



Sustento del uso justo  
de Materiales Protegidos  
derechos de autor para  
fines educativos



**UCI**

Universidad para la  
Cooperación Internacional

UCI  
Sustento del uso justo de materiales protegidos por  
derechos de autor para fines educativos

El siguiente material ha sido reproducido, con fines estrictamente didácticos e ilustrativos de los temas en cuestión, se utilizan en el campus virtual de la Universidad para la Cooperación Internacional – UCI – para ser usados exclusivamente para la función docente y el estudio privado de los estudiantes pertenecientes a los programas académicos.

La UCI desea dejar constancia de su estricto respeto a las legislaciones relacionadas con la propiedad intelectual. Todo material digital disponible para un curso y sus estudiantes tiene fines educativos y de investigación. No media en el uso de estos materiales fines de lucro, se entiende como casos especiales para fines educativos a distancia y en lugares donde no atenta contra la normal explotación de la obra y no afecta los intereses legítimos de ningún actor.

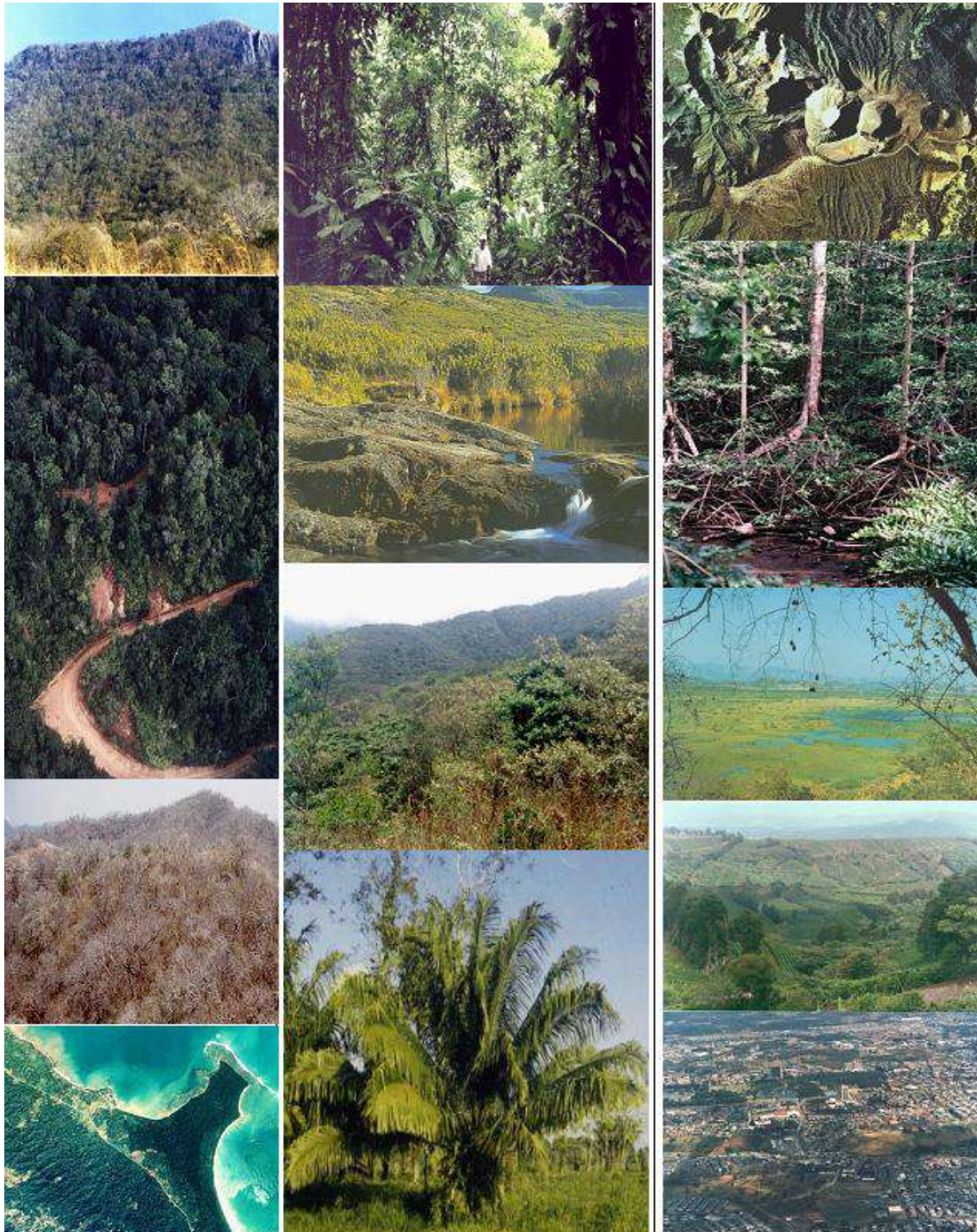
La UCI hace un USO JUSTO del material, sustentado en las excepciones a las leyes de derechos de autor establecidas en las siguientes normativas:

- a- Legislación costarricense: Ley sobre Derechos de Autor y Derechos Conexos, No.6683 de 14 de octubre de 1982 - artículo 73, la Ley sobre Procedimientos de Observancia de los Derechos de Propiedad Intelectual, No. 8039 – artículo 58, permiten el copiado parcial de obras para la ilustración educativa.
- b- Legislación Mexicana; Ley Federal de Derechos de Autor; artículo 147.
- c- Legislación de Estados Unidos de América: En referencia al uso justo, menciona: "está consagrado en el artículo 106 de la ley de derecho de autor de los Estados Unidos (U.S, Copyright - Act) y establece un uso libre y gratuito de las obras para fines de crítica, comentarios y noticias, reportajes y docencia (lo que incluye la realización de copias para su uso en clase)."
- d- Legislación Canadiense: Ley de derechos de autor C-11– Referidos a Excepciones para Educación a Distancia.
- e- OMPI: En el marco de la legislación internacional, según la Organización Mundial de Propiedad Intelectual lo previsto por los tratados internacionales sobre esta materia. El artículo 10(2) del Convenio de Berna, permite a los países miembros establecer limitaciones o excepciones respecto a la posibilidad de utilizar lícitamente las obras literarias o artísticas a título de ilustración de la enseñanza, por medio de publicaciones, emisiones de radio o grabaciones sonoras o visuales.

Además y por indicación de la UCI, los estudiantes del campus virtual tienen el deber de cumplir con lo que establezca la legislación correspondiente en materia de derechos de autor, en su país de residencia.

Finalmente, reiteramos que en UCI no lucramos con las obras de terceros, somos estrictos con respecto al plagio, y no restringimos de ninguna manera el que nuestros estudiantes, académicos e investigadores accedan comercialmente o adquieran los documentos disponibles en el mercado editorial, sea directamente los documentos, o por medio de bases de datos científicas, pagando ellos mismos los costos asociados a dichos accesos.

# Mapa de Ecorregiones y Ecosistemas de Costa Rica con una visión ecosistémica



2015

Jorge Fallas

RESUMEN EJECUTIVO.....	1
1. INTRODUCCIÓN .....	11
<b>1.1 Objetivos .....</b>	<b>11</b>
2. MARCO CONCEPTUAL .....	12
<b>2.1. Convención de diversidad biológica y enfoque por ecosistemas.....</b>	<b>12</b>
<b>2.2. Concepto de ecosistema.....</b>	<b>18</b>
<b>2.3. Ecosistemas naturales y antroposistemas .....</b>	<b>20</b>
<b>2.4. Gran ecosistema (ecorregión) y ecosistema .....</b>	<b>24</b>
<b>2.5. Procesos ecológicos y servicios del ecosistema.....</b>	<b>26</b>
<b>2.5.1. Ciclo hidrológico, biogeoquímicos, flujo de energía y sucesión ecológica .....</b>	<b>28</b>
<b>2.6. Biodiversidad y ecosistemas.....</b>	<b>38</b>
<b>2.6.1. Biodiversidad y gradientes altitudinales .....</b>	<b>39</b>
<b>2.7. Productividad primaria.....</b>	<b>46</b>
<b>2.8. Mantillo forestal: tasas de descomposición en bosques tropicales.....</b>	<b>47</b>
<b>2.9. ¿Cómo delimitar ecorregiones y ecosistemas? .....</b>	<b>51</b>
<b>2.9.1. Enfoques para delimitar ecorregiones y ecosistemas .....</b>	<b>54</b>
<b>I. Enfoque Aditivo.....</b>	<b>54</b>
<b>II. Enfoque paisajístico .....</b>	<b>54</b>
<b>III. Enfoque por ecosistemas .....</b>	<b>57</b>
<b>2.10. Experiencias contemporáneas en Costa Rica .....</b>	<b>60</b>
3. METODOLOGÍA.....	61
<b>3.1. Revisión de propuestas previas de clasificación y regionalización ecológica.....</b>	<b>61</b>
<b>3.2. Diseño de marco general de clasificación jerárquico .....</b>	<b>62</b>
<b>3.3. Criterios e indicadores para el mapeo de ecorregiones y ecosistemas.....</b>	<b>65</b>
<b>3.4. Insumos.....</b>	<b>68</b>
4. DESCRIPCIÓN DE FACTORES BIÓTICOS, ABIÓTICOS, SOCIOECONÓMICOS Y CULTURALES .....	69
<b>4.1. Factores abióticos.....</b>	<b>70</b>
<b>4.1.1. Provincias fisiográficas .....</b>	<b>70</b>
<b>4.1.2. Pendiente .....</b>	<b>83</b>
<b>4.1.3. Suelo .....</b>	<b>84</b>
<b>4.1.4. Clima .....</b>	<b>90</b>
<b>A. Temperatura media anual y pisos térmicos.....</b>	<b>92</b>
<b>B. Precipitación media anual .....</b>	<b>96</b>
<b>C. Meses secos .....</b>	<b>98</b>
<b>D. Paleoclima .....</b>	<b>100</b>
<b>4.2. Factores bióticos .....</b>	<b>100</b>
<b>A. Uso-cobertura de la tierra: vegetación natural y cultural .....</b>	<b>100</b>
<b>4.3. Factores socioeconómicos y culturales .....</b>	<b>103</b>
5. DELIMITACIÓN DE ECORREGIONES Y ECOSISTEMAS .....	109

<b>5.1. Geología, relieve y vertientes .....</b>	<b>110</b>
<b>5.2. Precipitación media anual y meses secos .....</b>	<b>111</b>
<b>5. 3. Factores bióticos.....</b>	<b>112</b>
<b>5.4. Ecorregiones.....</b>	<b>117</b>
<b>6. REFERENCIAS .....</b>	<b>124</b>
<b>ANEXO 1: SISTEMA DE CLASIFICACIÓN FISIONÓMICA-ECOLÓGICA DE LAS FORMACIONES VEGETALES DE LA TIERRA (SISTEMA UNESCO) .....</b>	<b>143</b>
<b>ANEXO 2: CLASIFICACIONES ECO-FISIONÓMICO-ESTRUCTURALES COSTA RICA (1863-1945).....</b>	<b>145</b>
<b>ANEXO 3: FACTORES DE CONTROL E IMPULSORES DE CAMBIO EN LA ECORREGIÓN Y EL ECOSISTEMA.....</b>	<b>146</b>
<b>ANEXO 4: REGIÓN BIOGEOGRÁFICA NEOTROPICAL (MORRONE 2014). .....</b>	<b>148</b>
<b>ANEXO 6: LISTA DE ECOSISTEMAS NATURALES Y ANTROPOGÉNICOS .....</b>	<b>150</b>

## Resumen ejecutivo

Costa Rica ratificó el texto de la Convención de Diversidad Biológica (CDB) mediante la Ley Nº 7416 de 30 de junio de 1994 y posteriormente, en 1998, la Asamblea Legislativa aprobó la Ley de Biodiversidad No. 7788 (La Gaceta Nº 101 del 27 de mayo de 1998) y finalmente el 11 de marzo del 2008 se emitió el decreto ejecutivo Nº 34433 que reglamente la Ley de Biodiversidad.

