos y Díaz Santos 2010b, Díaz Santos *et al.* 2011, Robleto Hernández y Benavente 2012, Veinmilla 2013, Ruiz Osorio 2013). Sin embargo, no existen investigaciones sobre el potencial almacenamiento de carbono en sus bosques naturales, y la relación con variables ambientales. El nuevo conocimiento debería formar bases para mejorar las políticas nacionales de mitigación y adaptación al cambio climático en Nicaragua y Costa Rica, que incluya un programa de desarrollo de conocimiento de potenciales sumideros de carbono, que den un valor económico al bosque (FCPF 2015).

1.1 Objetivos de estudio

1.1.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la influencia de factores ambientales en el almacenamiento de carbono en la biomasa aérea de bosques naturales tropicales.

1.1.2. Objetivos específicos

- Estimar el carbono aéreo almacenado en bosques naturales de un gradiente altitudinal de la Cordillera de la Talamanca, Costa Rica, y dos volcanes en el suroeste de Nicaragua.

- Determinar la relación de la temperatura media anual, variables edáficas, y espaciales, con el carbono aéreo almacenado en los bosques naturales del gradiente altitudinal de la Cordillera de Talamanca.

- Determinar la relación de la altitud, variables edáficas, y espaciales con el carbono aéreo almacenado en los bosques naturales de dos volcanes en el suroeste de Nicaragua.

- Cuantificar la importancia relativa de las diferentes variables ambientales en el carbono aéreo almacenado en los bosques de los tres sitios de investigación.

1.2 Hipótesis de estudio

H_1: El carbono aéreo almacenado en los bosques naturales cambia en relación con la temperatura media anual.

H_1: El carbono aéreo almacenado en los bosques naturales cambia en relación con las variables edáficas.

H_1: El carbono aéreo almacenado en los bosques naturales cambia en relación con la altitud sobre el nivel del mar.

H_1: El carbono aéreo almacenado difiere entre los tipos de bosques.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Cambio climático

El cambio climático es una variación en el estado medio del clima o en su variabilidad, que puede persistir durante periodos de decenios o más (IPCC 2001). Ese cambio puede ser producido por procesos naturales, o actividades humanas, que generan cambios en la composición de gases de la atmósfera conocidos como de efecto invernadero (IPCC 2001, Staines Urias 2007). Estos gases capturan parte de la radiación térmica proveniente del sol que atraviesa la atmósfera por ser transparente, llegan al suelo, lo calientan, dan lugar a que las ondas térmicas reboten en el suelo y regresen al espacio exterior. La radiación no escapa en su totalidad al espacio debido, a los gases de efecto invernadero (GEI) como el CO_2, H_2O, CFCs, HC_4 y O_2N.

El efecto invernadero es necesario porque es un regulador de la temperatura del planeta Tierra, sin este fenómeno natural la temperatura se encontraría aproximadamente a -18 grados Celsius (°C), y no a la temperatura media registrada que es alrededor de 15 °C (Garduño 2004). El acelerado aumento de los GEI de origen antropogénico es una preocupación mundial en los ámbitos científico, político, económico y social (Fonseca *et al.* 2008).

Se ha reportado que las actividades antropogénicas han aumentado la cantidad de CO_2 de 280 a 350-370 partes por millón (ppm), y el aumento sigue con una tasa promedio un poco superior a 1 ppm/año (Epstein y Rogers 2004, NETL 2004, Schmidt 2017). La información más reciente registra que la cantidad de CO_2 actualmente se encuentra sobre 400 ppm (Schmidt 2017). A nivel mundial, una de las actividades humanas que están contribuyendo al aumento de los gases de efecto invernadero, es la conversión de la cobertura forestal a sistemas agropecuarios (BID *et al.* 2015).

2.2 Importancia de los bosques naturales como sumideros y reservorios de carbono

La retención de carbono en los ecosistemas forestales es realizada por el proceso natural de fotosíntesis, donde se captura la molécula de carbono del CO_2 liberando el oxígeno (O_2) y acumulando el carbono en la biomasa vegetal durante largos periodos (Jandl 2001, Montero y Kanninen 2002, Acosta-Mireles *et al.* 2002, Rendón Carmona y Soto Pinto 2007, Fonseca *et al.* 2008, Medina Benavides *et al.* 2008a, Medina Benavides *et al.* 2008b). Sin embargo, el proceso de deforestación y degradación de los bosques tropicales, producido por actividades humanas, representa entre un 12 y 20% de las emisiones de CO_2 a la atmósfera (Denman *et al.* 2007, Chave *et al.* 2014). Por lo tanto, la conservación de los bosques podría servir como una estrategia a largo plazo para el almacenamiento de carbono generado por las actividades humanas.

Diversos autores señalan que los ecosistemas forestales son almacenes naturales de carbono (Brown y Lugo 1982, Benjamín Ordóñez y Masera 2001, Callo Concha *et al.* 2002, Jandl 2001, Montero y Kanninen 2002, Acosta-Mireles *et al.* 2002, Chave *et al.* 2005, Rendón Carmona y Soto Pinto 2007, Clark 2007, Fonseca *et al.* 2008, Medina Benavides *et al.* 2008a, Medina Benavides *et al.* 2008b, Culmsee *et al*. 2010, Chave *et al.* 2014, Spracklen y Righelato 2014, Yepes *et al*. 2015). El 50% de la biomasa de cada árbol equivale a carbono acumulado (Brown 2002b, Rendón Carmona y Soto Pinto 2007); en los árboles, se encuentra aproximadamente el 80% del carbono de todas las plantas (Jandl 2001); esto contribuye a la acumulación de entre el 25% y el 40% de carbono terrestre en los ecosistemas forestales tropicales (Phillips *et al.* 1998, Jandl 2001, Jiménez Rodríguez y Arias Aguilar 2004, Bonan 2008, Poorter *et al*. 2015).

Por tal motivo, las investigaciones sobre el contenido de carbono en diferentes ecosistemas forestales han cobrado importancia, dado al potencial papel que estos cumplen como sumideros de carbono, tomándose en cuenta como mecanismos de mitigación al cambio climático dentro de las políticas de los países (Benjamín Ordóñez y Masera 2001, Rendón Carmona y Soto Pinto 2007, Chave *et al.* 2014).

2.3 La estimación de la biomasa con modelos alométricos

A pesar de que los bosques tropicales tienen grandes depósitos de carbono (Jandl 2001, Brown 2002a, Chave *et al*. 2005), aún existe incertidumbre en cuanto a su contribución cuantitativa al ciclo del carbono (Chave *et al.* 2014, Gatti *et al*. 2014). Por eso es necesario el mapeo del carbono terrestre, para la creación e implementación exitosa de políticas de mitigación del cambio climático (Brown 1997, Chave *et al.* 2014), y el cumplimiento de acuerdos de la CMNUCC (Brown 2002a).

Para conocer la capacidad de acumulación de biomasa aérea en los bosques tropicales se han desarrollado modelos alométricos. Sin embargo, estos dependen de la disponibilidad de métodos destructivos de estimaciones de biomasa aérea, que son muy costosos y requieren de mucho tiempo (Chave *et al.* 2014). Algunas investigaciones se han enfocado en la búsqueda de soluciones a estos problemas, proponiendo esquemas donde se utilizan diferentes modelos alométricos, que dependen del tipo de vegetación (Brown *et al*. 1989, Brown 1997, Chave *et al.* 2005, Álvarez *et al*. 2012, Chave *et al*. 2014).

Para la estimación del carbono aéreo (C) almacenado en la biomasa, es necesario la utilización de modelos alométricos confiables, para inferir en la cantidad de biomasa aérea que pueda existir en bosques naturales (Brown *et al*. 1989, Brown 1997, Chave *et al.* 2005, Álvarez *et al*. 2012, Goodman *et al.* 2013 Chave *et al.* 2014). Las investigaciones que analizan bases de datos globales de parcelas en campo, abarcando amplias gamas de condiciones climáticas y tipos de vegetación han sido realizadas (Brown y Lugo 1982, Brown *et al.* 1989, Chave *et al.* 2005, Chave *et al.* 2014) utilizando variables como diámetro a la altura al pecho de los árboles (D) $\geq$ 5 centímetros (cm), altura total (H) en metros (m), y las densidades de madera (ρ) en gramos por centímetro cúbico (g/cm^3) (Brown *et al.* 1989, Brown 2002b, Chave *et al.* 2005, Chave *et al.* 2014).

Lo anterior ha permitido identificar modelos alométricos únicos acoplables a todo tipo de bosque tropical, sin encontrar ningún efecto detectable de la región, o factores ambientales en la exactitud de las estimaciones de la biomasa arrojada (Chave *et al.* 2005, Chave *et al.* 2014). Los porcentajes de la media y la varianza de los estimados de los

modelos alométricos sugeridos por Chave *et al*. (2014) fueron solo ligeramente superior a modelos alométricos utilizados a escala local.

La ρ es un predictor importante de la biomasa aérea, y una variable crucial en los programas de contabilidad de carbono especialmente cuando se incluye una amplia gama de tipos de formaciones vegetales (Baker *et al.* 2004, DeWalt y Chave 2004, Chave *et al*. 2006b, Chave *et al.* 2014).

La mayoría de las estimaciones de biomasa se han basado en modelos alométricos que incluyen solamente *D*, o una combinación *D*-ρ (Feldpausch *et al*. 2011). Sin embargo, la *H* también es un elemento importante, porque, al estar disponible para los modelos alométricos se producen estimaciones con mayor exactitud (Chave *et al*. 2005, Girardin *et al*. 2010, Feldpausch *et al*. 2012, Giraldi *et al*. 2013, Hunter *et al.* 2013, Chave *et al.* 2014). No obstante, a menudo, esta variable ha sido ignorada en los programas de estimaciones de carbono, por ser de difícil medición en árboles dentro de bosques de dosel cerrado (Brown *et al*. 1989, Chave *et al*. 2005, Chave 2006a, Feldpausch *et al*. 2012, Larjavaara y Muller-Landau 2013, Hunter *et al.* 2013).

La alometría *D*-*H* puede variar significativamente en dependencia del tipo de bosque, región y entre especies (King 1996, Feldpausch *et al*. 2011, Chave *et al*. 2014). Por lo que se han generado alometrías pantropicales *D*-*H*, para estimar *H* en diferentes condiciones ambientales de las regiones tropicales (Brown *et al*. 1989, Feldpausch *et al*. 2011). Sin embargo, se recomienda siempre que sea posible desarrollar modelos alométricos *D*-*H* locales, midiendo la *H* de una submuestra de los árboles, estratificado por el diámetro del tronco, y por las especies (Chave *et al*. 2005, Hunter *et al*. 1013, Chave *et al*. 2014).

2.4 Estimación de C en bosques naturales y su relación con factores ambientales

El almacenamiento de C en bosques naturales depende de condiciones ambientales como clima, y tipo de suelo, además de la composición florística y edad en un sitio determinado (Brown y Lugo 1982, Brown y Lugo 1990, Hernández 2001, Jandl 2001, DeWalt y Chave 2004, Aquino 2009, Poorter *et al*. 2015). Las perturbaciones naturales como las tormentas tropicales (Weaver 1986, Weaver 1989, Laurance e*t al*. 1991, Yih *et*

al. 1991, Weaver 1998, Weaver 2002, McNulty 2002, Mascaro *et al.* 2005) afectan la cantidad de C almacenado, y las actividades humanas son un factor de importancia crítica (Blaser y Camacho 1991, Kapelle *et al*. 1995, Callo Concha *et al.* 2002, Aquino 2009, Phillips *et al*. 2011). En este sentido, algunas investigaciones realizadas en la Amazonía peruana, compararon el carbono almacenado en árboles vivos en distintos usos de suelo, y se evidencia la superior capacidad de almacenamiento de los bosques primarios en comparación con otros tipos de formaciones vegetales (Cuadro1) (Callo-Concha *et al.* 2002).

Cuadro 1. Comparación de medias de carbono almacenado (Mg ha^{-1}) en árboles vivos en sistemas agroforestales y bosques naturales en la Amazonía peruana (Callo-Concha et al. 2002). Promedios seguidos de la misma letra no son estadísticamente diferentes, Tukey P<0.05.

Tratamiento	BP	HC	BS	C+S	SP	P
Árboles vivos	196.1 a	77.4 b	67.9 b	45.4 b	30.4 b	2.28 b

Abreviatura: BP= Bosque primario, HC=Huerto casero, BS=Bosque secundario, C+S=Café con sombra, SP=Silvopastura, P=Pastura.

Poorter *et al*. (2015) sugieren, que la variación de la biomasa aérea de los bosques naturales está relacionada con la precipitación. Los autores recopilaron datos de bosques de tierras bajas del neotrópico, y estimaron que la biomasa aérea se encontraba en un rango aproximado de 50 y 480 Mg ha^{-1}, dando una relación en forma de U invertida con respecto a la precipitación. Los mayores valores de biomasa aérea se encontraron en sitios donde las precipitaciones están entre los 2000 y 2500 mm/año, y los menores valores de biomasa se encontraron en lugares donde las precipitaciones son menores a 1000 mm/año, y mayores a 4000 mm/año.

Brown y Lugo (1982) encuentran un comportamiento similar de la biomasa forestal, en los bosques naturales de distintos sitios del mundo, en dependencia de la precipitación y la temperatura. Los autores organizaron los datos climáticos y de biomasa forestal, mediante el sistema de zonas de vida de Holdridge, encontrando estimados de biomasa forestal entre los 40-538 Mg ha^{-1}, dando una relación en forma de U invertida. La mayor acumulación de biomasa forestal se identificó en la zona de vida de bosques húmedos, y los menores valores de biomasa forestal en las zonas de vida muy húmedo, y muy seco.

La variabilidad de precipitación y temperatura pueden estar influidas por la altitud sobre el nivel del mar, por lo tanto también pueden existir variaciones en la biomasa y el carbono de los bosques naturales, a lo largo de todo un gradiente altitudinal (Weaver 2000, Raich *et al.* 2006, Culmsee *et al.* 2010, Moser *et al*. 2011, Leuschner *et al* 2013, Spracklen y Righelato 2014). En este contexto, diversos autores encuentran una reducción de la biomasa aérea, a medida que aumenta la altitud en los gradientes altitudinales (Weaver 2000, Moser *et al*. 2011, Girardin *et al*. 2013, Leuschner *et al*. 2013, Spracklen y Righelato 2014).

En las regiones Andinas, Leuschner *et al*. (2013) encontraron que el C total disminuye de los 1000 a los 3000 msnm (128-70 Mg ha-1), atribuyendo este fenómeno a la reducción de la temperatura conforme aumenta la altitud. Weaver (2000) reporta similares resultados en un corto gradiente altitudinal entre los 620 y 950 msnm, donde disminuye la biomasa aérea con el aumento de la altitud, en el sector de barlovento del gradiente altitudinal de las Montañas de Luquillo, en Puerto Rico. Sin embargo, este mismo autor no encontró cambios de biomasa aérea en el gradiente altitudinal del sector de sotavento.

Phillips *et al*. (2011) encontraron un aumento de la biomasa aérea en diferentes tipos de bosques en Colombia, a medida que existe un aumento de la altitud sobre el nivel del mar. Los autores hallaron las menores medias de biomasa aérea (90 Mg ha^{-1} aproximadamente) en el bosque seco tropical, a menos de 800 msnm. La mayor media de biomasa aérea estimada (260 Mg ha^{-1} aproximadamente) se ubicó en el bosque húmedo montano bajo, y bosque muy húmedo montano bajo, entre los 1800 y 2800 msnm. Las medias de biomasa aérea reportadas por Phillips *et al*. (2011) en los bosques montanos fueron similares a las obtenidas en los bosques húmedos tropicales en la misma investigación. Phillips *et al*. (2011) atribuyen los altos contenidos de biomasa aérea de los bosques montanos de Colombia, a la dominancia de *Quercus humboltii*, y las familias Lauraceae, Lecythidaceae, Podocarpaceae, Magnoliaceae y Juglandaceae.

Culmsee *et al*. (2010) y Yepes *et al*. (2015) también encuentran altos valores de biomasa aérea, atribuida a la composición florística de los bosques montanos. En este sentido, en un gradiente altitudinal (1050 y 2400 msnm) en el Parque Nacional Sulawesi,

Indonesia, se hallaron altos valores de biomasa aérea (301 – 323 Mg ha^{-1}) en bosques montanos dominados por Fagaceae (Culmsee *et al*. 2010).

En un gradiente altitudinal (1631 y 2247 msnm) en los Andes colombianos, Yepes *et al*. (2015) identifican altos valores de biomasa aérea (195 y 772 Mg ha^{-1}) en los bosques montanos dominados por la familia Fagaceae, la cual puede aportar mas del 50% de la biomasa aérea total de los bosques montanos dominados por esa familia de árboles (Culmsee *et al*. 2010, Yepes *et al*. 2015). Las ρ reportadas para las Fagaceae (0.60 y 0.70 g/cm^3) (Chave e*t al*. 2006, Zanne *et al*. 2009, Culmsee *et al* 2010, Yepes *et al*. 2015) se considera uno de rangos funcionales más influyentes en la biomasa aérea (Malhi *et al*. 2006). Además, de los valores de *H*, de hasta 40 y 55 m (Blaser y Camacho 1991, Yepes *et al*. 2015), y área basal (*G*) con valores máximos de *G* hasta 51.8 m^2 ha^{-1} (Blaser y Camacho 1991) y 74.47 m^2 ha^{-1} (Yepes *et al*. 2015).

A diferencia de otras familias de estricta distribución tropical, las temperaturas relativamente bajas en los bosques montanos no parecen ser desventajosas para las Fagaceae tropicales (Kapelle *et al*. 1995, Culmsee *et al*. 2010, Yepes *et al*. 2015).

2.5 Carbono en el suelo en gradientes altitudinales

El carbono orgánico del suelo es una proporción importante del total de carbono en ecosistemas forestales, algunas investigaciones sugieren que aumenta a medida que sube la altitud en los gradientes altitudinales (Yoda y Kira 1969, Raich *et al.* 1997, Moser *et al*. 2011, Leuschner *et al*. 2013). Yoda y Kira (1969) encontraron en Tailandia un incremento en el contenido de carbono en el suelo de 57 a 128 Mg ha^{-1}, a mediada que aumentaba la altitud en un gradiente altitudinal entre los 400 y 1700 msnm. El aumento del carbono del suelo se atribuyó al incremento en la precipitación, y una disminución de la temperatura a medida que la altitud era mayor.

Resultados similares se hallaron en un gradiente altitudinal en Mauna Loa, Hawai, donde se encontraron altos contenidos de carbono en el suelo a elevaciones mayores y con bajas temperaturas (Raich *et al*. 1997). Sin embargo, una investigación en la región andina encontró que entre los 1000 y 3000 msnm no hay una diferencia significativa en el carbono acumulado en el suelo (242-270 Mg ha^{-1}) (Leuschner *et al.* 2013).

A pesar de que las tasas de producción de detritos son mayores en sitios con temperaturas mas elevadas, el carbono en el suelo es menor que en aquellos sitios con temperaturas bajas, y con menor producción de detritos (Raich *et al*. 2006), probablemente este fenómeno esté asociado a la reducción de la actividad de organismos descomponedores de materia orgánica muerta en los sitios con menores temperatura (Silver *et al*. 1994, Lieberman *et al.* 1996, Keith *et al*. 2009, Strong *et al.* 2011).

Se debe tomar en cuenta que en los gradientes altitudinales también varía la nubosidad, limitando el proceso fotosintético de las plantas, e influyendo en el crecimiento y productividad de biomasa en los bosques tropicales (Grubb 1977a, Standtmüller 1987, Brown y Lugo 1982).

2.6 Efectos del suelo sobre la biomasa aérea de los bosques tropicales

Algunos autores han tomado en cuenta variables edáficas, para estimar la biomasa aérea (Hernández 2001, DeWalt y Chave 2004, Poorter *et al*. 2015). En este contexto, algunas investigaciones muestran un efecto del tipo de suelo sobre las estimaciones de biomasa aérea en bosques naturales; en cambio, otras investigaciones sugieren que no existen efectos. Las onvestigaciones realizados por DeWalt y Chave (2004) en bosques de tierras bajas del neotrópico determinan que el tipo de suelo puede influir en la acumulación de biomasa aérea en algunos bosques naturales. Esta relación de biomasa acumulada con tipo de suelo se investigó en bosques de bajura en La Selva en Costa Rica, Isla Barro Colorado en Panamá, Cocha Cashu en Perú y KM 41, en Manaus, Brasil. En todos estos sitios con diferencias en precipitación y estacionalidad, se encontraron mayores acumulados de biomasa aérea en bosques de bajura con suelos entisoles que son de mayor fertilidad que en suelos ultisoles de menor fertilidad en Cocha Cashu. Sin embargo, no hay diferencias significativas de la biomasa aérea en bosques de bajura con distintos suelos en los otros sitios (Cuadro 2).

Investigaciones realizadas por Laurance *et al.* (1999), en los bosques de la Amazonía central, atribuyen un incremento en la biomasa aérea asociada positivamente con un incremento en la fertilidad de los suelos. En cambio Clark y Clark (2000) no encuentran efectos del tipo de suelo en la acumulación de biomasa aérea en La Selva, Costa Rica. Investigaciones recientes, realizadas por Poorter *et al*. (2015) con datos de bosques

naturales de varias partes del Neotrópico (México, Belice, Guatemala, Costa Rica, Panamá, Colombia, Guyana, Brasil, y Bolivia), demostraron que la biomasa aérea tiene una disminución no significativa con la fertilidad del suelo de los bosques tropicales, coincidiendo con los resultados similares presentados por Clark y Clark (2000) y DeWalt y Chave (2004).

Cuadro 2. Medias en Mg ha^{-1} de biomasa aérea en dos tipos de suelos en cuatro bosques neotropicales de tierras bajas (sitios y orden de los suelos en las áreas de investigación se enumeran en orden creciente de relativa fertilidad del suelo). Los números en negrita dentro de los sitios indican diferencias significativas entre los tipos de suelos. Diferencias entre los dos tipos de suelos, Tukey p<0.05.

Sitio	Sitio	Tipo de suelo	Biomasa sobre el suelo Mg ha^{-1}
Brasil	Km 41	Espodosol	262.7
		Oxidosol	275.7
Perú	Cosha Cashu	Ultisol	**310.4**
		Entisol	**473.9**
Panamá	Isla Barro Colorado	Oxisol	232.4
		Alfisol	196.4
Costa Rica	La Selva	Ultisol	264.4
		Inceptisol	203.6

Fuente. DeWalt y Chave 2004

2.7 Características climáticas en gradientes altitudinales y su efecto en la distribución de formaciones vegetales

Diversas investigaciones sugieren que los bosques tropicales tienden a variar en estructura, composición de especies y distribución a lo largo de los gradientes altitudinales (Grubb 1977b, Lawton 1982, Weaver y Gillespie 1992, Lieberman *et al*. 1996, Holdridge 2000, Weaver 2000, Gentry 2001, Van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Las variaciones ocurren por los cambios en la temperatura, precipitación, y la posición del gradiente en relación con los vientos que influyen en el aporte de humedad (Standtmüller 1987, Weaver y Murphy 1990, Hamilton 1995, Holdridge 2000, Van der Hammen y Hooghiemstra 2001, Kappelle 2001, Martin *et al.* 2007, Martin *et al.* 2010 Chain-Guadarrama *et al.* 2012, Weaver y Gould 2013).

A lo largo del gradiente altitudinal de la Cordillera Oriental andina de Colombia, pueden observarse cambios estructurales de los bosques. De tal manera, que se identifican formaciones de sabana de los 0 a los 1000 msnm; bosque subandino (montano

bajo) entre los 1000 y 2300 msnm; bosque andino (montano alto) entre los 2300 y 3500 msnm; en algunos sectores entre los 3500 a los 3900 msnm se encuentra bosque alto andino; en otros sitios entre los 3200 a los 4500 msnm, se hallan áreas con páramos, y en alturas superiores se registran sitios nevados (Van der Hammen y Hooghiemstra 2001).

Otro ejemplo de cambios en la estructura y composición de los bosques se puede observar entre los 1100 msnm y 3000 msnm en la Cordillera Central en República Dominicana, donde ocurre un cambio notable en la vegetación aproximadamente a 2000 msnm (Martin *et al.* 2007, Martin *et al.* 2010). En este sentido, es visible un bosque nuboso por debajo de los 2000 msnm, y la existencia de un bosque monodominante de *Pinus occidentalis* por encima de los 2100 msnm.

Probablemente los cambios estructurales y de composición del bosque a lo largo del gradiente altitudinal de la Cordillera Central ocurren por la variación de factores climáticos. En este contexto, se registró una reducción continua de la humedad relativa desde un 90% a los 1500 msnm al 45% a los 2710 msnm, además del descenso de la temperatura de 12.5 ºC a los 1500 msnm hasta los 8 ºC a los 2710 msnm, y la disminución de la media anual de precipitación de 1950 mm a los 1500 msnm a 1650 mm a los 2050 msnm (Martin *et al.* 2007).

Es posible que la reducción de la precipitación con el aumento de la altitud en la Cordillera Central se dé por la inversión de los vientos alisios aproximadamente a los 2000 msnm. La inversión de estos vientos influiría en la definición de un bosque nuboso por debajo de 2000 msnm con un mayor aporte de humedad, y un bosque de *Pinus occidentalis* por encima de los 2000 msnm, con un menor aporte de humedad.

Weaver *et al.* (1973) y Weaver y Murphy (1990), mencionan que en las regiones montañosas la temperatura decrece, y la precipitación, humedad relativa y la intensidad de los vientos tienen un aumento con la mayor altitud sobre el nivel del mar; lo cual influye en la definición de diferentes formaciones vegetales a lo largo de los gradientes altitudinales. Sin embargo, las investigaciones realizadas por Martin *et al.* (2007) y Juvik y Perreira (1974) sugieren que no siempre existe un aumento de la precipitación y humedad relativa del aire con la mayor altitud sobre el nivel del mar.

La cercanía a las costas marinas puede ser otro factor importante que contribuye en la distribución de los bosques tropicales montanos, y los bosques tropicales de tierras bajas a lo largo de los gradientes altitudinales (Atwood 1984, Standtmüller 1987, Weaver y Gillespie 1992, Hamilton *et al.* 1995). Las grandes cordilleras dentro de tierras continentales y alejadas de los océanos, como los Andes, tienden a presentar bosques nubosos en rangos altitudinales entre los 2000 y 3500 msnm en las áreas tropicales. En cambio las montañas aisladas, y muy cercanas a las costas marinas pueden tener presencia de bosques nubosos debajo de los 1000 msnm (Atwood 1984, Weaver y Gillespie 1992, Hamilton *et al.* 1995, Kappelle 2001, Weaver 2000).

Es probable que la baja precipitación en el sector de barlovento de la Cordillera Central de República Dominicana, en comparación con otros bosques nubosos en otros países (Weaver y Gillespie 1992), se deba a la distancia aproximada de 90 km del océano Atlántico hacia el noreste, de donde provienen los vientos predominantes que aportan humedad a los bosques de Cordillera Central.

Otros bosques nubosos encontrados en las montañas de Luquillo en Puerto Rico, a solo 10 kilómetros (km) del océano Atlántico reciben precipitaciones medias anuales de 2300 milímetros (mm) a 4500 mm (Weaver y Gillespie 1992). Siendo mayores a las precipitaciones promedios anuales de la Cordillera Central de Republica Dominicana, probablemente por su cercanía a las costas del océano Atlántico.

2.8 Influencia de la lluvia horizontal sobre los cambios estructurales de la vegetación a lo largo de los gradientes altitudinales

Además de la precipitación vertical y las variaciones de temperatura, también la precipitación horizontal (presencia de neblina) puede influir en la distribución de diferentes formaciones vegetales, a lo largo de los gradientes altitudinales (Standtmüller 1987, Young y León 2001). Por ejemplo, los bosques nubosos (bosques enanos) encontrados en las montañas de Luquillo, Puerto Rico, con altura máxima de 1050 msnm, reciben precipitaciones verticales entre 4514 mm/año y 4534 mm/año; y horizontales; entre 325 mm (7.2%) y 390 mm (8.6%) (Baynton 1969).

Otras investigaciones realizadas en bosques muy húmedos premontanos encontrados a 1300 msnm, en la vertiente Atlántica de Costa Rica, reciben una precipitación vertical de aproximadamente 3195 mm/año, una precipitación horizontal de 550 mm (15.3%) (Cáceres 1981).

Investigaciones en la Sierra Madre de México en bosques de *Quercus sp* a 1330 msnm señalan que hay una precipitación vertical de 3006 mm/año con un aporte de precipitación horizontal de 941 mm/año (31.3%) (Vogelmann 1973). Existen sitios como la Serranía de Macuira en Colombia, donde el aporte de humedad por la lluvia vertical alcanza valores de 853 mm y el aporte por lluvia horizontal puede llegar a 796 mm, este valor equivale a un 48% del total de humedad que reciben los bosques nubosos de esa zona (Cavelier y Goldstein 1989).

La intercepción de precipitación horizontal por la vegetación puede ser una fuente importante de agua, en aquellos gradientes altitudinales donde predominan estaciones secas marcadas (Juvik y Perreira 1974, Standtmüller 1987, Cavelier y Goldstein 1989) atribuyéndose que el factor climático más importante en el mantenimiento de los bosques nuboso es la cobertura de nubes (Grubb y Whitmore 1966).

El aporte de humedad que la neblina proporciona a los bosques nubosos puede tener efectos como la reducción de la transpiración de las plantas, por la casi permanente humedad sobre las hojas (Standtmüller 1987, Bruijnzeel y Veneklaas 1998). Además, la neblina persistente puede influir en la reducción de la radiación solar repercutiendo en la temperatura del aire y una menor capacidad fotosintética de las plantas (Weaver *et al*. 1973, Standtmüller 1987, Bruijnzeel y Veneklaas 1998).

La presencia de fuertes vientos, principalmente en las partes más altas de los gradientes altitudinales puede tener efectos en el tamaño del dosel del bosque (Weaver 1973, Lawton 1982).

La cobertura de neblina no solo aporta agua adicional a los bosques en los gradientes altitudinales, además ayuda a la incorporación de nutrientes a los ecosistemas forestales como H y N, S, Na, Cl, y SO4 (Fowler *et al.* 1967, Lovett y Kinsman 1990, Asbury *et al*.1994, Miller *et al.* 1993, Clark *et al.* 1997). Autores como Fowler (1967), Weathers

(1988), Miller *et al.* (1993), Clark *et al.* (1997) afirman que las concentraciones de Iones son de tres a siete veces mayores en la precipitación horizontal, en comparación con las encontradas en la precipitación vertical, siendo mayores los depósitos de iones en áreas con bosques nubosos que en bosques de tierras bajas (Fowler *et al.* 1967, Lovett y Kinsman 1990, Miller *et al.* 1993, Clark *et al.* 1997).

Por ejemplo, Miller *et al.* (1993) encontraron que las tasas de nutrientes fueron mas altas a mayor altitud en las montañas Whiteface en Nueva York, Estados Unidos. En este contexto, las estimaciones en las deposiciones de S y N aumentaron en un gradiente altitudinal entre los 600 a 1275 msnm.

2.9 Características edáficas en gradientes altitudinales

Algunas investigaciones han encontrado variaciones de las condiciones edáficas a lo largo de los gradientes altitudinales como un aumento de la humedad, materia orgánica, acidez, y una variación en la cantidad de nutrientes del suelo (Baruch 1984, Marrs *et al.* 1988, Weaver y Murphy 1990, Silver *et al.* 1994, Scatena y Lugo 1995, Lieberman *et al.* 1996, Strong *et al.* 2011).

Las variaciones en la cantidad de nutrientes del suelo se reflejan en la reducción de la fertilidad de estos a mayor altitud (Baruch 1984, Marrs *et al.* 1988). Marrs *et al.* (1988), encuentran en sus investigaciones que la mineralización de N y la nitrificación se reduce con el aumento de la altitud. Es probable que esta reducción se deba a la disminución de la actividad microbiana que se encarga de la descomposición de la materia orgánica en el suelo, atribuida al descenso de la temperatura a mayor altitud (Lieberman *et al.* 1996, Strong *et al.* 2011). Lo que conlleva también a una mayor acumulación de materia orgánica muerta a mayor altitud. Strong *et al.* (2011), encontraron que un 10% del suelo a los 300 msnm corresponde a materia orgánica y un tercio del suelo a 1100 msnm corresponde a materia orgánica, en un gradiente altitudinal al sureste de Queensland, Australia. De igual forma Silver *et al.* (1994) encontraron el mismo fenómeno en un gradiente altitudinal en bosques húmedos de montaña de Puerto Rico.

Strong *et al.* (2011) estiman un valor de pH= 6.0 en las partes más bajas del gradiente y un pH= 3.9 en las partes más altas, reflejándose una mayor acidez del suelo a mayor

altitud. La mayor acidez del suelo con el aumento de altura del gradiente altitudinal encontrado por Strong *et al.* (2011) es consistente con resultados de Silver *et al*. (1994), quienes también encuentran a un aumento de la acidez a mayor altitud en bosques húmedos de montaña en Puerto Rico.

Kitayama (1992) y Scatena y Lugo (1995) atribuyen la existencia de correlación entre las variaciones edáficas con la presencia de distintas formaciones vegetales presentes a lo largo de los gradientes altitudinales.

2.10 Impacto del cambio climático en los bosques naturales

Es probable que los bosques tropicales de Centroamérica experimenten una reestructuración, debido al aumento de la temperatura y cambios en la precipitación, que es lo que se estima que ocurrirá en prácticamente toda la región. En este sentido, podrían aparecer nuevas asociaciones vegetales, como sabanas, que son ecosistemas más resistentes al aumento de la temperatura, las sequías, el fuego, y la aparición de formaciones vegetales de tierras bajas en altas elevaciones (Foster 2001, Anderson *et al.* 2008, Mendoza *et al.* 2001, Enquist 2002, Cifuentes Jara 2010).