El enfoque por ecosistemas fue adoptado como el marco primario de acción del Convenio de Diversidad Biológica (CBD, decisión II/8) en la segunda reunión celebrada en Jakarta, Indonesia en noviembre 1995; esbozándose como “una estrategia para la gestión integrada de la tierra, el agua y los recursos vivos que promueve la conservación y el uso sostenible de la diversidad biológica en forma equitativa, una de sus virtudes es que reconoce que los seres humanos, con su diversidad cultural, son un componente integral de los ecosistemas”. Sin embargo no fue sino hasta la séptima reunión de las partes de Kuala Lumpur, Malasia, 2004 cuando se acordó que la prioridad en dicho momento era adoptar acciones concretas que facilitaran la aplicación del enfoque por ecosistemas y acogió las directrices adicionales para este efecto adoptadas como parte de la decisión VII/11. (<http://www.cbd.int/decision/cop/?id=7748>).

Al adoptar el país el enfoque por ecosistemas como elemento central en la gestión de la biodiversidad y del flujo de servicios de los ecosistemas, asumió una serie de compromisos, competencias, responsabilidades y funciones; las cuales se esbozan en la Ley Orgánica del Ambiente, la Ley de Biodiversidad, el Plan estratégico del SINAC 2010-2015 y en el Plan de Acción 2013-2017 del SINAC (SINAC-MINAET, 2012). Entre los mandatos relevantes para el tema tratado en el presente documento tenemos.

1. Para los efectos de la Ley de Biodiversidad, el Ministerio del Ambiente y Energía, en colaboración con otros entes públicos y privados, dispondrá un sistema de parámetros que permita la identificación de los ecosistemas y sus componentes, para tomar las medidas apropiadas, incluso la mitigación, el control, la restauración, la recuperación y la rehabilitación (Artículo 51 de la Ley de biodiversidad, La Gaceta 101 del 27/05/1998).
2. Para la aplicación del artículo 51 de la Ley de Biodiversidad, el SINAC preparará los principios, criterios e indicadores para la identificación de ecosistemas y sus componentes, con la finalidad de tomar las medidas apropiadas para la mitigación, el control, la restauración, la recuperación y la rehabilitación de los mismos (Artículo 62, reglamento a la Ley de Biodiversidad Decreto Ejecutivo Nº 34433 del 11 de marzo del 2008).
3. Elaborar y promover la política institucional para el posicionamiento del enfoque ecosistémico en las instituciones y empresas vinculadas con la gestión del SINAC.
4. Desarrollar el proceso de facilitación para la identificación y oficialización de los sistemas ecológicos de Costa Rica.
5. Mantener los procesos ecológicos esenciales, los sistemas de apoyo a la vida, la conservación de la diversidad genética y la garantía de uso a largo plazo de las especies y los servicios de los ecosistemas.

El presente documento da cumplimiento a los mandatos anteriores mediante la descripción del enfoque, metodología y datos utilizados para delimitar las ecorregiones y ecosistemas naturales y antrópicos de Costa Rica.

### **Conceptos de región y ecorregión**

Los conceptos de espacio geográfico y región tienen su origen en la ciencia geográfica. Todo espacio geográfico posee un área, una ubicación, se puede cartografiar, describir, analizar e interpretar desde múltiples disciplinas y escalas; tiene una historia particular (natural y antrópica) y está sujeta a la influencia de diversos impulsores de cambio que la transforman y moldean en tiempo y espacio.

La escala, entendida como la “distancia” desde la cual percibimos y analizamos el espacio, permite analizarlo desde un nivel global (planeta) hasta el local (v.g. finca, parcela). Para dilucidar los procesos, relaciones e interacciones a un nivel espacial determinado es necesario considerar tres expresiones del espacio geográfico: seres vivos (biota), el ambiente (abiótico) y la cultura (antrópico), aspectos claves que sustentan el enfoque por ecosistemas.

A partir de la definición de espacio y escala, es posible describir y entender la relación ser humano-ambiente utilizando unidades discretas denominadas “regiones”. Los medios de comunicación, las instituciones públicas, las empresas y en general los ciudadanos utilizan en la vida cotidiana términos como “Región Norte”, “Pacífico Norte” o “Región Caribe” para referirse a un evento o fenómeno que ocurrió en dicho espacio geográfico. Esto indica que en nuestro imaginario colectivo<sup>1</sup> podemos asociar fácilmente una localidad con “una región”; sin embargo es más difícil decidir describir y cuantificar sus elementos o componentes y aún más complejo decidir ¿cuáles son sus límites?

Conceptualmente, la región es un espacio geográfico estructural y funcionalmente homogéneo que se diferencia del espacio que le rodea. Según el criterio y las variables utilizadas para homogenizar y dar unidad al espacio (v.g. social, económico, ecológico, fitogeográfico, administrativo) tendremos diferentes materializaciones del concepto de región y al depender sus límites de la escala (espacial y temporal), con frecuencia, sus límites se traslapan.

Dada la variabilidad espacial en los criterios válidos para delimitar regiones, es prácticamente imposible utilizarlos todos y por ende se debe elegir un grupo limitado de variables dominantes o claves para guiar el proceso de regionalización. Dicho set depende de la escala a la que se trabaje; por ejemplo, a escala nacional se pueden utilizar patrones climáticos, o formas del relieve terrestre dominante del paisaje (v.g. valles, llanuras, montañas); en tanto a que a escala local se pueden utilizar elementos como la presencia de bosques ribereños, cultivos dominantes, microrelieve y microclima.

---

<sup>1</sup> El concepto tiene su origen en las ciencias sociales y hace referencia al conjunto de mitos, símbolos, vivencias y creencias que funcionan como la “mente” social colectiva de una sociedad en un momento y lugar determinado. Este aspecto es clave en el enfoque por ecosistemas ya que las decisiones sobre el uso y gestión de los servicios de los ecosistemas debe sustentarse en la visión del territorio de sus pobladores locales.

El término eco-región, bio-región, región ecológica o gran ecosistema es una expresión particular del concepto de región que se utiliza cada vez con mayor frecuencia en los entornos académicos, gubernamentales y no gubernamentales afines a la gestión de los servicios de los ecosistemas y en especial al referirse a su funcionamiento; sin embargo el concepto como tal no es nuevo (Crowley, 1967). Quizás, una de las principales diferencias entre su uso inicial (v.g. 1970-80) y en los años posteriores a la adopción de la Convención de Biodiversidad (<http://www.cbd.int/>), es que existe mayor evidencia científica que confirma la vieja afirmación de que “todo está conectado con todo” y que por tanto al diseñar, planificación y ejecutar políticas, planes y acciones de manejo en ecosistemas naturales y antrópicos se deben considerar los procesos ecosistémicos a diferentes escalas espaciales y temporales.

En la actualidad se reconoce que los ecosistemas están interconectados entre sí y que se estructuran espacialmente para formar un todo que es "mayor que la suma de sus partes". El acervo de conocimiento científico a disposición de la humanidad sobre la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas indica que si deseamos sociedades y economías multifuncionales es necesario incorporar las "ecorregiones/ecosistemas/antroposistemas" como unidades naturales en la gestión territorial.

Como herramienta de planificación con una visión de conservación para el desarrollo sostenible, las ecorregiones se han utilizado para realizar evaluaciones exhaustivas de los patrones de biodiversidad, sus amenazas y la definición de prioridades de conservación en función de espacios biológicamente valiosos (v.g. hábitats mejor conservados) y en mayor peligro en América Latina y el Caribe (Dinerstein et al, 1995), América del Norte (Taylor et al.,1999), África y Madagascar (Burgess et al., 2004) así como en la región Indo-Pacífica (Dinerstein et al., 2001).

La primera etapa en la aplicación de los conceptos de “región” y “región natural” se remonta a inicios del siglo XX con los trabajos de Herbertson a nivel mundial (1905) y Joerg (1914) en América del Norte. Dichos autores utilizaron la fisiografía, geología, clima y vegetación para delimitar espacios geográficos homogéneos que denominaron “regiones naturales”. Posteriormente y especialmente en los ambientes más alterados de Europa, se utilizaron las "clasificaciones integradas" como parte del inventario de los recursos naturales con fines de ordenamiento territorial; poniendo de manifiesto las características sistémicas del territorio como un conjunto de componentes interdependientes. Algunos ejemplos de este enfoque “territorial integrado” son los trabajos de Haase (1989) para Alemania; Brink y col., (1965) para Inglaterra; Tricart (1973), Klijn (1988) para Holanda y González (1973, 1976) y Bolós (1992) para España.

En las décadas del 60, 70, 80 y 90 se publican varios trabajos que proponían regionalizar el planeta utilizando “paisajes naturales” basados en variables climáticas y edáficas (Milanova and Kushlin 1993) así como en variables bióticas (Dasmann, 1972; 1974, Udvardy 1975). En esta misma época aparecen los trabajos de McHarg (1969), Hills (1961), Lacate (1969) y Wertz and Arnolz (1972) quienes introducen conceptos ecológicos en la planificación territorial.

En 1967, Crowley utiliza por primera vez el término “ecorregión” (áreas con similar vegetación, clima y suelos) para delimitar, describir y clasificar los ecosistemas de Canadá y además introduce el elemento “multiescala” al dividir el territorio en tres niveles jerárquicos: dominios, divisiones y



provincias. Su estudio pone de manifiesto que los patrones ambientales pueden ser homogéneos y heterogéneos a la vez en función de la escala a la que se observen y describen. En Centro América, Panamá y República Dominicana, el sistema de Zonas de Vida de Holdridge (1947, 1979) jugó un papel importante como herramienta para el mapeo de vegetación potencial utilizando datos climáticos (Holdridge 1962; Tesaico 1967, Tosi 1969, De la Cruz 1976, UNDP 1970).

La década del 80 marcó un hito en la inserción de los conceptos y principios ecológicos en la planificación ecorregional al ser adoptados en las políticas y programas ambientales de países como Estados Unidos y Canadá. Reconociéndose, por primera vez, la necesidad de utilizar un marco de mesoescala para la gestión de los ecosistemas independientemente de los límites administrativos. Dentro de esta línea de trabajos gubernamentales se pueden citar la clasificación ecológica de Canadá (Wiken and Ironside, 1977; Wiken, 1986; Wiken et al, 1996; Marshall et al. 1998) y los trabajos realizados en Estados Unidos de América para el Servicio de Peces y Vida Silvestre (USFWS) (Bailey and Cushwa 1981) así como los mapas de ecorregiones elaborados para el Servicio Forestal (USFS) (Bailey 1976, 1978, 1995,1998; Cleland et al. 1997; McNab and Avers, 1994; Bailey et al., 1994) y la Agencia de Protección Ambiental (EPA-USA) (Omernick and Gallant,1986).

Posteriormente, de 1990 al presente, autoridades gubernamentales en materia ambiental y de recursos naturales así como ONGs de países como Nueva Zelanda (Ann Froude and Ann Beanland, 1999; Cutting and Cocklin, 1992; Leathwick et.al., 2003; Harding and Winterbourn 1997), Argentina (Burkart et.al., 1998; Daniele and Natenzon, 1994; Bucher 1996), Sudáfrica (Kleynhans, Thirion and Moolman, 2005), Costa Rica (Ankersen, Regan and Mack 2006, Bolaños y Watson 1993; Rodríguez, 1996; Watson y Jiménez 2001); Méjico<sup>2</sup> (INEGI, CONABIO e INE, 2007 y 2008), Bolivia<sup>3</sup>, Perú<sup>4</sup>, Paraguay<sup>5</sup>, Guatemala<sup>6</sup>, Chile<sup>7</sup> desarrollaron programas de mapeo eco regionales como insumo para una gestión del medio natural coherente con su realidad biofísica y socio-económica. Finalmente, tenemos las propuestas de mapeo ecológico "Ecological Systems of the United States: A Working Classification of U.S. Terrestrial Systems" (Comer et al. 2003), "Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems" (Josse et al. 2003), "Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia" (IDEAM et al. 2007<sup>8</sup>) y "A New Map of Global Ecological Land Units-An Ecophysiological Stratification Approach"<sup>9</sup> (Sayre et al. 2014).

### **Ecorregiones y ecosistemas de Costa Rica**

En la presente regionalización ecológica de Costa Rica se consideraron trabajos previos como el mapa de regiones socioeconómicas de Nuhn (1973), el clima de Costa Rica (Herrera 1985), los macro tipos de vegetación de Gómez y Herrera (1986), los mapa de vegetación de Vargas (1992) y Gómez (1985), las unidades bióticas de Gómez y Herrera (1993), el mapa de Zonas de Vida de

<sup>2</sup>[http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ecort08gw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ecort08gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no)

<sup>3</sup> <http://www.boliviaenlared.com/html/ecorregiones.html#ref-riquez-bolivia>

<sup>4</sup> <http://dgffs.minag.gob.pe/index.php/ecorregiones-del-peru>

<sup>5</sup> <http://parquesnacionalesdelparaguay.blogspot.com/2013/02/nuevo-mapa-de-las-ecorregiones-del.html>

<sup>6</sup> <http://biblio3.url.edu.gt/IARNA/serie-divulgativa/8.pdf>

<sup>7</sup> [http://www.mma.gob.cl/librobiodiversidad/1308/biodiversid\\_parte\\_1a.pdf](http://www.mma.gob.cl/librobiodiversidad/1308/biodiversid_parte_1a.pdf)

<sup>8</sup>[http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/mec/ecosistemas\\_continentales\\_costeros\\_y\\_marinos.pdf](http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/mec/ecosistemas_continentales_costeros_y_marinos.pdf),

[http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/IDEA/2010615/lecciones/eco\\_col/eco\\_col1.html](http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/IDEA/2010615/lecciones/eco_col/eco_col1.html)

<sup>9</sup> Disponible en línea <http://ecoexplorer.arcgis.com/eco/>

Holdridge escala 1:200.000 (Bolaños y Watson, 1993), la cartografía creada por Ecomapas para el 57% del país (<http://www.inbio.ac.cr/ecomapas/ecomapas.html>), la regionalización climática de Costa Rica (Solano y Villalobos, 2001), las unidades de vegetación de Hammel et al. (2004), el mapa de los grandes ecosistemas<sup>10</sup> de Centro América (Gutiérrez-Espeleta y Van Gyseghem 2005) y las regiones fitogeográficas creadas por Nelson Zamora (2008) como parte del proyecto GRUAS II, el cual considera la distribución de los patrones de vegetación e integra las regiones botánicas de INBio y el mapa de macrotipos de vegetación.

El ecosistema es un concepto abstracto utilizado por primera vez por Tansley (1935) y en la actualidad tiene múltiples definiciones como se aprecia a continuación:

“Una unidad de un sistema que incluye los organismos (la “comunidad”) y su entorno físico en una localidad determinada, de tal forma que el flujo de energía permite definir cadenas tróficas, diversidad biológica y ciclos de nutrientes (intercambio de materia entre elementos vivos y no vivos)” (Odum 1971).

“Unidad funcional relativamente homogénea de tamaño variable conformada por seres vivos- incluidos los humanos- que interactúan entre sí y con el ambiente (agua, energía, nutrientes) a una escala espacio-temporal particular” (Hassa et al. 2005).

“Complejo dinámico de comunidades de plantas, animales, hongos y microorganismos y su medio físico, interactuando como una unidad funcional” (Ley de Biodiversidad No. 7788 del 27 de mayo de 1998). El reglamento a dicha Ley (Decreto 34433-08) indica que bajo el enfoque por ecosistemas “se reconoce que los seres humanos con su diversidad cultural, constituyen un componente integral de muchos ecosistemas y son esenciales para la aplicación de este enfoque”.

“Se entiende a un complejo dinámico de comunidades vegetales, animales y de microorganismos y su medio no vivo que interactúan como una unidad funcional” Art. 2 “Convención de Diversidad Biológica” <http://www.cbd.int/cop/>.

El bioma es un término que también es utilizado con frecuencia para referirse a “ecorregiones” conformadas por un conjunto de ecosistemas pertenecientes a una clase fisonómica particular (v.g. bosque, arbusto, pradera). Los biomas son extensas regiones geográficas que comparten condiciones climáticas similares, especies dominantes con un ciclo de vida similar, así como las mismas adaptaciones climáticas y estructurales (McGinley and Erle 2008). En general, las comunidades vegetales conforman un elemento distintivo de la definición y de limitación de ecosistemas y por lo tanto la cartografía de uso-cobertura de la tierra se puede utilizar como *proxy*<sup>11</sup> para el mapeo de un bioma/ecosistema.

<sup>10</sup> Los grandes ecosistemas son una reclasificación de mapas de las 12 zonas de vida de Holdridge con escalas entre 1:100.000 y 1:500.000 así como del mapa de suelos de la FAO para Centroamérica.

<sup>11</sup> Variable utilizada para inferir el valor de otra variable de interés pero que es difícil, costosa o imposible de medir.

Más recientemente y reconociendo que a escala mundial más del 50% de los ecosistemas naturales han sido alterados o transformados por la acción antrópica, autores como Ellis y Ramankutty (2008, 2013) han introducido el término "anthromes o antroposistemas<sup>12</sup>" para designar entidades estructurales y funcionales producto de la interacción sociedad-ambiente. Al igual que los biomas, los antroposistemas, describen los patrones ecológicos actuales en la biosfera terrestre producto de la interacción directa y continua del ser humano en los ecosistemas originales. La agricultura, ganadería, urbanización y silvicultura son el producto de la interacción de diversos impulsores de cambio (interno, externo, global y local) a lo largo de décadas o cientos de años. En los últimos 200 años los seres humanos hemos modificado radicalmente la mayoría de los ecosistemas, sus procesos y su biodiversidad y por ende los "antroposistemas" proporcionan una visión actual de la biosfera terrestre<sup>13</sup>.

Los biomas antropogénicos son, con frecuencia, un mosaico heterogéneo que combina diferentes usos y coberturas de la tierra. Por ejemplo, en el país es frecuente encontrar bosques ribereños en áreas urbanas y bosques remanentes y secundarios en paisajes agrarios. Estos espacios ofrecen una oportunidad para la gestión de la biodiversidad remanente, los servicios que proveen estos ecosistemas a la vida silvestre local y a sociedad como un espacio de recreación (v.g. Parque del Este San Ramón de Tres Ríos<sup>14</sup>).

### **Delimitación de ecorregiones y ecosistemas**

La delimitación de regiones ecológicas y ecosistemas parte de una evaluación cualitativa y cuantitativa de mapas temáticos que describen patrones espaciales abióticos y bióticos de los ecosistemas; los cuales permiten a la vez inferir sobre procesos claves como evapotranspiración, producción primaria y estacionalidad de la vegetación antrópica y natural. Cuando varios elementos coincidieron espacialmente se infiere que representaban límites operacionales<sup>15</sup> del ecosistema y que a su vez dichos límites coincidían con el mayor número posible de geo discontinuidades.

El límite del ecoespacio plasma un criterio de experto sustentada en bases de datos y en el conocimiento de los umbrales biológicos que inciden en la estructura, composición y funcionamiento del ecosistema. Dichas características pueden variar entre ecosistemas y entre regiones y por tanto desde una perspectiva ecosistémica, dichos límites no expresan límites absolutos o discontinuidades, sino más bien zonas de transición, ya que los seres vivos y los procesos ecosistémicos pueden abarcar ámbitos mucho más amplios. En el mundo real, los ecosistemas poseen diferentes tamaños, formas y en la mayoría de los casos sus límites son difusos y dependen de la escala a la cual se analiza un determinado proceso o factor (biótico-abiótico). No

---

<sup>12</sup> Paul Crutzen, premio Nobel de química 1995, propuso en el año 2000 designar a periodo geológico actual (Holoceno) como Antropoceno (de griego ἄνθρωπος anthropos, 'hombre', y καινός kainos, 'nuevo'), para evidenciar la marcada influencia de los seres humanos y su tecnología en la transformación de los ecosistemas naturales (Crutzen and Stoermer 2000). Al momento, el término no ha sido aprobado por Comisión Internacional de Estratigrafía y por lo tanto no se considera oficial.

<sup>13</sup> Ver <http://www.rtve.es/alacarta/videos/telediario/estamos-antropoceno/2280048/>.

<sup>14</sup> <https://www.google.co.cr/maps/@9.9437045,-84.0101009,1124m/data=!3m1!1e3>

<sup>15</sup> Se utiliza el término "límite operacional" para enfatizar el hecho de que se trata de una decisión basada en criterio experto, sustentada en los datos y conocimiento disponible al momento de elaborar el mapa de ecorregiones/ecosistemas.

obstante, para inventariar, monitorear, valorar y gestionar el flujo de servicios de los ecosistemas es necesario delimitarlos.

La teoría ecológica indica que la distribución y los límites de los ecosistemas no son únicos y que más bien responden a los objetivos del análisis o a los criterios utilizados para su delimitación (Josse et al., 2003; Olson et al., 2001). Por ejemplo, el límite del ecosistema “bosque seco” puede ser diferente para un botánico, un ornitólogo, un ecólogo de comunidades, un ganadero o un político. Esta diversidad de enfoques disciplinarios, asociados a la complejidad biótica y abiótica del país dificulta crear “ecosistemas universales”: unidades funcionales que satisfagan los requerimientos de todos los actores involucrados en el uso y gestión de la biodiversidad y del flujo los servicios que proveen los ecosistemas.

### **Delineado de las ecorregiones y ecosistemas de Cosa Rica**

Para delinear las ecorregiones y ecosistemas se partió de la premisa que las provincias o regiones fisiográficas sintetizan la génesis geotectónica del país y que las cadenas montañosas (Guanacaste, Tilarán, Central y Talamanca) dividen el territorio costarricense en tres grandes vertientes: Pacífico, Caribe y Zona Norte. Estos grandes espacios albergan subregiones, subprovincias o discontinuidades fisiográficas, las cuales finalmente se pueden subdividir en topoformas o unidades de relieve según su pendiente dominante. Por otro lado, la biodiversidad y los procesos naturales-culturales; así como los patrones de antropización<sup>16</sup> responden además a cambios en temperatura, cantidad y distribución espacio-temporal de la precipitación; los cuales están asociados a las provincias o regiones fisiográficas y a las topoformas.