Algunas investigaciones mostraron una alta sensibilidad a los cambios de temperaturas en aquellas zonas de vida con altas elevaciones; en tanto las zonas de vida en bajas elevaciones podrían ser más sensibles a variaciones en la precipitación (Enquist 2002). El aumento de la temperatura en los bosques nubosos encontrados en elevaciones altas, podría originar la sustitución del bosque nuboso por formaciones vegetales de menor altitud, llevando a la pérdida de la biodiversidad de especies endémicas de estos sitios (Foster 2001).

En Monteverde, Costa Rica, la disminución del número de días nublados se asocia fuertemente con la reducción de las poblaciones de anfibios, además la reducción de la humedad relativa produce la muerte de epífitas y otras plantas (Pounds *et al.* 1997, Cifuentes Jara 2010). La altura de la capa de nubes durante la estación seca se ha ido elevando a una tasa de dos metros por año; si la temperatura del clima aumenta entre 1 y 2 °C, en los próximos 50 años los bosques nubosos se verán amenazados (Cifuentes Jara 2010).

La diversidad de las zonas de vida, según Enquist (2002), podría reducirse en Costa Rica, en escenarios de clima húmedo y cálido extremo, algunas de las zonas de vida con mayor afectación serían los bosques montanos bajos lluviosos, bosque montano lluvioso, bosque premontano lluvioso, y los bosques estacionalmente secos de tierras bajas (Enquist 2002).

3 ÁREA DE ESTUDIO

3.1 Parque Nacional Volcán Maderas y Reserva Natural Volcán Mombacho

3.1.1 Localización de las áreas de estudio

El Parque Nacional Volcán Maderas, en Nicaragua, se encuentra en la región Pacífico, entre los 11.45° latitud norte y los 85.52° longitud oeste (INETER 2015). Tiene una extensión de 6820 ha, repartidas en un área de amortiguamiento de 3342.7 ha entre los 100 y 300 msnm, y un área núcleo de 3477.3 ha entre los 300 msnm y su cumbre más alta a los 1394 msnm (Zamora 2009). El Parque Nacional Volcán Maderas, se encuentra en el extremo sureste de isla de Ometepe, que está rodeada por el lago Cocibolca, en la región suroeste de Nicaragua (INETER 1988a, INETER 2015).

La Reserva Natural Volcán Mombacho se localiza en la región Pacífico de Nicaragua, dentro del departamento de Granada, entre los 11°50' latitud norte y los 85°59' longitud oeste. Tiene una extensión de 7200 ha, repartidas en 6659.66 ha de área de amortiguamiento, comenzando a 30 msnm aproximadamente, en las costas del Lago de Nicaragua hasta los 850 msnm. El área núcleo de la reserva empieza a los 850 msnm hasta la cumbre más alta, a los 1345 msnm, abarcando un área de 579 ha (Atwood 1984, INETER 1988b, Fundación Cocibolca 2006).

De aquí en adelante, para fines de claridad se hará referencia al Parque Nacional Volcán Maderas como: volcán Maderas, y a la Reserva Natural Volcán Mombacho como: volcán Mombacho.

3.1.2 Clima

Los volcanes Mombacho y Maderas tienen dos estaciones climáticas marcadas, un periodo seco que dura de noviembre a abril, y un periodo húmedo que va de mayo a octubre (INETER 2005). La precipitación media anual varía entre los 1200 y 1700 mm en las faldas de ambos volcanes (CNE 2001, INETER 2005, Fundación Cocibolca 2006, MAGFOR *et al.* 2013) sin embargo, en las partes más altas la precipitación media anual se encuentra entre los 1600 y 2000 mm (MAGFOR *et al.* 2013). La temperatura media

anual se encuentra entre los 24 y 27°C entre los 300 y 500 msnm. En el rango de los 500 y 700 msnm la temperatura media anual va de los 22 a 23.9 °C, y en alturas superiores a los 700 msnm las temperaturas promedios anuales se encuentran entre los 20 y 21.9 °C (MAGFOR *et al.* 2013).

3.1.3 Geología

Desde el punto de vista geológico, los volcanes Mombacho y Maderas se encuentran ubicados en el Graben Nicaragua, o Depresión de Nicaragua, probablemente formados en el cuaternario (Incer 1972, Dengo *et al*.1970, Atwood 1984, Bergoeing 1987, Garofalo *et al*. 2007). El volcán Maderas está inactivo, y se estima que el último período eruptivo ocurrió hace 3000 años (INETER 2015). Se registra que la última actividad eruptiva de volcán Mombacho sucedió en 1560 (Mooser *et al.* 1958), y actualmente no tiene actividad (INETER 2015). Sin embargo, en la presente investigación fue visible la constante actividad de pequeñas fumarolas en el sector norte y sur del volcán, que han quemado la vegetación del bosque.

3.1.4 Edafología

En las elevaciones bajas del volcán Maderas, se encuentran suelos Molisoles, que se caracterizan por ser bien drenados, oscuros, fértiles y con alta concentración de materia orgánica (INIFOM 1998, INETER 2003). También hay suelos Inceptisoles en las partes bajas del volcán, los cuales tienen alto contenido de materia orgánica (MO) (INETER 2003). En cambio, los suelos de la cumbre del volcán son Alfisoles, y se desarrollaron de piedras y de cenizas volcánicas, son moderadamente fértiles y excesivamente drenados, con pH ácido (INIFOM 1998, INETER 2003).

En volcán Mombacho, los suelos son de tipo Molisoles, caracterizados por ser bien drenados, oscuros y fértiles y con altas concentraciones de MO (INIFOM 1998, INETER 2003). Además se encuentran suelos Entisoles que no son aptos para la agricultura, y se considera que su mejor uso puede ser para la conservación de bosques naturales en tierras con pendientes pronunciadas (INETER 2003).

3.1.5 Vegetación

Hasta el momento, algunas investigaciones realizadas en volcán Maderas han identificado la presencia de especies de bosque húmedo entre los 600 y 700 msnm, y especies de bosque nuboso sobre los 800 msnm, a partir de parcelas permanentes de muestreo (PPMs). Las especies identificadas son *Alchornea latifolia, Ardisia revoluta, Croton Schiedeanus, Cassipourea elliptica, Conostegia xalapensis, Coussapoa villosa, Guarea glabra, Guarea grandifolia Myriocarpa longipes Psychotria panamensis, Picramnia antidesma* entre otras. Sobre los 800 msnm, algunas las especies de bosque nuboso identificadas son *Clusia stenophylla, Conostegia oerstediana, Guettarda crispiflora, Hedyosmum goudotianum*, *Hieronyma oblonga*, *Roupala montana* (Díaz Santos y Díaz Santos 2010b, Díaz Santos *et al*. 2011).

En volcán Mombacho, solo se han hecho descripciones de los bosques encontrados sobre los 900 msnm, identificándose especies de bosque húmedo y nuboso. Entre las especies identificadas de bosque húmedo, están *Dendropanax arboreus*, *Inga pavoniana*, *Inga vera, Myrcianthes fragrans*, *Ocotea veraguensis*, *Pouteria isabalenzis*, *Psychotria panamensis, Trophis mexicana*, entre otras. Algunas especies identificadas para bosque nuboso son *Ardisia costaricensis*, *Conostegia oerstediana*, *Freziera friedrichsthaliana*, *Guettarda crispiflora* y, *Hedyosmum goudotianum* (Atwood 1984, Weaver y Díaz Santos 2002, Díaz Santos *et al*. 2010a).

3.2 Gradiente altitudinal de la Cordillera de Talamanca (GACT)

3.2.1 Localización y extensión de las áreas de estudio

El área de estudio en Costa Rica, se encuentra en la vertiente Caribe de la Cordillera de Talamanca, y tiene una extensión aproximada de 227, 674 ha (Veintimilla 2013). El sitio no presenta estación seca, y las precipitaciones promedio anuales pueden alcanzar los 3777 mm a los 440 msnm en Parque Nacional Barbilla, teniendo un pico máximo anual de precipitación de 4261 mm a los 1600 msnm, en el Parque Nacional Tapantí, y bajando a 2353 mm de precipitación anual a los 2810 msnm en la Reserva Forestal Río Macho en Villa Mills. Las temperaturas promedio anuales se encuentran en 24.3°C a los

440 msnm en Parque Nacional Barbilla, hasta los 11.2°C a los 2810 msnm en la Reserva Forestal Río Macho en Villa Mills (http://www.worldclim.org/).

3.2.2 Geología

Desde el punto de vista geológico, la Cordillera de Talamanca se formó durante el Mioceno superior (Rivier Sutter 1985), hace aproximadamente 1.8 millones de años (Meza Ocampo 2009), y tiene algunas de las cumbres montañosas más altas de la región centroamericana (Escalante y Astorga 2011). Las cumbres corresponden a Urán (3333 msnm), Cerro de la Muerte (3491 msnm), Kámuk (3554 msnm), y Chirripó (3820 msnm) (Flores Silva 1999, Meza Ocampo 2009).

3.2.3 Edafología

Según la taxonomía de suelos de USDA (2010), los suelos del sitio de estudio son de tipo Inceptisoles y Ultisoles, (Mata Chinchilla *et al.* 2013). Los suelos Inceptisoles pueden ser encontrados entre los 400 y 2600 msnm; y se caracterizan por tener altos contenidos de MO y fuerte ondulaciones con pendientes entre 30 y 60%. Los suelos Ultisoles pueden ser encontrados en las parcelas entre los 440 a los 2810 msnm, y se caracterizan por sus altos contenidos de MO, con pendientes fuertemente onduladas, entre 30 a 60% (Mata Chinchilla *et al.* 2013). El pH de los suelos es moderadamente ácidos a muy ácidos (UNA 2016.), y se encuentra en un rango entre los 3.9 y 5.1 (Veintimilla 2013).

3.2.4. Vegetación

Veintimilla (2013) identificó cuatro tipos de bosques en el rango altitudinal de los 440 a los 2810 msnm, tomando como base el Índice de Valor de Importancia de cada especie (IVI) evaluada, a partir de 32 Parcelas Permanentes de Muestreo (PPMs). Con los valores de IVI, se logró identificar cuatro tipos de bosques.

Las especies representativas del primer tipo de bosque son las palmeras *Socratea exorrhiza*, *Welfia regia*, y especies de árboles como *Protium ravenii*, *Minquartia*

guianensis y *Garcinia magnifolia,* y se distribuyen en la zona de vida de bosque muy húmedo premontano (bmh-P), en un rango altitudinal entre los 440 y los 620 msnm.

El segundo tipo de bosque se encuentra representado por especies de árboles como *Pertrottetia sessiliflora, Tetrorchidium euriphyllum, Psychotria berteroana, Pouroma bicolor* y *Vochysia allenii*, y se ubican en la zona de vida bosque pluvial premontano (bp-P), en un rango altitudinal entre los 1000 y 1120 msnm.

El tercer tipo de bosque se encuentra mayormente representado por *Pouteria reticulata, Ilex lamprophylla, Oreomunnea mexicana, Alsophila firma, Quecus bumelioides y Billia rosea,* y se ubica en las zonas de vida bosque pluvial premontano (bp-P) y bosque pluvial montano bajo (bp-MB) entre los 1400 a los 1660 msnm.

El cuarto tipo de bosque se representa por las especies de *Quercus bumelioides, Weinmannia pinnata, Styrax argenteus, Quercus costaricensis, Drimys granadensis,* y *Cleyera theoides*, y se distribuye entre los 2150 a los 2350msnm en las zonas de vida bp-MB y bosque pluvial montano (bp-M), entre los 2600 y 2810 msnm (Veintimilla 2013).

4 METODOLOGÍA

4.1 Establecimiento de parcelas de muestreo

En los volcanes Mombacho y Maderas, adicional a la existencia de PPMs, se establecieron Parcelas Temporales de Muestreo (PTMs), siguiendo la metodología de Sesnie *et al.* (2009), Chain Guadarrama *et al*. (2012) y Veintimilla (2013). Se seleccionaron sitios con bosques que no tuvieran historiales de intervenciones humanas, (coladas de lava cubiertas de bosques entre los 440 y 900 msnm en volcán Mombacho) y se instalaron PTMs con tamaño de 0.25 ha (50 x 50 m), ubicadas a distancias mínimas de 300 metros (m) unas de otras, y a 150 m de distancia mínima de los bordes de los bosques. Todas las parcelas se situaron en sitios con pendiente del terreno menor a 45°, para evitar afectaciones por derrumbes del terreno. En el GACT, se utilizaron PPMs instaladas por la Cátedra de Ecología de CATIE.

En volcán Maderas, se utilizaron datos de 8 PPMs, instaladas entre los años 2008 y 2011 (Díaz Santos y Díaz Santos 2010b, Díaz Santos *et al.* 2011). Adicionalmente, se instalaron 10 PTMs, (Figura 1 y Anexo 1), cubriéndose un rango altitudinal entre los 437 y 1157 msnm.

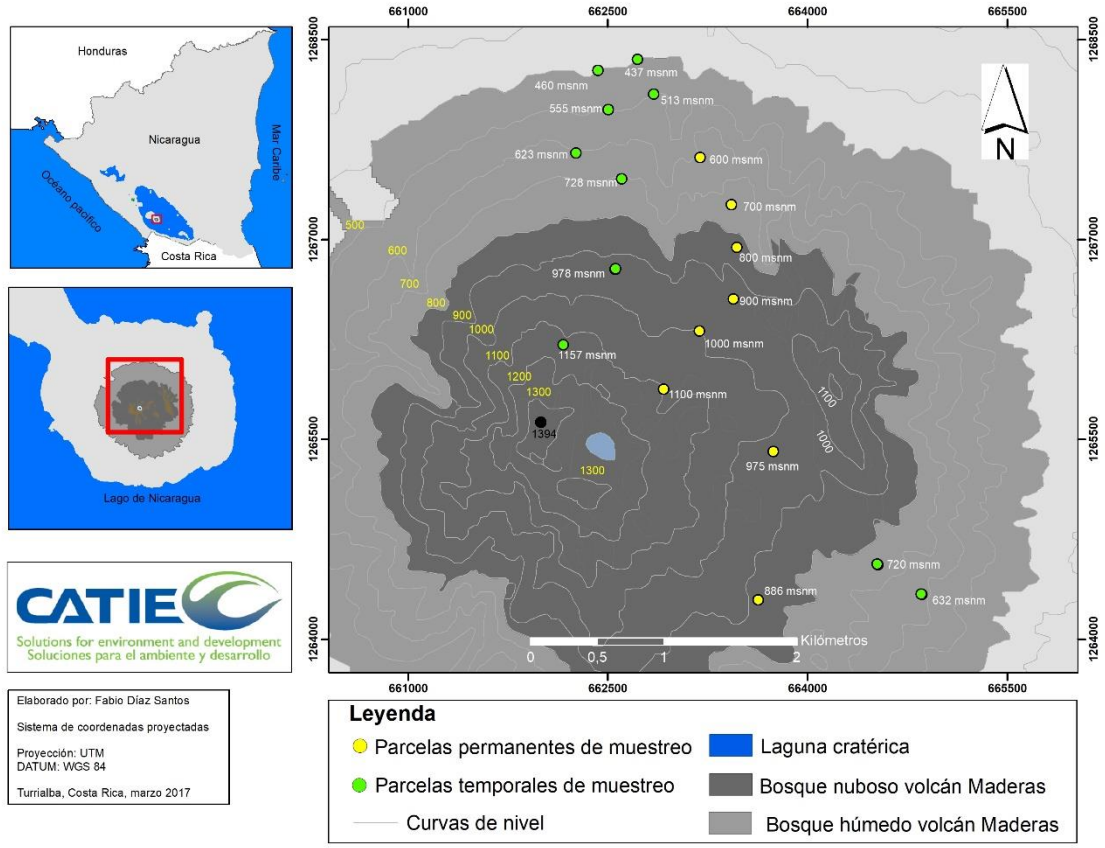


Figura 1. Ubicación de PPMs y PTMs en volcán Maderas.

En volcán Mombacho se utilizaron datos de 5 PPMs, ubicadas entre los 900 y 1200 msnm, que fueron instaladas en 1998 (Weaver y Díaz Santos 2002). Adicionalmente, se instalaron 13 PTMs, (Figura 2 y Anexo 1).

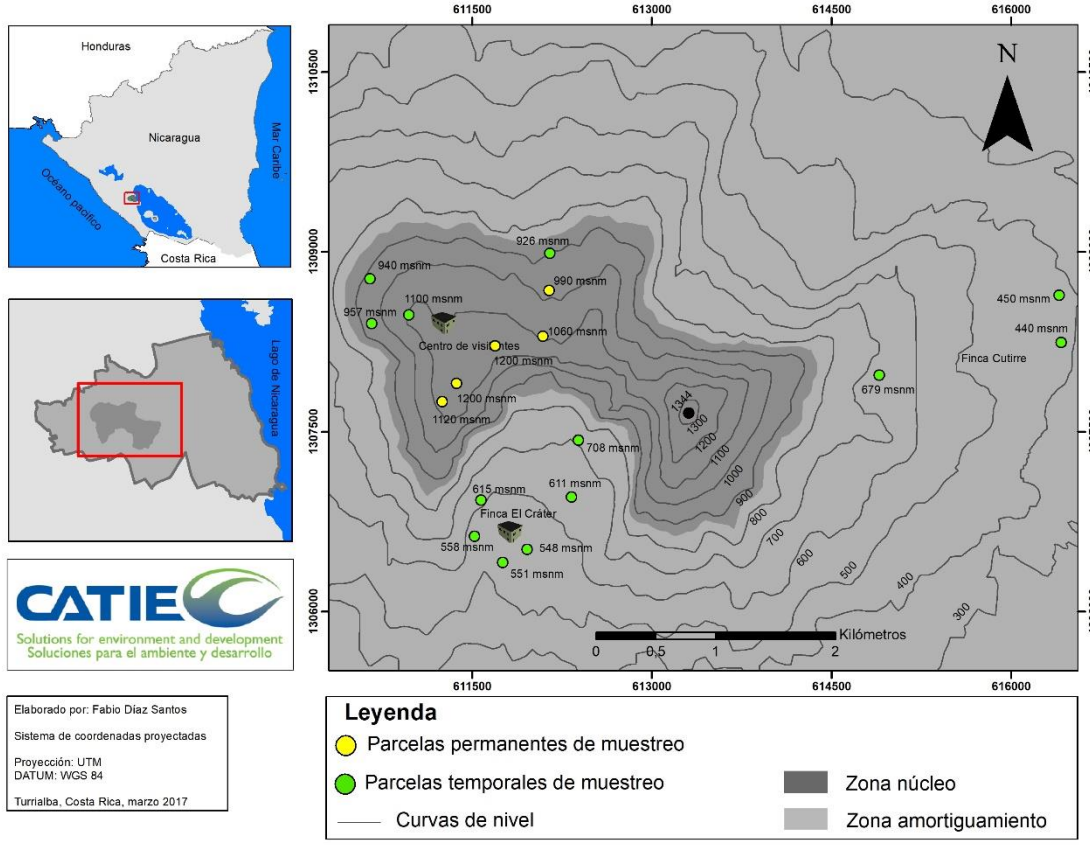


Figura 2. Ubicación de PPMs y PTMs en volcán Mombacho.

En el GACT, se utilizaron datos de 27 PPMs a lo largo del gradiente altitudinal, entre los 400 y 2810 msnm. Las parcelas fueron instaladas por la Cátedra de Ecología en Manejo de Bosques Tropicales del CATIE, como parte del programa CLIMIFORAD (www.climiforad.org). Las PPMs del área de investigación se encuentran distribuidas a lo largo de 4 zonas de vida, ubicadas a distintos pisos altitudinales (Figura 3 y Anexo 2).

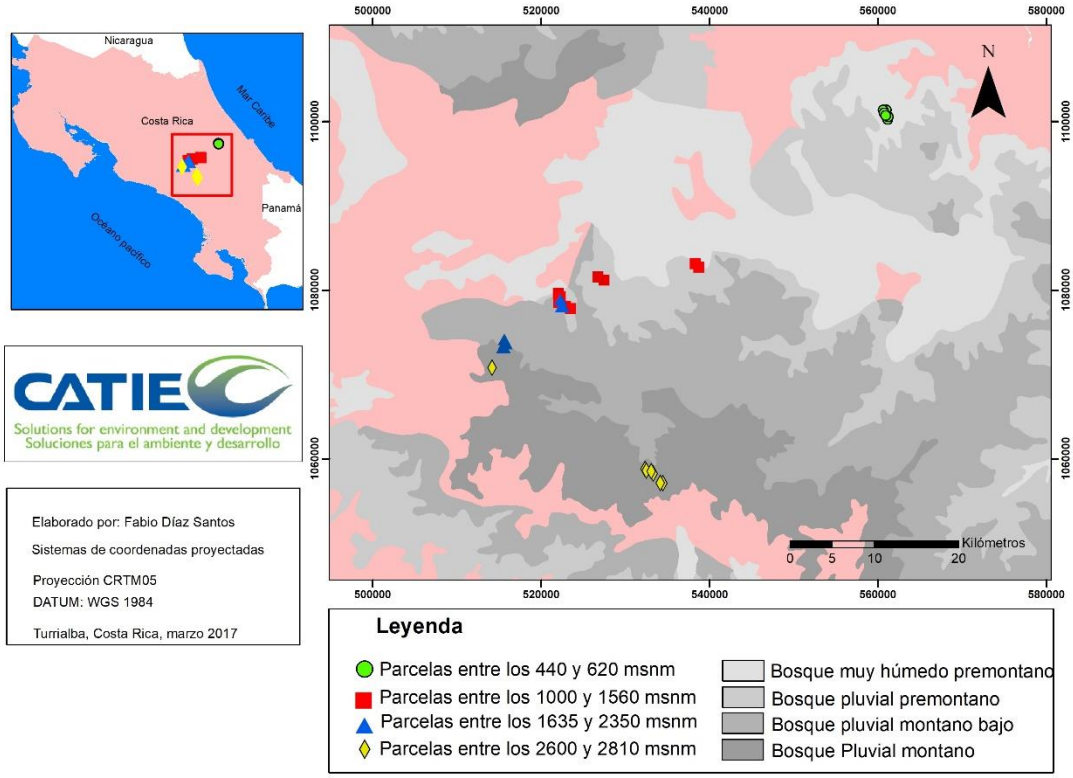


Figura 3. Ubicación de 27 PPMs de 0.25 ha, en el GACT. Símbolos de color verde corresponden al bosque muy húmedo premontano (bmh-P) encontrado entre los 430 y 620 msnm; símbolos de color rojo representan al bosque pluvial premontano (bp-P), entre los 1000 y 1591 msnm; símbolos de color azul corresponden al bosque pluvial montano bajo (bp-MB) hallado entre los 1635 y los 2350; símbolos de color amarillo corresponden a parcelas ubicadas en el bosque pluvial montano (bp-M) entre los 2600 y los 2810 msnm.

4.2 Identificación de especies

En Nicaragua, la identificación de las especies de árboles y helechos dentro de las parcelas se hizo a partir de guías de árboles ilustrados, como Gentry (1996), Quesada *et al*. (1997), William *et al.* (2000), Zamora (2000), Zamora y Poveda (2003), Weber (2001), Cordero y Boshier (2003), Gonzáles (2005), Pickering (2006), y las claves dicotómicas de Stevens *et al.* (2001). Adicionalmente, se hicieron consultas en línea de los proyectos: Flora de Nicaragua, Manual de Plantas de Costa Rica, y Flora Mesoamericana, existentes en la base de datos en línea del Missouri Botanical Garden (http://www.tropicos.org). La identificación de las especies fue verificada por Alfredo Grijalva, taxónomo vegetal del Herbario Nacional de Nicaragua (Herbario de la

Universidad Centroamericana). La identificación de los árboles, helechos y palmeras dentro de las PPMs del GACT se realizó por personal calificado de la Cátedra Latinoamericana de Ecología y Manejo de Bosques Tropicales y Biodiversidad de CATIE y por Nelson Zamora, botánico calificado.

4.3 Variables medidas en árboles y helechos

Se incluyeron todos los árboles con diámetro a la altura al pecho (*D*, 1.3 m) ≥ 10 cm. Las mediciones de los *D* se hicieron con cintas diamétricas de fibra de vidrio. En casos de árboles con múltiples tallos como *Myrcianthes fragrans*, rebrotes de árboles caídos, o troncos con varias ramificaciones se midieron todos aquellos que presentaron el *D* requerido, reportándose como ejes de un mismo individuo. A los árboles con deformaciones o con gambas a los 1.3 m de *D*, se les realizaron las mediciones a 30 cm por encima de la deformación, o a 1 m aproximadamente por encima de las gambas (Camacho 2000).

En Nicaragua, se construyó un modelo alométrico, que estimara valores de *H*, a partir de los *D* de los árboles, en las parcelas de los volcanes Mombacho y Maderas (Brown *et al*. 1989, Chave *et al*. 2005, Feldpausch *et al*. 2012, Hunter *et al*. 2013, Girardin, *et al*. 2013, Chave *et al*. 2014). Para la construcción del modelo, se tomaron submuestras de aproximadamente treinta árboles y helechos por parcela, para estimar la *H* a cada árbol evaluado. Las mediciones de las *H* se hicieron siguiendo una metodología similar a las de Phillips *et al.* (2009) y Da Silva Scaranello *et al.* (2012). Se seleccionaron cinco árboles dentro de las categorías diamétricas 10-19.9 cm, 20-29.9 cm, 30-39.9 cm, 40-49.9 cm, 50-59.9 cm y > 60 cm y se midieron su dap y altura.

Se midió la *H* usando un clinómetro óptico, en combinación con una cinta métrica. La cinta métrica se utilizó para medir la distancia horizontal (*d*) encontrada entre el observador y el fuste del árbol, posteriormente se midió el ángulo hacia la base del árbol (ángulo β), y luego el ángulo a la parte más alta de la copa (ángulo α) (Calderón s.f., Prodan *et al* 1997) (Figura 4).

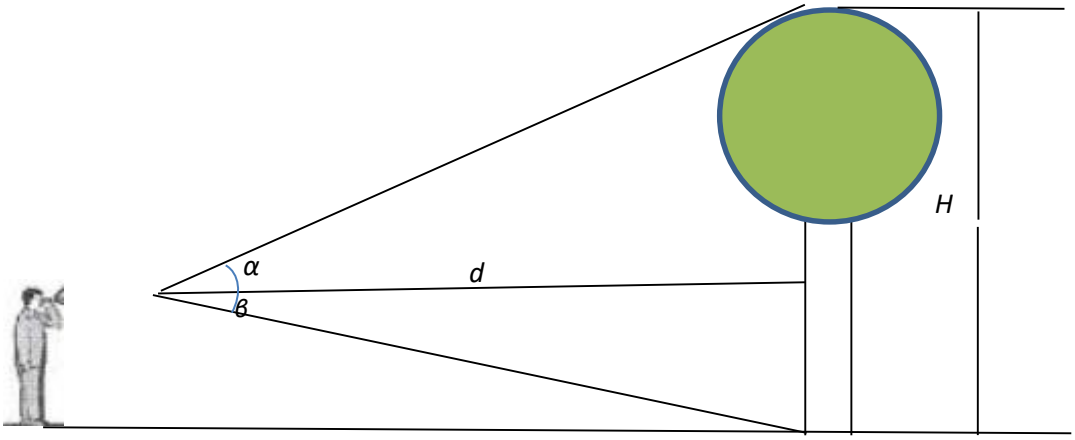


Figura 4. Medición de la H de un árbol a partir de un clinómetro óptico.

El cálculo de la *H* se hizo con la fórmula siguiente:

$H = d\ (tn\alpha + tn\beta)$

Donde:

H= altura total del árbol

d= distancia horizontal que existe entre la persona medidora de *H* de árboles y el fuste del árbol

tnα= tangente de alfa

tnβ= tangente de beta

La metodología de Cornelissen *et al*. (2003), Chave (2006b), Williamson y Wiemann (2010) se adoptó, para determinar la ρ del 88.62% (148 especies) de las especies evaluadas en los volcanes Mombacho y Maderas, a partir de muestras de madera obtenidas en campo. Se seleccionaron tres árboles entre 10 y 30 cm de *D* por cada especie evaluada, que estuviesen sanos, y que se encontraran fuera de las PPMs. A cada árbol seleccionado se le tomó una muestra de madera entre 10 a 15 cm de largo, con barrenos de incremento de 5.15 mm de diámetro y entre 30.48 cm y 40.64 cm de largo (Ruiz Osorio 2013). Las muestras se colocaron en bolsas plásticas y/o pajillas plásticas (Chave 2006b,) a las que se les aplicó calor en los extremos para sellarlas, cada muestra fue etiquetada con un código único.

Posteriormente, las muestras de madera se llevaron al laboratorio del departamento de Química de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua (UNAN-Managua), donde se determinó la ρ siguiendo el protocolo de Chave (2006b). Las muestras se

sumergieron en agua con la ayuda de una aguja de volumen prácticamente cero, en una probeta de 100 ml con agua sobre una balanza electrónica, esto se hizo para determinar el volumen de la madera, equivalente a la masa de agua desplazada en la probeta. El tiempo de inmersión de cada muestra no superó los cinco segundos, para asegurar que los espacios grandes de cada muestra no fueran llenados de agua. La balanza electrónica se calibraba, colocándola nuevamente en cero, luego de cada volumen de madera obtenido (Chave 2006b).

Posteriormente, las muestras fueron colocadas en recipientes de papel de aluminio e introducidas a un horno a una temperatura de 101°C por 24 horas. Las muestras secas se colocaban en un matraz de Erlenmeyer sobre una balanza electrónica previamente calibrada en 0, para determinar su peso seco. Teniendo el dato de volumen fresco y peso seco de cada muestra se determinó la ρ con la siguiente fórmula:

$\rho = m/v$

Donde:

ρ= Densidad de madera

m= masa de la madera en gramos (g)

v = volumen de la madera en centímetros cúbicos (cm^3)

A las especies cuya ρ no pudo ser determinada con muestras de campo se le atribuyeron promedios a nivel de género o familia en campo, o promedios de ρ por parcela. En caso contrario, se recurrió a datos de ρ de especies, géneros y familias encontradas en la base de datos publicada por Chave *et al.* (2006), y Zanne *et al.* (2009).

A partir de muestras de madera tomadas en campo, se logró determinar la ρ de 148 especies (88% del total); 3 especies (2%) a nivel de género y 2 especies (1%) con promedios de ρ por parcela. Con base en las fuentes publicadas, se determinó un 3% (5 especies) a nivel de especie, 5% (8 especies) a nivel de género, y 1% (1 especie) a nivel de familia. Para un total de 100% (167) de especies con su ρ determinada. Los valores de ρ para las especies de árboles, helechos y palmeras del GACT fueron proporcionados por la Cátedra de Ecología del CATIE.

4.4 Variables edáficas

En Nicaragua, se tomaron cinco muestras de suelo dentro de cada parcela, siguiendo la metodología empleada por Sesnie *et al.* (2009), Chain-Guadarrama *et al.* (2012) y Veintimilla (2013). Se recolectó una muestra de cada extremo de las parcelas y una muestra en el centro; estas se obtuvieron a 30 cm de profundidad, eliminando la hojarasca de la superficie. Las cinco muestras se entremezclaron para homogeneizarlas como una muestra compuesta por parcela.

Las muestras se analizaron en el laboratorio del Departamento de Suelos y Agua de la Universidad Nacional Agraria (UNA) en Nicaragua. Se determinó el porcentaje de arena, limo y arcilla, a partir del método del hidrómetro de Bouyoucos, y un análisis de química sencilla, donde se obtuvieron valores de pH, Calcio (Ca, me/100 g suelo), Magnesio (Mg, me/100 g suelo), Potasio (K, me/100 g suelo), Fósforo (P, ppm), Nitrógeno (N%) y Materia Orgánica (MO%). Para el GACT se utilizaron datos de las variables de suelo proporcionados por la Catedra de Ecología del CATIE, y que formaron parte de la investigación de Veintimilla (2013).

4.5 Altitud sobre el nivel del mar

En las parcelas de muestreo de Nicaragua, se estimó la altitud en metros sobre el nivel del mar (msnm), usando un GPS Garmin Etrex 30; en las parcelas del GACT, se utilizaron datos de la altitud de la base de datos de la cátedra de ecología de CATIE.

4.6 Variables climáticas

Los valores de temperatura media anual (Tma) correspondiente al GACT se tomaron de la base de datos de WorldClim (http://www.worldclim.org). Estas son capas de datos digitales con información climática del período 1950-2000, con una resolución espacial de 1 km^2 (30 arco-segundos). Por el área pequeña de los sitios de Nicaragua, y la falta de estaciones meteorológicas locales, no se incluyeron variables climáticas para el análisis de los datos de estos sitios.

4.7 Análisis de los datos

4.7.1 Caracterización de los tipos de bosques

En Nicaragua, se hizo una identificación de los tipos de bosques, tomando elementos de las metodologías utilizadas por Mostacedo *et al*. (2006), Ramos y Finegan (2006), Murrieta *et al*. (2007), Sesnie *et al*. (2009) y Jadán e*t al*. (2014). Para ello, se utilizaron los datos de abundancia de las especies de árboles, y helechos medidos en las parcelas de muestreo instaladas en los dos sitios de investigación. Con las abundancias, se realizaron análisis de conglomerados, utilizando el método de agrupamiento de Ward y la medida de distancia Bray Curtis (McCune y Grace 2002, Di Rienzo *et al*.2016), para hacer una identificación exploratoria de los tipos de bosques en los volcanes Mombacho y Maderas.

Posteriormente, se realizó un análisis de similitud (ANOSIM), considerando la corrección de SidakSS en los valores de p, para buscar diferencias estadísticas entre los tipos de bosques que se identificaron a partir del análisis de conglomerados. Para el ANOSIM, se corrieron 1000 permutaciones (Di Rienzo *et al*. 2010, Oksanen *et al* 2013). Además, se hizo un Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMS), para describir la variación de la composición de la vegetación (Di Rienzo *et al*. 2010). Para el análisis de conglomerado, ANOSIM y NMS, se escogió la medida de distancia Bray Curtis (Clarke 1993, McCune y Grace 2002, Di Rienzo *et al*. 2010).

Se realizó un análisis de especies indicadoras (Cáseres *et al*. 2010) como método de validación de los tipos de bosques identificados a partir de los conglomerados y el

ANOSIM. Para ello se consideraron como especies indicadoras a aquellas con un $p< 0.05$ y un Valor Indicador (VI) > 0.70, que abarca un rango de 0 (no hay indicación) a 100 (Indicación perfecta). Indicación perfecta significa que la presencia de una especie apunta a un grupo particular sin error (McCune y Grace 2002).

Para el caso del GACT, ya existe una caracterización de los tipos de bosques sobre el gradiente altitudinal, realizado por la Cátedra de Ecología del CATIE (Veintimilla 2013).

4.7.2 Construcción de ecuaciones locales D-H

Se utilizaron los datos de *D* y las *H* medidas en campo de una submuestra de 820 árboles en los volcanes Mombacho y Maderas, para construir un modelo de predicción de *H*. A partir del modelo *D-H,* fue posible predecir la *H* de todos los árboles evaluados en las dos áreas de investigación en Nicaragua.

Para la construcción del modelo se hizo la implementación del modelo aditivo generalizado mixtos con distribución Gamma del lenguaje R. La construcción del modelo se hizo con el apoyo de la unidad de bioestadística del CATIE.

El modelo está dado por:

$H_{ij} = f(D_j) + \text{random effect (especie}_i) + \varepsilon_{ij}$

Donde:

H_{ij} = j-ésimo valor de la altura de la i-ésima especie

Especie i= efecto aleatorio de la i-ésima especie

f=función del suavizado penalizado (spline penalizado)

D= Diámetro del árbol

ε = Término del error aleatorio $\sim Ni(0, \sigma^2)$

El modelo obtenido logró explicar una variabilidad del 73.6 % de la *H* en relación al *D* de los árboles.

4.7.3 Modelos alométricos utilizados en tres paisajes boscosos

Para los tres paisajes boscosos no existen ecuaciones alométricas a escala local para estimaciones de C, por lo que fue necesaria la búsqueda de ecuaciones pantropicales que pudieran utilizarse en los sitios. Luego de una revisión de literatura se decidió trabajar con las ecuaciones desarrolladas por Chave *et al*. (2005, 2014), Álvarez *et al.* (2012) y Goodman *et al*. (2013) (Anexo 5).

Para estimar el C en la biomasa aérea, se siguieron las sugerencias de varios autores, quienes estiman que el 50 % de la biomasa aérea corresponde a C almacenado (Brown 2002b, Orozco y Brumer 2002, Gayoso y Guerra 2005, IPCC 2006, Girardin *et al*. 2013, Yepes *et al*. 2015). En este sentido, se utilizó la siguiente fórmula:

$C = BA * 0.5$

Donde:

C= Carbono aéreo total almacenado

BA=Biomasa aérea

4.7.4 Elección de ecuaciones a utilizar en los volcanes Mombacho y Maderas

En Nicaragua, se consideraron los siguientes criterios para la selección de las ecuaciones de Chave *et al*. (2005) y Chave *et al*. (2014), en las dos áreas de investigación:

1. Cubren el rango diamétrico de todos los árboles encontrados en los dos sitios de investigación para Nicaragua.

2. Toman en cuenta variables predictoras importantes como *D*, ρ y *H* (Chave *et al*. 2014) y *D* y ρ (Chave *et al*. 2005, Álvarez *et al*. 2012) para estimar biomasa aérea y C.

3. La inclusión de la *H* para estimar biomasa aérea y C suele resultar en una mayor exactitud de estimaciones (Brown *et al*. 1989, Chave *et al*. 2005, Culmsee *et al*. 2010, Da Silva Scaranello *et al*. 2012, Feldpausch *et al*. 2012, Chave *et al*. 2014).

4. La ecuación de Chave *et al*. (2014) puede ser utilizada a través de diferentes tipos de bosques y condiciones climáticas.

5. Chave *et al*. (2005) y Chave *et al*. (2014) tienen similares resultados al compararlos, incluso cuando la *H* de los árboles no está disponible.

6. Las ecuaciones de Chave *et al*. (2005) están entre las ecuaciones más utilizadas en bosques tropicales (Chave *et al* 2005, Clark 2007, Culmsee *et al*. 2010, Álvarez *et al*. 2012, ONU-REDD 2015).

7. Chave *et al* (2005) tienden a sobrestimar apenas entre los 0.5 – 6.5% del valor real de la biomasa cuando se promedia a través de sitios (Chave *et al.* 2005).

8. La tendencia del porcentaje de la media y la varianza de modelos alométricos sugeridos por Chave *et al.* (2014) fue solo ligeramente superior a modelos alométricos ocupados a escala local.

En Nicaragua, las medias de C en Mg ha^{-1}, obtenidas de cada ecuación alométrica se compararon de forma independiente para cada sitio de investigación. En este contexto, se realizó un ANAVA (Spracklen y Righelato 2014, Yepes *et al*. 2015, Phillips *et al*. 2016) para la comparación de medias de C en el programa Infostat (Di Rienzo *et al*. 2016), probando los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (Anexo 6 y 7). Además, se construyeron diagramas de dispersión para ver la tendencia de las medias de C de Chave *et al*. (2005) y Chave *et al*. (2014) a lo largo de los gradientes altitudinales (Anexo 8). Los criterios de selección de los modelos, las pruebas estadísticas, y las recomendaciones del IPCC (2006) de escoger la ecuación con estimaciones de biomas y C más conservadores sirvieron para elegir uno de los modelos alométricos. Por lo anterior, en Nicaragua, se logró encontrar diferencias significativas entre las medias de C de Chave *et al*. (2005) y Chave *et al*. (2014) en ambas áreas de investigación, tomándose como resultados válidos las estimaciones de C de Chave *et al*. (2014).

4.7.5 Elección de ecuaciones a utilizar en el GACT

En el GACT se probaron ecuaciones alométricas de Chave *et al*. (2005), Álvarez *et al*. (2012) y Goodman *et al*. (2013), que han sido aplicadas en otras áreas con condiciones ecológicas similares (Blaser y Camacho 1991, Segura y Venegas 1999, Chave *et al*. 2005, Álvarez *et al*. 2012, Goodman *et al*. 2013, Yepes *et al*. 2015). Las pruebas con las ecuaciones se realizaron a partir de cuatro combinaciones (Cuadro 3), de las que solo el resultado de una de las combinaciones (combinación 3) se tomaría como válido para realizar análisis estadísticos posteriores. Para Chave *et al.* (2005), se consideraron los mismos criterios de selección que en Nicaragua. Para tomar en cuenta las ecuaciones de Álvarez *et al*. (2012) y Goodman *et al*. (2013) dentro de las combinaciones de ecuaciones, se consideraron los siguientes criterios:

1. Considera el D y ρ como los dos predictores más importantes en las estimaciones de la biomasa aérea y C (Chave *et al*. 2005, Álvarez *et al*. 2012).

2. Cubren el rango diamétrico de todos los árboles evaluados entre los 1400 y 2810 msnm.

3. Las ecuaciones de Álvarez *et al*. (2012) fueron construidas con datos provenientes de sitios de bosques montanos en Colombia, que comparten varias de las familias de árboles encontradas en el GACT (Lauraceae, Podocarpaceae, Magnoliaceae, Juglandaceae y Fagaceae). Además, de la similitud en altas áreas basales ha^{-1}, árboles con H de hasta 40 metros, y similares zonas de vida encontradas a lo largo de ambos gradientes altitudinales (Blaser y Camacho 1991, Segura y Venegas 1999, Phillips *et al*. 2011, Álvarez *et al*. 2012, Veintimilla 2013, Yepes *et al*. 2015) (Cuadro 3, Anexo 9).

4. Álvarez *et al.* (2012) proponen sus ecuaciones como una alternativa al uso de otras ecuaciones alométricas como Chave *et al*. (2005) y Brown *et al.* (1989), utilizadas ampliamente en los bosques neotropicales, para evaluar reservas de C en la biomasa aérea.

5. La ecuación para palmeras de Goodman *et al*. (2013) fue construida con datos de nueve especies en la amazonía peruana. Tres de esas especies (*Euterpe precatoria*, *Socratea exorrhiza* e *Iriartea deltoidea*) pueden ser encontradas en el GACT, por lo que se consideró a Goodman *et al*. (2013), para estimar C de las palmeras evaluadas en el GACT.

Cuadro 3. Combinaciones de ecuaciones utilizadas a lo largo del GACT, para realizar estimaciones de biomasa aérea y C. La combinación de ecuaciones en negrita fue la elegida para realizar análisis estadísticos posteriores.

Combinación	Ecuación	Autores	Rango *D* ecuación en cm	Rango *D* Aplicación en campo en cm	Tipo bosque ecuación	Tipo bosque Área de estudio	Rango asnm en campo en m
Combinación 1	$AGBest=\rho*EXP(-1.239+1.980LN(D)+0.207(LN(D))^2-0.0281(LN(D))^3)$	Chave *et al* (2005)	5 -156	10 – 102.7	bp	bmh-P bp-P bp-MB bp-M	440-620 1000-1591 1635-2350 2600-2810
	$AGB=EXP(3.130-(1.536LN(D))+(1.169(LN(D))^2)-(0.122(LN(D))^3)+(1.767LN(\rho)))$	*Álvarez et al (2012)*	10.9 -26.5	10 - 159.9	bp-M	bp-P bp-MB bp-M	1000 - 1591 1635 - 2350 2600 - 2810
	$AGB=EXP(-3.3488+2.7483LN(D))$	*Goodman et al. (2013)*	6 - 40	10.1 - 25.6	bh	bmh-P bp-P	440 - 620 1000 - 1591
Combinación 2	$AGBest=\rho*EXP(-1.499+2.1481LN(D)+0.207(LN(D))^2-0.0281(LN(D))^3)$	Chave *et al* (2005)	5 - 156	10 - 97.3	bp	bmh-P bp-P	440 - 620 1000 - 1120
	$AGB=EXP(1.836-(1.255LN(D))+(1.169(LN(D))^2)-(0.122(LN(D))^3)-(0.222LN(\rho)))$	*Álvarez et al (2012)*	10.4 - 62.7	10 – 159.9	bp-MB	bp-P bp-MB bp-M	1400 – 1591 1635 – 2350 2600-2810
	$AGB=EXP(-3.3488+2.7483LN(D))$	*Goodman et al. (2013)*	6 - 40	10.1 - 25.6	bh	bmh-P bp-P	440 - 620 1000 - 1591
Combinación 3	$\boldsymbol{AGBest=\rho*EXP(-1.239+1.980LN(D)+0.207(LN(D))^2-0.0281(LN(D))^3)}$	**Chave *et al* (2005)**	**5 -156**	**10 – 97.3**	**bp**	**bmh-P** **bp-P**	**440 - 620** **1000 - 1120**
	$\boldsymbol{AGB=EXP(1.836-(1.255LN(D))+(1.169(LN(D))^2)-(0.122(LN(D))^3)-(0.222LN(\rho)))}$	***Álvarez et al (2012)***	**10.4 - 62.7**	**10 - 62.7**	**bp-MB**	**bp-P** **bp-MB** **bp-M**	**1400 – 1591** **1635 – 2350** **2600 - 2810**
	$\boldsymbol{AGB=EXP(1.960-(1.098LN(D))+(1.169(LN(D))^2)-(0.122(LN(D))^3)+(1.061LN(\rho)))}$	***Álvarez et al (2012)***	**10.1 - 198**	**63 -198.9**	**bh-P**	**bp-P** **bp-MB** **bP-M**	**1400 – 1591** **1635 – 2350** **2600 - 2810**
	$AGB=EXP(-3.3488+2.7483LN(D))$	*Goodman et al. (2013)*	6 - 40	10.1 - 25.6	bh	bmh-P bp-P	440 - 620 1000 - 1591

Combinación 4	$AGBest=\rho*EXP(-1.239+1.980*LN(D)+0.207(LN(D))^2-0.0281(LN*(D))^3)$	Chave *et al* (2005)	5 -156	10 – 97.3	bp	bmh-P bp-P	440 - 620 1000 - 1120
	$AGB=EXP(1.960-(1.098LN(D))+(1.169(LN(D))^2)-(0.122(LN(D))^3)+(1.061LN(\rho)))$	*Álvarez et al (2012)*	10.1 - 198	10.1 – 92.6	bh-P	bp-P	1400 - 1560
	$AGB=EXP(1.836-(1.255LN(D))+(1.169(LN(D))^2)-(0.122(LN(D))^3)-(0.222LN(\rho)))$	*Álvarez et al (2012)*	10.4 - 62.7	10-159.9	bp-MB	bp-MB	1591-2350
	$AGB=EXP(3.130-(1.536LN(D))+(1.169(LN(D))^2)-(0.122(LN(D))^3)+(1.767LN(\rho)))$	*Álvarez et al (2012)*	10.9 -26.5	10 – 133.6	bp-M	bp-M	2600 - 2810

*En la combinación 1, la ecuación para bp-M de *Álvarez et al (2012)* solo fue utilizada para las especies de género Quercus y Weinmannia

La ecuación de *Chave et al.* (2005), se aplicó para todos los árboles del bmh-P y bp-P, y todos las Cyatheaceae entre los 440 y 2810 msnm

Tipos de bosques: bosque húmedo (bh); bosque húmedo premontano (bh-P); bosque muy húmedo premontano (bmh-P); bosque pluvial (bp); bosque pluvial premontano (bp-P) bosque pluvial montano bajo (bp-MB); bosque pluvial montano (bp-M).

Se realizó un ANAVA, para determinar si existen diferencias significativas en las medias de C estimado para cada tipo de bosque identificado, en cada sitio de investigación (Di Rienzo *et al*. 2016). Para efectos del ANAVA, en volcán Maderas, se fucionaron dos de los tres tipos de bosques diferenciados estadísticamente. La fusión se realizó porque, a pesar de que ambos tienen diferencias en composición de especies, estas pueden ser encontradas dentro de un mismo tipo de bosque (http://www.tropicos.org).

Se determinó la existencia de relaciones entre el C y cada factor ambiental por sitio por separado con un análisis de correlación de Pearson (Di Rienzo *et al*. 2016), (Anexo 10). Para las variables con correlaciones significativas ($p<0.05$), se hicieron regresiones lineales bivariadas y se escogieron los modelos con los menores valores de los Criterios de Información de Akaike (AIC), y Criterio de Información Bayesiano (BIC), además se tomó en cuenta los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Los mejores modelos de regresión lineal se representaron con diagramas de dispersión.

El modelo general de regresión lineal utilizado fue:

$C_i = \beta_0 + \beta_1(Va_i) + \varepsilon i$

Donde:

C_i = i-ésima observación de la variable carbono aéreo.

β_0= Parámetro desconocido que representa la ordenada al origen, indicando el valor esperado del C cuando la variable ambiental es igual a 0.

β_1 = Parámetro desconocido que representa la tasa de cambio en el C, frente al cambio unitario en la variable ambiental que se esté tratando.

Va_i= i-ésima variable ambiental.

εi = Término del error aleatorio que se distribuye de forma normal con media =0 y varianza constante ($\varepsilon i \sim Ni(0, \sigma^2)$).

Por último, se realizó una partición de la varianza en el programa QEco (Di Rienzo *et al*. 2010), para encontrar qué proporción de la variación del C almacenado (Matriz respuesta) puede ser explicado por la contribución única o total de cada variable ambiental (Matrices de variables explicativas), o qué proporción de la variación del C podría estar explicada por un efecto conjunto de las distintas variables ambientales (Borcard *et al*. 1992, Peres Neto *et al*. 2006).

Para lo anterior, se realizó un análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Proximidad (PCNM), donde se transformaron las coordenadas geográficas de cada parcela, a una matriz de distancias geográficas. Para ello se hicieron transformaciones logarítmicas de las coordenadas (Log_{10}) y se utilizó la medida de distancia Euclidia. La salida del PCNM generó autovectores, tomándose en cuenta solo aquellos con una explicación significativa ($p<0.05$) que pudiera explicar el gradiente espacial del C (Di Rienzo *et al*. 2010). Posteriormente, se estandarizaron las variables ambientales, para evitar datos atípicos.

Las matrices de variables estandarizadas se utilizaron para realizar un análisis de redundancia canónica (Rda), a partir de un *Forward selection*, que permitió retener aquellas variables ambientales con una contribución significativa en la variabilidad del C, en los gradientes altitudinales de los tres sitios de investigación. El criterio de retención de las variables fue el valor de significancia ($p <0.05$). Las variables retenidas se utilizaron para realizar la partición de varianza (Di Rienzo *et al*. 2010).

5 RESULTADOS

5.1 Resultados generales

En el volcán Maderas, se identificaron 80 especies, ocho (10%) quedaron a nivel de género y una (1.25%) como indeterminada. Las identificaciones corresponden a 78 especies de árboles y dos de helechos.

En el volcán Mombacho, la identificación corresponde a 121 especies, nueve de estas quedaron a nivel de género (7.44%), y una (0.83%) como indeterminada. Las especies de árboles identificados corresponden a 120 y una de helecho.

La identificación en el GACT corresponde a 412 especies, de las cuales 55 (13.35%) quedaron a nivel de género, no se logró identificar a que especie, género o familia pertenecen 52 árboles, quedando como indeterminados. Las identificaciones fueron de 399 especies de árboles, 8 de helechos y 5 de palmeras.

5.2 Identificación de las formaciones vegetales en los sitios de Nicaragua

El análisis de conglomerado mostró la existencia de tres tipos de bosques en el volcán Maderas (Figura 5), con diferencias significativas entre estos, en cuanto a sus abundancias de especies (ANOSIM, p=0.003). Las diferencias se verificaron con el uso de la corrección de SidakSS, demostrándose que los tres tipos de bosques difieren estadísticamente entre si (Di Rienzo *et al.* 2010) (Cuadro 4). Un tipo de bosque se identificó entre los 437 y 555 msnm (bosque 1), otro tipo entre los 600 y los 728 msnm (bosque 2) y un tercero entre los 800 y 1157 msnm (bosque 3).

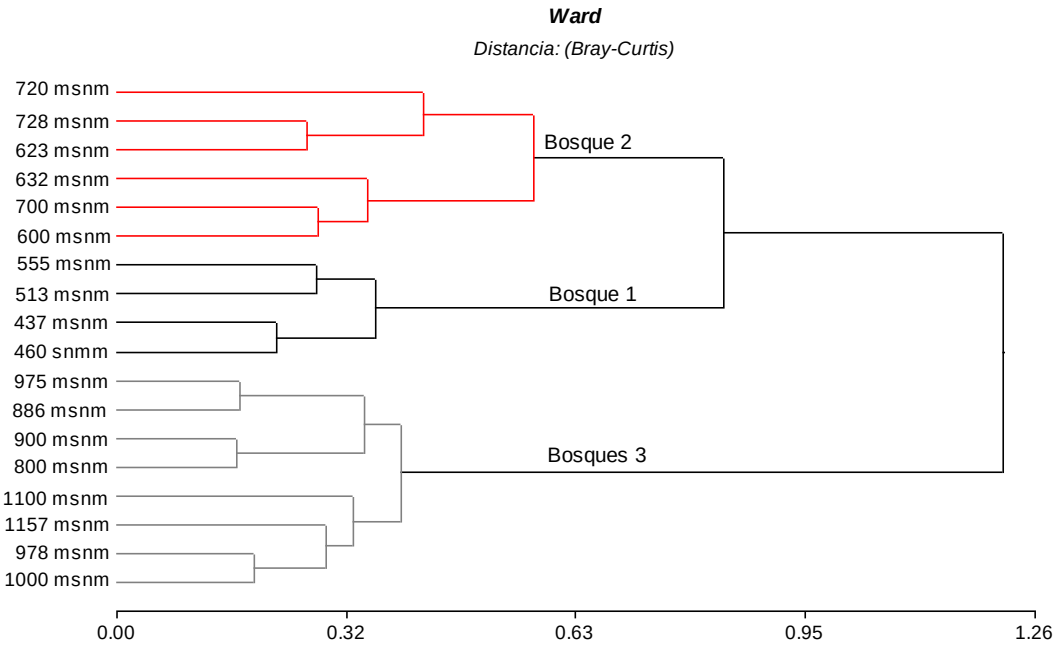


Figura 5. Conglomerado de las parcelas basadas en la abundancia de las especies de árboles y helechos ≥ 10 cm de D en 18 parcelas de muestreo de 0.25 ha, ubicadas en volcán Maderas. Los colores identifican los tipos de bosques.

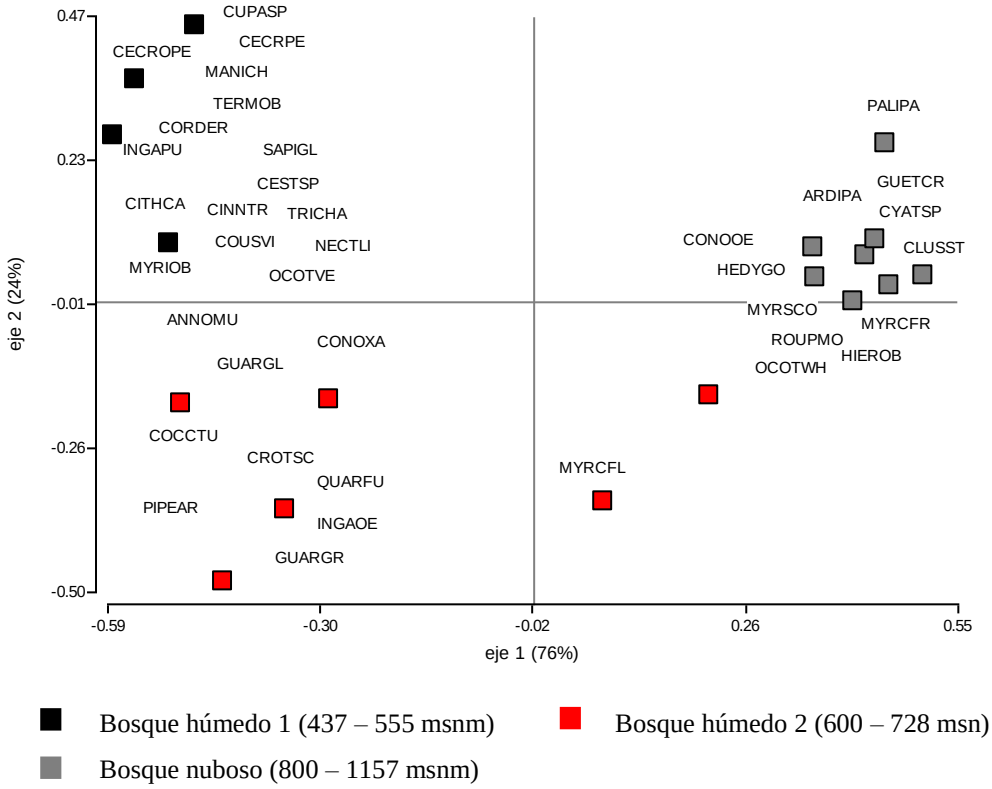
Cuadro 4. Comparación entre los tipos de bosques identificados en volcán Maderas a partir de un ANOSIM.

Formación vegetal 1	Formación vegetal 2	p	SidakSS
Bosque 1	Bosque 2	0.004	0.01
Bosque 1	Bosque 3	0.002	0.01
Bosque 2	Bosque 3	0.002	0.01

El análisis de ordenación NMS muestra que los tipos de bosques en volcán Maderas tienen una buena separación sobre los ejes 1 y 2, que explican un 76 y 24% de varianza total respectivamente (Figura 6), además de una buena ordenación de los datos reflejada en un nivel de estrés con valor 7.00 (Clarke 1993, Di Rienzo *et al*. 2010).

Por último, se realizó un análisis de especies indicadoras ($p < 0.05$) de cada tipo de bosque identificado en volcán Maderas, registrándose 26 especies indicadoras con VI > 0.70. El bosque 1 tiene 9 especies indicadoras; el bosque 2, 9 especies; y el bosque 3, 8 especies (Cuadro 5).

La posición relativa de las especies de árboles más abundantes en las parcelas de muestreo (NMS), y el análisis de especies indicadoras para cada tipo de bosque permitieron identificar el tipo de formación vegetal correspondiente a los bosques 1, 2 y 3. El grupo de parcelas entre los 437 y los 555 msnm y entre los 600 y 728 msnm presentan una mayor abundancia de especies encontradas en bosques húmedos (http://www.tropicos.org), aunque la composición difiere entre estos pisos altitudinales. Las parcelas entre los 800 y 1157 msnm muestran una mayor abundancia de especies encontradas en los bosques nubosos (http://www.tropicos.org). Para diferenciar a los dos tipos de bosques húmedos encontrados en volcán Maderas, de aquí en adelante se llamará al bosque entre los 437 y 555 msnm bosque húmedo 1; y al bosque entre los 600 y 728 msnm, bosque húmedo 2, y; al bosque encontrado entre los 800 y 1157 msnm, se le llamará bosque nuboso.



Bosque húmedo 1 (437 – 555 msnm)

Bosque húmedo 2 (600 – 728 msn)

Bosque nuboso (800 – 1157 msnm)

Las especies *Cecropia peltata* (CECROPE), *Cestrum sp* (CESTSP), *Cinnamomum triplinerve* (CINNTR), *Citharexylum caudatum* (CITHCA), *Cordia eriostigma* (CORDER), *Coussapoa villosa* (COUSVI), *Cupania sp* (CUPASP), *Inga punctata* (INGAPU), *Manilkara chicle* (MANICH), *Myriocarpa obovata*, (MYRIOV), *Nectandra lineata* (NECTLI), *Ocotea veraguensis* (OCOTVE), *Sapium glandulosum* (SAPIGL), *Terminalia oblonga* (TERMOB), *Trichilia havanensis* (TRICHA) están mayormente asociadas a las parcelas ubicadas en el bosque húmedo 1. Las especies *Annona mucosa* (ANNOMU), *Coccoloba tuerckheimii* (COCCTU), *Conostegia xalapensis* (CONOXA), *Croton schiedeanus* (CROTSH), *Guarea glabra* (GUARGL), *Guarea grandifolia* (GUARGR), *Inga oerstediana* (INGAOE), *Myrciaria floribunda* (MYRCFL), *Piper arboreum* (PIPEAR), y *Quararibea funebris* (QUARFU) se encuentran mayormente asociadas a parcelas en el bosque húmedo 2. Las especies *Ardisia palmana* (ARDIPA), *Clusia stenophylla* (CLUSIST), *Conostegia oerstediana* (CONOOE), *Guettarda crispiflora* (GUETCR), *Hedyosmum goudotianum* (HEDYGO), *Hieronyma oblonga* (HIEROB), *Myrcianthes fragrans* (MYRCFR) *Myrsine coriácea* (MYRSCO), *Palicourea padifolia* (PALIPA), y *Roupala montana* (ROUPMO) están mayormente relacionadas a las parcelas encontradas en el bosque nuboso.

Figura 6. Diagrama de ordenación NMS muestra la posición de las especies de árboles más abundantes en relación con 18 parcelas de muestreo en volcán Maderas.

*Cuadro 5. Especies indicadoras por tipo de formación vegetal en volcán Madera*s

Especie	Tipo de bosque	VI	p
Cordia eriostigma	Bosque húmedo 1	0.94	0.01
Nectandra lineata	Bosque húmedo 1	0.86	0.01
Coussapoa villosa	Bosque húmedo 1	0.84	0.01
Terminalia oblonga	Bosque húmedo 1	0.98	0.01
Inga punctata	Bosque húmedo 1	0.98	0.01
Cestrum sp	Bosque húmedo 1	0.93	0.01
Cupania sp	Bosque húmedo 1	0.87	0.02
Citharexylum caudatum	Bosque húmedo 1	0.84	0.02
Cinnamomum triplinerve	Bosque húmedo 1	0.78	0.02
Croton schiedeanus	Bosque húmedo 2	0.91	0.01
Cassipourea elliptica	Bosque húmedo 2	0.89	0.01
Inga oerstediana	Bosque húmedo 2	0.90	0.01
Myrciaria floribunda	Bosque húmedo 2	0.82	0.01
Dendropanax arboreus	Bosque húmedo 2	0.89	0.01
Alchornea latifolia	Bosque húmedo 2	0.85	0.01
Myrtaceae sp1	Bosque húmedo 2	0.71	0.03
Quararibea funebris	Bosque húmedo 2	0.82	0.03
Guarea glabra	Bosque húmedo 2	0.71	0.03
Myrcianthes fragrans	Bosque nuboso	0.96	0.01
Conostegia oerstediana	Bosque nuboso	0.98	0.01
Clusia stenophylla	Bosque nuboso	0.87	0.01
Hedyosmum goudotianum	Bosque nuboso	0.91	0.01
Roupala montana	Bosque nuboso	0.81	0.02
Ocotea whitei	Bosque nuboso	0.78	0.03
Psychotria panamensis	Bosque nuboso	0.80	0.04
Guettarda crispiflora	Bosque nuboso	0.79	0.04

En el volcán Mombacho, el análisis de conglomerado identificó la existencia de tres tipos de bosques (Figura 7). Al igual que en el volcán Maderas, el ANOSIM con corrección de SidakSS mostró que existen diferencias entre estos, en cuanto a la abundancia de especies (p= 0.003) (Cuadro 6). También, al igual que en el caso del otro volcán, la diferenciación florística de los bosque parece tener una relación fuerte con la altitud. Se identificó un tipo de bosque (Bosque 4) entre los 440 y 708 msnm, otro tipo de bosque entre los 926 a los 1100 msnm (Bosque 5), y un tercero (Bosque 6) entre los 1060 y 1200.

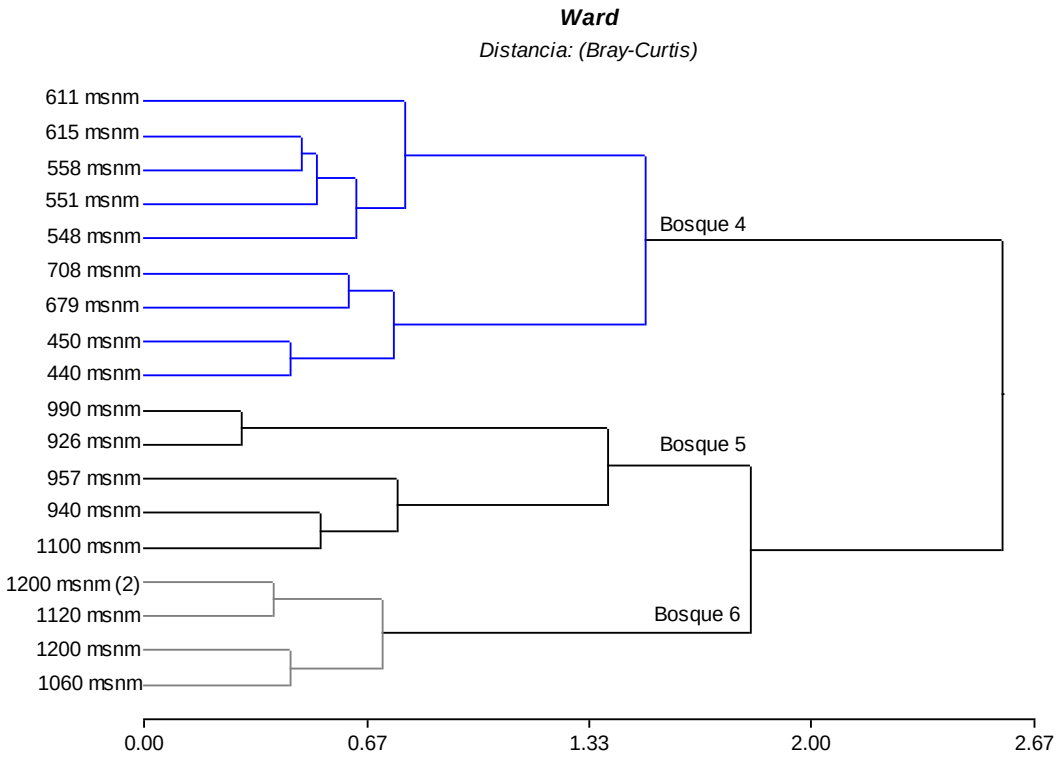


Figura 7. Análisis de conglomerados basado en la abundancia de especies de árbol y helecho ≥ 10 cm de D, en 18 parcelas de muestreo de 0.25 ha ubicadas en volcán Mombacho. Los colores identifican los tipos de bosques.

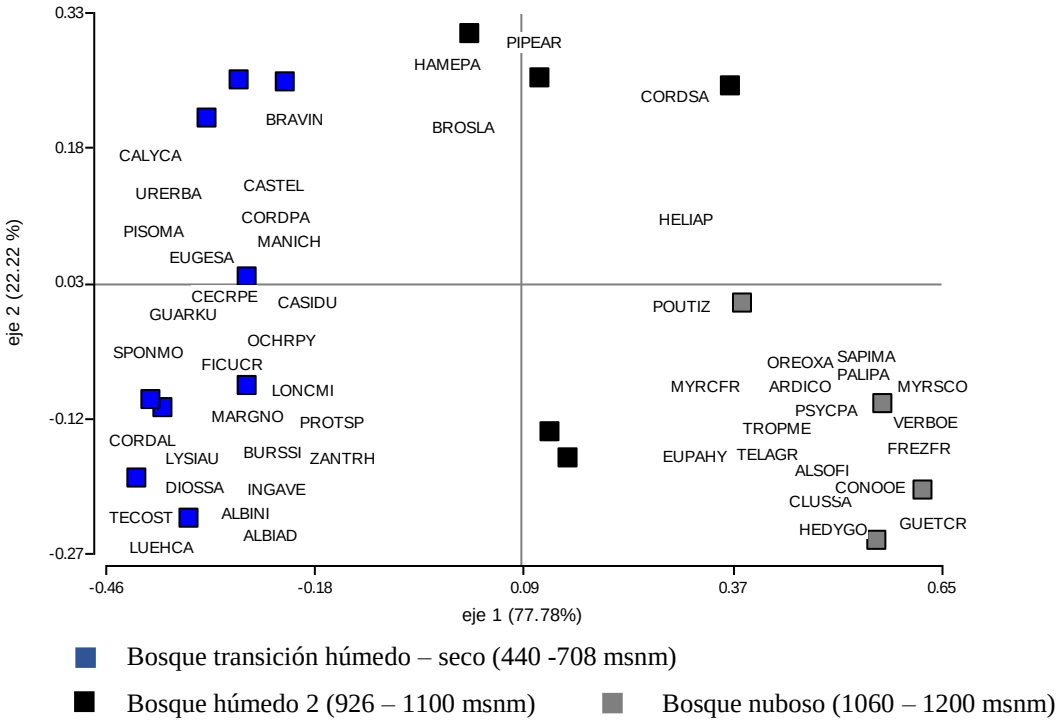
Cuadro 6. Comparación entre los tipos de bosques identificados en volcán Mombacho a partir de un ANOSIM.