### **Geología, relieve y vertientes**

Las provincias fisiográficas, el relieve y las vertientes expresan rasgos abióticos permanentes del territorio terrestre del país producto de la génesis y transformación a lo largo de millones de años. El mapa geológico escala 1: 400.000<sup>17</sup> de Denyer y Kussmaul (2007) permitió delinear las principales formaciones geológicas de Costa Rica. Posteriormente se utilizó el mapa digital de pendiente máxima con una resolución de 30 m derivada de datos de la misión de NASA *Shuttle Radar Topography Mission*<sup>18</sup> (SRTM) para delinear 4 unidades de relieve: plano a ligeramente ondulado (0-8%), moderadamente ondulado (8-15%), ondulado (15-30%) y fuertemente ondulado a fuertemente escarpado (30-75%). Se utilizó un modelo digital de elevación con una resolución de 50 m para delimitar las vertientes: Pacífico y Caribe-Zona Norte.

### **Precipitación media anual y meses secos**

El mapa de geología-relieve-vertientes se unió con áreas cuya precipitación media anual es inferior a 2.400 mm y superior a 4.000 mm. Al mapa resultante se le asignó el número de meses secos y finalmente cada unidad de geología-relieve-vertientes se clasificó en provincias de humedad.

<sup>16</sup> Transformación que ejerce el ser humano sobre el medio natural.

<sup>17</sup> En este mapa 1 mm equivale a 400 metros en el terreno.

<sup>18</sup> [http://lca.usgs.gov/lca/srtm/data/costarica/cr\\_percent\\_slope\\_metadata.htm](http://lca.usgs.gov/lca/srtm/data/costarica/cr_percent_slope_metadata.htm)

Al mapa producto de esta etapa se le designó “factores abióticos” y representa la base sobre la cual el componente biótico del ecosistema (natural y antrópico) crece, se reproduce, muere y se transforma en el tiempo. Las unidades de relieve son elementos estructurales de los ecosistemas correlacionados con el tipo de suelo y geología local y que han sufrido muy pocos cambios durante los últimos ~ 12.000 años (Holoceno).

Para el gestor de los servicios del ecosistema, el mapa expresa la configuración estable, aunque no estática, del ecosistema sobre la cual tiene poco o ninguna capacidad de manejo; convirtiéndose por lo tanto en factores de control que pueden limitar o favorecer la provisión de servicios. Por ejemplo, ecosistemas en tierras secas con una estacionalidad muy marcada y terrenos fuertemente ondulados a fuertemente escarpados (p. ej. Serranías de la Península de Nicoya o la Península de Santa Elena) tienen fuertes limitaciones para los servicios de provisión agropecuaria, las actividades turísticas están limitadas por la ausencia de agua y tienen un alta riesgo de incendios. Por el contrario, ecosistemas en relieve moderadamente ondulado y en tierras húmedas no estacionales ofrecen grandes posibilidades para de servicios de provisión tanto forestales como agropecuarios.

### **Factores bióticos**

Finalmente, el mapa de factores abióticos se unió al mapa de uso-cobertura y cada polígono se clasificó según su localidad, unidad de relieve, precipitación media anual y meses secos. Posteriormente se disolvieron todos aquellos polígonos con un área inferior a 2 ha. Los ecosistemas de bosque seco y nublado se delimitaron utilizando los siguientes criterios.

### **Bosque seco (tierras secas)**

Internacionalmente, al bosque seco, también se le conoce como bosque estacional del Neotrópico, bosque estacional Tropical y bosque deciduo Tropical. Es parte del bioma “bosque seco Tropical Mesoamericano” (bsTM) cuyos remantes se encuentran en la mayor parte de la costa del Pacífico de México, la península de Yucatán y América Central (Pacífico Norte de Costa Rica y la península de Azuero en Panamá).

En Costa Rica, este ecosistema de tierras bajas (menos de 1000 m), secas (Pt anual inferior a 2400 mm) y con una estación seca muy fuerte (5-6 meses) se encuentra en el Pacífico Norte (Guanacaste-Península de Nicoya y oeste del río Grande de Tárcoles). El paisaje actual de bosque seco es un mosaico de diferentes estadios sucesionales producto de las perturbaciones naturales y antropogénicas que han operado durante los últimos 500 años en dicha zona del país. El dosel del bosque ubicado en lomeríos es mayormente deciduo a semi deciduo durante la estación seca; en tanto que aquel ubicado en llanuras aluvionales, fondos de valles y en riberas de ríos es siempre verde.

### **Tierras de nubladas o nubosas**

Los ambientes nubosos en Costa Rica se encuentran principalmente en las faldas de las cordilleras Volcánica de Guanacaste, Tilarán y Central; así como en la Cordillera de Talamanca. El criterio primario utilizado para trazar el límite de dicho ecosistema fue la elevación por vertiente y cadena montañosa:

1. Cordillera Volcánica de Guanacaste<sup>19</sup>
  - a. Pacífico: tierras sobre 1000 m de elevación.
  - b. Caribe: tierras sobre 800 m de elevación.
2. Cordillera Volcánica de Tilarán<sup>20</sup>
  - a. Pacífico: tierras sobre 1500 m de elevación.
  - b. Caribe: tierras sobre 1300 m de elevación.
3. Cordillera Volcánica Central y de Talamanca (Cáceres 1981, Cardelús et al. 2006 y Kappelle y Brown 2001).
  - a. Pacífico: tierras sobre 1900 m de elevación.
  - b. Caribe: tierras sobre 1100 m de elevación.

Una vez delimitados los ecosistemas se clasificaron por su grado de naturalidad/alteración. En términos generales, el mapa contiene tres grandes clases de ecosistemas según su estado de naturalidad: naturales, alterados/perturbados por acción antrópica y antrópicos o culturales.

**Ecosistema natural:** El ecosistema es el resultado de procesos naturales durante cientos o miles de años (v. g. bosque maduro montañoso sin fragmentar de la Cordillera de Talamanca). Las perturbaciones naturales como los deslizamientos, incendios o plagas se consideran parte del proceso de sucesión natural. La matriz dominante es la vegetación original (v.g. bosque, paramo, humedal herbáceo).

**Ecosistema naturales alterados por acción antrópica:** El ecosistema natural u original fue alterado o intervenido por el ser humano de modo severo y su estado de transformación es evidente en el terreno. Por ejemplo, en el caso de bosques, su continuidad espacial, estructura y composición se encuentra muy alterada, sin embargo todavía mantiene su fisonomía propia (v.g. bosque natural fragmentado, bosque sometido a aprovechamientos planificados, bosque secundario). La matriz del paisaje no es el ecosistema original.

**Antropistema:** En contraste con el concepto de ecosistema natural, más recientemente se ha introducido el término "anthromes o antroposistemas " para designar entidades estructurales y funcionales producto de la interacción sociedad-ambiente (Ellis and Ramankutty 2008, 2013) que describen los patrones ecológicos actuales de la biosfera terrestre producto de la interacción directa y continua del ser humano en los ecosistemas originales. Los antroposistemas son, con frecuencia, un mosaico heterogéneo que combina diferentes usos y coberturas de la tierra (cultivos, pastos, carreteras, asentamientos humanos). Estos espacios ofrecen la oportunidad de gestionar la biodiversidad remanente; así como del flujo de servicios que proveen estos ecosistemas.

### Ecorregiones

Las ecorregiones están formadas por un conjunto de ecosistemas que comparten elementos fitogeográficos, geológico, bioclimáticos, similitud en los impulsores de cambio natural y antrópicos y elementos culturales y socioeconómicos. A partir de esta premisa, el país se dividió 20 ecorregiones:

---

<sup>19</sup> Datos suministrados por Waldy Medina Sandoval Área de Conservación de Guanacaste. Febrero 2015.

<sup>20</sup> Dato basado en el Plan de Manejo de la Reserva Monteverde.

<p><b>Pacifico Noroeste</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. P. Santa Elena-Descartes, La Cruz</li> <li>2. Alto Fupinas-Cordillera Guanacaste</li> <li>3. Cuenca baja de los ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa</li> <li>4. Península de Nicoya</li> <li>5. Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina</li> <li>6. Cordillera Tilarán-Montes del Aguacate</li> </ol> <p><b>Valle Central</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>7. Cuenca alta río Tárcoles</li> </ol> <p><b>Pacifico Central y Sur</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>8. Herradura-Turrubares</li> <li>9. Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico</li> <li>10. Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>11. Osa-Burica-Coto Colorado</li> <li>12. Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito</li> </ol> <p><b>Zona Norte</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>13. Piedemonte Cordillera Volcánica Central</li> <li>14. Piedemonte Tilarán-Volcán Arenal</li> <li>15. Sta. Cecilia-Cordillera Guanacaste</li> <li>16. Llanuras Guatusos-San Carlos</li> <li>17. Fortuna-Llanura de San Carlos</li> </ol> <p><b>Caribe</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>18. Talamanca Caribe</li> <li>19. Llanuras Caribe Norte</li> <li>20. Caribe Sur</li> </ol>
---	---

## 1. Introducción

Costa Rica es, el tercer país más pequeño de Centroamérica y se ubica aproximadamente entre los 8° y 11° de latitud norte y los 83° y 86° de longitud oeste; colindando al norte con Nicaragua y al sur con Panamá (Fig. 1). Es un país biológicamente privilegiado, pues con tan solo 51.100 Km<sup>2</sup> de superficie terrestre, se estima que posea sobre medio millón de especies, lo cual representa aproximadamente el 3,6 % de los 13 a 14 millones de especies esperadas para el planeta.

El país se ubica entre las 20 naciones con mayor número de especies en el planeta, pero si se analiza su densidad (# especies/área), ocupa uno de los primeros lugares (Obando, 2007). Al 2013, en el país se habían identificado 94.778 especies<sup>21</sup>, las cuales representan el 4,7% de la totalidad de especies conocidas en el planeta hasta dicho año; de estas, el grupo más diverso es el de los insectos con 67.023 especies (74,4%). Los grupos mejor conocidos son los vertebrados (79%) y las plantas (95%) y su distribución por grupo taxonómico es el siguiente: 11.461 especies de plantas y 2.436 especies de vertebrados conformados por 916 especies de peces de agua dulce, 912 de aves (Sandoval y Sánchez, 2014), 239 de mamíferos, 226 de reptiles y 183 especies de anfibios.

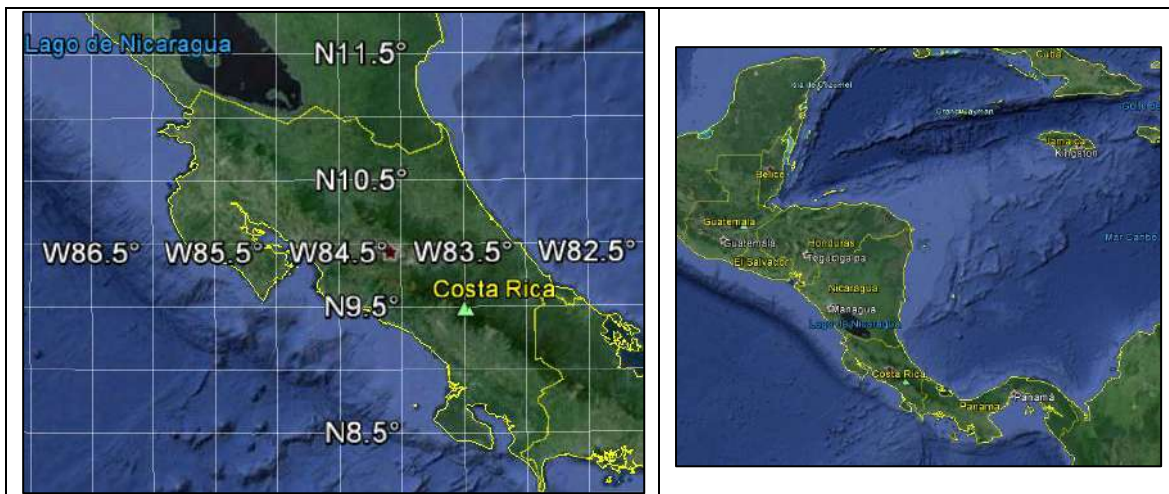


Figura 1: Ubicación de Costa Rica en la región Centroamericana.