Formación vegetal 1	Formación vegetal 2	p	SidakSS
Bosque 5	Bosque 4	0.001	0.003
Bosque 5	Bosque 6	0.001	0.003
Bosque 4	Bosque 6	0.002	0.01

En volcán Mombacho, el análisis de ordenación NMS presentó una buena separación entre tipos de bosques, donde el eje 1 explica el 77.78 % de la varianza total explicada y el eje 2 explica un 22.22 % de la varianza total (Figura 8). Además, existe una buena ordenación de los datos, con un nivel de estrés de 10.69 (Clarke 1993, Di Rienzo *et al*. 2010).

El análisis de especies indicadoras ($p < 0.05$) para volcán Mombacho presentó un total 24 especies indicadoras, con un VI >0.70 (*Oreopanax xalapensis* con VI= 0.67), donde el bosque 4 presentó 7 especies, el bosque 5, 4 especies, y el bosque 6, 13 especies (Cuadro 7).

La posición relativa de las especies de árboles más abundantes en las parcelas de muestreo (NMS), y el análisis de especies indicadoras para cada tipo de bosque permitieron identificar el tipo de formación vegetal correspondiente a los bosques 4, 5 y 6. El grupo de parcelas entre los 440 y 708 msnm corresponde a un bosque de transición húmedo-seco (http://www.tropicos.org), las parcelas entre los 926 a 1100 msnm son parte de un bosque húmedo (http://www.tropicos.org). Un tercer grupo de parcelas, entre los 1060 a 1200 msnm, tienen una composición de especies propia de bosques nubosos (http://www.tropicos.org).



Las especies *Albizia adinocephala* (ALBIAD), *Albizia niopoides* (ALBINI), *Bravaisia integérrima* (BRAVIN), *Bursera simaruba* (BURSSI), *Calycophyllum candidissimum* (CALYCA) *Casimiroa dura* (CASIDU), *Castilla elastica* (CASTEL), *Cecropia peltata* (CECRPE),*Cordia alliodora* (CORDAL) *Cordia panamensis* (CORDPA), *Diospyros salicifolia* (DIOSSA), *Eugenia salamensis* (EUGESA), *Ficus crassinervia* (FICUCR), *Guarea kunthiana* (GUARKU), *Inga vera* (INGAVE), *Lonchocapus minimiflorus* (LONCMI), *Luehea candida (LUHECA), Lysiloma auritum* (LYSIAU), *Manilkara chicle* (MANIKA), *Margaritaria nobilis* (MARGNO), *Ochroma pyramidale* (OCHRPY), *Pisonia macranthocarpa* (PISOMA), *Protium sp* (PROTSP), *Spondias mombin* (SPONMO), *Tecoma stans* (TECOST), *Urera baccifera* (URERBA) Y *Zanthoxylum rhoifolium* (ZANTRH) se encuentran asociadas a parcelas en el bosque transición húmedo-seco. Las especies *Brosimum lactescens* (BROSILA), *Cordia salvadorensis* (CORDSA), *Hamelia patens* (HAMEPA), *Heliocarpus appendiculatus* (HELIAP), se encuentran asociados a las parcelas en el bosque húmedo. Las especies *Alsophila aff. Firma* (ALSOFI), *Ardisia costaricensis* (ARDICO), *Clusia salvinii* (CUSISA), *Conostegia oerstediana* (CONOOE), *Eupatorium hypomalacum* (EUPAHY), *Freziera friedrichsthaliana* (FREZIFR), *Guettarda crispiflora* (GUETCR), *Hedyosmum goudotianum* (HEDYGO), *Myrcianthes fragrans* (MYRFR), *Myrsine coriácea* (MYRSCO), *Oreopanax xalapensis* (OREOXA), *Palicourea padifolia* (PALIPA), *Psychotria panamensis* (PSYPA), *Sapium macrocarpum* (SAPIMA), *Telanthophora grandifolia* (TELAGR), *Trophis mexicana* (TROPME), *Verbesina oerstediana* (VERBOE) se relacionan mayormente con bosques nubosos.

Figura 8. Diagrama de ordenación NMS, muestra la posición de las especies de árboles más abundantes en relación a 18 parcelas de muestreo en volcán Mombacho.

Cuadro 7. Especies indicadoras por tipo de formación vegetal en volcán Mombacho.

Especie	Tipo de bosque	VI	p
Casimiroa dura	Bosque transición húmedo-seco	0.93	0.01
Guarea kunthiana	Bosque transición húmedo-seco	0.88	0.01
Guazuma ulmifolia	Bosque transición húmedo-seco	0.88	0.02
Cecropia peltata	Bosque transición húmedo-seco	0.92	0.02
Bursera simaruba	Bosque transición húmedo-seco	0.82	0.03
Manilkara chicle	Bosque transición húmedo-seco	0.82	0.03
Margaritaria nobilis	Bosque transición húmedo-seco	0.75	0.04
Inga pavoniana	Bosque húmedo	0.96	0.01
Myrciaria floribunda	Bosque húmedo	0.88	0.01
Cordia salvadorensis	Bosque húmedo	0.82	0.02
Alchornea latifolia	Bosque húmedo	0.87	0.02
Palicourea padifolia	Bosque nuboso	0.87	0.01
Psychotria panamensis	Bosque nuboso	0.87	0.01
Sapium macrocarpum	Bosque nuboso	0.91	0.01
Conostegia oerstediana	Bosque nuboso	1.00	0.01
Clusia salvinii	Bosque nuboso	0.96	0.01
Telanthophora grandifolia	Bosque nuboso	0.82	0.01
Alsophila aff. firma	Bosque nuboso	0.87	0.01
Verbesina oerstediana	Bosque nuboso	0.87	0.01
Viburnum hartwegii	Bosque nuboso	0.87	0.01
Ardisia costaricensis	Bosque nuboso	0.78	0.02
Trophis mexicana	Bosque nuboso	0.76	0.03
Oreopanax xalapensi	Bosque nuboso	0.65	0.04
Guettarda crispiflora	Bosque nuboso	0.71	0.04

.

5.3 Estimaciones de C en la biomasa aérea de tres paisajes boscosos centroamericanos

El Cuadro 8 presenta los resultados de la ecuación de Chave *et al*. (2014), en tres tipos de bosques identificados en los volcanes Mombacho y Maderas, respectivamente. Además, se muestran los resultados de la combinación 3 de ecuaciones utilizada en el GACT, en cuatro tipos de bosques identificados en la veritiente Caribe. Los resultados de las ecuaciones elegidas se utilizaron, para realizar análisis estadísticos en la presente investigación.

Cuadro 8. Valores de biomasa aérea y C estimados con diferentes ecuaciones alométricas en los tres sitios de investigación.

		Biomasa aérea Mg ha^{-1}			C Mg ha^{-1}			*G* m^2 ha^{-1}			Tipo de bosque
Sitio	Ecuación	Media	Mediana	Rango	Media	Mediana	Rango	Media	Mediana	Rango	
Volcán Maderas	Chave *et al*. (2014)	135.77	126.24	89.09 - 203.93	67.89	63.12	44.54 – 101.97	23.97	29.35	17.69 - 33.53	bh 1 bh 2 bn
Volcán Mombacho	Chave *et al*. (2014)	239.36	225.02	100.75 -485.05	119.68	112.51	50.37 – 242.52	29.35	27.87	19.27 – 50.51	bh-s bh bn
GACT	Combinación 3	333.78	279.38	112.17 – 664.74	166.89	139.69	56.09 – 332.37	35.07	32.68	22 - 56.44	bmh-P bp-P bp-MB bp-M

Tipos de bosque: bosque húmedo 1(bh1); bosque húmedo 2 (bh2); bosque nuboso (bn); bosque de transición húmedo-seco(bh-s); bosque húmedo(bh); bosque muy húmedo premontano (bmh-P); bosque pluvial premontano (bp-P); bosque pluvial montano bajo (bp-MB); bosque pluvial montano (bp-M)

5.4 Estimaciones de C por tipo de bosque en tres paisajes boscosos centroamericanos

En volcán Maderas, el bosque húmedo presentó mayores contenidos de C, en comparación con la media reportada para el bosque nuboso (Figura 9a y Anexo 11). En volcán Mombacho, el bosque transición húmedo-seco mostró los mayores valores de C almacenado, en comparación con los valores de C para el bosque húmedo y el bosque nuboso, que no fueron estadísticamente diferentes (Figura 9b y anexo 12). En el GACT, los bp-M y bp-MB tienen los mayores valores de C en comparación con el bp-P y bmh-P. Entre bp-M y bp-MB no hay diferencia estadística, ni entre bp-P y bmh-P (Figura 9c y Anexo 13).

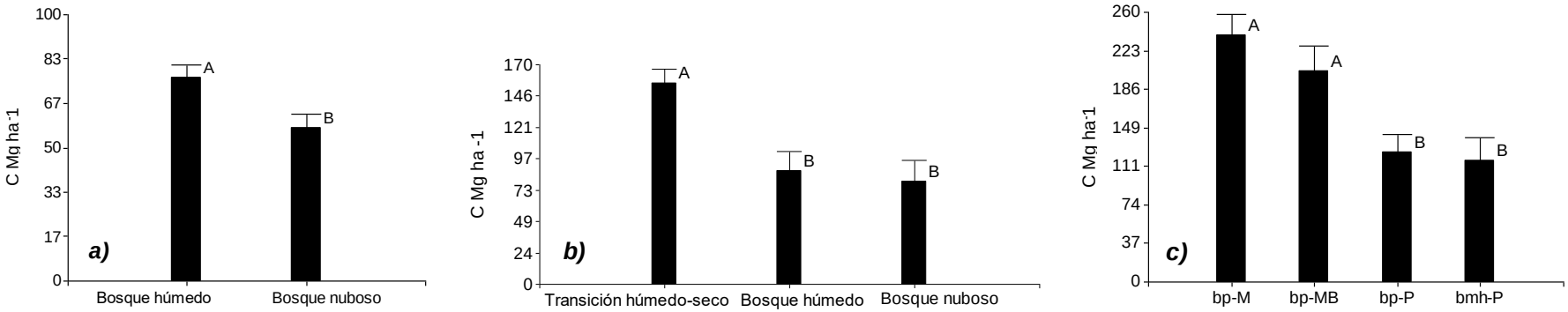


Figura 9. *Medias de C estimado para los bosques identificados en volcán Maderas (a), volcán Mombacho (b) y GACT (c). Letras distintas indican diferencias significativas con un p<0.05 (LSD de Fisher).*

5.5 Relación C y altitud msnm en las tres áreas de investigación

Se encontró una relación entre la altitud (msnm) y el C almacenado en la biomasa aérea, de los tres sitios de investigación. El C tiene una relación negativa con la altitud en los volcanes Maderas (R^2=0.30, p=0.018) y Mombacho (R^2=0.50, p=0.001), y entre los 400 y 1120 msnm en el GACT (Figura 10 a, b, c). Sin embargo, en el GACT entre 1400 y 2810 msnm ocurre una situación contraria, encontrándose una relación positiva entre el C y la altitud (R^2=0.66, p=0.002).

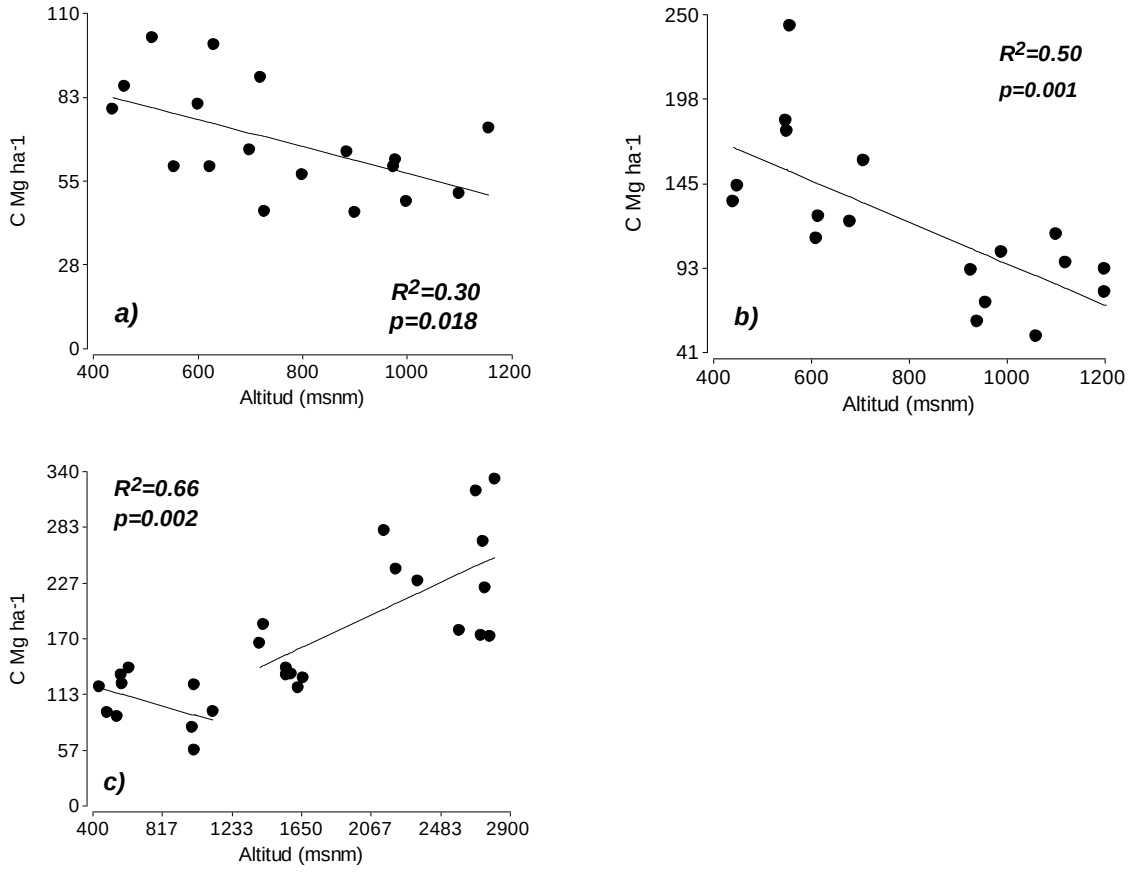


Figura 10. Relaciones lineales entre C y la altitud en msnm en los volcanes Maderas (a), Mombacho (b) y GACT (c).

5.6 Relación C con variables edáficas y Tma en el GACT

El C en la biomasa aérea en el GACT presentó relaciones negativas con el pH (R^2=0.20, p=0.018), y los cationes K (R^2=0.22, p=0.013), Ca (R^2=0.41, p=0.0003) y Mg (R^2=0.51, p=<0.0001). Otras variables como Limo (R^2=0.27, p=0.005) y P (R^2=0.24, p=0.009) tienen una relación lineal positiva con el C. Los valores de C para la variable K se transformaron a logaritmo natural (Ln), para lograr un mejor ajuste del modelo. De igual manera, se realizaron regresiones lineales Log-Log para las variables Ca Mg y P, para obtener un mejor ajuste del modelo (Figura 11).

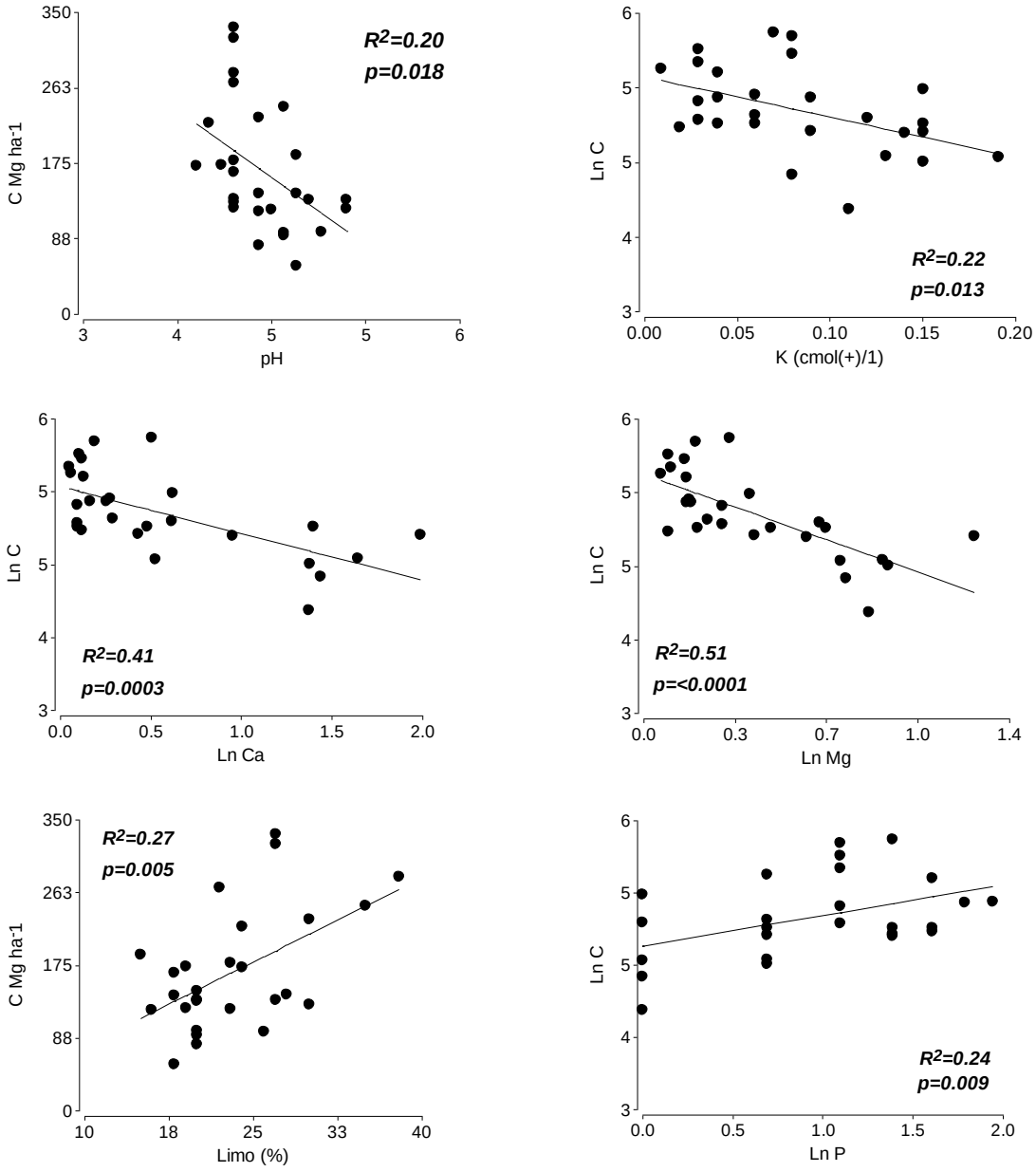


Figura 11. Variables edáficas relacionadas con el C de los bosques naturales del GACT.

Se encontró una relación negativa entre el C y la Tma, en el rango de los 10 y 20°C (rango altitudinal entre los 1400 y 2810 msnm), y una relación positiva del C y la Tma (R^2=0.68, p=0.004) entre los 20 y 25°C (rango altitudinal entre los 440 y 1120 msnm) (Figura 12).

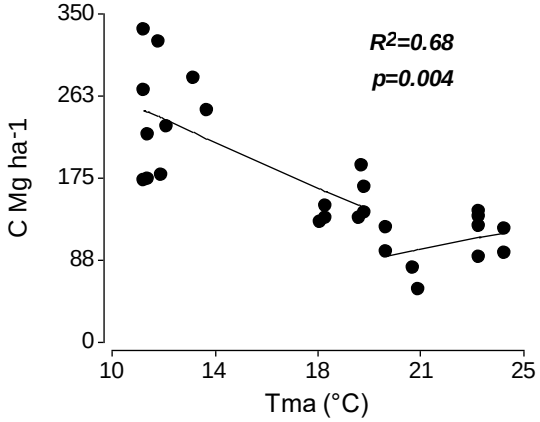


Figura 12. Relación de la Tma con el C en los bosques naturales del GACT.

5.7 Importancia relativa de las variables ambientales en el C en las tres áreas de investigación

En volcán Maderas, el procedimiento de *forward selection* retuvo a las variables espaciales (PCNM3, p=0.021 y PCNM14, p=0.040) y la altitud (p=0.011) como variables que pueden explicar una mayor variación del C. Sin embargo, *forward selection* no encontró influencia de las variables edáficas sobre el C, por lo que no fue posible la retención de estas variables.

La partición de la varianza explicó un total de 44 % de la varianza del C en el volcán Maderas (p=0.009), con 26% de varianza total explicada por la altitud (p=0.016), y un 43% de varianza total explicada por las variables espaciales (p=0.007). Las fracciones individuales (puras) no fueron significativas (Altitud: $R^2_{ajustado}$=0.01, p=0.262; variables espaciales: $R^2_{ajustado}$=0.18, p=0.063). Sin embargo, fue posible encontrar un efecto conjunto de la altitud y las variables espaciales sobre la varianza del C, explicando un 25% de varianza total. La varianza residual fue de 56% (Figura 13, Anexo 20).

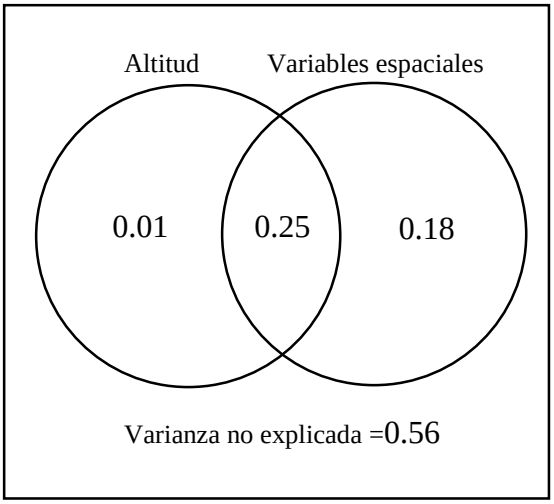


Figura 13. Diagrama de Venn que ilustra la partición de la varianza del C en los bosques naturales de volcán Maderas. El rectángulo representa la varianza total del C almacenado; los círculos representan la varianza explicada por las variables espaciales y la altitud. La intersección de los círculos corresponde a la varianza que no puede ser separada entre la altitud y las variables espaciales.

En volcán Mombacho, el procedimiento de *forward selection* no encontró influencia de las variables edáficas y espaciales sobre el C, y solo retuvo a la altitud. En tal caso, no fue necesario realizar un análisis de partición de varianza. Sin embargo, es posible observar el comportamiento del C en relación a la altitud en la Figura 10.

En el GACT, el procedimiento de *forward selection* retuvo a las variables espaciales (PCNM 1 y PCNM 2) y las variables edáficas Mg, limo y MO% y la Tma. La partición de la varianza para el GACT explicó una varianza total del C de 62% (p=0.001). La Tma explica una varianza total del 13% (p=0.039), las variables espaciales explican una varianza total del 43% (p=0.003), y las variables edáficas explican una varianza total del 65% (p=0.001) (Figura 14, Anexo 21).

Aunque no se encontró un $R^2_{ajustado}$ significativo de la fracción individual de las matrices de variables ambientales (Tma: $R^2_{ajustado}$= -0.01, p=0.565; variables espaciales: $R^2_{ajustado}$= -0.01, p=0.464; variables edáficas: $R^2_{ajustado}$=0.09, p= 0.064), sí fue posible encontrar un efecto conjunto de la Tma, variables espaciales y edáficas sobre la variación

del C almacenado en los bosques naturales, explicando un 3% de varianza total. La varianza residual, o varianza no explicada corresponde al 38%.

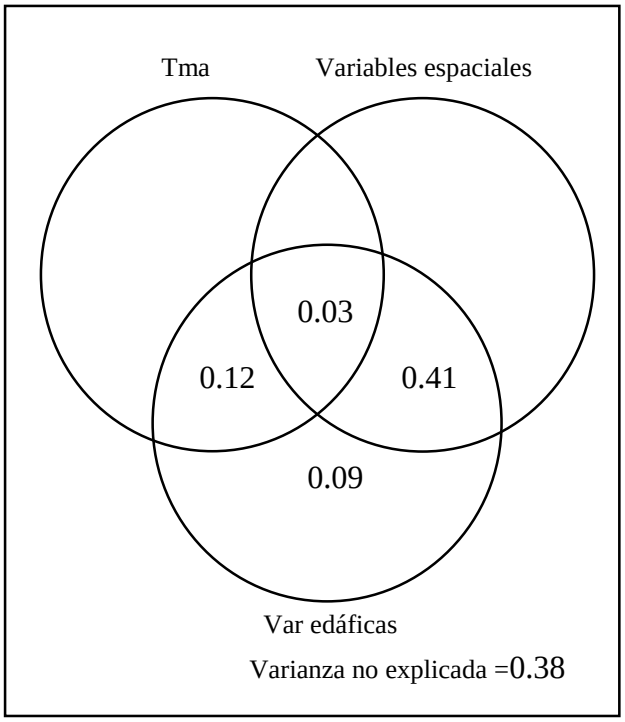


Figura 14. Diagrama de Venn, representando la partición de la varianza del C de los bosques naturales del GACT. El rectángulo corresponde a la varianza total del C almacenado, los círculos representan la varianza explicada por las variables Tma, variables espaciales y edáficas. La intersección de los círculos representa la varianza que no puede ser separada entre la Tma, variables espaciales y edáficas.

6 DISCUSIÓN

6.1 Efecto de la altitud y la temperatura en el C almacenado en los tres paisajes boscosos

En Nicaragua, se encontró una relación negativa entre el C y la altitud, este hallazgo es consistente con los resultados de varias investigaciones realizadas en gradientes altitudinales, que comparten algún rango de altitud con los de la presente investigación (Weaver 2000, Kitayama y Shin Ishiro 2002, Girardin *et al*. 2013, Sundqvist *et al*. 2013. Otras investigaciones, realizadas en gradientes altitudinales entre 1000 y 3500 msnm también encuentran una relación negativa entre el C y la altitud (Moser *et al*. 2011, Leuschner *et al*. 2013, Spracken y Righelato 2014).

En los volcanes Mombacho y Maderas, se asume que a mayor altitud la temperatura disminuye, lo anterior es válido considerando que, ese factor es una característica biofísica muy asociada a la temperatura (Kitayama y Shin-Ishiro 2002, Raich *et al*. 2006, Spracklen y Righelato 2014, Chain Guadarrama *et al.* 2012, Girardin *et al*. 2013, Sundqvist *et al*. 2013, Yepes *et al*. 2015). Por lo que se atribuye un efecto de la temperatura en la reducción del C a mayor altitud (Weaver 2000, Moser *et al*. 2011, Strong *et al*. 2011, Girardin *et al*. 2013, Leuschner *et al*. 2013, Sundqvist *et al*. 2013, y Spracklen y Righelato 2014, Yepes *et al*. 2015). En Nicaragua, se consideró a la altitud como variable predictora de la variación del C, por la inexistencia de estaciones meteorológicas a lo largo de ambos gradientes que registren información confiable de la Tma (MAGFOR 2011, INETER 2012).

La reducción de la temperatura, a causa del incremento de la altitud, usualmente genera una mayor nubosidad (Standtmüller 1987, Asbury *et al*. 1994, Bruijnzeel y Veneklaas 1998) que influye en la disponibilidad de luz solar (Grubb y Whitmore 1966, Asbury *et al*. 1994, Moser *et al*. 2011, Girardin *et al*. 2013, Spracklen y Righelato 2014 Yepes *et al*. 2015). Esto reduce la capacidad fotosintética de las plantas (Weaver *et al*. 1973, Standtmüller 1987, Bruijnzeel y Veneklaas 1998) y repercute en las limitaciones de crecimiento de los árboles (Asbury *et al*. 1994, Coomes y allen 2007). La presencia de una mayor velocidad de los vientos en las partes altas de las zonas montañosas es otro

factor, que limita el crecimiento de las plantas (Weaver *et al*. 1973, Lawton 1982, Weaver y Murphy 1990, Weaver y Gillespie 1992, Strong *et al*. 2011, Yepes *et al*. 2015).

Todos estos factores influyen en la variación estructural y la composición florística del bosque, a lo largo de los gradientes altitudinales (Standmuller 1987, Weaver y Murphy 1990, Hamilton 1995, Lieberman *et al*. 1996, Holdridge 2000, Van der Hammen y Hooghiemstra 2001, Kappelle 2001, Martin *et al.* 2007, Martin *et al.* 2010, Chain-Guadarrama *et al*. 2012, Sundqvist *et al*. 2013, Weaver y Gould 2013, Yepes *et al*. 2015), y pueden contribuir a la reducción del C con la mayor altitud en los dos volcanes (Weaver 2000, Kitayama y Shin Ishiro 2002, Moser *et al*. 2011, Girardin *et al* 2013, Sundqvist *et al*. 2013, Spracklen y Righelato 2014). Las diferencias entre tipos de bosques a lo largo de los gradientes altitudinales de los volcanes Mombacho y Maderas validan la relación con la altititud.

Los eventos climáticos como las tormentas tropicales afectan las características de los bosques naturales y, en el caso de los volcanes Mombacho y Maderas, pareciera que son fenómenos climáticos que influyen cada cierto tiempo (Vallance *et al*. 2001, INETER 2000). Desde 1876 hasta la fecha, se ha reportado el paso de cuatro tormentas tropicales muy cerca de las áreas de investigación en Nicaragua (INETER 2000). Sin embargo, es difícil cuantificar el grado de afectación en la biomasa aérea de los bosques de ambos volcanes por la falta de investigaciones sobre estimaciones de la biomasa aérea, antes y después del paso de huracanes cerca de ambos sitios.

En Nicaragua, la única investigación registrada sobre estimación de la biomasa aérea, en bosques afectados por huracanes fue realizada por Mascaro *et al*. (2005) en bosques pluviales de tierras bajas en la costa Caribe, pocos meses después del paso del huracán Juana en 1988. Mascaro *et al*. (2005) reportó una media de biomasa de 78 Mg ha^{-1} en bosques impactados por el huracán, siendo considerablemente menor a la biomasa aérea de 315 Mg ha^{-1}, en áreas de la misma masa boscosa que no fue afectada por el huracán. El huracán Juana pasó a pocos kilómetros de los volcanes Mombacho y Maderas, degradado como tormenta tropical (INETER 2000), pero no existen registros confiables de la biomasa aérea de los bosques de ambos sitios, antes y poco después de su paso.

Una de las mejores referencias sobre estimaciones de biomasa aérea en bosques huracados en gradientes altitudinales se encuentran en las Montañas de Luquillo, en Puerto Rico (Weaver 1998). En 1988, se estimó que la biomasa aérea era de 285 Mg ha^{-1} en un bosque ubicado en un gradiente entre los 340 y 670 msnm. El huracán Hugo afectó ese bosque en 1989 y redujo la biomasa aérea a 237 Mg ha^{-1} sobre el mismo gradiente altitudinal.

En el GACT fue posible determinar la existencia de una relación lineal negativa entre el C y la altitud entre los 440 y 1120 msnm, igual a los resultados de la relación entre el C y la altitud en los volcanes Mombacho y Maderas en un rango altitudinal similar. Sin embargo entre los 1400 y 2810 msnm, se encuentran resultados contrastantes a los encontrados a menor altitud. A continuación, se discuten los posibles motivos del porqué ocurre una relación positiva entre el C y la altitud entre los 1400 y 2810 msnm en el GACT.

6.2 C en bosques montanos tropicales: el aporte de la familia Fagaceae

Relaciones positivas de la biomasa aérea y el C con la altitud fueron encontradas por Phillips *et al*. (2011) en Colombia, en un gradiente altitudinal que comienza debajo de los 800 msnm hasta los bosques montanos, a los 2800 msnm. Culmsee *et al*. (2010) encuentran que la biomasa aérea fue invariante en un gradiente altitudinal entre los 1050 y 1800 msnm; sin embargo, identifican un ligero aumento de la biomasa aérea en los bosques montanos a los 2400 msnm. En ambas investigaciones, se encuentra una alta dominancia de la familia Fagaceae en los bosques montanos.

Culmsee *et al*. (2010), Phillips *et al*. (2011) y Yepes *et al*. (2015) atribuyen a la familia Fagaceae los elevados contenidos de biomasa aérea en los bosques montanos dominados por esa familia. Por esa razón, la relación positiva de la biomasa y C con la altitud en el GACT sobre los 1400 msnm es razonablemente atribuible a la presencia dominante de la familia Fagaceae (*Quercus bumelioides* y *Quercus costaricensis*) en los bosques montano bajo y montano.

El origen laurásico de la familia Fagaceae, probablemente ha hecho que las temperaturas relativamente bajas no parezcan ser desventajosas para las Fagaceae

tropicales, a diferencia de otras familias de estricta distribución tropical (Gentry 1982, Kapelle *et al.* 1995, Burnham y Graham 1999, Manos y Stanford 2001, Culmsee *et al*. 2010, Yepes *et al*. 2015).

Culmsee *et al*. (2010) encontraron que las Fagaceae del género *Castanopsis* y *Lithocarpus* pueden aportar hasta un 50% de la biomasa aérea en un gradiente entre los 1050 y 2400 msnm en el Parque Nacional Lore Lindu, en Sulawesi Indonesia. Yepes *et al*. (2015) encontraron que la Fagaceae *Colombobalanus excelsa,* contribuye al 81% de la biomasa total de los bosques montanos dominados por esa especie, entre los 1631 y 2247 msnm en los Andes colombianos. En el GACT, se agruparon los datos de biomasa aportada por todos los árboles de *Quercus sp*, en el bp-MB y bp-M, entre 1400 y 2810 msnm, se determinó que este género aportó el 56%, de la biomasa total, de todos los árboles medidos entre los 1400 y 2810 msnm, siendo consistente con los resultados encontrados por Culmsee *et al*. (2010) y Yepes *et al*. (2015).

En el caso particular del GACT, las ρ para el género *Quercus* tienen un promedio de 0.61 g/cm^3, encontrándose en el rango de valores de 0.60 y 0.70 g/cm^3 reportados por Chave e*t al*. (2006), Zanne *et al*. (2009), Culmsee *et al* (2010), y Yepes *et al*. (2015) para la famila Fagaceae. Los altos valores de este rasgo funcional pueden estar asociados a los altos valores de biomasa y C, en los bosques montanos del GACT.

Culmsee *et al*. (2010) sugieren que el aumento de la ρ a mayor altitud sobre el nivel del mar (ρ= 0.52 g/cm^3 a 1050 msnm, y 0.61 y 0.56 g/cm^3 a 1800 y 2400 msnm respectivamente) puede compensar el efecto, que la reducción de la *H* de los árboles a mayor altitud (medias de 20.9 m de *H* a 1050 msnm, y 15.8 m a 2400 msnm) pueda tener en la reducción de la biomasa aérea de los árboles. El aumento de la ρ a mayor altitud sobre el nivel del mar fue atribuido al predominio de la Fagaceae del género *Lithocarpus* (Culmsee *et al* 2010). Además, se debe de considerar que los altos valores de *G* encontrados por Culmsee *et al*. (2010), (38.8 m^2 ha^{-1} a 1050 msnm y 46.5 m^2 ha^{-1} a 2400 msnm) también pueden estar contribuyendo a los altos contenidos de biomasa aérea.

En los bosques montanos del GACT, además de los altos valores de ρ, las grandes *H* de los *Quercus* (40-55 m), y los valores de *G* de hasta 48.1 m^2 ha^{-1} (Blaser y Camacho 1991, Kapelle *et al*. 1995) y entre 27.6 y 56.44 m^2 ha^{-1}, reportados en la presente investigación, son otras características que pueden asociarse a los altos contenidos de biomasa aérea y C en el GACT. En esta investigación, se encontraron valores entre los 254.48 y 664.74 Mg ha^{-1}.de biomasa aérea, y entre 127.24 y 332.37 Mg ha^{-1} de C en los bosques montanos. Un hallazgo similar fue reportado por Yepes *et al*. (2015) en los bosques montanos de los Andes colombianos, donde las altas ρ de *Colombobalanus excelsa* (0.65 g/cm^3), las *H* considerables de los árboles de hasta 40 m, y las *G* que pueden encontrarse entre los 22.48 y 74.47 m^2 ha^{-1}, pueden estar contribuyendo a estimados de biomasa aérea entre los 195 y 772 Mg ha^{-1}. Culmsee *et al*. (2010) no encontraron valores de biomasa aérea tan altos como los reportados por Yepes *et al*. (2015) o como los presentados en esta investigación; sin embargo, los valores son considerables (299 – 306 Mg ha^{-1}).

Las características estructurales alcanzadas en los bosques montanos del GACT y los Andes colombianos son producto del avanzado estado de desarrollo de estos bosques, caracterizándose por tener especies conservativas, y longevas (Blaser y Camacho 1991, Kapelle *et al*. 1995, Phillips *et al*. 2011, Ruiz Osorio 2013, Yepes *et al*. 2015). En el caso particular del GACT, probablemente, los actuales bosques montano se formaron después del último período glaciar, durante el Pleistoceno tardío (hace 10000 años), cuando aparentemente existían glaciares entre los 700 y 1300 msnm, y sobre los 3000 msnm en Cordillera de Talamanca (Barquero y Ellenberg 1983, Proti 1997).

La ausencia o la poca actividad humana debido a las condiciones limitantes del clima, relieve, y geología de los bosques montanos del GACT es uno de los motivos que ha permitido el avanzado desarrollo del bosque (Barquero y Ellenberg 1973, Blaser y Camacho 1991, Segura y Venegas 1999); además, de la baja probabilidad del paso de tormentas tropicales, como sucede en los bosques montanos, y de tierras bajas en las Antillas (Laurance *et al*. 1991, Weaver 1986, 1989, 1998, 1999 2002) y el norte de Centroamérica (INETER 2000, Mascaro *et al*. 2005).

6.3 Influencia de los factores edáficos, y las variables espaciales en el C almacenado en los bosques naturales de tres paisajes boscosos

En los volcanes Mombacho y Maderas, no se evidenció una relación entre las variables edáficas y el C. Es probable que sea necesario ampliar la escala espacial del muestreo de campo, en los pequeños gradientes de ambos volcanes, para encontrar una variabilidad edáfica, que pueda tener alguna influencia sobre la variabilidad del C (Tanner *et al*. 1998, Sundqvist *et al*. 2013, Yepes *et al*. 2015). En volcán Mombacho, fue posible encontrar entre los 400 y 900 msnm algunas áreas de bosques sobre antiguas coladas de lava (suelos rocosos), y otras áreas con bosques a la misma altura en suelos que no corresponden a coladas de lava. Es probable que sea necesario ampliar horizontalmente (además de vertical) el muestreo de campo en el volcán Mombacho, por las diferencias que pueden existir en los suelos del bosque encontrados a la misma altitud.

En el GACT se encontró una relación entre el C y algunas variables edáficas, la cual puede ser atribuida a la mayor amplitud espacial del gradiente altitudinal; a diferencia de Nicaragua, donde los gradientes altitudinales evaluados son más cortos (Tanner *et al*. 1998, Sundqvist *et al*. 2013, Yepes *et al*. 2015).

Investigaciones realizadas por Malhi *et al*. (2004), Muller–Landau (2004), Malhi *et al*. (2006), Chave e*t al*. (2006), Slik *et al*. (2010), Culmsee *et al*. (2010), Álvarez *et al*. (2012) y Yepes *et al* (2015) atribuyen una mayor capacidad de adaptación de especies de altas p a suelos menos fértiles, y con altos porcentajes de arena. Por ejemplo, Culmsee *et al*. (2010) asocia la presencia de algunas especies de Fagaceae a suelos poco fértiles en bosques montanos pluviales de Indonesia. Álvarez *et al*. (2012) y Slik *et al*. (2010) también encuentran una fuerte relación entre especies con altas p, y suelos poco fértiles y arenosos. Un fenómeno similar ocurre en el GACT, donde las Fagaceae, con altas p dominan los suelos del bp-MB y bp-M, caracterizados por su mayor acidez, y poca fertilidad (Veintimilla, 2013).

Veintimilla (2013) reporta una tendencia a la retención del N en la MO, sobre los suelos de los bosques montanos del GACT. Es probable que esto ocurra por la lenta descomposición de la MO, atribuida a las bajas temperaturas, que repercuten en una menor actividad de microorganismos descomponedores (Marrs *et al*. 1988, Lieberman

et al 1996, Tanner *et al*. 1998, Kitayama y Chin-Ishiro 2002, Liu y Wang 2010, Moser *et al*. 2011, Sundqvist *et al*. 2013, Veintimilla 2013). Los resultados de Veintimilla (2013) coinciden con Tanner *et al*. (1998), quienes sugieren que en las tierras altas de Costa Rica los niveles de mineralización de N son bajos, encontrándose los suelos de los bosques montanos limitados por bajos contenidos de N mineralizado.

Investigaciones realizadas por Moser *et al*. (2011) sugieren que la reducción de la *H* de los árboles se debe a limitaciones de N, en los suelos de las partes altas de los gradientes altitudinales. Sin embargo, la poca disponibilidad de N mineralizado, no parece ser una limitante en el desarrollo de los *Quercus* del GACT, que pueden alcanzar *H* superiores a los 40 m (Blaser y Camacho 1991, Kapelle *et al*. 1995) y, por lo tanto, tampoco pareciera afectar los altos acumulados de C en el bosque Montano.

Tanner *et al*. (1998) hacen referencia que las tierras bajas estarían limitadas por P; Vitousek *et al*. (2010) sugieren que esto podría estar ocurriendo por la lixiviación de los suelos. Las altas precipitaciones registradas en las partes bajas del GACT de hasta 3777 mm/año en Parque Nacional Barbilla (http://www.worldclim.org/), pueden estar influyendo en las limitaciones de P en el suelo de las partes bajas del GACT. Tanner *et al*. (1998) mencionan que algunos bosques con *H* considerable, tienen bajas concentraciones de K, Ca, Mg, pero no necesariamente de N y P.

Veintimilla (2013) encontró en los suelos de los bosques montanos del GACT similares resultados a los descritos por Tanner *et al* (1998). Es probable que los mayores contenidos de P encontrados en los bosques montanos del GACT, y que se relacionan positivamente con los altos contenidos de C, no provengan de los mayores acumulados de MO sobre el suelo del bosque montano. Lo anterior, se atribuye a la baja mineralizacíon que puede estar ocurriendo en P orgánico, al igual que ocurre con el N.

En este contexto, es posible que la fuente de P sobre los suelos terciarios de la parte alta del GACT sea de origen inorgánico, y provenga de la fertilización de cenizas, de los volcanes de origen cuaternario de la Cordillera Central (Knoblich *et al*. 1977, OPSA 1979, CATIE 1983, Blaser y Camacho 1991, Mata Chinchilla *et al*. 2013, Finegan *et al*. en preparación). Otros autores sugieren que el P inorgánico disponible para las plantas,

puede originarse de la erosión del lecho rocoso, (Kitayama y Majalap-Lee. 2000, Kitayama y Shin-Ishiro 2002, Sundqvist *et al*. 2013).

Los resultados obtenidos para el GACT, además de los obtenidos por Phillips *et al*. (2011) y Culmsee *et al*. (2010) rompen el patrón tradicional de muchas investigaciones, donde se encuentra una tendencia continua de la reducción de la biomasa aérea a mayor altitud (Tanner *et al*. 1998, Weaver 2000, Moser *et al*. 2011, Giraldin *et al*. 2013, Leuchner *et al*. 2013, Sundqvist *et al*. 2013, Spracken y Righelato 2014, Yepes *et al*. 2015).

Las variables espaciales por sí solas no pudieron explicar la variabilidad del C a lo largo de los gradientes altitudinales del volcán Maderas y el GACT, la variabilidad del C se explicó por un efecto conjunto entre distintas variables ambientales en esas áreas de investigación. En el volcán Maderas el espacio y la altitud son las variables en las que se encuentra una influencia sobre la variabilidad del C a lo largo del corto gradiente. En el GACT las variables espaciales en conjunto con la Tma y las variables edáficas son las que pueden explicar la variabilidad del C a lo largo de este gradiente altitudinal.

6.4 Posibles fuentes de incertidumbre en las estimaciones de la biomasa y C

Un tema prioritario para reducir la incertidumbre en las estimaciones de la biomasa y el C es la creación de ecuaciones alométricas a escalas locales (Van Breugel *et al*. 2011), más allá del uso de modelos pantropicales (Brown *et al*. 1989, Chave *et al*. 2005, 2014). La probabilidad de incurrir en una mayor incertidumbre en las estimaciones de biomasa aumenta con la utilización de modelos, que no son construidos con datos provenientes a escala local (Van Breugel *et al*. 2011).

En la presente investigación no se cuentan con datos de biomasa obtenidos con métodos destructivos, por los costos y el tiempo que se requiere para generar este tipo de datos (Chave *et al*. 2014). Esto hace muy difícil saber el grado de incertidumbre bajo el que se encuentran los resultados de la biomasa y C, en las tres áreas de investigación. Sin embargo, con la idea de reducir el grado de incertidumbre de las estimaciones de biomasa aérea y C, se hizo necesaria la búsqueda de ecuaciones pantropicales que

pudieran utilizarse en las tres áreas de estudio (Chave *et al*. 2005, 2014, Álvarez *et al*. 2012, Goodman *et al* 2013).

Se consideraron criterios de selección para los modelos alométricos utilizados en esta investigación, como el uso de la mayor cantidad de regresoras posibles en los modelos (D, ρ, H), un sesgo ligeramente superior al de los modelos locales (Chave *et al*. 2005, 2014), y ecuaciones construidas en sitios con condiciones ecológicas similares a las encontradas en los tres sitios de investigación.

La mayor parte de modelos alométricos generados a partir de árboles de clases diamétricas pequeñas, y con pocos individuos de diámetros grandes muestran una mayor heterocedasticidad de la varianza de la biomasa aérea, introduciendo grandes sesgos en las estimaciones de la biomasa (Wayson *et al*. 2016). En la presente investigación se consideró ecuaciones pantropicales muy utilizadas (Chave *et al.* 2005, Clark 2007, Culmsee *et al*. 2010, Álvarez *et al*. 2012, ONU-REDD 2015), que pudieran cubrir los rangos diamétrico de los árboles medidos en volcán Maderas (10 a 137.2 cm), volcán Mombacho (10 a 192 cm), y el GACT (10 a 159.9 cm) (Chave *et al*. 2005, Álvarez *et al*. 2012, Goodman *et al*. 2013, Chave *et al*. 2014).

En los bosques montanos del GACT se utilizaron únicamente ecuaciones alométricas, contruidas para bosques montanos de Colombia, con similares condiciones ecológicas a las encontradas en los bosques montanos del GACT (Blaser y Camacho 1991, Segura y Venegas 1999, Phillips *et al*. 2011, Álvarez *et al*. 2012, Veintimilla 2013, Yepes *et al*. 2015). Se descartó la utilización de las ecuaciones de Chave *et al*. (2005), en los bosques montanos del GACT por la incorporación única de datos de bosques de tierras altas, de islas insulares como Jamaica (1572 msnm) y Nueva Guinea (2450 msnm), donde la estructura y la composición de especies de árboles probablemente sea distinta a las encontradas en los bosques montanos del GACT y los Andes colombianos.

Brown *et al*. (1989) sugieren que una fuente de incertidumbre puede surgir, del uso e interpretación de los datos de entrada por diferentes grupos de investigadores. Además, la cualificación del personal técnicos de campo en la toma de variables dendrométricas, y rasgos funcionales como la ρ puede ser un factor clave en la calidad de la toma de

datos, influyendo en un menor o mayor grado de incertidumbre de los estimados de biomasa aérea y C (Williamson y Wiemann 2010, Chave *et al*. 2014).

La adecuada determinación de las ρ puede ser un factor importante para reducir la incertidumbre en las estimaciones de la biomasa y C. (Williamson y Wiemann 2010, Chave *et al*. 2014, Cornelissen *et al*. 2003). Chave *et al*. (2006) sugieren que la variabilidad en la ρ puede ocurrir incluso dentro de un mismo árbol y, por lo tanto, las mejores estimaciones de la ρ se basan en muestras de distintos árboles.

En la presente investigación, se adoptó la metodología de Cornelissen *et al*. (2003), Williamson y Wiemann (2010) y Chave *et al*. 2006b) para determinar la ρ a partir de la toma de muestras de tres árboles por especie. Se hizo evidente que la ρ puede variar en una misma especie en diferentes sitios, en este caso, lo más recomendable es estimar la biomasa aérea y C con ρ obtenidas a escala local, tal y como se hizo con la mayoría de las especies en este estudio. En caso contrario, se puede acudir a fuentes bibliográficas publicadas con valores de referencia de ρ como Chave *et al.* (2006), y Zanne *et al.* (2009).

La inclusión de los valores de *H* de los árboles puede reducir el error (mayor exactitud) de las estimaciones de la biomasa aérea y el C (Chave *et al*. 2005, Girardin *et al*. 2010, Feldpausch *et al*. 2012, Giraldin *et al*. 2013, Hunter *et al.* 2013, Chave *et al.* 2014). Sin embargo, la *H* de los árboles es una variable de difícil medición en campo, y ha menudo se ignora en los programas de estimaciones de la biomasa aérea y el C (Brown *et al*. 1989, Chave *et al*. 2005, Chave 2006a, Feldpausch *et al*. 2012, Larjavaara y Muller-Landau 2013, Hunter *et al.* 2013).

En esta investigación, se logró la inclusión de la *H* en las estimaciones de la biomasa aérea y C para los volcanes Mombacho y Maderas, con la construcción de un modelo local para estimar *H,* y obtener un estimado con mayor exactitud, tomando en cuenta la consideración de varios autores (Chave *et al*. 2005, Girardin *et al*. 2010, Feldpausch *et al*. 2012, Giraldin *et al*. 2013, Hunter *et al.* 2013, Chave *et al.* 2014).

6.5 Implicaciones de los resultados en las tres áreas de investigación en políticas y gestión

Los resultados del C almacenado en los tipos de bosque identificados en lo tres sitios de investigación ponen en evidencia el potencial del uso de suelos, como bosques naturales y las áreas protegidas para almacenar C. Por esta razón, el conocimiento generado en la presente investigación puede ser un insumo importante, al momento de evaluar o mejorar las políticas nacionales REDD+ implementadas en Costa Rica y Nicaragua. Además, puede ser necesaria para la toma de decisiones durante la creación de leyes nacionales dirigidas a la adaptación y mitigación al cambio climático, que respalden las estrategias REDD+ en ambos países. Un mecanismo que debe de ser fuertemente enfatizado dentro de las estrategias REDD+ es la oferta de pagos por Servicios Ambientales (PSA) a dueños de áreas de bosques, con alto potencial como fijadores y almacenes de biomasa aérea y C (Campos *et al*. 2000, Gobierno de Costa Rica 2010, Gobierno de Nicaragua 2010, Phillips *et al*. 2011, Secretaría REDD+ Costa Rica 2013, MAGFOR 2013, FCPF 2015, Gobierno de Costa Rica 2015, Yepes *et al*. 2015, Torrez Lesama, 2015). El PSA podría tener el potencial de revertir, o reducir el cambio de uso de suelo en áreas de conservación (Campos *et al*. 2000, Phillips *et al*. 2011, Yepes *et al*. 2015, Torrez Lesama 2015).

Los bosques montanos del GACT son identificados como sitios importantes para la conservación de recursos hídricos, protección de los suelos, mantenimiento de la flora y fauna, y producción de madera (Segura y Venegas 1999). Los resultados del potencial almacén de biomasa y C de los bosques montanos del GACT añade a estos un valor adicional de importancia para la conservación y manejo de los bosques de *Quercus*.

Por esa razón, uno de los ejes de las políticas y las estrategias de cambio climático debería ser la asignación de recursos económicos, para identificar y demostrar con datos primarios las áreas de bosques naturales que sobresalen en el almacenamiento de C. Por ejemplo, la asignación de recursos para evaluar el potencial de almacenamiento de C en los bosques de *Quercus* en la región norte de Nicaragua, o las estimaciones de C en los bosques húmedos de la región Caribe, y los bosques secos de la región del Pacífico de Nicaragua. Estos tipos de ecosistemas deberían de ser plenamente identificados dentro las políticas nacionales, como una de las mayores prioridades de conservación.

7 CONCLUSIONES

Los cambios de las condiciones ambientales a lo largo de los gradientes altitudinales, pueden contribuir a cambios estructurales, y de composición de los tipos de bosques encontrados a lo largo de los gradientes altitudinales.

La relación entre el C y la altitud puede ser positiva o negativa, y puede estar influenciada por la frecuencia y la severidad de las perturbaciones naturales, a las que se encuentren sometidos los bosques naturales de los gradientes altitudinales.

No existen efectos individuales de las variables ambientales, sobre la variabilidad del C, pero sí es posible encontrar un efecto conjunto de varias variables ambientales sobre el C.

Los gradientes altitudinales son excelentes laboratorios para explicar la variación del C almacenado en diferentes tipos de bosques, en cortas distancias a lo largo de los gradientes.

8 RECOMENDACIONES

En necesaria la construcción de ecuaciones alométricas locales para estimar biomasa, en los volcanes Mombacho, Madera y el GACT. La construcción de alometrías locales podría mejorar en gran medida las estimaciones de biomasa aérea y C, reduciendo el grado de incertidumbre que se podría estar generando al utilizar ecuaciones pantropicales, para sitios donde no se tomaron muestras para la construcción de esos modelos alométricos.

La inclusión de la *H* de los árboles en la construcción de ecuaciones locales, debe de tomarse como un tema prioritario, por la reducción de la incertidumbre en los resultados de las estimaciones de biomasa aérea y C a escala local en las tres áreas de investigación. Debido a la dificultad de medir todos los árboles evaluados en parcelas de muestreo, es necesaria la construcción de alometrías de relación *D-H* a escala local, como una herramienta necesaria en las estimaciones de biomasa áerea y C.

La ρ es un predictor importante en las estimaciones de la biomasa aérea, por lo que podría ser necesario en futuras investigaciones buscar los factores ambientales, que podrían influir en la variabilidad de ρ en las especies de árboles de los tres sitios de investigación.

En Nicaragua es necesaria la ampliación espacial a lo largo y a lo ancho de los gradientes altitudinales evaluados, para descartar o no la influencia de variables edáficas sobre el C en la biomasa aérea de los bosques naturales.

Es recomendable la utilización de estaciones climáticas portátiles a lo largo de los gradientes altitudinales evaludos, y generar resultados más robustos a partir de la colecta de datos climáticos primarios, tomados a escala local.

9 LITERATURA CITADA

Acosta-Mireles, M.A; Vargas-Hernández, J; Velázquez-Martínez, A; Etchevers-Barra, JD. 2002. Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México (en línea). Agrociencia 36: 725-736. Consultado 30 abr. 2015. Disponible en: http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30236610

Álvarez, E; Duque, A; Saldarriaga, J; Cabrera, K; Salas, G de la; Valle, I del; Lema, A; Moreno, F; Orrego, S; Rodríguez, L. 2012. Tree above-ground biomass allometries for carbon stock estimation in the natural forests of Colombia. Forest Ecology and Management. 267(2012):297-308. Consultado 26 feb. 2017.

Anderson, ER; Cherrington, EA; Flores, AI; Pérez, JB; Carrillo, R; Sempris, E. 2008. Potential impacts of climate change on biodiversity in Central America, Mexico and the Dominican Republic. Panamá city, PA.CATHALAC/USAID. 105 p. Consultado 8 dic 2015. Disponible en: http://pdf.usaid.gov/pdf_docs/Pnadm609.pdf

Aquino, S. 2009. Impactos humanos en la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos: un enfoque de ecología funcional (en línea). Tesis Mag Sc. Turrialba CR. CATIE. 96 p. Consultado 11 nov. 2015. Disponible en: http://orton.catie.ac.cr/REPDOC/A5400E/A5400E.PDF

Asbury, CE; McDowell, W; Trinidad Pizarro, R; Berrio, S. 1994. Solute deposition from cloud water to the canopy of Puerto rican montane forest. Atmosferic Environment 28(10): 1773-1780.

Atwood, J. 1984. A floristic study of Mombacho department of Granada, Nicaragua (en línea). Ann Missouri Bot. Gard. 86:546-589. Consultado 06 sept. 2015. Disponible: http://www.bio-nica.info/biblioteca/Atwood1984.pdf

Baker, TR; Phillips, OL; Malhi, Y; Almeidas, S; Arroyo, L; Di Fiore, A; Erwin, T; Killeen, T; Laurance, SG; Laurance, WF; Lewis, SL; Lloyd, J; Monteagudo, A; Neill, DA; Patiño, S; Pitman, NC; Silva, NM; Vásquez, M. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass (en línea). Global Change Biology 10:545-562. Consultado 16 abr. 2017. Disponible en: http://www.rainfor.org/upload/publication-store/itm_70/Baket%20TR%20et%20al%20GCB%202004.pdf

Barquero, J; Ellenberg, L. 1983. Geomorfología del piso Alpino del Chirripó en la Cordillera de Talamanca en Costa Rica (en línea). Revista geográfica de América Central 18:17-18. Consultado 28 mayo 2017. Disponible en: file:///C:/Users/User/Downloads/3058-6785-1-SM.pdf

Baruch, Z. 1984. Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan páramos (en línea). Vegetatio 55(2):115-126. Consultado 8 ene. 2016. Disponible en: http://link.springer.com/article/10.1007/BF00037333

Baynton, HW. 1968. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico: The microclima of Pico del Oeste. Journal of the Arnold Arboretum 49:419-430.

Benjamín Ordóñez, JA; Masera, O. 2001. Captura de carbono ante el cambio climático (en línea). Maderas y Bosques 7(1): 3-12. Consultado 29 dic. 2015. Disponible en: http://www.redalyc.org/pdf/617/61770102.pdf

Bergoeing, JP. 1987. Reconocimiento geomorfológico de la vertiente del pacífico de Nicaragua, América Central (en línea). Revista Geográfica 106: 69-94. Consultado 20 dic. 2015. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/40992552?seq=1#page_scan_tab_contents

BID (Banco Interamericano de Desarrollo); PNUMA (Programa de las Naciones Unidas Para el Medio Ambiente); Banco Mundial; UNEP RISO Centre; PENUD (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo); Fundación Torcualto Ditella. 2015. Finanzas carbono: plataforma sobre financiamiento climático para Latinoamérica y el Caribe (en línea). Consultado 05 nov. 2015. Disponible en: http://finanzascarbono.org/nuevos-mecanismos-de-mitigacion/redd/que-es-redd/

Bonan, GB. 2008. Forest and climate change forcing, feedback, and the climate benefits forest (en línea). Science 320: 1444-1449. Consultado 19 mar. 2017. Disponible en: https://www2.cgd.ucar.edu/sites/default/files/asp-colloquium/files/Bonan-2008.pdf

Borcard, D; Legendre, P; Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation (en línea). Ecology 73(3): 1045-1055. Consultado 03 abr. 2017. Disponible en: http://biol09.biol.umontreal.ca/numecol/Reprints/Borcard_et_al_Ecology_92.pdf

Blaser, J; Camacho, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de bosques de roble (*Quercus spp*.) del piso montano en Costa Rica. Turrialba, CR. 68 p. (Colección silvicultura y manejo de bosques naturales N° 1)

Brown, S; Lugo, EA. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle (en línea). Biotropica 14(3):161-187. Consultado 11 nov. 2015. Disponible en: http://ctfs.arnarb.harvard.edu/Public/pdfs/ToDelete/Brown_1982_Biotropica.pdf

_____; Gillespie, AJ; Lugo, AE. 1989. Biomass estimation methods for tropical forest with aplications to forest inventory data (en línea). Forest Science 35(4):881-902. Consultado 19 ago. 2015. Disponible en: http://www.researchgate.net/publication/233643575_Biomass_Estimation_Methods_for_Tropical_Forests_with_Applications_to_Forest_Inventory_Data

_____; Lugo, EA. 1990. Tropical secondary forest. Journal of Tropical Ecology 6(1): 1-32. Consultado 04 jul. 2015. Disponible en: http://www.bio.miami.edu/horvitz/bil235/cacao/cacao06/Literature%20search/Brown%20and%20Lugo%201990.pdf

_____. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer (en línea). Roma, Italia. FAO Forestry Paper no. 134, Rome, Italy. Consultado 4 dic. 2015. Disponible en: http://www.fao.org/docrep/W4095E/w4095e04.htm#TopOfPage

_____. 2002a. Measuring carbon in forest: current status and future challenges (en línea). Environmental Pollution 116:363-372. Consultado 23 nov. 2015 Disponible en: http://www.winrock.org/sites/default/files/publications/attachments/2002ForestCarbon.pdf

_____. 2002b. Measuring, monitoring, and verification of carbon benefits for forest-based projects. The Royal Society 360 (1797): 1669-83. Consultado 03 jul. 2015. Disponible en: http://forestclimatecenter.org/files/2002-06-25%20Measuring,%20Monitoring,%20and%20Verification%20of%20Carbon%20Benefits.pdf

Bruijnzeel, LA; Veneklaas, EJ. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet (en línea). Ecology 79(1):3-9. Consultado 5 ene. 2016. Disponible en: http://amazonpire.org/documents/Bruijnzeel.1998_Fog.has.not.lifted_Ecology.pdf

Burnham, RJ; Graham, A. 1999. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. Annals of the Missouri Botanical Garden 86(2):546-589.

Cáceres Moreno, G. 1981. Importancia hidrológica de la intercepción horizontal en un bosque muy húmedo premontano en Balalaica, Turrialba, Costa Rica (en lìnea). Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 98 p. Consultado 4 ene. 2016. Disponible en: http://orton.catie.ac.cr/REPDOC/A2358E/A2358E.PDF

Cáceres M de, Pierre, L; Moretti, M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. Oikos 119: 1674-1684.

Calderón, AD. Sf. Mensura forestal: dasometría (en línea). Mendoza, AR. Universidad de Cuyo. Consultado 18 feb. 2015. Disponible en: http://campus.fca.uncu.edu.ar/pluginfile.php/19953/mod_resource/content/1/Mensura%20Forestal%205.pdf

Callo-Concha, D; Krishnaumurthy, L; Alegre, J. 2002. Secuestro de carbono por sistemas agroforestales amazónicos (en línea). Revista Chapingo 8(2): 101-106. Consultado 4 jul. 2015. Disponible en: http://www.redalyc.org/pdf/629/62980202.pdf

Camacho, M. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical: guía para el establecimiento y medición. CR, CATIE. 52 p. (Serie técnica. Manual técnico/CATIE; no 42).

Campo, JJ; Ortiz, R; Smith, J; Maldonado Ulloa, T; Camino T de; Finegan, B; Camino, R de. 2000. Almacenamiento de carbono y conservación de la biodiversidad por medio de actividades forestales en el área de conservación Cordillera Volcánica Central, Costa Rica. Turrialba, CR. 70 p. (Serie técnica. Informe técnico/CATIE; n° 314)

Castilho, CV de; Magnusson, WE; Nazaré O, R; Araújo, RN de; Luizão, RC; Luizão, FJ; Lima, AP; Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree biomass in a central Amazonian forest: Effects of soil and topography (en lìnea). Forest Ecology and Management 234: 85-96. Consultado 21 sept. 2015. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112706004361

Castro Z, RR; Arteaga, RM; Vásquez, P; Jiménez, R. 2002. Introducción a la meteorología. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 247 p.

CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1983. Estudio preliminar del medio ambiente en la Cordillera de Talamanca. Turrialba, CR. s.p.

Cavelier, J; Goldstein, G. 1989. Mist and fog interception in elfin cloud forest in Colombia and Venezuela (en línea). Journal of Tropical Ecology 5: 309-322. Consultado 4 ene. 2016. Disponible en: http://journals.cambridge.org/action/displayAbstract?fromPage=online&aid=5257528&fileId=S0266467400003709

Chacón, P; Leblanc, HA; Russo, RO. 2007. Fijación de carbono en un bosque secundario de la región tropical húmeda de Costa Rica (en línea). Tierra Tropical 3(1): 1-11. Consultado 1 ago. 2015. Disponible en: http://www.google.com.ni/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=1&ved=0CBwQFjAAahUKEwjxjv7o5IjHAhWKlh4KHbALDkY&url=http%3A%2F%2Ftierratropical.org%2Fwp-content%2Fplugins%2Fdownload-monitor%2Fdownload.php%3Fid%3D38&ei=rjS9VfH_LYqterCXuLAE&usg=AFQjCNFSzeNuUHcmBg6MoqI7k9yXabCkMQ&bvm=bv.99261572,d.dmo

Chain-Guadarrama, A; Finegan, B; Vílchez, S; Casanoves, F. 2012. Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in the southern Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 28(5):463-481. Consultado 26 oct. 2015. Disponible en: http://biblioteca.catie.ac.cr/comunicacion/Publicaciones/Ecologia/Determinants_of_rain-forest_floristic.pdf

Chave, JC; Andalo, C; Brown, S; Cairns, MA; Chambers, JQ; Eamus, D; Fölster, H; Fromard, F; Higuchi, N; Kira, T; Lescure, JP; Nelson BW; Ogawa, H; Puig, H; Riéra, B; Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. Oecologia 145:87-99. Consultado: 03 jun. 2015. Disponible en: http://chave.ups-tlse.fr/chave/chave-oecologia05.pdf

_____; Muller Landau, HC; Baker, TR; Easdale, TA; ter Steege, H; Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree. Ecological Applications, 16(6): 2356-2367

_____2006a. Medición de la altura de árbol, para árboles tropicales: manual de campo (en línea). Toulouse FR. Université Paul Sabatier. 3p. Consultado 17 feb. 2016. Disponible en: http://www.rainfor.org/upload/ManualsSpanish/TreeHeight_spanish[1].pdf

_____. 2006b. Medición de densidad de madera en árboles tropicales: manual de campo (en línea). Toulouse FR. Université Paul Sabatier. 7p. Consultado 19 ago. 2015. Disponible en: en: http://www.rainfor.org/upload/ManualsSpanish/wood_density_spanish[1].pdf

_____; Rejou-Mechain, M; Búrquez, A; Chidumayo, E; Colgan, M; Delitti, W; Duque, A; Eid, T; Fearnside, PM; Goodman, RC; Henry, M; Martínez-Yrízar, A; Mugasha, WA; Muller-Landau, HC; Mencuccini, M; Nelson, BW; Ngomanda, A; Nogueira, EM; Ortiz-Malavassi, E; Pélissier, R; Ploton, P; Ryan; Saldarriaga, JG; Vielledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees (en línea). Global Chanche Biology (2014)20: 3177-3190. Consultado 19 ago. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.12629/abstract

Cifuente Jara, M. 2010. ABC del cambio climático en Mesoamérica. Turrialba Costa Rica. CATIE. 71p. (Informe técnico No. 383).