### 1.1 Objetivos

El presente documento describe el enfoque, la metodología y los datos utilizados para delimitar las ecorregiones (grandes ecosistemas) y ecosistemas naturales y antrópicos terrestres de Costa Rica; según lo requiere el artículo 51 de la Ley de Biodiversidad (No. 7788, La Gaceta N° 101 del 27 de mayo de 1998) y el artículo 62 de su reglamento (Decreto Ejecutivo N° 34433 del 11 de marzo del 2008).

<sup>21</sup> [http://estadonacion.or.cr/files/biblioteca\\_virtual/020/ambiente/Obando\\_Consejacion.pdf](http://estadonacion.or.cr/files/biblioteca_virtual/020/ambiente/Obando_Consejacion.pdf)



Ley de biodiversidad. Artículo 51. Identificación de ecosistemas.	Decreto Ejecutivo Nº 34433 del 11 de marzo del 2008. Artículo 62.
“Para los efectos de esta ley, el Ministerio del Ambiente y Energía, en colaboración con otros entes públicos y privados, dispondrá un sistema de parámetros que permita la identificación de los ecosistemas y sus componentes, para tomar las medidas apropiadas, incluso la mitigación, el control, la restauración, la recuperación y la rehabilitación”.	Sobre los principios, criterios e indicadores para la identificación de ecosistemas. Para la aplicación del artículo 51 de la Ley de Biodiversidad, el SINAC preparará los principios, criterios e indicadores para la identificación de ecosistemas y sus componentes, con la finalidad de tomar las medidas apropiadas para la mitigación, el control, la restauración, la recuperación y la rehabilitación de los mismos”.

El documento está organizado en 6 secciones, un resumen ejecutivo y tres anexos. La primera introduce al lector en el tema del informe y sus objetivos. La segunda describe el marco conceptual que sustenta el enfoque utilizado para crear los mapas de ecorregiones y ecosistemas. Debido a la amplia gama de temas relacionados con el tema del informe, la discusión se limita a un subconjunto de temas críticos como la Convención de Diversidad Biológica, el enfoque por ecosistemas, los servicios ecosistémicos y el requerimiento legal de crear un mapa de ecosistemas para Costa Rica. Se presenta el concepto de ecosistema desde una perspectiva natural y antropogénica o cultural; se describen los procesos claves del ecosistema, la relación entre biodiversidad y gradientes de elevación así como los diferentes momentos y enfoques utilizados para crear mapas de ecorregiones y ecosistemas a escala mundial, continental y de país.

La cuarta sección detalla los procedimientos, datos (bióticos, abióticos, socioeconómicos y culturales) y los criterios utilizados para crear el sistema de clasificación y finalmente, en la sección 5 se muestran y describen los mapas de ecoregiones y ecosistemas. La sección de referencias (6) documenta las publicaciones y mapas utilizados en la preparación del documento. El anexo 1 describe el Sistema de clasificación fisionómico-ecológico de las formaciones vegetales de la tierra (Sistema UNESCO), el 2 contiene un resumen de clasificaciones eco-fisionómico-estructurales propuestas para Costa Rica desde 1863, el 3 resume el efecto de los factores de control e impulsores de cambio en los procesos de la ecorregión y ecosistema, el 4 presenta la nueva clasificación biogeográfica neotropical de Morrone (2014) y finalmente el 5 define el término bosque utilizado en los insumos cartográficos utilizados para crear el mapa de ecosistemas terrestres.

## 2. Marco conceptual

### 2.1. Convención de diversidad biológica y enfoque por ecosistemas

La adopción del enfoque por ecosistemas y el requerimiento legal de preparar y oficializar un mapa de ecosistemas tiene su sustento técnico-legal en la ratificación de la Convención de Diversidad Biológica (CDB)<sup>22</sup> (Ley Nº 7416 de 30 de junio de 1994), la Ley de Biodiversidad No. 7788 (La Gaceta Nº 101 del 27 de mayo de 1998) y su reglamento (decreto ejecutivo Nº 34433 del 11 de marzo de 2008), la Ley Orgánica del Ambiente (No. 7554 de octubre 1995), el Plan Estratégico 2010-2015 del SINAC y finalmente con dos acuerdos del Plan de Acción 2013-2017 derivado del Plan Estratégico del SINAC (SINAC-MINAET, 2012): el primero “elaborar y promover la política institucional para el posicionamiento del enfoque eco sistémico en las instituciones y empresas


<sup>22</sup> <http://www.cbd.int/cop/>, la CDB entró en vigencia el 29 de diciembre de 1993.

vinculadas con la gestión del SINAC” y el segundo “desarrollar el proceso de facilitación para la identificación y oficialización de los sistemas ecológicos de Costa Rica”.

El enfoque por ecosistemas se sustenta en la aplicación de metodologías científicas apropiadas para el estudio y gestión de los diversos niveles de organización biológica, sus procesos esenciales y las funciones y las interacciones (organismos y su ambiente) que tienen lugar en el ecosistema (Fig. 2). Los hitos en el desarrollo del enfoque por ecosistemas se presentan en el cuadro 1.

El enfoque por ecosistemas es el marco primario de acción del Convenio de Diversidad Biológica, sin embargo su aplicación puede expresarse de múltiples maneras y a diferentes escalas espaciales. En la práctica, existen diversas opciones de utilizar el enfoque por ecosistemas como marco de gestión para llevar a la práctica los objetivos de la CDB. Su adopción y aplicación a todos los niveles de la gestión territorial ayudará a alcanzar un equilibrio entre los tres objetivos de la Convención de Diversidad Biológica: la conservación, el uso sostenible de la biodiversidad<sup>23</sup> y la equidad en el acceso a los beneficios ambientales.

Cuadro 1: Hitos en el desarrollo del enfoque por ecosistema. Del concepto a la práctica.

Conferencia de las Partes	Acuerdos
Segunda reunión Jakarta Indonesia noviembre 1995.	<p>El enfoque por ecosistemas es adoptado como el marco primario de acción del Convenio de Diversidad Biológica (CBD, decisión II/8) y se esboza como “una estrategia para la gestión integrada de la tierra, el agua y los recursos vivos que promueve la conservación y el uso sostenible de la diversidad biológica en forma equitativa, una de sus virtudes es que reconoce que los seres humanos, con su diversidad cultural, son un componente integral de los ecosistemas”</p> 
Cuarta reunión Bratislava, Eslovaquia mayo 1998	<p>La Conferencia de las Partes reconoció la necesidad de una descripción operacional y de una elaboración conceptual del enfoque por ecosistemas (CPCBD, 1998).  <a href="http://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-04/information/cop-04-inf-09-en.pdf">http://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-04/information/cop-04-inf-09-en.pdf</a></p>
Quinta reunión Nairobi, Kenya mayo 2000	<p>Se avaló tanto la descripción del enfoque por ecosistemas como la orientación operacional y se recomendó la aplicación de los principios y demás orientación relativos al enfoque. La decisión V/6: Descripción, orientación y principios plasma el acuerdo de las partes. (<a href="http://www.cbd.int/decision/cop/?id=7148">http://www.cbd.int/decision/cop/?id=7148</a>)</p>
Séptima reunión, Kuala Lumpur, Malasia, 2004	<p>Acordó que la prioridad en ese momento era adoptar acciones concretas que facilitarían la aplicación del enfoque por ecosistemas y acogió las directrices adicionales para este efecto adoptadas como parte de la decisión VII/11. (<a href="http://www.cbd.int/decision/cop/?id=7748">http://www.cbd.int/decision/cop/?id=7748</a>).</p>

<sup>23</sup> La biodiversidad comprende diferencias genéticas al interior de las especies, incluidas las variedades de cultivos y razas de ganado.

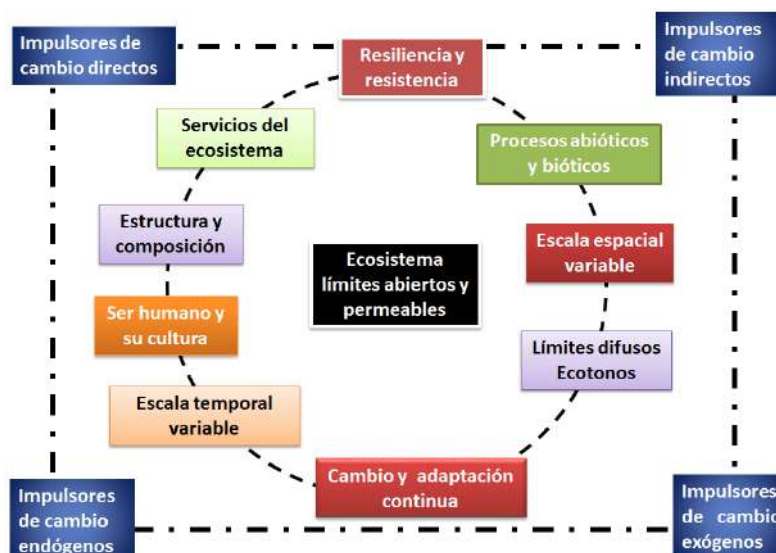


Figura 2: Conceptualización de ecosistema y elementos del enfoque por ecosistemas. Basado en <http://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-04/information/cop-04-inf-09-en.pdf>

Esta estrategia no excluye otras modalidades de gestión adoptadas previamente en los marcos de políticas nacionales y sustentados por la legislación existente, sino que más bien reconoce el valor de tales esfuerzos y formas de trabajo, aportando la visión del ecosistema y sus servicios<sup>24</sup> como punto de convergencia para hacer frente a las situaciones complejas que enfrenta la humanidad en el siglo XXI. Los principios del enfoque por ecosistemas son compatibles con otros enfoques de gestión y conservación como las reservas de la biosfera, las áreas silvestres protegidas, los programas de conservación de especies únicas, los corredores biológicos y el manejo integrado de cuencas hidrográficas y recursos hídricos.

La política del sistema de áreas silvestres protegidas de Costa Rica (SAP) tiene como objetivo “consolidar un sistema de Áreas Silvestres Protegidas para la conservación in situ, que sea comprensivo, eficazmente gestionado y ecológicamente representativo de la diversidad biológica del país, por medio del reconocimiento, promoción y fortalecimiento de los diferentes modelos de gobernanza<sup>25</sup> que garanticen la provisión a largo plazo de bienes y servicios ecosistémicos” (SINAC 2010). Para cumplir con este objetivo se deben mantener los procesos ecológicos esenciales y los sistemas de apoyo a la vida, la preservación de la diversidad genética y la garantía de uso a largo plazo de las especies y los ecosistemas; mandatos que se puede lograr mediante el enfoque por ecosistemas.