Clarke, KR. 1993. Non-Parametric multivariate analyses of changes in community structure (en línea). Australian Journal of Ecology 18: 117-143. Consultado 13 abr. 2017. Disponible en: http://www.pelagicos.net/MARS6300/readings/Clarke_1993.pdf

Clark, KL;Nadkarni, NM; Schaefer, D; Gholz, HL. 1997. Atmospheric deposition and net retention of ions by the canopy in a tropical montane forest, Monteverde, Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 14:000-000. Consultado 6 ene. 2016. Disponible en: http://academic.evergreen.edu/n/nadkarnn/cv/pdfs_science/atmospheric_deposition_journal_of_tropical_ecology_1997.pdf

Clark, DA. 2007. Detecting tropical forests responses to global climatic and atmospheric change: current challenges and a way forward (en línea). Biotropica 39(1): 4-19. Consultado 13 nov. 2015 Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1744-7429.2006.00227.x/abstract

Clark, DB; Clark, DA. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest (en línea). Forest Ecology and Management 137 (2000): 185-198. Consultado 30 sept. 2015. Disponible en: http://www.researchgate.net/publication/222149138_Clark_DB_Clark_DA._2000._Landscape-scale_variation_in_forest_structure_and_biomass_in_a_tropical_rain_forest._Forest_Ecol_Manage

_____; Clark, DA.; Oberbauerz, S. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO_2 (en línea). Global Change Biology 16: 747 – 759. Consultado 17 ago. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2009.02004.x/abstract

CLIMIFORAD (Climate Change, Latin America Mountain Forests and Adaptation). 2014. Resumen (en línea). Consultado 2 feb 2016. Disponible en: http://www.climiforad.org/climiforad/resumen/

CNE (Comisión Nacional de Energía). 2001. Plan maestro geotérmico de Nicaragua: evaluación del área de la isla de Ometepe (en línea). NI. Consultado 20 dic 2015. Tipo de formato. Disponible en: http://www.mem.gob.ni/media/file/DIRECCION%20DE%20RECURSOS%20ENERGETICOS%20RENOVABLES/GEOTERMIA/Plan%20Maestro%20Geot%C3%A9rmico%20de%20Nicaragua/vol%20XI%20-%20Isla%20de%20Ometepe.pdf

Cordero, J; Boshier, D. 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. CR-UK.OFI/CATIE. 1079p.

Cornelissen, JH; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; Steege, H; Morgan, HD; Van der Heijden, MG. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 51:335-380.

Coomes, AD; Allen, RB. 2007. Effect of size, competition and altitude on tree growth (en línea). Journal of Ecology 95:1084-1097. Consultado 03 mayo 2017. Disponible: file:///C:/Users/User/Downloads/coomes+_+allen+2007.pdf

Culmsee, H; Leuschner, Ch; Moser, G; Pitopang, R. 2010. Forest aboveground biomass along an elevational transect in Sulawesi, Indonesia, and the role of Fagaceae in Tropical montane rain forests. Journal of Biogeography 37: 960-974.

Da Silva Scaranello, MA; Ferreira Alves, L; Aparecida Vieira, S; Barbosa de Camargo, P; Joly, CA; Martinelli, LA. 2012. Height-diameter relationships of tropical Atlantic moist forest tree in southestern Brazil (en línea). Sci. Agric. 69(1):26-37. Consultado 6 feb. 2016. Disponible en: http://www.scielo.br/pdf/sa/v69n1/v69n1a05.pdf

Dengo, G; Bohnenberger, O; Bonis, S. 1970. Tectonics and volcanism along the pacific Marginal zone of Central America (en línea). Geologische Rundschau 59(3): 1215-1232. Consultado 20 dic. 2015. Disponible en: http://link.springer.com/article/10.1007/BF02042290

Denman, K; Brasser, G; Chidthaisong, A; Clais, P; Dickson, R; Hauglustaine, D; Heinze, C;Holland. 2007. Couplings between chanches in the climate system and biogeochemistry. *In* Solomon, S; Qin, D; Manning, M; Chen, Z Eds. Climate change 2007: the physical science basin. Contribution of working group 1 to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Chanche. Cambridge UK. p 499-587.

DeWalt, SJ; Chave, J. 2004. Structure and Biomass of four lowland Neotropical forests (en línea). Biotropica 36(1):7-19 Consultado 01 ago. 2015. Disponible en: http://chave.ups-tlse.fr/chave/dewalt-chave-biotropica04.pdf

Díaz Santos, F; Díaz Santos FG. 2008. Formaciones vegetales naturales de la isla de Ometepe: primera aproximación (en línea). Managua, NI. Tipo formato PDF. 49 p. (Informe técnico Fauna y Flora Internacional). Consultado 28 mayo 2015. Disponible en: http://ometepebiosfera.com/downloads/Formaciones%20Vegetales%20de%20la%20Isla%20de%20Ometepe%20Primera%20Aproximacion.pdf

_____; Weaver, P; Díaz Santos, FG. 2010a. Dinámica de mediano plazo del bosque nuboso de volcán Mombacho (en línea). Biodiversidad: Revista Nicaragüense 2: 37-50. Consultado 28 mayo 2015. Disponible: http://biblioteca.enacal.com.ni/images/22dmBiodiversidad/revista_biodiversidad_2010.pdf

_____; Díaz Santos, FG. 2010b. Evaluación de la estructura del bosque nuboso de volcán Maderas, Rivas, Nicaragua (en línea). Biodiversidad: Revista Nicaragüense 2: 63-74. Consultado 28 mayo 2015. Disponible: http://biblioteca.enacal.com.ni/images/22dmBiodiversidad/revista_biodiversidad_2010.pdf

_____, FG; González, M; Benavente, CR. 2011. Evaluación de *Ardisia ometepensis* y distribución de especies de interés para la conservación (en línea). Managua, NI. Tipo formato PDF. 22 p. (Informe técnico Fundación Entre Volcanes). Consultado 28 mayo 2015. Disponible en: http://www.fundacionentrevolcanes.org/documentos/INFORME%20FINAL%20ARDISIA%20OMETEPENSIS%20V%20MADERAS%202011.pdf

Di Rienzo, MJ; Casanoves, F; Pla, L; Vílchez, S; 2010. Qeco-Quantitative ecology software. Revista Latinoamericana de Conservación 1:73-75. Consultado 13 abr. 2017. Disponible en: https://sites.google.com/site/qecosite/Developers

_____, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L., Tablada M, Robledo CW. InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Consultado 13 abr 2016.Disponible en: http://www.infostat.com.ar

Enquist, CAF. 2002. Predicted regional impacts of climate change on the geographical distribution and diversity of tropical forests In Costa Rica. Journal of Biogeography 29(4): 519-534. Consultado 7 dic. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2699.2002.00695.x/abstract?userIsAuthenticated=false&deniedAccessCustomisedMessage=

Epstein, R; Rogers, C. 2004. Inside the greenhouse: the impact of CO_2 and climate change on public health in the inner city (en línea). Boston, US. The Center for Health and the Global Environment. The Center for health and the global environment-Harvard medical school. Consultado 05 nov. 2015. Disponible en: http://docs.niwa.co.nz/library/public/EpsteinP.pdf

Escalante, G; Astorga, A. 2011. Geología del este de Costa Rica y el norte de Panamá (en línea). Revista Geológica de América Central. Consultado: 16 dic. 2015. Disponible en: http://www.revistas.ucr.ac.cr/index.php/geologica/article/view/13388/12654

FAO (Food and Agriculture Organization of United Nations). 2010. Global forest ressources assessment 2010 (en línea). Consultado 19 mar. 2017. Disponible en: http://www.fao.org/forestry/fra/fra2010/en/

FCPF (Forest Carbon Partnership Facility). 2015. Emission Reductions Program Idea Note (ER-PIN) Version 3 (en línea). FCPF Carbon Fund ER-PIN. 85 p. Consultado 20 mar. 2017. Disponible en: https://www.forestcarbonpartnership.org/sites/fcp/files/2015/September/Nicaragua_ERPIN_Sept%2021%202015_final_Sp.pdf

Feeley, K.; Wright, J.; Supardi, N.; Rahman, A.; Davie, S. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. Ecology Letters 10: 461 – 469. Consultado 17 ago. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2007.01033.x/abstract

Feldpausch, TR; Banin, L; Phillips, OL, Baker, TR; Lewis, SL; Quesada, CA; Affum-Baffoe, K; Aret, EJ; Berry, NJ; Bird, M; Brondizio, ES; Camargo, P de; Chave, J; Djagbletey, G; Domingues, TF; Drescher, M; Fearnside, PM; Franca, MB; Fyllas, NM; López-González; Hladik, A; Higuchi, N; Hunter, MO; Lida, Y; Salim; KA; Kassim, AR; Keller, M; Kemp, J; King, DA; Lovett, JC; Marimon-Junior, BS; Lenza, E; Marshall, AR; Metcalfe, DJ; Mitchard, ETA; Moran, EF; Nelson, BW; Nilus, R; Nogueira, EM; Palace, M; Patiño, S; Peh, KS; Raventos, MT; Reitsma, JM; Saiz, G; Schrodt, F; Sonké, B; Taedoumg, HE; Tan, S; White, L; Wöll, H; Lloyd, J. 2011. Height-diameter allometry of tropical forest tree (en línea). Biogeoscience 8: 1081-1106. Disponible en: https://www.fs.fed.us/global/iitf/pubs/ja_iitf_2011_Feldpausch001.pdf

Feldpausch, TR; Loyd, J; Lewis, SL; Brienen, RJW; Gloor, M; Monteagudo Mendoza, A; López-González, G; Banin, L; Abu Salim, K; Affum-Baffoe, K; Alexiades, M; Almeida, S; Amaral, I; Andradre, A; Aragao, LEO; Araujo Murakami, A; Arets, EJMM; Arroyo, L; Aymard, GA; Baker, TR; Bánki, OS; Berry, NJ; Cardozo, N; Chave, J; Comiskey, JA; Álvarez, E; Oliveira de, A; Fiore Di, A; Djagbletey, G; Domingues, TF; Erwin, TL; Fearnside, PM; Franca, MB; Freitas, MA; Higuchi,N; Honorio, E; Lida, Y; Jiménez, E; Kassim, AR; Killeen, TJ; Laurance, WF; Lovett, JC; Malhi, Y; Marimon, BS; Marimon-Junior, BH; Lenza, E; Marshall, AR; Mendoza, C; Metcalfe, DJ; Mitchard, ETA; Neill, DA; Neill, DA; Nelson, BW; Nilus, R; Nogueira, EM; Parada, A; Peh, KSH; Cruz Pena, A; Peñuela, MC; Pitman, NCA; Prieto, A; Quesada, CA; Ramírez, F; Ramírez-Angulo, H; Reitsma, JM; Rudas, A; Saiz, G; Salomao, RP; Schwarz, M; Silva, N; Silva-Espejo, JE; Silveira, M; Sonké, B; Stropp, J; Taedoumg, HE; Tan, S; Steege ter, H; Terborgh,J; Torello-Raventos, M; Van der Heiden, GMF; Vásquez, R; Vilanova, E; Vos, VA; White, L; Willcock, S; Woel,H; Phillips, O. 2012. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. Biogeosciences 9:3381-3403.

Finegan, B; Peña-Claros, M; Oliveira, A de; Ascarrunz, N; Blet-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 funtional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. Journal of Ecology 2015(103):199-201. Consultado 22 oct. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2745.12346/abstract

_____; Ruiz Osorio, C; Pereira Monge, E; Herrera Vargas, V; Coto Araya, L. en preparación. Tropical rain forest canopy functional properties over a 2500 m altitudinal gradient: altitude and soil as state and interactive control drivers.

Flores Silva, E. 1999. Geografía de Costa Rica (en línea). CR. EUNED. Consultado 16 dic 2015. Disponible en: https://books.google.com.ni/books?hl=es&lr=&id=zCAoGvKzY1cC&oi=fnd&pg=PA7&dq=Cumbres+altas+de+costa+rica&ots=Komz14uyGy&sig=1H9qxWd04qH6yR41kf8sbqZ4dNU#v=onepage&q=Cumbres%20altas%20de%20costa%20rica&f=false

Fonseca, W; Alice, FE; Montero, J; Toruño, H; Leblanc, H. 2008. Acumulación de biomasa y carbono en bosques secundarios y plantaciones forestales de *Vochysia guatemalensis* e *Hieronyma alchorneoides* en el Caribe de Costa Rica. Agroforestería en las Américas 46: 57-64. Consultado 03 jul 2015. Disponible en: http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A3123e/A3123e.pdf

_____; Alice, F; Rey, JM. 2009. Modelos para estimar la biomasa de especies nativas en plantaciones y bosques secundarios en la zona Caribe de Costa Rica. Bosque 30(1): 36-47. Consultado 01 ago. 2015. Disponible en: http://mingaonline.uach.cl/scielo.php?pid=S0717-92002009000100006&script=sci_arttext

_____; Alice, F; Rey-Benayas, JM. 2011. Carbon acumulation in aboveground and belowground biomass and soil of different age native forest plantations in the humid tropical lowlands of Costa Rica. New Forests 43(2):197-211. Consultado 02 ago. 2015. Disponible: http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11056-011-9273-9

Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forest (en línea). Earth Science Reviews 55(1-2):73-106. Consultado 8 dic. 2015. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0012825201000563

Fowler, JN; Cape, ID; Leith, TW; Chularton, MJ; Gay, AJ. 1967. The influence of altitude on rainfall composition at great dun fell (en línea). Atmospheric Environment 22(7):1355-1362. Consultado 13 ene. 2016. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0004698188901606

Fundación Cocibolca. 2006. Plan de manejo Reserva Natural volcán Mombacho. NI. Tipo de formato PDF. 107 p.

Garduño, R. 2004. ¿Qué es el efecto invernadero? *In* Martínez, J; Fernández Bremauntz, A; Osnaya, P. Eds. Cambio Climático: una visión desde México (en línea). México DF, México. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 525 p. Consultado 05 nov. 2015. Disponible en: http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/download/437.pdf

Garofalo, K; Tassi, F; Vaselli, O; Delgado-Huertas, A; Tedesco, D; Frische, M; Hansteen, TH; Poreda, RJ; Strauch, W. 2007. Fumarolic gases at Mombacho volcano (Nicaragua) presence of magmatic gas species and implication for volcanic surveillance. Bull Volcanol 69: 785-795. Consultado 22 dic. 2015. Disponible en: http://link.springer.com/article/10.1007/s00445-006-0108-z#/page-1

Gatti, LV;Gloor, M; Miller, JB; Doughty, CE; Malhi, Y; Domingues, LG; Basso, LS; Martinewski, A, Correla, CS; Borges, VF; Freitas, S; Braz, R; Anderson, LO; Rocha, H; Grace, J; Phillips, OL; Lloyd, J. 2014. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. Nature 506:76-80.

Gayoso, J; Guerra, J. 2005. Contenido de carbono en la biomasa aérea de bosques nativos en Chile (en línea). Bosque 26(2):33-38. Consultado 8 dic 2015. Disponible en: http://www.scielo.cl/pdf/bosque/v26n2/art05.pdf

Gentry, AH. 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between central and South America, Pleistocene climatic fluctuation, or an accident of the Andean orogeny? Annals of the Missouri Botanical Garcen 69(3): 557-593.

_____. 1996. A field guide to the family and genera of woody plants of northwest South America with supplementary notes on herbaceus taxa. US, University of Chicago Press. 895 p.

_____. 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. *In* Kappelle, M; Brown, AD. Eds. Bosques nublados del neotrópico. CR. InBio. P 85-123.

Gillespie, T. 2001. Species richness and cover of orchid and bromelians on an active volcano. Selbyana 22(2): 192-196.

Girardin, AJ; Aragao LE; Mamani, M; Huasco, H; Feeley, D; Rapp, J; Espejo Silva, JE; Silman, M; Salina, N; Whittaker, RJ. 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elvational transect in the Peruvian Andes. Global change Biology 16(12):3176-3192.

_____; Farfan Rios, W; Garcia, K; Feeley, J; Jørgensen, PM; Murakami, AA; Cayola Pérez, L; Seidel, R; Paniagua, N; Fuentes Claro, AF; Maldonado, C; Silman, M; Salinas, N; Reynel, C; Neill, D.A; Serrano, M; Caballero, CJ; La Torre Cuadros, M; Macía, M.J; Killeen, TJ; Yarvinden, M. 2013. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transect (en línea). Plant Ecology and Diversity 7:161-171. Consultado 26 abr 2017. Disponible en: http://www.rainfor.org/upload/publication-store/2014/Girardin/girardin_et_al_2013_andeannetwork_ped.pdf

Gobierno de Costa Rica. 2010. Readiness Preparation Proposal (R-PP: Presentado a: Forest Carbon Partnership Facility (FCPF). 184 p.

_____. 2015. Estrategia y plan de acción para la adaptación del sector biodiversidad de Costa Rica al cambio climático (2015-2025) (en línea). San José, CR. Tipo de formato: PDF. Consultado 20 de mar. Disponible en: http://cambioclimaticocr.com/recursos/documentos/biblioteca/estrategia-de-adaptacion-al-cambio-climatico.pdf

Gobierno de Nicaragua. 2010. Estrategia nacional ambiental y del cambio climático: plan de acción 2010-2015 (en línea). NI. Tipo de formato: PDF Consultado 14 jun 2015. Disponible en: http://www.bvsde.org.ni/Web_textos/GOLFONSECA/0179/21%20%20Nicaragua%20ENACC.pdf

Gonzáles, J. 2005. Plantas comunes de la reserva biológica Hitoy Cerere. Heredia, CR. InBio. 252 p.

Goodman, RS; Phillips, OL; del Castillo Torres, D; Freitas, L; Tapia Cortese, S; Monteagudo, A; Baker, TR. 2013. Amazon palm biomass and allometry. Forest Ecology and Management 310:994-1004

Grubb, PJ; Whitmore, TC. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and it effects on the distribution and physiognomy of the forests. Journal of Ecology 54:303-333.

_____. 1977a. Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains (en línea). Nature 229: 44-45. Consultado 05 sept. 2015. Disponible en: http://www.nature.com/nature/journal/v229/n5279/abs/229044a0.html

_____. 1977b. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains with special reference to mineral nutrition (en línea) Annual Review of Ecology and Systematics 8:83-107. Consultado 6 ene. 2015. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/2096722?seq=1#page_scan_tab_contents

Hamilton, LS; Juvik, JO; Scatena, FN. 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: introduction and workshop synthesis. *In* Hamilton, LS; Juvik, JO; Scatena, FN. Eds. Tropical montane cloud forest. Berlin, DE. Springer Verlag. P 1-23.

Hansela, G.; Ibrahimb, M.; Villanuevab, C.; Andradec, HJ. 2009. Exploiting synergies between silvopastoral system components for carbon sequestration and an increase in cattle productivity: experience from Costa Rica and Nicaragua. XIII World Forestry Congress. Buenos Aires, AR. 11 p. Consultado 29 mayo 2015.

Hernández, L. 2001. Densidad de biomasa aérea en bosques extensos del neotrópico húmedo: caso de la cuenca del río Caura, Venezuela (en línea). Revista Forestal Iberoamericana 1(1):24-34. Consultado 13 ene. 2016. Disponible en: http://www.forest.ula.ve/rforibam/archivos/DOC3.pdf

Himjmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, PG; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surface for global land areas (en línea). International Journal of Climatology 25: 1965-1978. Consultado 6 dic. 2015. Disponible en: http://bio.research.ucsc.edu/~barrylab/classes/climate_change/HijmansIJC2005.pdf

Holdridge, L. 2000. Ecología basada en zonas de vida (en línea). San José, CR. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. Consultado 16 dic. 2015. Disponible en: https://books.google.com.ni/books?hl=es&lr=&id=m3Vm2TCjM_MC&oi=fnd&pg=PR9&dq=Ecolog%C3%ADa+basada+en+zonas+de+vida.+San+Jos%C3%A9&ots=oMdyZz_BBI&sig=9sU0sCkvYJx6OxNGQxSGVqKWQjk#v=onepage&q=Ecolog%C3%ADa%20basada%20en%20zonas%20de%20vida.%20San%20Jos%C3%A9&f=false

Houhgton, RA. 2003. Why are estimates of the terrestrial carbon balance so different? (en línea). Global Chanche Biology 9(4):500-509. Consultado 15 jun. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2486.2003.00620.x/abstract

Hunter, MO; Keller, M; Victoria, D; Morton, DC. 2013. Tree height and tropical forest biomass estimation (en línea). Biogeoscience 10: 8385-8399. Consultado 5 dic. 2015. Disponible en: http://www.biogeosciences.net/10/8385/2013/bg-10-8385-2013.html

Ibrahim, M.; Chacón, M.; Cuartas, C.; Naranjo, J.; Ponce, G.; Vega, P.; Casasola, F.; Rojas, J. 2007. Almacenamiento de carbono en el suelo y la biomasa arbórea en sistemas de usos de la tierra en paisajes ganaderos de Colombia, Costa Rica y Nicaragua (en línea). Agroforestería en las Américas. 45: 27-36. Consultado 29 mayo 2015. Disponible: http://www.cipav.org.co/pdf/red%20de%20agroforesteria/Articulos/almacenamiento%20de%20carbono%20en%20el%20suelo%20y%20la%20biomasa%20arborea.pdf

Incer, B. 1972. Geografía básica de Nicaragua. Managua, NI. Editorial Recalde SA. 134 p.

INETER (Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales). 1988a. Hoja cartográfica 3050-II: San José del Sur. INETER. Esc. 1:50000.

_____. 1988b. Hoja cartográfica 3051-III: Isla Zapatera. INETER. Escala 1:50000.

_____. 2000. Huracanes en Nicaragua 1851-2000 (en línea). Consultado 05 may 2017. Disponible en: http://webserver2.ineter.gob.ni/mapas/Nicaragua/huracanes/index.html

_____. 2003. Mapas de suelo a nivel de orden (Taxonomía de USA 1975). INETER. Escala: 1:1000000

_____. 2005. Mapas de precipitación media anual (en línea). Managua, NI. Dirección General de Meteorología. Consultado 18 dic. 2015. Disponible en: http://webserver2.ineter.gob.ni/mapas/Nicaragua/clima/atlas/index.html

_____. 2012. Clima de Nicaragua (en línea). Managua, NI. Consultado 3 feb 2016. Disponible en: http://servmet.ineter.gob.ni/Meteorologia/climadenicaragua.php

_____. 2015. Sismos y volcanes de Nicaragua (en línea). Consultado 22 dic. 2015. Disponible en: http://web-geofisica.ineter.gob.ni/boletin/2005/04/index0504.htm

INIFOM (Instituto Nicaraguense de Fomento Municipal). 1998. Plan maestro de Ometepe tomo I y II. Proyecto fortalecimiento de la autonomía municipal. 225 p.

IPCC (Intergubernamental Panel Climate Change).2001. Anexo B: glosario de terminus del IPCC (en línea). Consultado 27 oct 2015. Disponible en: https://www.ipcc.ch/pdf/glossary/tar-ipcc-terms-sp.pdf

_____. 2006. Guidelines for national greenhouse gas inventories: prepared by the national greenhouse gas inventories programme (en línea). Consultado 04 mar. 2017. Disponible en: http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2006gl/

Jadán, AO; Veintimilla, D; Ponce, MG; Waise, H; Aguirre, Z. 2014. Identificación y caracterización florística de bosques naturales en el bosque protector Chongó Colonche, Ecuador (en línea). Bosques 4: 7-14. Consultado 19 abr. 2017. Disponible en: file:///C:/Users/User/Downloads/Tipos%20de%20bosques%20garua.pdf

Jandl, R. 2001. Secuestro de carbono en Bosques: El papel del suelo (en línea). Revista Forestal Iberoamericana. 1: 57-62. Consultado 5 nov. 2015. Disponible en: http://www.forest.ula.ve/rforibam/archivos/DOC7.pdf

Jiménez Rodríguez, C; Arias Aguilar, D. 2004. Distribución de la biomasa y densidad de las raíces finas en una gradiente sucesional de bosques en la zona norte de Costa Rica (en línea). Kurú: Revista Forestal 1(2): 1-20. Consultado: 27 mayo 2015. Disponible en: http://www.researchgate.net/publication/235322328_Acumulacin_de_biomasa_y_carbono_en_bosquessecundarios_y_plantaciones_forestales_de_Vochysiaguatemalensis_e_Hieronyma_alchorneoidesen_el_Caribe_de_Costa_Rica

Juvik, JO; Perreira, DJ. 1974. Fog interception on Mauna Lona, Hawaii (en línea). Hawaii, US. University of Hawaii. 13 p. Consultado 5 ene. 2016. Disponible en: http://manoa.hawaii.edu/hpicesu/ibp/32.pdf

Knoblich, K; Zirfas, J; Torres, C. 1977. Rutschungen im bereich der Cordillera de Talamanca von Costa Rica. Giessener Geologische Schriften 12:175-198.

Kapelle, M; Van Uffelen, JG; Cleef, AM. 1995. Altitudinal zonation Quercus forest along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica (en línea). Vegetatio 119: 119-153. Consultado 28 abr. 2017. Disponible: file:///C:/Users/User/Downloads/Kappelle%20et%20al.%201995.%20Altitudinal%20zonation%20of%20mont.%20Quercus%20for.%20Vegetatio.pdf

_____. 2001. Costa Rica. *In* Kappelle, M; Brown, AD. Eds. Bosques nublados del neotropico. CR. InBio. p 301-370.

Keith, H; Mackey, BG; Lindenmayer, DB. 2009. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon dense forests. PNAS 106(18): 11635-11640.

King, DA. 1996. Allometry and life history of tropical trees (en línea). Journal of Ecology 12:25-44. Consultado 25 mayo 2017. Disponible en: http://www.sidalc.net/repdoc/A11135i/A11135i.pdf

Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo (en línea). Vegetatio 102:149-171. Consultado 7 ene. 2016. Disponible: http://link.springer.com/article/10.1007/BF00044731#page-1

_____; Majalap-Lee, N. 2000. Soil phosphrus fractionation and phosphurus-use efficiencies of tropical rainforests along altitudinal gradients of Mount Kinabalu, Borneo. Oecologia 123: 342-349

_____; Shin-Ishiro, A. 2002. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forest along altitudinal gradient with contrasting soil phosphorus pool on mount Kinabalu, Borneo (en línea). Journal of Ecology 90:37-51. Consultado 17 mayo 2017. Disponible: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.0022-0477.2001.00634.x/pdf

Larjavaara M; Muller-Landau, HC. 2013. Measuring tree height a quantitative comparison of two common field methods in a moist tropical forest (en línea). Methods in Ecology and Evolution. 4: 793-801. Consultado 5 dic. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12071/pdf

Laurance, R; Lodge, DJ; Brokaw, NV; Waide, RB. 1991. An introduction to hurricanes in the Caribbean (en línea). Biotropica. 23(4):313-316. Consultado 13 nov. 2015. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/2388246?seq=1#page_scan_tab_contents

Laurance, WF; Fearnside, PM; Laurance, SG; Delamonica, P; Lovejoy, TE; Rankin-De Menora, JM; Chambers, JQ; Gascon, C. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. Forest Ecology and Management 118:127-138 Consultado 13 nov. 2015.Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112798004940

Lawton, RO. 1982. Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree: and adaptative explanation (en lìnea). American Journal of Botany 69(8): 1224-1230. Consultado 1 ene. 2016. Disponible en: http://www.uah.edu/biology/LAB/lawtonr/pubs/wind%20stress%20and%20elfin%20stature.pdf

Leuschner, C; Zach, A; Moser Gerard, M; Homeier, J; Graefe, S; Hertel, D; Wittich, B; Soethe, N; Iost, S; Röderstein, M; Horna, V; Wolf, K. 2013. The carbon balance of tropical mountain forests along an altitudinal transect. *In* Bendix, Jörg; Beck, E; Bräuning, A; Makeschin, F; Mosandl, R; Scheu, S; Wilcke, W. Eds. Ecosystem service biodiversity and environmental change in a tropical mountain ecosystem of south Ecuador. Göttingen DE. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P 117-139.

Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, GS. 1996. Tropical forest structure and composition on scale altitudinal gradient in Costa Rica. Journal of Ecology 84: 137-152.

Liu, XZ; Wang, G. 2010. Measurements of nitrogen isotope composition and surface soil along the altitudinal transect of the eastern slope of Mount Gongga in southwest China (en línea). Rapid Communications in Mass Spectrometry 24:3063-3071. Consultado en: 18 mayo 2017. Disponible en: file:///C:/Users/User/Downloads/RCM-Wang%20and%20Liu%202010.pdf

Lovett, GM; Kinsman, JD. 1990. Atmospheric pollutiant deposition to high-elevation ecosystems (en lìnea). Atmospheric Environmental 24(11):2767-2786. Consultado 13 ene. 2016. Disponible: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/096016869090164I

Malhi Y; Baker, T; Phillps, OL; Almeidas, S; Álvarez, E; Arroyo, L; Chave, J; Czimczik, CI; Di Fiore, A; Higuchi, N; Killeen, TJ; Laurance, SG; Laurance, WF; Lewis, SL; Mercado Montoya, LM; Monteagudo, A; Neill, D; Núñez Vargas, P; Patiño, S; Pitman, NC; Quezada, CA; Salomaos, R; Macedo Silva, JN; Torres Lezama, A; Vásquez Martínez, R; Terborgh, J; Vinceti, B; Lloyd, J. 2004. The above-ground coarse Wood productivity of a104 neotropical forest plots (en línea). Global Change Biology 10:563-591. Consultado 15 mayo 2017. Disponible en: https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/3705/Malhi_et_al.pdf?sequence=1&isAllowed=y

_____; Wood, D; Bakers, T; 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, D; Núñez Vargas, P; Pitman, NC; Quesada, CA; Salomao, R; Silva, JN; Torres Lezama, A; Terborgh, J; Vásquez Martinez, R; Vinceti, B. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old growth Amazonian forest. Global Change Biology 12:1107-1138.

MAGFOR 2010 (Ministerio Agropecuario y Forestal). 2010. Plan de adaptación a la variabilidad y cambio climático en el sector agropecuario, forestal y pesca en Nicaragua. Managua, NI. MAGFOR. 131 p

MAGFOR (Ministerio Agropecuario y Forestal). 2011. (Red de estaciones meteorológicas de Nicaragua). Managua, NI. MAGFOR. s. esc.

_____, INETER (Instituto Nicaraguense de Estudios Territoriales), INIDE (Instituto Nacional de Información de Desarrollo). 2013. IV Censo nacional CENAGRO: uso potencial de la tierra compendio de mapas MAGFOR-INETER (Diapositivas) (en línea). Managua, NI. 173 diapositivas. MAGFOR. Consultado 21 dic 2015. Disponible en: http://www.magfor.gob.ni/descargas/publicaciones/Uso_Tierra.pdf

_____. 2013. Plan de Adaptación a la variabilidad y el Cambio Climático en el Sector Agropecuario, Forestal y Pesca en Nicaragua (en línea). NI. Consultado 20 abr 2015. Disponible en: http://www.magfor.gob.ni/prorural/IIMesa2012/PlanAdaptacion2013.pdf

Manos, P; Stanford, AM. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the tertiary history of temperate and subtropical forest of the northern hemisphere. International Journal Plant Science 162: 77-93.

Marrs, RH; Proctor, J; Heaney, A;Mountford, MD. 1988. Changes in soil nitrogen-mineralization and nitrification along an altitudinal transect in tropical rain forest in Costa Rica (en línea). Journal of Ecology 76:466-482. Consultado 8 ene. 2016. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/271953738_Changes_in_Soil_Nitrogen-Mineralization_and_Nitrification_Along_an_Altitudinal_Transect_in_Tropical_Rain_Forest_in_Costa_Rica

Martin, PH; Sherman, RE; Fahey, TJ. 2007. Tropical montane forest ecotones: climate gradient, nature disturbance, and vegetation zonation in the Cordillera central, Dominican Republic (en línea). Journal of Biogeography 34:1792-1806. Consultado 3 ene. 2016. Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/Ruth_Sherman/publication/228623772_Tropical_montane_forest_ecotones_climate_gradients_natural_disturbance_and_vegetation_zonation_in_the_Cordillera_Central_Dominican_Republic/links/00463524ebe7505bf2000000.pdf

_____, PH; Fahey, TJ; Sherman, RE. 2010. Vegetation zonation in a Neotropical montane forest: environment, disturbance and ecotones (en línea). Biotropica 43(5): 533-543. Consultado 2 ene. 2016. Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/Ruth_Sherman/publication/227622523_Vegetation_Zonation_in_a_Neotropical_Montane_Forest_Environment_Disturbance_and_Ecotones/links/00463524ebe752e7bf000000.pdf

Mascaro, J; Perfecto, I; Barro, O; Boucher DH; Granzow de la Cerda, I; Ruiz, J; Vandermeer, J. 2005. Aboveground biomass accumulation in a tropical wet forest in Nicaragua following a catastrophic hurricane disturbance (en línea). Biotropica 37(4): 600-608. Consultado 6 jul. 2015. Disponible en: http://www.bio-nica.info/biblioteca/Mascaro2005AbovegroundBiomass.pdf

Mata Chinchilla, R; Vázquez Morera, A; Rosales Ibarra, A. 2013. El mapa de suelos de Costa Rica con la leyenda WRB (en línea). Consultado 25 dic. 2015. Tipo de formato PDF. 6 p. Disponible en: http://www.mag.go.cr/bibliotecavirtual/av-1630.pdf

McCune, B; Grace, JB.2002. Analysis of ecological communities. Oregon, US.300 p

McNulty, SG. 2002. Hurricane impacts on US forest carbon sequestration (en línea). Environmental Pollution 116:17-24. Consultado 13 nov. 2015. Disponible en: http://www.forestthreats.org/products/publications/s17-s24.pdf

Medina Benavides, C; Pérez, ZM; Ruiz, Q. J. 2008a. Cuantificación del carbono almacenado en suelo de café (*Coffea arabica* L.) con sombra en la comarca palo de sombrero, Jinotega, Nicaragua. La Calera. 10: 33-39.

_____; Connolly Wilson, R; Corea Siu, CA. 2008b. Fijación y almacenamiento de carbono en sistemas productivos promovidos por el programa socioambiental forestal. La Calera. 9: 42-47.

_____; Calero González, C; Hurtado, H; Vivas soto, E. 2009. Cuantificación de Carbono en la biomasa aérea de café (*Coffea arabica* L.) con sombra en la comarca Palo de Sombrero, Jinotega, Nicaragua. La Calera 9(12): 28-34. Consultado 01 mayo 2015. Disponible: http://lacalera2.una.edu.ni/dowload_pdf/Calera_Inv-CAL74_Num-_Ano-9.pdf

Mendoza, F; Chévez, M; Gonzáles, B. 2001. Sensibilidad de vida de Holdridge en Nicaragua en función del cambio climático (en línea). Revista Forestal Centroamericana 33: 17-22. Consultado 7 dic. 2015. Disponible en: http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=orton.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=074767

Meza Ocampo, TM. 2009. Origen y características geológicas de Costa Rica (en línea) CR. Consultado 15 dic. 2015. Disponible en: http://www.hcostarica.fcs.ucr.ac.cr/index.php?option=com_content&view=article&id=3:origenc

Miller, EK; Friedland, AJ; Arons, EA; Mohnen, VA; Battles, JJ; Panek, JA; Kadlecek, J; Johnson, AH. 1993. Atmospheric deposition to forest along an elevational gradient at Witeface Mountain, NY, USA (en línea). Atmospheric Environment 27(14):2121-2136. Consultado 13 ene. 2016. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/096016869390042W

Montero, M; Kanninen, M. 2002. Biomasa y Carbono en plantaciones de *Terminalia amazonia* en la zona Sur de Costa Rica (en línea). Revista Forestal Centroamericana 39:50-56. Consultado 19 ago. 2015. Disponible en: http://www.cifor.org/library/1332/biomasa-y-carbono-en-plantaciones-de-terminalia-amazonia-en-la-zona-sur-de-costa-rica/

Mooser, F; Meijer-Abich, H; McBirney, AR. 1958. Catalogue of the active volcanoes of the world: Central America. Michigan US. International Vulcanological Association. 142 p.

Moser, G; Leuschner, Ch;Hertel, D; Graefe, S; Soethe, N; Iost, S. 2011. Elevation effect on the carbon budget of tropical mountain forest (S Ecuador): the role of the belowground compartment. Global Change Biology 17:2211-2226.

Muller-Landau, H. 2004. Interspecific and inter-site variation in Wood specific gravity of tropical tres. Biotropica 36(1):20-32

Murrieta, E; Finegan, B; Delgado, D; Villalobos, R; Campos, J. 2007. Identificación y caracterización florística de los bosques naturales en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica (en línea). Recursos Naturales y Ambiente 51-52:57-68. Consultado 19 abr. 2017. Disponible en: http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A2158e/A2158e.pdf

Mostacedo, B; Balcazar, J; Montero, JC. 2006. Tipo de bosques, densidad y composición florísitca en la amazonía sudoeste de Bolivia (en línea). Ecología en Bolivia 41(2): 99-116. Consultado 19 abr. 2017. Disponible en: http://www.scielo.org.bo/pdf/reb/v41n2/v41n2a02.pdf

NETL (National Energy Technology Laboratory). 2004. Developing the technology base and infraestructura to enable sequestration as greenhouse gas mitigation option. National Energy Technology Laboratory (en línea). US. Consultado 05 nov 2015. Disponible en: www.netl.doe.gov

ONU-REDD Programme (Programa de las Naciones Unidas para la Reducción de Emisiones Causadas por la Deforestación y Degradación de los bosques). 2015. Regional technical workshop minding the gap: scaling biomass allometric equations for national forest inventories in South and Central America. Eds. Cifuentes, M; Henry, M; García, J; Granada, Y.

Oksanen, J.; Blanchet, F. G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Michin, P. R.; O'Hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, M.; Stevens, R. H.; Wagner, E. (2013). Community Ecology Package (Package "vegan").Disponible en: http://vegan.r-forge.r-project.org/

Oosterhoorn, M; Kapelle, M. 1999. Vegetation structure and compositionalong an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. Forest Ecology and Management. 126:291-307.

OPSA (Oficina de Planificación del Sector Agropecuario). 1979. Manual descriptivo del mapa de asociaciones de subgrupos de suelos de Costa Rica. San José, CR. SEPSA. 236 p.

Orozco, L; Brumer, C. 2002. Inventarios forestales para bosques latifoliados en América Central (en línea). Turrialba, CR. 264 p. (Manual técnico N° 50)

Peres Neto, P; Legendre, P; Dray, Stéphane, D; Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices estimation and comparison of fractions (en línea). Ecology 87(10): 2614-2625. Consultado 03 abr. 2017. Disponible en: http://www.communityecology.uqam.ca/wp-content/themes/mytheme/docs/membres/Pedro_Peres-Neto/Peres-Neto%20et%20al.%20-%20VariationPartitioning.pdf

Pickering, H. 2006. Wild flowers of Mombacho Nicaragua. Texas, US.Brit press. 217 p.

Phillips, O; Malhi, Y; Higuchi, N; Laurance, W; Nuñez, P; Vásquez, R; Laurance, S; Ferreira, L; Stern, M; Brown, S; Grace, J. 1998. Change in carbon balance of tropical forest: Evidence for long-term plots. Science 282: 439-432. Consultado 17 ago. 2015. Disponible en: http://eprints.whiterose.ac.uk/340/1/phillipsol10.pdf

_____; Baker, T; Feldpausch, Brieenen, R. Manual de campo para la remedición y establecimiento de parcelas (en línea). 2009. RAINFOR. Consultado 21 oct. 2015. Disponible en: http://www.rainfor.org/upload/ManualsSpanish/RAINFOR%20manual%20de%20campo%20version%20Junio%202009%20ESP.pdf

Phillips Bernal, JF; Duque Montoya, AJ; Cabrera Torres, KR; Yespes Kintero; AP; Navarretes Encinales, DA; García Davila, MC; Álvarez Davila, E; Cabrera Montenegro, E; Galindo García, G; Ordoñez Castro, MF; Vargas Galvis, DM. 2011. Esimación de las reservas potenciales de carbono almacenadas en la biomasa aérea en bosques naturales de Colombia (en línea). Bogotá CO. Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales. 32 p. Consultado 3 mayo 2017. Disponible en: http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/022167/EstimacionCarbono2005.pdf

_____; Duque, A; Scott, C; Wason, C; Galindo, G; Cabrera, E; Chave, J; Peña, M; Álvarez, E; Cardenas, D; Duivenvoorden, J; Hidebrand, P; Stevenson, P; Ramírez, S; Yepes, A. 2016. Live aboveground carbon stocks in natural forest of Colombia. Forest Ecology and Management 374: 119-128.

Polzot, CL. 2004. Carbon storage in coffee agroecosystems of southern Costa Rica: Potential applications for the clean development mechanism (en línea). Tesis Mag Sc. Toronto, Ontario CA. York University. 149 p. Consultado 01 ago. 2015. Disponible en: http://www.yorku.ca/lasnubes/wp-content/uploads/2010/02/ChristinaPolzot_MajorPaper.pdf

Poorter, L; Van der Sande, MT; Thompson, J; Arets, EJ; Alarcon, A; Álvarez-Sánchez J; Ascarrunz, N; Balvanera, P; Barajas-Guzmán, G; Boit, A; Bongers, F; Carvalho, FA; Casanoves, F; Cornejo-Tenorio, G; Costa, FR; D Castilho, CV; Duivenvoorden, JF; Dutrieux, LP; Enquist, BJ; Fernández- Méndez; F, Finegan, B; Gormley, LH; Healey, JR; Hoosbeek, MR; Ibarra Manriquez, G; Junqueira, AB; Levis, C; Licona, JC; Lisboa, LS; Magnusson, WE; Martínez-Ramos, M; Martínez-Yrizar, A; Martorano, LG; Maskell, LC; Mazzel, L; Meave, JA;Mora, F; Muñoz, R; Nytch, C; Pansonato, MP; Parr, TW; Paz, H; Pérez García EA; Renterìa, LY; Rodríguez-Velázquez, J; Rozendaal, DM; Ruschel, AR; Sakschewski, B; Salgado-Negret, B; Schietti, J; Simoes, M; Sinclair, FL; Souza, FC; Stropp, J; ter Steege, H; Swenson, NG; Thonicke, K; Toledo, M; Uriarte, M; Hout, P van der; Walker, P; Zamora, N; Pña-Claros, M. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. Global Ecology and Biogeography (2015): 1314-1328. Consultado 22 oct. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/geb.12364/abstract?userIsAuthenticated=false&deniedAccessCustomisedMessage=

Pounds, JA; Fogden, MPL; Savage, JM; Gorman, GC. 1997. Test of null models for amphibian declines on a tropical mountain. Conservation Biology 11(6)1307-1322. Consultado 8 dic. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1523-1739.1997.95485.x/abstract?userIsAuthenticated=false&deniedAccessCustomisedMessage=

Prodan, M; Peters, R; Cox, F; Real, P. 1997. Mensura forestal: serie investigación y educación en desarrollo sostenible (en línea). San José, CR. IICA. Consultado 18 feb. 2016. Disponible en: https://books.google.fr/books?id=0BfaTECpREEC&printsec=frontcover&hl=es&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false

Proti, R 1997. Evidencia de glaciación en el valle del general (Costa Rica) durante el pleistoceno tardío. Revista Geológica de América Central 19(20):75-86. Consultado 28 mayo 2017. Disponible en: file:///C:/Users/User/Downloads/8627-12296-1-SM.pdf

Quesada, f; Jiménez, Q; Zamora, N; Aguilar, R; González, J. 1997. Árboles de la Península de Osa. Heredia, CR. InBio. 412 p.

Raich, JW; Rusell, AE; Vitousek, PM. 1997. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii. Ecology 78: 707-721.

_____; Russel, E; Hitayama K; Parton, W; Vitousek, P. 2006. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. Ecology 87: 76-87. Consultado 17 ago. 2015. Disponible en: http://www.eeob.iastate.edu/faculty/RaichJ/Pubs/Raichetal2006EcologywAppendices.pdf

_____; Clark, DA; Schwendenmann, L; Wood, TE. 2014. Aboveground tree growth varies with belowground carbon allocation in a tropical rainforest environment. PLoS ONE 9(6): e100275. Doi: 10.1371/journal.pone.0100275. Consultado 22 oct. 2015. Disponible en: http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0100275

Ramos, ZS; Finega, B. 2006. Red ecológica de la conectividad potencial, Estrategia para el manejo del paisaje en el Corredos Bilógico San Juan-La Selva (en línea). Recursos Naturales y Ambiente 49:112-123. Consultado 15 mayo 2017. Disponible en: http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/5722/red%20ecologica%20de%20con....pdf?sequence=1

Rendón Carmona, N; Soto Pinto, L. 2007. Manual de metodología rápida para la estimación y monitoreo de captura de carbono.MX. ECOSUR. 39 p.

Rey, D; Rivera, L; Ribet, U. 2013. Abordaje, avances y proceso de construcción de salvaguardas de Nicaragua según lo propuesto en el R-PP (en línea). Climate Law & Policy. Consultado 12 dic. 2015. Tipo de formato: PDF. Disponible en: http://www.reddccadgiz.org/salvaguardas/docs/mrv_640706044.pdf

Rivier Sutter, F. 1985. Sección geológica del Pacífico al Atlántico (en línea). Revista Geológica de América Central. 2:23-32. Consultado 16 dic 2015. Disponible en: http://www.revistas.ucr.ac.cr/index.php/geologica/article/view/10480/9863

Robleto Hernández, S; Benavente, CR. 2012. Evaluación poblacional, distribución y estado de conservación de *Bolitoglossa insularis* en el Parque Nacional volcán Maderas, Reserva de Biósfera, isla de Ometepe, Managua, NI. Tipo formato PDF. 51 p. (Informe técnico Fauna y Flora Internacional).

Ruíz Osorio, CA. 2013. Impacto potencial del cambio climático en bosques de un gradiente altitudinal a través de rasgos funcionales (en línea). Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 101 p. Consultado 16 dic. 2015. Disponible en: http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A10800e/A10800e.pdf

Scatena FN; Lugo, AE. 1995. Geomorphology, disturbance, and the soil and vegetation of two subtropical wet steepland watersheds of Puerto Rico (en línea). Geomorphology. 13:199-213. Consultado 9 ene. 2016. Disponible en: http://www.fs.fed.us/global/iitf/pubs/geomorphology_scatena_lugo.pdf

Schmidt, LJ. Satellite data confirm anual carbon dioxide mínimum above 400 ppm (en línea). California, US. Global Climate Change. Consultado 4 jun. 2017. Disponible en: https://climate.nasa.gov/news/2535/satellite-data-confirm-annual-carbon-dioxide-minimum-above-400-ppm/

Secretaría REDD+ Costa Rica. 2013. Sistematización actualización proceso estrategia REDD+ Costa Rica y sus salvaguardas (en línea). CR. Secretaría REDD+. Consultado 10 dic. 2015. Tipo de formato PDF. Disponible en: http://reddcr.go.cr/sites/default/files/centro-de-documentacion/actualizacion_procesos_estrategia_redd_costa_rica_y_sus_salvaguardas.pdf

Segura, M; Venegas, G. 1999. Tablas de volumen comercial con corteza para encinos, roble y otras especies del bosque pluvial montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Turrialba, CR. 46 p. (Colección manejo diversificado de bosques naturales N° 15).

_____; Kanninen, M. 2005. Allometric models for tree volume and total aboveground biomass in a tropical humid forest in Costa Rica (en línea). Biotropica 37(1): 2-8. Consultado 05 jun. 2015. Disponible en: http://www.sidalc.net/repdoc/A11090i/A11090i.pdf

_____; Andrade, HJ. 2008. ¿Cómo estimar rápidamente el carbono almacenado en la biomasa aérea de los sistemas agroforestales indígenas de Talamanca, Costa Rica? (en línea). Agroforestería en las Américas 46: 97-103. Consultado 02 ago. 2015. Disponible en: http://worldcocoafoundation.org/wp-content/files_mf/segura2008b.pdf

Sesnie, SE; Finegan, B; Gessler, PE; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants (en línea). Biotropica 41(1):16-26. Consultado 26 oct. 2015. Disponible en: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1744-7429.2008.00451.x/abstract

Silver, WL; Scatena, FN; Johnson, AH; Siccama, TG; Sànchez, MJ. 1994. Nutrient availability in a montane wet tropical forest in Puerto Rico: spatial patterns and methodological considerations. Plants and Soil 164:129-145.

Slik, JW; Shin Ishiro, A; Brearley, FQ; Cannon, CH; Forshed, O, Kitayama, K;Nagamasu, H; Nilus, R; Payne, J, Paoly, G; Poulsen, AD; Sheil, D; Kade, S; Eizi, S; van Valkenburg, LC. 2010. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradient in Borneo´s tropical forest (en linea). Global Ecology and Biogeography 19:50-60. Consultado 18 mayo 2017, Disponible en: https://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/handle/2027.42/74875/j.1466-8238.2009.00489.x.pdf?sequence=1&isAllowed=y

Spracklen, DV; Righelato, R. 2014. Tropical montane forest are a larger than expected global carbon store (en línea). Biogeoscience 11:2741-2754. Consultado 21 mar. 2017. Disponible en: http://www.biogeosciences.net/11/2741/2014/bg-11-2741-2014.pdf

Staines Urias, F. 2007. Cambio climático: interpretando el pasado para entender el presente (en línea). Ciencia ergo sum 14(3):345-351. Consultado 26 oct. 2015. Disponible en: http://www.redalyc.org/pdf/104/10414313.pdf

Standtmüller, T. 1987. Los bosques nublados en el trópico húmedo (en línea). Turrialba, CR. UNU, CATIE. Consultado 02 sept. 2015. Disponible en: https://books.google.com.ni/books?id=zswOAQAAIAAJ&pg=PA29&lpg=PA29&dq=bosques+nublados+en+el+tropico+humedo&source=bl&ots=hnsKtzn-kJ&sig=zs7x7rgjU5WutgR9lteabW60-RM&hl=es&sa=X&ved=0CBwQ6AEwAGoVChMI-YTosujWxwIVzKceCh2YrwgW#v=onepage&q=bosques%20nublados%20en%20el%20tropico%20humedo&f=false

Stevens, D; Ulloa, C; Pool, A; Montiel, O. 2001. Flora de Nicaragua. Tomo I, II, III. Missouri, US. Missouri Botanical Garden Press.

Strong, CL; Boulter, SL; Laidlaw, MJ; Muansell, SC; Putland, D; Kitching, RL. 2011. The physical environment of an altitudinal gradient in the rainforest of Lamington National Park, Southeast Queensland (en línea). Nature 55(2): 251-270. Consultado 7 ene. 2016. Disponible en: http://www98.griffith.edu.au/dspace/bitstream/handle/10072/43484/75400_1.pdf?sequence=1

Somarriba, E; Andrade, HJ; Segura, M; Villalobos, M. 2008. ¿Cómo fijar carbono atmosférico, certificado y venderlo para complementar los ingresos de productores indígenas en Costa Rica? (en línea). Agroforestería en las Américas 46: 81-88. Consultado 02 ago. 2015. Disponible en: http://worldcocoafoundation.org/wp-content/files_mf/somarriba2008a.pdf

Sundqvist, MK; Sanders, NJ; Wardle, DA. 2013. Community and ecosystem responses to elevational gradient: processes mechanisms, and insights for global change (en línea). Annual Reviews 44:261-280. Consultado 4 mayo 2017. Disponible en: http://mountainlessons.com/wp-content/uploads/2015/07/Community-and-Ecosystem-Responses-to-Elevational-Gradients-Processes-Mechanisms-and-Insights-for-Global-Change.pdf

Tanner, E; Vitousek, P; Cuevas, E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. Ecological Society of America 79(1):10-22.

Torrez Lesama, MJ. 2015. Los pagos por servicios ambientales como contribución en la gobernanza (en línea). Revista de Derecho 19:56-80. Consultado 20 may. 2017. Disponible en: http://repositorio.uca.edu.ni/2883/1/Los%20pagos%20por%20servicios%20ambientales%20como%20contribuci%C3%B3n%20en%20la%20gobernanza.pdf

Tropicos.org Missouri Botanical Garden. 2017. Flora de Nicaragua (en línea). Missouri, US. Consultado 27 mar. 2017. Disponible en: http://tropicos.org/Home.aspx

_____. 2017. Manual de plantas de Costa Rica (en línea). Missouri, US. Consultado 27 mar. 2017. Disponible en: http://tropicos.org/Home.aspx

_____. 2017. Flora Mesoamericana (en línea). Missouri, US. Consultado 27 mar. 2017. Disponible en: http://tropicos.org/Home.aspx

UN (United Nation). 2014. Framework Convention on Climate Change (en línea). Consultado 10 dic. 2015. Disponible en: http://unfccc.int/portal_espanol/informacion_basica/la_convencion/objetivos/items/6199.php

_____. 2015. Regional technical workshop minding the gap: Scalling biomass allometric equations for national forest inventories in South and Central America. Eds. Cifuentes, M; Matieu, H; García, J; Granada, Y. Turrialba, CR. Tipo formato PDF. 83 p. Disponible en: http://www.unredd.net/documents/un-redd-partner-countries-181/15603-regional-technical-workshop-minding-the-gap-scaling-biomass-allometric-equations-for-national-forest-inventories-in-south-and-central-america.html?path=un-redd-partner-countries-181

UNA (Universidad Nacional Agraria). 2016. Interpretación de los resultados de análisis químicos de suelo. Managua, NI. Consultado 22 mar. 2016.

Vallance, JW, Schilling, Devoli, G. Lahar Hazards at Mombacho volcano, Nicaragua (en línea). 2001. Washington US. US Geological survey. Consultado 4 mayo 2017. Disponible en: https://pubs.usgs.gov/of/2001/0455/pdf/of2001-0455.pdf

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

Van der Hammen, T; Hooghiemstra, H. 2001. Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales. *In* Kappelle, M; Brown, AD. Eds. Bosques nublados del neotrópico. CR. InBio. P 63-84.

Veintimilla, D. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills" (en línea). Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR. CATIE. 144 p. Consultado 10 mayo 2015. Disponible en http://orton.catie.ac.cr/REPDOC/A0136E/A0136E.PDF

Vitousek, PM; Porder, S; Houlton, BZ; Chadwick, OA. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanism, implications, and nitrogen-phosphorus interactions (en línea). Ecological Applications 20(1): 5-15. Consultado 7 jun. 2017. Disponible en: file:///C:/Users/User/Downloads/Vitousek%20et%20al.%202010.pdf

Wayson, CA; Johnson, KD; A, Cole, JA; Olgu MI; Carrillo, OI; Birsey, RA. 2016. Estimating uncertainty of allometric biomass equations with incomplete fit error information using a pseudo-data approach: method. Annals of Forest Science 72:825-834.

Weathers, KC; Likens, GE; Bormann, FH; Bicknell, SH; Bormann, BT; Daube Jr, BC; Eaton JN; Galloway, JN; Keene, WC; Kimball, KD; McDowell, WH; Siccama, TG; Smiley, D; Tarrant, RA. 1988. Cloudwater chemistry from ten sites in North America. Environmental Science and Technology 22:1018-1026.

Weaver, PL; Byer, MD; Bruck, DL. 1973. Transpiration rates in the Luquillo mountains of Puerto Rico (en línea). Biotropica 5:123-133. Consultado 6 ene. 2016. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/2989662?seq=1#page_scan_tab_contents

_____. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo mountains of Puerto Rico. Caribbean Journal of Science 22(1-2):53-70.

_____ 1989. Forest changes after hurricanes in Puerto Rico´s Luquillo mountains (en línea). Interciencia 14(4): 181-192. Consutado 13 nov. 2015. Disponible en: http://bases.bireme.br/cgi-bin/wxislind.exe/iah/online/?IsisScript=iah/iah.xis&src=google&base=REPIDISCA&lang=p&nextAction=lnk&exprSearch=99876&indexSearch=ID

_____, Murphy, PG. 1990. Forest structure and productivity in Puerto Rico`s Luquillo Mountains. Biotropica 22(1): 69-82. Consultado 13 ene. 2016. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/2388721?seq=1#page_scan_tab_contents

_____; Gillespie, AJ. 1992. Tree biomass equation for the forests of the Luquillo mountains, Puerto Rico. Commonwealth Forest Review Volume 71(1):35-39. Consultado 1 ene. 2016. Disponible en: http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A11326i/A11326i.pdf

_____. 1998. Hurricane effects and long term recovery in subtropical rain forest. *In* Dallmeier, F; Comiskey, JA Eds. Forest biodiversity in North, Central and South American and the Caribbean. Washington DC, US. UNESCO. P 249-270.

_____. 2000. Environmental gradient affect forest structure in Puerto Rico Luquillo mountain. Interciencia 25(5):254-259. Consultado 20 nov. 2015. Disponible en: http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.558.9796&rep=rep1&type=pdf

_____. 2002. A Chronology of hurricane induced chanches in Puerto Rico´s lower montane rain forest. Interciencia 27(5): 252-258. Consultado 13 nov. 2015. Disponible en: http://www.scielo.org.ve/scielo.php?pid=S0378-18442002000500007&script=sci_arttext

_____; Díaz Santos, F. 2002. Mombacho Volcano Natural Reserve, Nicaragua. Mesoamericana 6 (1-2): 26-35.

Weaver, PL; Gould, WA. 2013. Forest vegetation along environmental gradient in northeastern Puerto Rico (en línea). Ecological Bulletins 54:43-65. Consultado 2 ene. 2016. Disponible en: http://data.fs.usda.gov/research/pubs/iitf/BC_EB54-8_Weaver_and_Gould.pdf

Weber, A. 2001. An introductory field guide to the flowering plants of the Golfo Dulce rain forest Costa Rica. Linz, Austria. Biologiezentrum des OÖ Landesmuseum. 492 p.

William, H; Zuchowski, W; Bello, E. 2000. An introduction to cloud forest trees Monteverde, Costa Rica. 2 ed. Puntarenas, CR, Mountain Gem Publications. 202 p.

Williamson, GB; Wiemann, C. 2010. Measuring Wood specific gravity correctly (en línea). American Journal of Botany 97(3):519-524 consultado 21 mayo 2017. Disponible en: https://www.fpl.fs.fed.us/documnts/pdf2010/fpl_2010_williamson001.pdf

Yepes, A; Herrera, J; Phillips, J; Cabrera, E; Galindo, G; Granados, E; Duque, A; Barbosa, A; Olarte, C; Cardona, M. 2015. Contribución de los bosques tropicales de montaña en el almacenamiento de carbono en Colombia (en línea). Revista Biología Tropical 63(1): 69-82. Consultado 21 mar 2017. Disponible en: http://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/14679/17558

Yih, K; Boucher, DH; Vandermeer, JH; Zamora, N. 1991. Recovery of the rain forest in southeastern Nicaragua after destruction by hurricane Joan (en línea). Biotropica 23: 106-113. Consultado 14 nov 2015. Disponible en: http://104.130.2.33/cgi-bin/koha/opac-detail.pl?biblionumber=406144

Yoda, K; Kira, T. 1969. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 5 Accumulation and turnover of soil organic matter, with notes on the altitudinal soil sequence on Khao (Mt) Luang, peninsular Thailand. Nature life Southeast Asia 6:88-110.

Young, KR; León B. 2001. Perú. *In* Kappelle, M; Brown, AD. Eds. Bosques nublados del neotrópico. CR. InBio. P 549-580.

Zamora, N. 2000. Árboles de la mosquitia hondureña: descripción de 150 especies. Turrialba, CR, CATIE. 314 p.

_____; Jiménez, Q; Poveda, L. 2003. Árboles de Costa Rica. Heredia, CR. InBio.

Zamora, A. 2009. Documento técnico: Parque Nacional volcán Maderas. NI. Fauna y Flora Internacional. 50 p

Zanne, AE; López-González, G;* Coomes, DA; Ilic, J; Jansen, S; Lewis, S.L; Miller, RB; Swenson, N.G; Wiemann, M.C; Chave, J. 2009. Global wood density database (en línea). Dryad. Identifier: Disponible en: http://hdl.handle.net/10255/dryad.235.

10 ANEXOS

Anexo 1. Datos generales de 36 parcelas instaladas en los bosques naturales de volcán Maderas y Mombacho

Número Parcela	Sitio	Tipo de parcela	asnm	Tamaño En ha	Coordenadas Proyección UTM Datum WGS 84		Tipo de bosque
					x	y	
1	Volcán Maderas	Temporal	437	0.25	662721	1268354	bh
2	Volcán Maderas	Temporal	460	0.25	662424	1268271	bh
3	Volcán Maderas	Temporal	513	0.25	662856	1268077	bh
4	Volcán Maderas	Temporal	555	0.25	662486	1268044	bh
5	Volcán Maderas	Permanente	600	0.25	663296	1267768	bh
6	Volcán Maderas	Temporal	623	0.25	662252	1267811	bh
7	Volcán Maderas	Temporal	632	0.25	664857	1264337	bh
8	Volcán Maderas	Permanente	700	0.25	663415	1267485	bh
9	Volcán Maderas	Temporal	720	0.25	664527	1264560	bh
10	Volcán Maderas	Temporal	728	0.25	662627	1267588	bh
11	Volcán Maderas	Permanente	800	0.25	663478	1267132	bn
12	Volcán Maderas	Permanente	886	0.25	663628	1264306	bn
13	Volcán Maderas	Permanente	900	0.25	663453	1266759	bn
14	Volcán Maderas	Permanente	975	0.25	663744	1265419	bn
15	Volcán Maderas	Temporal	978	0.25	662552	1266779	bn
16	Volcán Maderas	Permanente	1000	0.25	663190	1266512	bn
17	Volcán Maderas	Permanente	1100	0.25	662926	1266060	bn
18	Volcán Maderas	Temporal	1157	0.25	662162	1266213	bn
19	Volcán Mombacho	Temporal	440	0.25	616422	1308237	Bh-s
20	Volcán Mombacho	Temporal	450	0.25	616391	1308635	Bh-s
21	Volcán Mombacho	Temporal	548	0.25	611964	1306522	Bh-s
22	Volcán Mombacho	Temporal	551	0.25	611768	1306394	Bh-s
23	Volcán Mombacho	Temporal	558	0.25	611520	1306626	Bh-s
24	Volcán Mombacho	Temporal	611	0.25	612324	1306953	Bh-s
25	Volcán Mombacho	Temporal	615	0.25	611575	1306924	Bh-s
26	Volcán Mombacho	Temporal	679	0.25	614899	1307975	Bh-s
27	Volcán Mombacho	Temporal	708	0.25	612382	1307326	Bh-s
28	Volcán Mombacho	Temporal	926	0.25	612144	1308995	bh
29	Volcán Mombacho	Temporal	940	0.25	610653	1308783	bh
30	Volcán Mombacho	Temporal	957	0.25	610667	1308411	bh
31	Volcán Mombacho	Permanente	990	0.25	612138	1308675	bh

32	Volcán Mombacho	Permanente	1060	0.25	612087	1308292	bn
33	Volcán Mombacho	Temporal	1100	0.25	610985	1308467	bh
34	Volcán Mombacho	Permanente	1120	0.25	611244	1307748	bn
35	Volcán Mombacho	Permanente	1200	0.25	611684	1308216	bn
36	Volcán Mombacho	Permanente	1200	0.25	611373	1307894	bn

Formaciones vegetales: transición bosque húmedo-seco (bh-s) bosque húmedo (bh); bosque nuboso (bn)

Anexo 2. Datos generales de 27 parcelas instaladas en los bosques naturales de la Cordillera de Talamanca

Número Parcela	Sitio	Tipo	asnm	Tamaño En ha	Coordenadas Proyección CRTM05 Datum WGS 84		Tipo de bosque
					x	y	
1	Parque Nacional Barbilla	Permanente	440	0.25	561013	1101390	bmh-P
2	Parque Nacional Barbilla	Permanente	490	0.25	560610	1101413	bmh-P
3	Parque Nacional Barbilla	Permanente	550	0.25	560715	1101056	bmh-P
4	Parque Nacional Barbilla	Permanente	570	0.25	561140	1100308	bmh-P
5	Parque Nacional Barbilla	Permanente	580	0.25	561221	1100598	bmh-P
6	Parque Nacional Barbilla	Permanente	620	0.25	560912	1100767	bmh-P
7	La Esperanza de Atirro	Permanente	1000	0.25	538740	1082737	bp-P
8	La Esperanza de Atirro	Permanente	1010	0.25	538338	1083140	bp-P
9	Reserva Biológica el Copal	Permanente	1010	0.25	527475	1081183	bp-P
10	Reserva Biológica el Copal	Permanente	1120	0.25	526760	1081567	bp-P
11	Parque Nacional Tapantí	Permanente	1400	0.25	523483	1077812	bp-P
12	Parque Nacional Tapantí	Permanente	1425	0.25	522071	1079639	bp-P
13	Parque Nacional Tapantí	Permanente	1560	0.25	522288	1079211	bp-P
14	Parque Nacional	Permanente	1560	0.25	522935	1078099	bp-P

	Tapantí						
15	Parque Nacional Tapantí	Permanente	1591	0.25	522109	1078549	bp-MB
16	Parque Nacional Tapantí	Permanente	1635	0.25	522284	1078880	bp-MB
17	Parque Nacional Tapantí	Permanente	1660	0.25	522480	1078142	bp-MB
18	Parque Nacional Tapantí-La Esperanza	Permanente	2150	0.25	515616	1074178	bp-MB
19	Parque Nacional Tapantí-La Esperanza	Permanente	2220	0.25	515749	1073770	bp-MB
20	Parque Nacional Tapantí-La Esperanza	Permanente	2350	0.25	515510	1073296	bp-MB
21	Parque Nacional Tapantí-La Esperanza	Permanente	2600	0.25	514165	1070765	bp-M
22	Reserva Forestal Río Macho-Villa Mills	Permanente	2700	0.25	533280	1058232	bp-M
23	Reserva Forestal Río Macho-Villa Mills	Permanente	2730	0.25	534435	1057075	bp-M
24	Reserva Forestal Río Macho-Villa Mills	Permanente	2740	0.25	532341	1058763	bp-M
25	Reserva Forestal Río Macho-Villa Mills	Permanente	2750	0.25	534132	1057111	bp-M
26	Reserva Forestal Río Macho-Villa Mills	Permanente	2780	0.25	532494	1058567	bp-M
27	Reserva Forestal Río Macho-Villa Mills	Permanente	2810	0.25	533056	1058483	bp-M

Tipos de bosque: bosque muy húmedo premontano (bmh-P), bosque premontano Pluvial (bp-P), bosque pluvial montano bajo (bp-MB), bosque pluvial montano (bp-M)

Anexo 3. Salida de del programa Infostat (Di Rienzo et al. 2016) con resultados de la comparación de medias de las H medidas en campo y H predichas de 820 árboles evaluados para construir un modelos de predicción de D-H

Efectos fijos

	Value	Std. Error	t-value	p
Intercept	16.19	0.20	81.47	<0.0001
Categoría H en campo	0.08	0.28	0.27	0.7886

Medias ajustadas y errores estándares para categoría

LSD Fisher (Alfa=0.05)

Categoría	Media	E.E.	
H en campo	16.26	0.20	**A**
H estimada	16.29	0.20	**A**

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p>0.05)

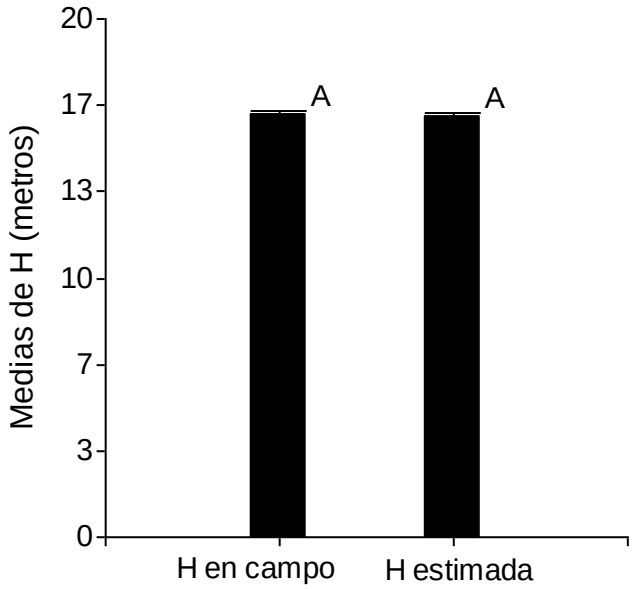


Gráfico de barras con la comparación de las medias de las H medidas en campo y H predichas de 820 árboles

Anexo 4. Salidas del análisis de regresión lineal de las H medida en campo y H predichas de 820 árboles

Análisis de regresión lineal

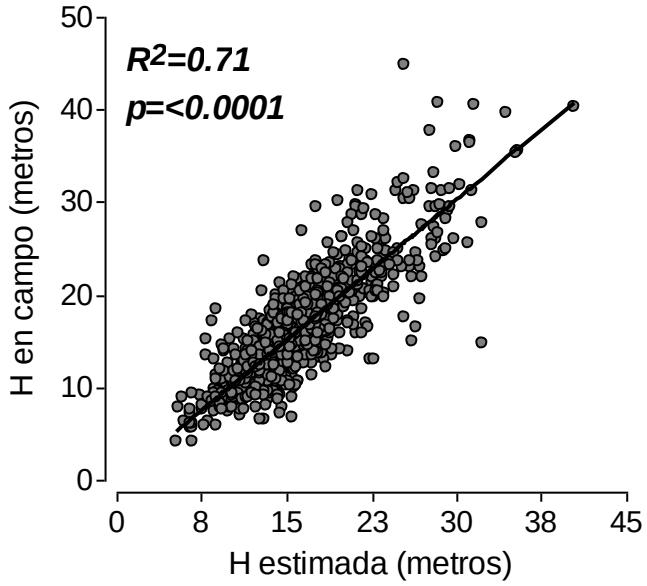
Variable	N	R^2	R^2 ajust	ECMP	AIC	BIC
H en campo	820	0.71	0.71	10.98	4289.90	4304.03

Coeficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p	CpMallow	VIF
Const	-0.13	0.38	-0.88	0.61	-0.35	0.7300		
H estimada	1.01	0.02	0.97	1.06	45.27	<0.0001	2048.01	1.00

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	22341.34	1	22341.34	2049.51	<0.0001
H estimada	22341.34	1	22341.34	2049.51	<0.0001
Error	8916.86	818	10.90		
Total	31258.21	819			



Valores de las H medidas en campo y H predichas de 820 árboles ajustados a un modelo de regresión lineal.