<sup>24</sup> Existen múltiples definiciones de los servicios de los ecosistemas; sin embargo una de las más recientes y ampliamente aceptada es la de Groot et al., 2010 quienes definen servicios ecosistémicos como las contribuciones directas o indirectas de los ecosistemas al bienestar humano. Los servicios se dividen en provisión, de regulación y culturales (Montes y Sala 2007).

<sup>25</sup> La gobernanza es el “arte o manera de gobernar que se propone como objetivo el logro de un desarrollo económico, social e institucional duradero, promoviendo un sano equilibrio entre el Estado, la sociedad civil y el mercado de la economía” (<http://www.rae.es>); promueve la equidad, la participación, el pluralismo, la transparencia, la responsabilidad y el estado de derecho, de modo que sea efectivo, eficiente y duradero. La corrupción, violencia y pobreza son las mayores amenazas a la buena gobernanza.

La teoría ecológica indica que la distribución y los límites de los ecosistemas no son únicos y que más bien responden a los objetivos del análisis o a los criterios utilizados para su delimitación (Josse et al., 2003; Olson et al., 2001). Por ejemplo, el límite del ecosistema “bosque seco” puede ser diferente para un botánico, un ornitólogo, un ecólogo de comunidades, un ganadero o un político. Esta diversidad de enfoques disciplinarios, asociados a la complejidad biótica y abiótica del país dificulta crear “ecosistemas universales”: unidades funcionales que satisfagan los requerimientos de los diferentes actores involucrados en el uso y gestión de la biodiversidad y de los servicios que proveen los ecosistemas.

El objetivo de crear el mapa de grandes ecosistemas (ecorregiones) y ecosistemas de Costa Rica es cuantificar y monitorear su extensión, recuperación, integridad y los servicios que proveen (cuadro 2 y fig. 3), para luego proponer mecanismos que aseguren la distribución de los beneficios de manera equitativa y justa a la sociedad costarricense.

El agua, es quizás el servicio ecosistémico de mayor valor<sup>26</sup> para la sociedad; ya que es utilizada para consumo humano, riego, navegación, recreación y generación hidroeléctrica, entre otros. Sin embargo, dicho servicio no está circunscrito a un ecosistema particular sino más bien a una cuenca hidrográfica, la cual puede incluir una multiplicidad de ecosistemas. Cada ecosistema tiene sus propias características bióticas y abióticas y posee una capacidad diferenciada de producir flujos de servicios.

Cuadro 2: Servicios de los ecosistemas<sup>27</sup>

<i>Servicios del ecosistema</i>	<i>Ejemplos</i>	<i>Sustitutos</i>
<b>No renovables</b>		
Rocas y minerales	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Utensilios de metal</li> <li>2. Piedra para la construcción</li> <li>3. Piedras preciosas</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Utensilios de cerámica</li> <li>2. Plásticos</li> <li>3. Piedras artificiales</li> </ol>
Combustibles fósiles	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Petróleo, gas natural, carbón.</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Combustibles sintéticos.</li> </ol>
<b>Renovables</b>		
Vida Silvestre terrestre y marina (alimentos, pieles, observación)	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Caza de vida silvestre para la alimentación y pieles.</li> <li>2. Adornos naturales</li> <li>3. Oportunidades recreativas relacionadas con la vida silvestre (v.g. fotografía, observación)</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Animales domésticos para consumo de carne y pieles.</li> <li>2. Adornos de plástico, yeso.</li> <li>3. Animales en zoológicos.</li> </ol>

<sup>26</sup> El concepto de valor tiene una definición técnica en economía; sin embargo para los fines del presente documento se puede entender como todo aquello que contribuye al bienestar humano. La valoración de los servicios de los ecosistemas es una estimación monetaria del valor de un servicio particular del ecosistema en un momento dado, bajo una serie de supuestos y para una sociedad particular.

<sup>27</sup> Aun cuando en la literatura científica existe una distinción clara entre procesos y servicios del ecosistema, en la práctica su distinción no siempre es evidente; en especial cuando el término utilizado para designar un proceso complejo es muy similar al utilizado para caracterizar el servicio. Por ejemplo, el servicio de “regulación hídrica” en una cuenca es producto del proceso denominado “regulación de flujos hidrológicos”; el cual incluye infiltración-percolación, almacenaje del agua de lluvia en el suelo y su posterior liberación.

Cuadro 2: Servicios de los ecosistemas. Cont.

<i>Servicios del ecosistema</i>	<i>Ejemplos</i>	<i>Sustitutos</i>
<b>Renovables</b>		
Vegetales (alimentos, fibras, tintes, combustible, plantas medicinales)	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Madera para uso en construcción</li> <li>2. Hierbas medicinales</li> <li>3. Madera para escultura</li> <li>4. Extracción de plantas comestibles (v.g. palmito)</li> <li>5. Extracción de palmas para uso en construcción de viviendas</li> <li>6. Biocombustibles, carbón vegetal</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Metal, cemento, plástico.</li> <li>2. Medicamentos sintéticos, productos agrícolas.</li> <li>3. Yeso y plástico.</li> <li>4. Plantas comestibles cultivadas.</li> <li>5. Techos metálicos, plástico.</li> </ol>
Agua (superficial, subterránea)	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Consumo agua</li> <li>2. Recreación en entornos acuáticos naturales</li> <li>3. Transporte fluvial</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Desalinizar o importar agua</li> <li>2. Parques acuáticos, entornos artificiales.</li> <li>3. Transporte terrestre, aéreo</li> </ol>
Suelo	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Sustrato para cultivos</li> <li>2. Ladrillos, construcción</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Suelo artificial, hidroponía</li> <li>2. Plásticos</li> </ol>
Recreación, belleza escénica, educación	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Fotografía en ambientes naturales</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Fotografía (edificios, personas).</li> </ol>
Animales	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Control natural de plagas</li> <li>2. Polinización natural</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Plaguicidas</li> <li>2. Polinización antrópica</li> </ol>
Plantas	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Control natural de plagas</li> <li>2. Polinización natural</li> <li>3. Sumideros de carbono</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Plaguicidas</li> <li>2. Polinización antrópica.</li> </ol>
<i>Servicios del ecosistema</i>	<i>Ejemplos</i>	<i>Sustitutos</i>
Regulación del ciclo hidrológico	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Salvaguarda patrones "naturales" tanto regionales como locales de viento, precipitación, temperatura, descarga, escorrentía, calidad del agua.</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Trasvases y riego</li> <li>2. Aire acondicionado</li> <li>3. Plantas de tratamiento</li> </ol>
Movilidad de nutrientes		<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Fertilización</li> </ol>
Suelo y agua	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Mantener fertilidad del suelo, fertilización natural</li> <li>2. Control de la erosión</li> <li>3. Almacenamiento de agua en el suelo para uso futuro</li> <li>4. Purifica agua</li> <li>5. Suelo filtra contaminantes</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Fertilización artificial</li> <li>2. Dragado, obras de conservación de suelos</li> <li>3. Represas y embalses</li> <li>4. Plantas de tratamiento de agua.</li> <li>5. Plantas de tratamiento</li> </ol>
Atmósfera	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Protección contra rayos ultravioleta.</li> <li>2. Purificación del aire.</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Bloqueador solar, ropa, anteojos de sol.</li> <li>2. Filtros de aire.</li> </ol>
Regulación de inundaciones y sequías	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Infiltración, percolación, aumento en el tiempo de concentración.</li> <li>2. Aporte a agua subterránea</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Manejo de suelos</li> <li>2. Represas, tanques</li> </ol>

Fuente: Adaptado de Brown et al. 2006 y Haines-Young et al. 2009.

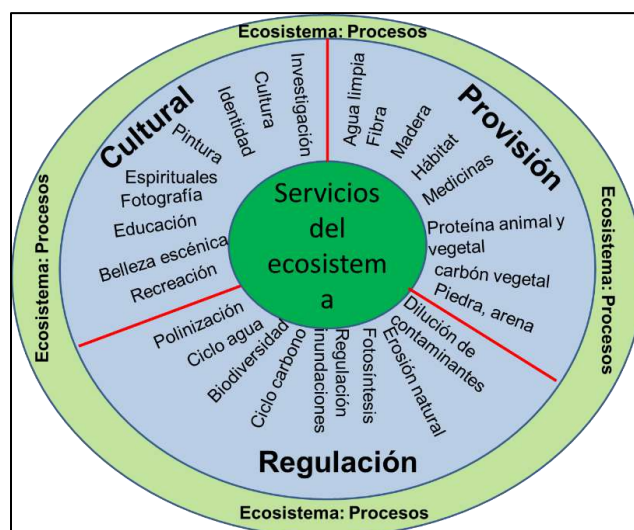


Figura 3: Clasificación de los servicios del ecosistema en provisión, regulación y culturales.

El enfoque por ecosistemas parte de la premisa que los ecosistemas proveen servicios<sup>28</sup>, lo cual es ampliamente aceptado por académicos, políticos y los gestores-usuarios de dicho capital natural. Sin embargo, en el mundo real, los ecosistemas poseen diferentes tamaños, formas y en la mayoría de los casos sus límites son difusos y dependen de la escala a la cual se analiza un determinado proceso o componente. Por otro lado, para inventariar, monitorear, valorar y gestionar dichos servicios es necesario delimitar en el espacio y tiempo estas unidades discretas denominadas “ecosistemas”.

El ecosistema es la unidad funcional fundamental que provee una amplia gama de servicios (v.g. madera, agua, arroz, carne, leche, regulación hidrológica) a la sociedad en el corto, mediano y largo plazo. La visión de “*conservación del ambiente*” se justifica desde una perspectiva ética, social y económica; sin embargo bajo este nuevo paradigma se convierte en el elemento central de la gestión del territorio y por ende del desarrollo nacional, asegurando en última instancia un mejor nivel de vida para la población costarricense actual y futura.

Para proveer servicios a largo plazo es necesario lograr un equilibrio entre conservación de ecosistemas naturales y antrópicos. El ordenamiento y gestión del territorio con un enfoque integral es un requisito para gestionar el capital natural. En este sentido, para el desarrollo de políticas ambientales y planes de gestión del capital natural, Kremen (2005) propone lo siguiente<sup>29</sup>:

- A. Identificar los servicios claves que provee el ecosistema (v.g. hábitats<sup>30</sup> para vida silvestre, agua, regulación de avenidas, alimento).

<sup>28</sup> COP 5 Decision V/6- Ecosystem approach, <http://www.cbd.int/decision/cop/?id=7148>

<sup>29</sup> Estos cuatro aspectos se sustentan en un componente de investigación y monitoreo; los cuales a su vez son la base de la gestión adaptativa requerida por el EE.

<sup>30</sup> El hábitat es el entorno natural donde habita o vive un determinado organismo (animal o planta). Le ofrece las condiciones adecuadas para que pueda residir, reproducirse y perpetuar su presencia. Se compone de factores abióticos (v. g. suelo, humedad, temperatura, luz y agua) y bióticos (v. g. disponibilidad de alimentos, presencia de otros organismos). Algunos ejemplos de hábitats son: bosque nuboso de Monteverde, bosque ribereño del río Pacuare, plantación de café en Pérez Zeledón y humedal de Palo Verde.

- B. Determinar los diversos aspectos de la estructura/composición de las comunidades ecológicas que inciden en el funcionamiento del ecosistema a escala de paisaje, dando especial atención a las respuestas compensatorias de las comunidades que estabilizan el funcionamiento o a secuencias de extinción no aleatorias que rápidamente la debilitan.
- C. Evaluar los factores ambientales claves que influyen en la provisión de los servicios.
- D. Identificar y medir las escalas espacio-temporales en las cuales operan tanto los proveedores como los servicios.

El capital natural es la extensión de la noción económica de capital (medios de producción) al flujo de servicios (provisión, regulación, culturales) que proveen los ecosistemas naturales; equiparándolo de esta manera con el capital productivo<sup>31</sup>. Constituye una forma de estimar el valor de un ecosistema, una alternativa a la visión más tradicional: la naturaleza y la vida no humana constituyen recursos naturales pasivos sin producción propia. Por ejemplo, un ecosistema forestal proporciona un flujo continuo aunque no constante de nuevos árboles, el cual puede proveer madera de manera sostenible en el tiempo si se considera la capacidad del autogeneración del sitio. Dado que el flujo de servicios de los ecosistemas requiere que funcionen como sistemas integrales; la estructura y composición del sistema son componentes esenciales del capital natural.

## 2.2. Concepto de ecosistema

El ecosistema es un concepto abstracto utilizado por primera vez por Tansley (1935) y en la actualidad tiene múltiples definiciones como se aprecia a continuación:

El artículo 2 de la Convención de Diversidad Biológica lo define como (<http://www.cbd.int/cop/>): “Se entiende a un complejo dinámico de comunidades vegetales, animales y de microorganismos y su medio no viviente que interactúan como una unidad funcional”.

En Costa Rica, la Ley de Biodiversidad No. 7788 del 27 de mayo de 1998 lo define como: “Complejo dinámico de comunidades de plantas, animales, hongos y microorganismos y su medio físico, interactuando como una unidad funcional” (Ley de Biodiversidad No. 7788 del 27 de mayo de 1998). Por su parte, el reglamento a la Ley de Biodiversidad (Decreto 34433-08) indica que el enfoque por ecosistemas “...Reconoce que los seres humanos con su diversidad cultural, constituyen un componente integral de muchos ecosistemas y son esenciales para la aplicación de este enfoque”.

En el mundo académico, científicos como Odum (1971) lo define como: “Una unidad de un sistema que incluye los organismos (la “comunidad”) y su entorno físico en una localidad determinada, de tal forma que el flujo de energía permite definir cadenas tróficas, diversidad biológica y ciclos de nutrientes (intercambio de materia entre elementos vivientes y no vivientes)” (Odum 1971). En tanto que para Hassa et al. (2005) es una “unidad funcional relativamente homogénea de tamaño variable conformada por seres vivos-incluidos los humanos-que interactúan entre sí y con el ambiente (agua, energía, nutrientes) a una escala espacio-temporal particular”.

---

<sup>31</sup> <http://www.eoearth.org/view/article/154791/>

El sol es la principal fuente de energía en los ecosistemas. Los productores primarios (v.g. plantas verdes) transforman nutrientes, agua y energía en biomasa, la cual a su vez es transformada por otros seres vivos mediante las cadenas tróficas hasta volver nuevamente al banco de nutrientes inorgánico por la acción de los descomponedores mediante el proceso de mineralización. Una característica clave de los ecosistemas es que los nutrientes se reciclan pero la energía no (se disipa como calor). Los ecosistemas (Fig. 4), al integrar elementos bióticos, abióticos, procesos e interacciones, constituyendo el marco ideal para describir, planificar, evaluar y monitorear la gestión integral del territorio a diferentes escalas espaciales y temporales (Hassa et al. 2005, Noss 1990).

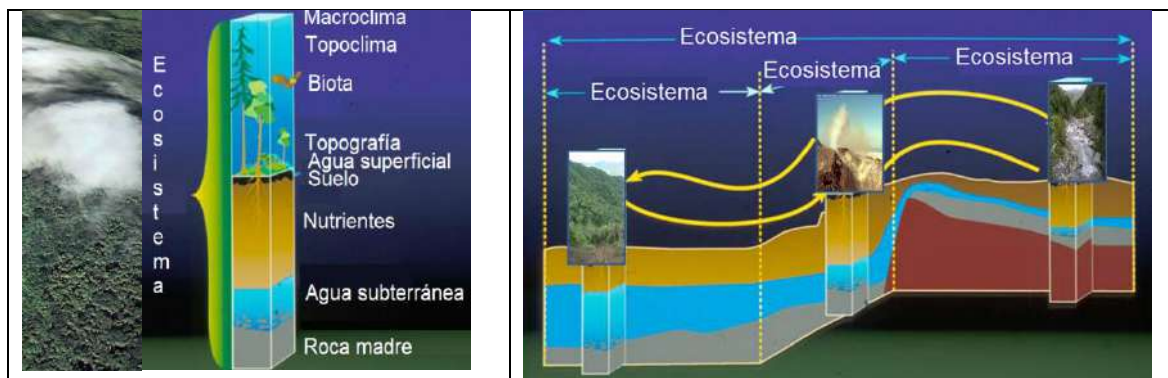


Figura 4: El ecosistema es un sistema abierto constituido por elementos bióticos, abióticos, procesos e interacciones a diferentes escalas espaciales y temporales.

Aun cuando todos podemos identificar con facilidad un ecosistema (v. g. sabana, humedal, bosque seco, cultivo de café), la ciencia todavía no ha podido descifrar y menos aún explicar con certeza los procesos e interacciones que explican su permanencia, desaparición o transformaciones en el tiempo. Dada esta brecha de conocimiento, diversos autores (Frankklin et al. 1981, Noss, 1990, Zacharias and Roff 2000) proponen estudiar la *composición*, *estructura* y *funcionamiento* del ecosistema para cuantificar y entender las diferentes expresiones de la biodiversidad en un área y tiempo dado. A continuación se describen brevemente los conceptos de *composición*, *estructura* y *funcionamiento* del ecosistema (Frankklin et al. 1981, Myster 2001, Noss 1990, Zacharias and Roff 2000).

**Composición:** La composición está relacionada con los elementos individuales así como con su variedad en una colección o arreglo e incluye su expresión a nivel genético, poblacional, de la comunidad, ecosistema y paisaje en tiempo y espacio.

**Estructura:** La estructura es la distribución, orden y función de las partes en un todo. En el ecosistema la estructura se materializa como la organización física o patrón espacio-temporal de las diferentes expresiones de la biodiversidad (v.g. genes, especies, poblaciones) más su red de relaciones. Los atributos estructurales se componen de elementos bióticos y abióticos que contribuyen a la biodiversidad mediante la provisión de diversos hábitats a nivel de comunidades y diversos patrones espaciales a nivel de paisaje. Algunas aproximaciones al estudio de la estructura del ecosistema son (MRAG & UNEP-WCMC 2008, Myster 2001):



- i. *Componentes estructurales del ecosistema*. Algunos ejemplos son: riqueza de especies, intercambio de nutrientes orgánicos/inorgánicos entre los organismos; factores reguladores o condiciones físicas del ecosistema (agua, topografía, energía, luz).
- ii. *Cadenas tróficas*. Relación entre productores, consumidores y descomponedores.
- iii. *Estructura vertical y horizontal (geoespacial)*. El ecosistema se materializa como una estructura espacial funcional, de límites permeables y tamaño variable.
  - o *Vertical*: estratificación de los organismos en respuesta a diferentes condiciones del medio (v.g. temperatura, agua, nutrientes, luz). Ejemplo Estratos en el bosque.
  - o *Horizontal*: Distribución en espacio de los elementos del ecosistema (especies, recursos); organización y patrones de paisaje.

En general, los principales enfoques para definir la estructura del ecosistema se pueden clasificar como analíticos (descripción detallada de elementos) o de síntesis (elementos son combinados en categorías o como parte de medidas integradas).

**Funcionamiento:** La palabra función hace referencia a una actividad o al conjunto de actividades que desempeña uno o varios elementos de forma complementaria para conseguir un objetivo concreto y definido. En un ecosistema, este concepto incluye procesos ecológicos, geológicos, climáticos, hidrológicos y evolutivos que moldean la composición-estructura del ecosistema a nivel local, regional y global y que por ende mantienen la biodiversidad en sus diferentes expresiones. En la terminología de ecosistemas del Milenio a estas funciones se les denomina “de soporte” y los seres humanos las percibimos como servicios (v.g. polinización, producción primaria, descomposición, infiltración, evapotranspiración, fotosíntesis, ciclo de nutrientes y ciclo del agua). Para mayores detalles ver la sección 2.5. Procesos ecológicos y servicios del ecosistema.

### 2.3. Ecosistemas naturales y antroposistemas

A la llegada de los españoles en 1520 se estima que un 95% del territorio nacional era un gran ecosistema natural desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 3.100 msnm (páramo). Al momento de la independencia en 1821 se estima que el 90% del territorio nacional estaba despoblado y las zonas con mayor desarrollo agropecuario (antroposistemas) se encontraban en la depresión Tectónica Central (lo que hoy ocupan las ciudades de San José, Alajuela, Heredia y Cartago y sus zonas de influencia inmediata), la desembocadura del río Matina, la zona ubicada entre Puntarenas y Esparza, los alrededores de Nicoya, Santa Cruz, Filadelfia y el corredor formado por Liberia, Bagaces y Cañas (Hall, 1984).

En los siglos XIX y XX, el desarrollo económico del país se sustentó en la tala, quema y conversión de ecosistemas forestales en ecosistemas culturales: ganadería extensiva, cultivos y pequeños núcleos de población. La transformación del ecosistema natural (bosque) a uno cultural se catalogaba como una “mejora” que permitía reclamar derechos sobre la tierra, realizar transacciones económicas y recibir apoyo estatal.

El proceso de colonización y conversión de bosque a pastos, cultivos y núcleos de población continuó hasta cubrir el 36,5% del territorio nacional para el período 1940-50. Para dicha época, la mayor parte de los bosques de las vertientes Pacífico Norte y Central (v. g. Valle Central, San Ignacio, Turrubares, San Mateo y Guanacaste - con excepción de los cerros de la Península de Nicoya) ya habían desaparecido o degradados por la extracción selectiva de especies preciosas y altamente fragmentados.

En el Pacífico Sur, la extensión de bosque continuo se había reducido drásticamente en los valles de El General (San Isidro, Buenos Aires y Palmar) y Coto Brus (San Vito y alrededores). En la vertiente Caribe, el bosque dio paso a pastos y plantaciones de banano en el corredor comprendido entre Guápiles, Siquirres, Matina y Limón. En la zona Norte, la expansión agropecuaria se dio principalmente en los alrededores de Upala y los Chiles. Entre 1940 y 1984, Sader y Joyce (1988) estimaron que la cobertura forestal de Costa Rica se redujo en un 50%; sólo las zonas con alta precipitación, menos accesibles y en terrenos con fuerte pendiente mantenían bosques relativamente inalterados.

En contraste con esta realidad, a partir de 1985-90 el patrón de deforestación se revirtió y para el año 2005, Costa Rica pasó de ser uno de los países con una de las tasas más altas de deforestación en Centro América entre 1981 y 1990 (aproximadamente 2,9%) a un país con una cobertura forestal<sup>32</sup> cercana al 51% (Sánchez-Azofeifa et al. 2006) (Fig. 4). La acelerada deforestación observada entre 1950 y 1985-90 obedeció a múltiples factores externos e internos, los cuales motivaban a los dueños de la tierra a convertir terrenos con bosque en pasto y cultivos de exportación, con el fin de suplir la demanda del modelo agro-exportador fomentado por los gobiernos de aquella época. El mapa más reciente de tipos de bosques de Costa Rica<sup>33</sup> (Ortiz 2014) elaborado con imágenes RapidEye (<http://www.blackbridge.com/rapideye/>) del año 2012 reporta una cobertura forestal de 50,2% (maduro, secundario, palma, mangle, decido).