Anexo 5. Valores de biomasa aérea y C estimados con diferentes ecuaciones alométricas en tres paisajes boscosos centroamericanos.

		Biomasa aérea Mg ha^{-1}			Carbono aéreo Mg ha^{-1}			G m^2 ha^{-1}		
Sitio	Ecuación	Media	Mediana	Rango	Media	Mediana	Rango	Media	Mediana	Rango
Volcán Maderas	Chave *et al*. (2005)	229.66	229.72	148.29- 315.43	114.83	114.86	74.14 – 157.72	23.97	29.35	17.69 – 33.53
	Chave *et al*. (2014)	**135.77**	**126.24**	**89.09 – 203.93**	**67.89**	**63.12**	**44.54 – 101.97**			
Volcán Mombacho	Chave *et al*. (2005)	361.56	353.58	185.71– 679.51	180.78	176.79	92.85 – 339.75	29.35	27.87	19.27 – 50.51
	Chave *et al*. (2014)	**239.36**	**225.02**	**100.75– 485.05**	**119.68**	**112.51**	**50.37 – 242.52**			
GACT	Combinación 1	205.21	196.9	113.90– 279.70	102.60	98.45	56.95 – 139.85	35.07	32.68	22 – 56.44
	Combinación 2	314.54	291.48	113.90- 567.24	157.27	145.74	56.95 – 283.62			
	Combinación 3	**333.78**	**279.38**	**112.17– 664.74**	**166.89**	**139.69**	**56.09 – 332.37**			
	Combinación 4	241.96	238.18	112.17 – 515.93	120.98	119.09	56.09 – 257.97			

Anexo 6. Comparación de medias de las estimaciones de C en Mg ha^{-1} para las ecuaciones de Chave et al. (2005) y Chave et al. (2014) en volcán Maderas. Letras distintas indican diferencias significativas con un p<0.05 (LSD de Fisher).

Ecuación	Medias C Mg ha^{-1}	E.E.	
Chave *et al*. (2005)	114.83	5.40	**A**
Chave *et al*. (2014)	67.89	5.40	**B**

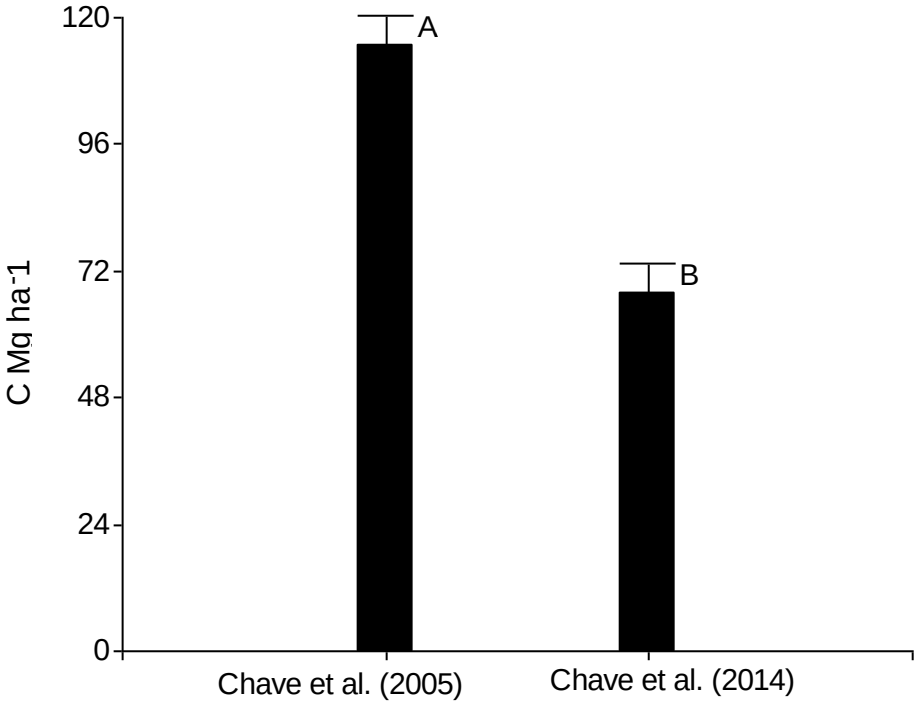
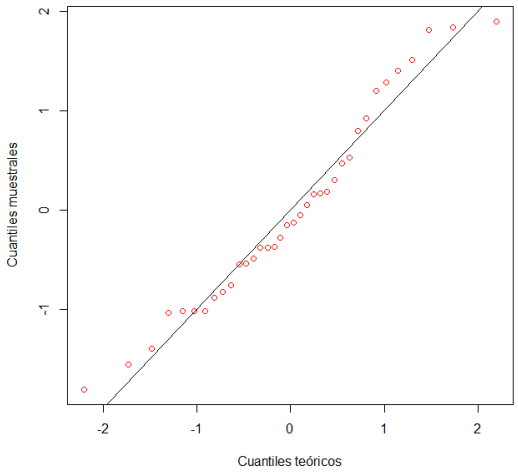
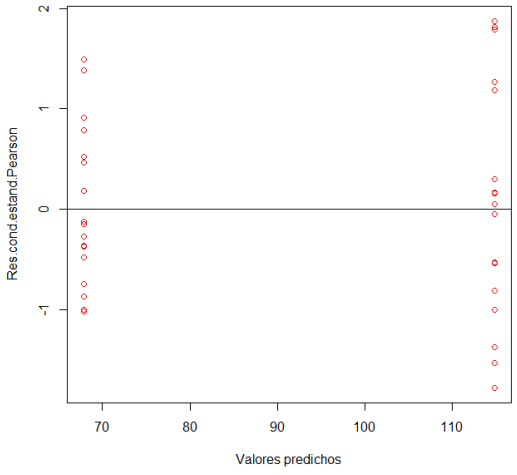


Gráfico de barras con las medias de C en Mg ha^{-1} estimado por las ecuaciones de Chave et al. (2005) y Chave et al. (2014) en volcán Maderas. Letras distintas indican diferencias significativas con un p<0.05 (LSD de Fisher).



Prueba de normalidad de los residuos



Prueba de homogeneidad de varianzas

Anexo 7. Comparación de medias de las estimaciones de C en Mg ha^{-1} para las ecuaciones de Chave et al. (2005) y Chave et al. (2014) en volcán Mombacho Letras distintas indican diferencias significativas con un p<0.05 (LSD de Fisher).

Ecuación	Medias C Mg ha^{-1}	E.E.	
Chave *et al*. (2005)	180.78	13.10	**A**
Chave *et al*. (2014)	119.68	13.10	**B**

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p>0.05)

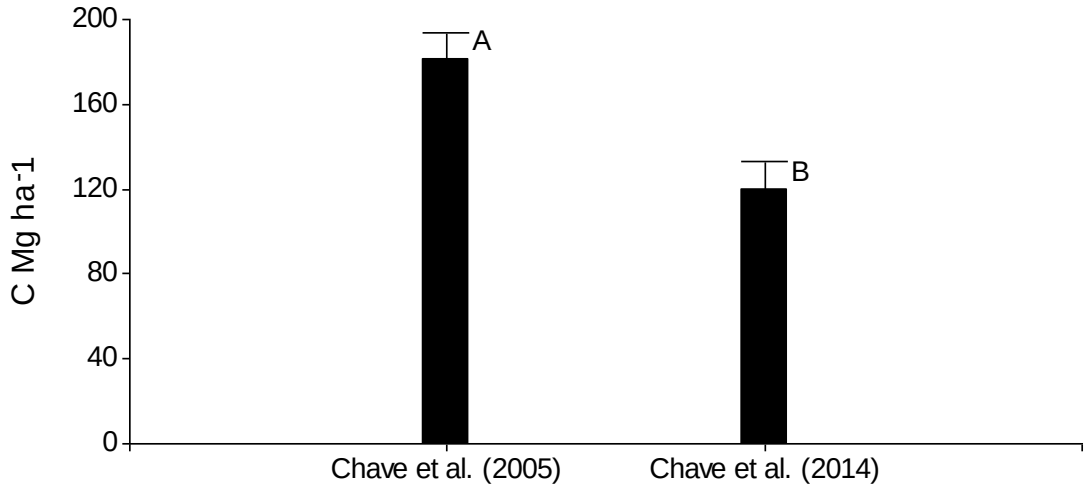
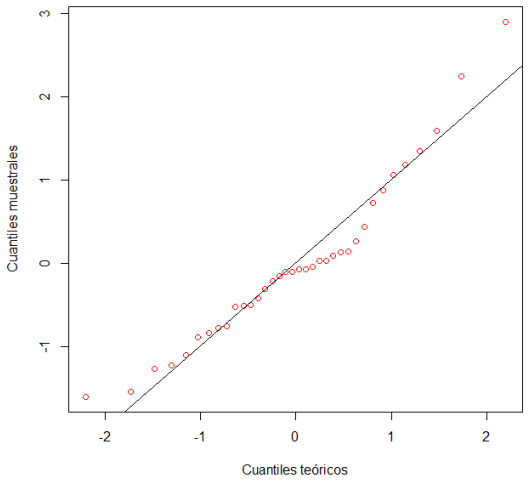
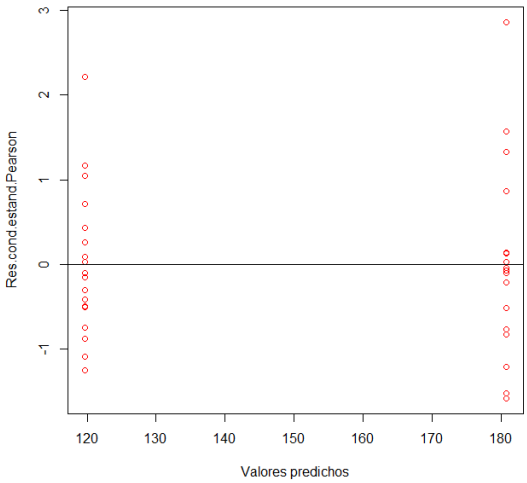


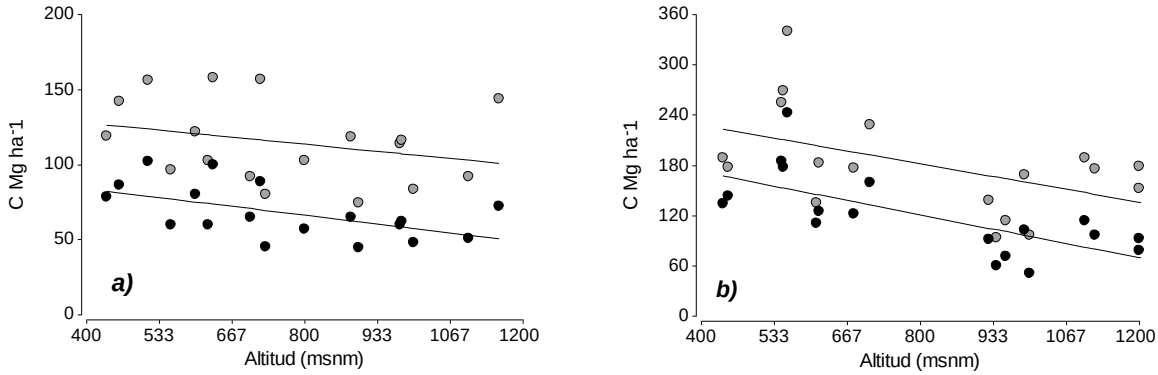
Gráfico de barras con las medias de C estimado por las ecuaciones de Chave et al. (2005) y Chave et al. (2014) en volcán Mombacho. Letras distintas indican diferencias significativas con un p<0.05 (LSD de Fisher).



Prueba de normalidad de los residuos



Prueba de homogeneidad de varianzas



Chave *et al*. (2005)

Chave *et al*. (2014)

Anexo 8. Distribución del C en Mg ha^{-1} a lo largo del gradiente altitudinal de volcán Maderas(a) y volcán Mombacho (b) con las ecuaciones de Chave et al. (*2005*) *y Chave et al.* (*2014*).

Anexo 9. Datos generales de la estructura de los bosques montanos en el GACT en Costa Rica y Los Andes colombianos.

Sitio	Rango de *G* en m^2 ha^{-1}	Media *G* ha^{-1}	*H*	Promedio Árboles ha^{-1}
Cordillera de Talamanca	27.6-56.44	38.42	7 - 55	499
Andes Colombianos	22.48 – 74.47	42.65	6 - 40	499

Fuente: Blaser y Camacho 1991, Segura y Venegas 1999, Yepes et al. 2015, Cátedra de Ecología de CATIE 2015

Anexo 10. Pruebas de correlación de Pearson (p<0.05) entre las variables edáficas, Tma, y altitud con el C de los bosques naturales del GACT, volcán Mombacho y volcán Maderas.

Sitio	Variable Respuesta	Variable regresora	Pearson	p
GACT	C	pH	-0.45	0.018
GACT	C	Limo	0.52	0.005
GACT	Ln C	K	-0.47	0.013
GACT	Ln C	Ln Ca	-0.64	0.0003
GACT	Ln C	Ln Mg	-0.71	<0.0001
GACT	Ln C	Ln P	0.49	0.009
GACT	C	Tma	-0.79	<0.0001
GACT	C	Asnm	0.77	0.002
Volcán Maderas	C	asnm	-0.55	0.018
Volcán Mombacho	C	asnm	-0.71	0.001

Anexo 11. Medias del C estimado para los bosques húmedo y nuboso en volcán Maderas. Letras distintas indican diferencias significativas con un p<0.05 (LSD de Fisher).

Tipo de bosque	Medias C Mg ha^{-1}	E.E	Rango asnm en metros
Bosque húmedo	76.36 A	4.83	437 - 728
Bosque nuboso	57.29 B	5.40	800 - 1157

Anexo 12. Valores de las medias del C estimado para tres tipos de bosques encontrados en volcán Mombacho, y que presentan diferencias significativas a través de la prueba LSD de Fisher. Letras distintas indican diferencias significativas con un p<0.05.

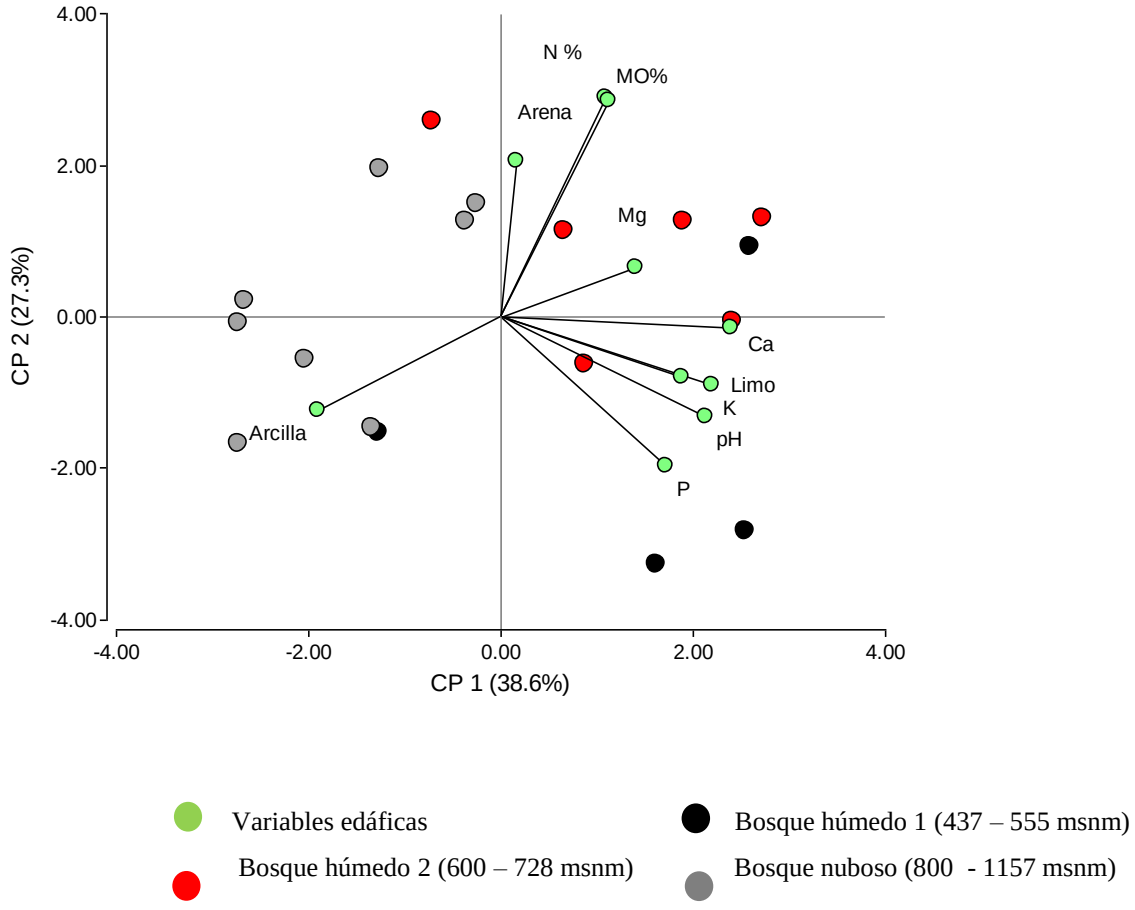
Tipo de bosque	Media Mg ha^{-1}	E.E	Rango altitud en metros
Transición húmedo-seco	155.36 A	11.20	440 - 708
Bosque húmedo	87.78 B	15.02	926 - 1100
Bosque nuboso	79.27 B	16.80	1060 - 1200

Anexo 13. *Valores de las medias del C estimado para cuatro tipos de bosques encontrados en el GACT, y que presentan diferencias significativas a través de la prueba LSD de Fisher. Letras distintas indican diferencias significativas con un p<0.05.*

Tipo de bosque	Media Mg ha^{-1}	E.E	Rango asnm en metros
bp-M	237.89 A	19.97	2600 - 2810
bp-MB	203.41 A	23.63	1635 - 2350
bp-P	124.60 B	17.61	1000 - 1591
bmh-P	117.07 B	21.57	440 - 620

Anexo 14. Pesos de las variables edáficas en el Componente Principal 1 (CP1) y Componente Principal 2 (CP2), utilizados en la construcción de un biplot, para identificar el comportamiento de las variables edáficas a lo largo del gradiente altitudinal de volcán Maderas.

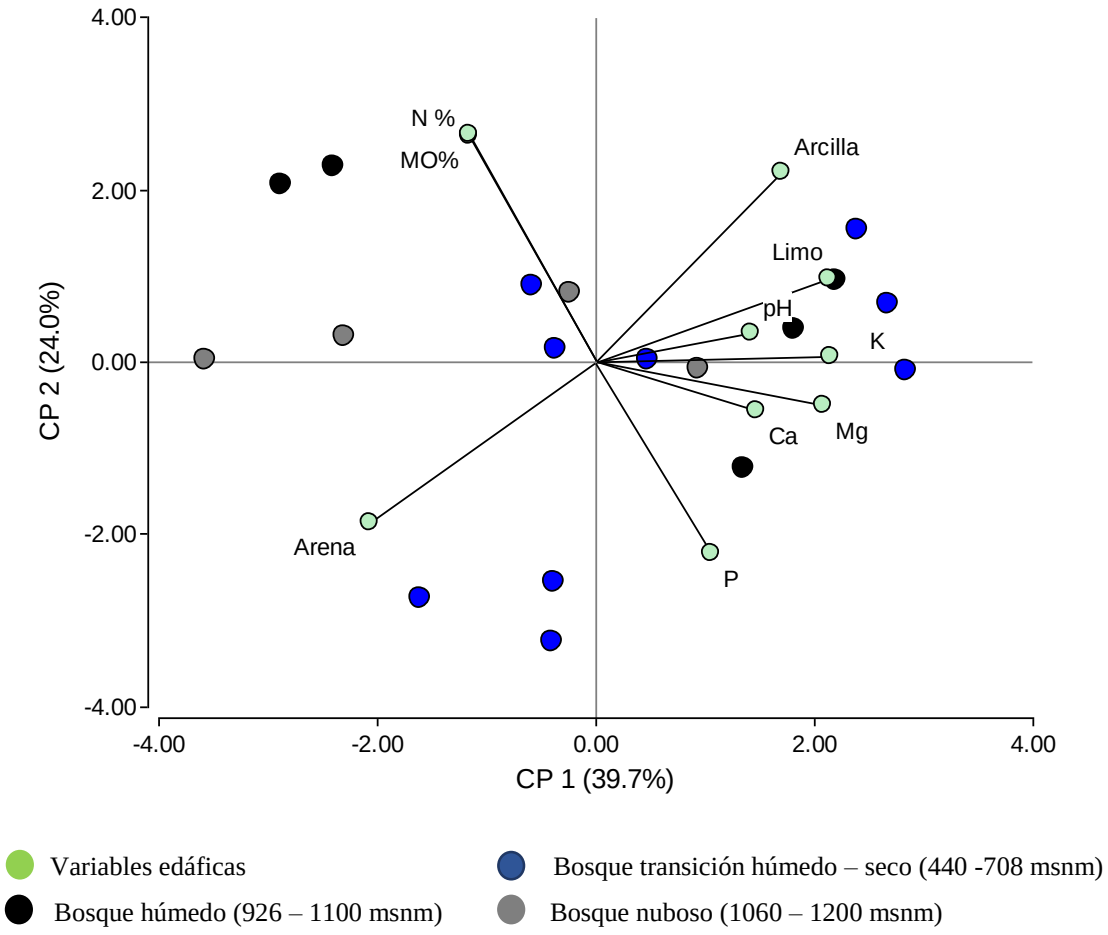
Sitio	Variable	Eje 1	Eje 2
Volcán Maderas	pH	0.39	-0.24
Volcán Maderas	K	0.40	-0.16
Volcán Maderas	Ca	0.44	-0.03
Volcán Maderas	Mg	0.26	0.12
Volcán Maderas	P	0.31	-0.36
Volcán Maderas	MO%	0.20	0.53
Volcán Maderas	N%	0.21	0.52
Volcán Maderas	Arena	0.03	0.38
Volcán Maderas	Limo	0.34	-0.14
Volcán Maderas	Arcilla	-0.35	-0.23



Anexo 15. Gráfico biplot resultado del análisis de componentes principales (ACP) de las variables edáficas con las parcelas de muestreo en el volcán Maderas.

Anexo 16. Pesos de variables edáficas en los CP1 y CP2, utilizados en la construcción de un biplot, para identificar el comportamiento de las variables edáficas a lo largo del gradiente altitudinal del volcán Mombacho.

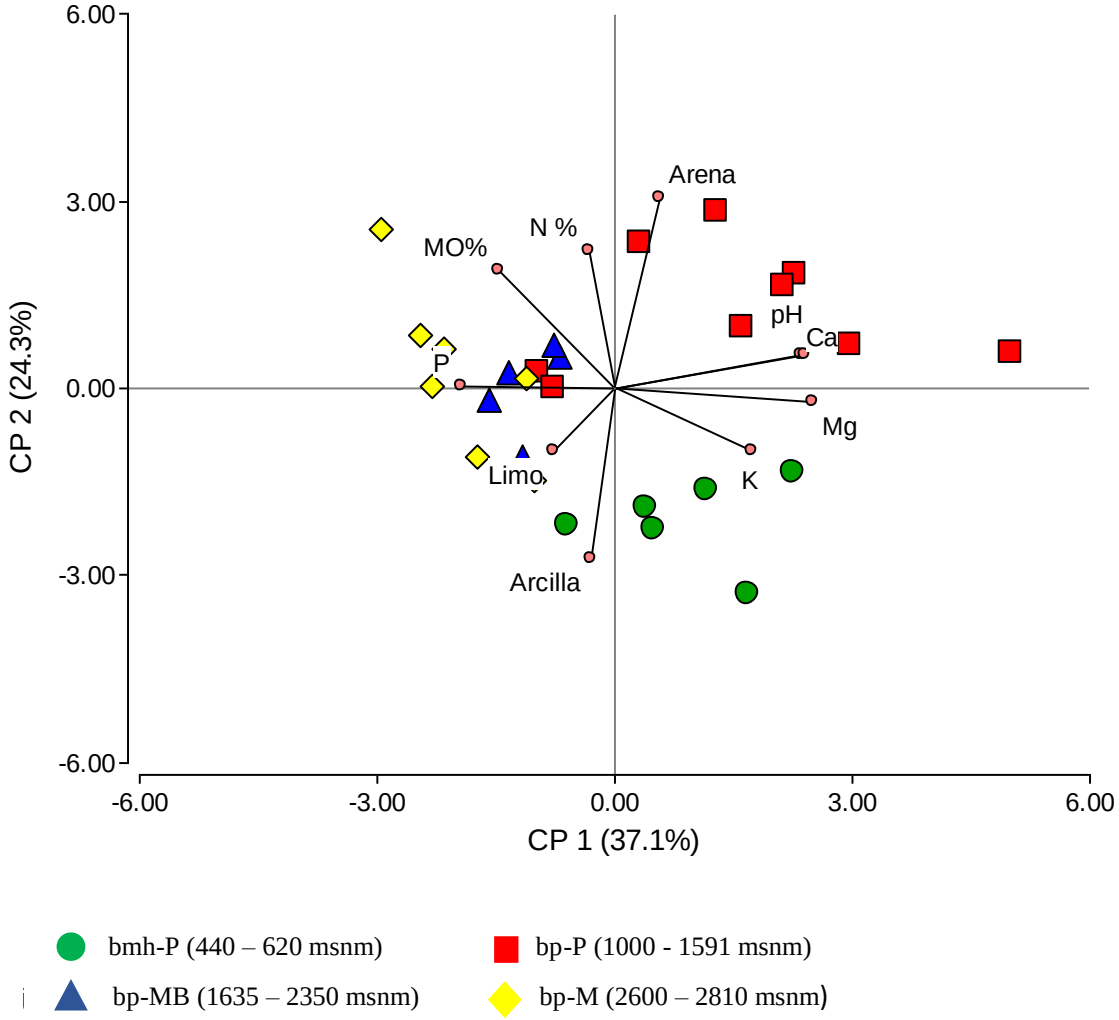
Sitio	Variable	Eje 1	Eje 2
Volcán Mombacho	pH	0.27	0.06
Volcán Mombacho	K	0.40	0.01
Volcán Mombacho	Ca	0.27	-0.11
Volcán Mombacho	Mg	0.39	-0.09
Volcán Mombacho	P	0.20	-0.41
Volcán Mombacho	MO%	-0.22	0.49
Volcán Mombacho	N%	-0.22	0.49
Volcán Mombacho	Arena	-0.39	-0.35
Volcán Mombacho	Limo	0.40	0.18
Volcán Mombacho	Arcilla	0.32	0.41



Anexo 17 Gráfico biplot resultado de un ACP de las variables edáficas con las parcelas de muestreo en volcán Mombacho.

Anexo 18. Pesos de variables edáficas en los CP1 y CP2, utilizados en la construcción de un biplot, para identificar el comportamiento de estas variables a lo largo del GACT.

Sitio	Variable	Eje 1	Eje 2
GACT	Ph	0.45	0.10
GACT	K	0.33	-0.19
GACT	Ca	0.46	0.10
GACT	Mg	0.48	-0.04
GACT	P	-0.37	0.01
GACT	MO%	-0.28	0.36
GACT	N%	-0.06	0.42
GACT	Arena	0.11	0.58
GACT	Limo	-0.15	-0.19
GACT	Arcilla	-0.06	-0.52



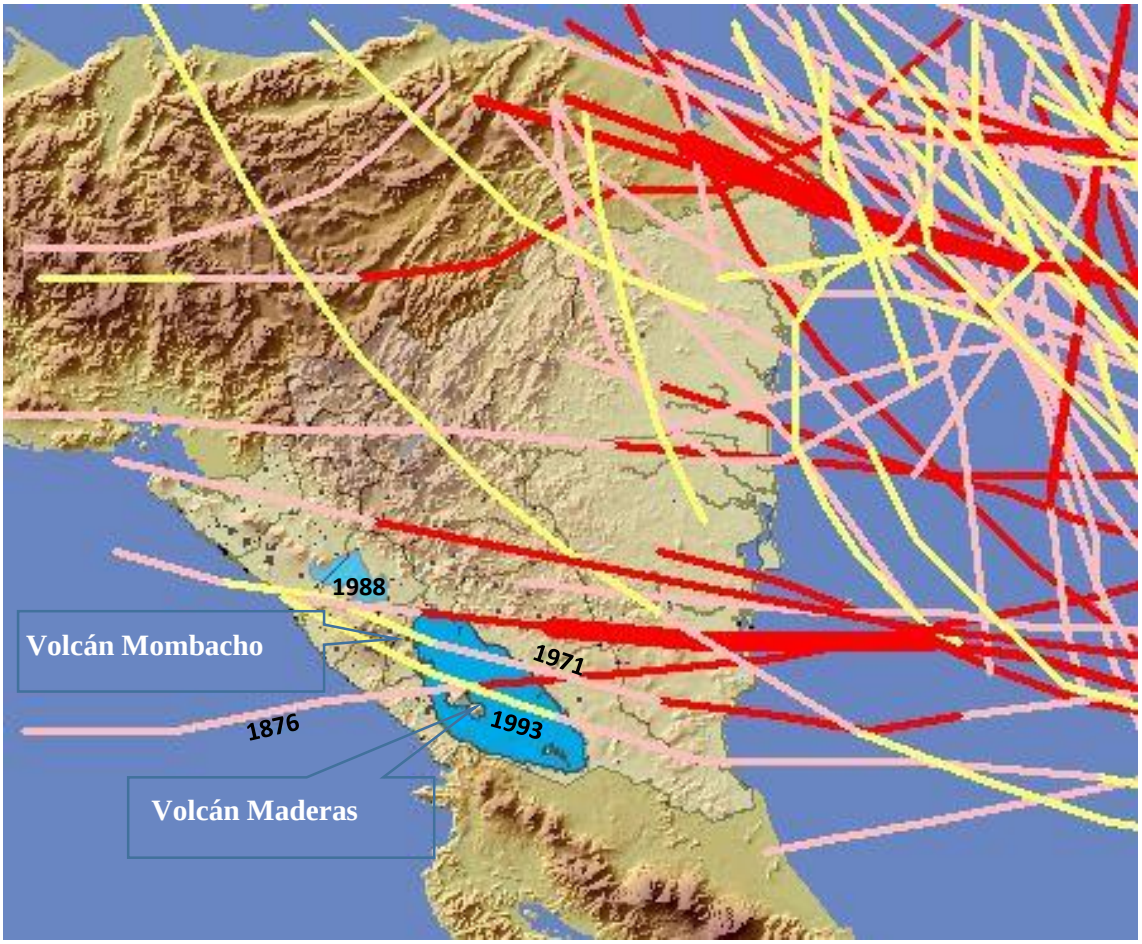
Anexo 19. Gráfico biplot resultado del ACP de las variables edáficas con las parcelas de muestreo en el GACT.

Anexo 20. Partición de la varianza entre la altitud y las variables espaciales en volcán Maderas. Se muestra el valor de $R^2_{ajustado}$ y el valor de p, para: a) varianza pura de cada variable, controlando el efecto de las otras variables b) varianza total explicada de cada variable, c) varianza total explicada por ambas variables.

Varianza explicada	Variables particionadas	$R^2_{Ajustado}$	p
a	Altitud / variables espaciales	0.01	0.262
a	Variables espaciales / altitud	0.18	0.063
b	Altitud	0.26	0.016
b	Variablesespaciales	0.43	0.007
c	todo	0.44	0.009

Anexo 21. Partición de la varianza entre la Tma, variables espaciales, y edáficas. Se muestra el valor de R^2ajustado y el valor de p, para: a) varianza pura de cada variable, controlando el efecto de las otras variables, b) varianza total explicada de cada variable, c) varianza total explicada por las tres matrices de variables.

Varianza explicada	Variables particionadas	$R^2_{Ajustado}$	p
a	Tma/variables espaciales / + variables edáficas	-0.01	0.565
a	Variables espaciales / Tma + variables edáficas	-0.01	0.464
a	Variables edáficas / Tma + variables espaciales	0.09	0.064
b	Tma	0.13	0.039
b	Variables espaciales	0.43	0.003
b	Variables edáficas	0.65	0.001
c	Todas	0.62	0.001



Fuente: INETER 2000

Anexo 22. Paso de tormentas tropicales desde 1876 cerca de los volcanes Mombacho y Maderas.