Los antroposistemas son, con frecuencia, un mosaico heterogéneo que combina diferentes usos y coberturas de la tierra. Por ejemplo, en el país es frecuente encontrar bosques ribereños en áreas urbanas y bosques remanentes y secundarios en paisajes agrarios (cuadro 3). Estos espacios ofrecen una oportunidad para la gestión de la biodiversidad remanente; así como de los servicios que proveen estos ecosistemas.

---

<sup>32</sup> Es importante aclarar que el uso del término bosque incluye tanto bosque maduro como secundario y por lo tanto la calidad y cantidad del flujo de servicios es diferente en cada tipo de bosque.

<sup>33</sup> Descargar de <http://www.sirefor.go.cr/TiposBosque2013.rar>

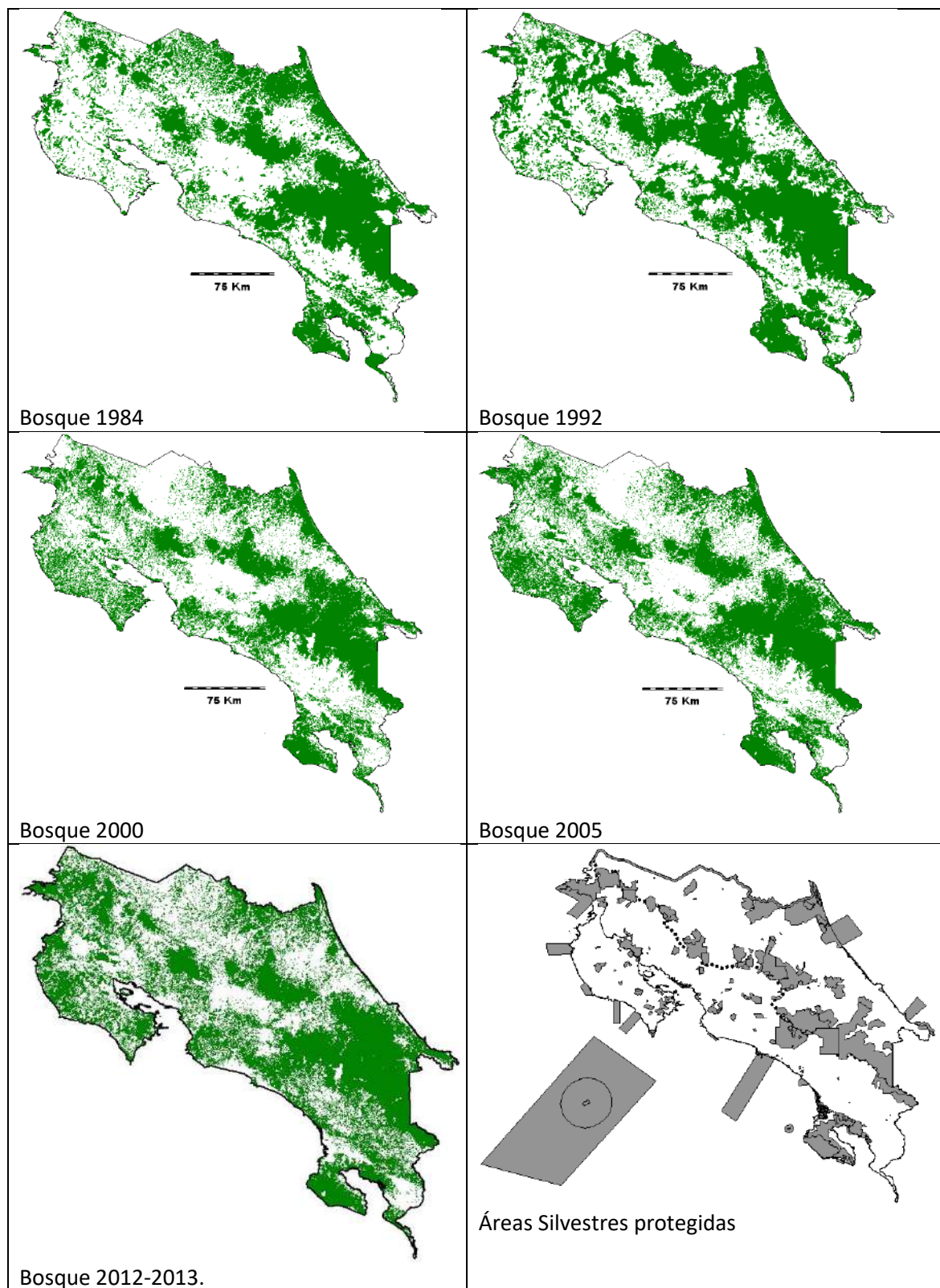






Figura 5: Evolución de la cobertura forestal de Costa Rica y áreas silvestres protegidas. El término bosque incluye bosque maduro, secundario, de palmas y mangle. Fuente: Mapas oficiales de cobertura forestal de 1984, 1992, 2000, 2005 y 2012-2013.

Cuadro 3: Antroposistemas y su expresión en Costa Rica.

Biomás antropogénicos	Expresión en Costa Rica
Asentamientos humanos densos caracterizados por ambientes contruidos y con alta densidad de población.	<p data-bbox="715 275 831 309">Turrialba.</p> 
Pueblos y asentamientos agrarios.	<p data-bbox="715 734 991 768">Los Laureles, Siquirres.</p> 
Terrenos cultivados y cultivos mezclados con otros usos de la tierra.	<p data-bbox="715 1205 1023 1238">Falda sur del Volcán Irazú.</p> 
Uso ganadero, pastoreo con áreas muy pequeñas de cultivos y bosque.	<p data-bbox="715 1597 986 1630">Zona norte de Heredia</p> 

Cuadro 3: Antroposistemas y su expresión en Costa Rica (Cont.)

---

Forestal, bosque con presencia humana y de agricultura. Zona norte de Alajuela.




---

Áreas silvestres sin intervención humana. Pueden ser Áreas silvestres protegidas y patrimonio natural del Estado o terrenos privados. Laguna Botos, P. N. Volcán Poás.




---

Basado en Ellis y Ramankutty (2008)

#### 2.4. Gran ecosistema (ecorregión) y ecosistema

La primera etapa en la aplicación de los conceptos de “región” y “región natural” data de inicios del siglo XX con los trabajos de Herbertson a nivel mundial (1905) y Joerg (1914) en América del Norte. Dichos autores utilizaron la fisiografía, geología, clima<sup>34</sup> y vegetación para delimitar espacios geográficos homogéneos que denominaron “regiones naturales”. Posteriormente y especialmente en los ambientes más alterados de Europa, se utilizaron las “clasificaciones integradas” como parte del inventario de los recursos naturales con fines de ordenamiento territorial; poniendo de manifiesto las características sistémicas del territorio como un conjunto de componentes interdependientes. Algunos ejemplos de este enfoque “territorial integrado” son los trabajos de Haase (1989) para Alemania; Brink et al. (1965) para Inglaterra; Tricart (1973), Klijn (1988) para Holanda y González (1973, 1976) y Bolós (1992) para España.

En las décadas del 60, 70, 80 y 90 se publican varios trabajos que proponían regionalizar el planeta utilizando “paisajes naturales” basados en variables climáticas y edáficas (Milanova and Kushlin 1993) así como en variables bióticas (Dasmann, 1972; 1974, Udvardy 1975). En esta misma

---

<sup>34</sup> El clima se define como el estado de las condiciones atmosféricas promedio en determinada zona y durante un periodo de tiempo largo (usualmente 30 años).

época aparecen los trabajos de McHarg (1969), Hills (1961), Lacate (1969) y Wertz and Arnolz (1972) quienes introducen conceptos ecológicos en la planificación territorial en los Estados Unidos de América.

En 1967, Crowley utiliza por primera vez el término “ecorregión” (áreas con similar vegetación, clima y suelos) para delimitar, describir y clasificar los ecosistemas de Canadá y además introduce el elemento “multiescala” al dividir el territorio en tres niveles jerárquicos: dominios, divisiones y provincias. Su estudio pone de manifiesto que los patrones ambientales pueden ser homogéneos y heterogéneos a la vez en función de la escala a la que se observen. En Centro América, Panamá y República Dominicana, el sistema de Zonas de Vida de Holdridge (1947, 1979) jugó un papel importante como herramienta para el mapeo de vegetación potencial utilizando datos climáticos (Holdridge 1962; Tesaico 1967, Tosi 1969, De la Cruz 1976, UNDP 1970).

La década del 80 marcó un hito importante en la inserción de los conceptos y principios ecológicos en la planificación ecorregional de países como Estados Unidos y Canadá. Reconociéndose, por primera vez, la necesidad de utilizar un marco de mesoescala para la gestión de los ecosistemas independientemente de los límites administrativos. Dentro de esta línea de trabajos gubernamentales se pueden citar la clasificación ecológica de Canadá (Wiken and Ironside, 1977; Wiken, 1986; Wiken et al, 1996; Marshall et al. 1998) y los trabajos realizados en Estados Unidos de América para el Servicio de Peces y Vida Silvestre (USFWS) (Bailey and Cushwa 1981) así como los mapas de ecorregiones elaborados para el Servicio Forestal (USFS) (Bailey 1976, 1978, 1995,1998; Cleland et al. 1997; McNab and Avers, 1994; Bailey et al., 1994) y la Agencia de Protección Ambiental (EPA) (Omernick and Gallant,1986).

Posteriormente, de 1990 al presente, autoridades gubernamentales en materia ambiental y de recursos naturales así como ONGs de países como Nueva Zelanda (Ann Froude and Ann Beanland, 1999; Cutting and Cocklin, 1992; Leathwick et.al., 2003; Harding and Winterbourn 1997), Argentina (Burkart et.al., 1998; Daniele and Natenzon, 1994; Bucher 1996), Sudáfrica (Kleynhans, Thirion and Moolman, 2005), Costa Rica (Ankersen et al. 2006, Bolaños y Watson 1993; Rodríguez, 1996; Watson y Jiménez 2001); Méjico<sup>35</sup> (INEGI, CONABIO e INE, 2007 y 2008), Bolivia<sup>36</sup>, Perú<sup>37</sup>, Colombia<sup>38</sup>, Paraguay<sup>39</sup>, Guatemala<sup>40</sup>, Chile<sup>41</sup> desarrollaron programas de mapeo ecorregionales como insumo para una gestión del medio natural coherente con su realidad biofísica y socioeconómica.

El bioma es un término que también es utilizado con frecuencia para referirse a “ecorregiones” conformadas por un conjunto de ecosistemas (plantas y animales) pertenecientes a una clase fisonómica determinada (v. g. bosque, arbusto, pradera). Los biomas son regiones geográficas con

<sup>35</sup>[http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ecort08gw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ecort08gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no)

<sup>36</sup> <http://www.boliviaenlared.com/html/ecorregiones.html#ref-riquez-bolivia>

<sup>37</sup> <http://dgffs.minag.gob.pe/index.php/ecorregiones-del-peru>

<sup>38</sup>[http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/mec/ecosistemas\\_continenciales\\_costeros\\_y\\_marinos.pdf](http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/mec/ecosistemas_continenciales_costeros_y_marinos.pdf),  
[http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/IDEA/2010615/lecciones/eco\\_col/eco\\_col1.html](http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/IDEA/2010615/lecciones/eco_col/eco_col1.html)

<sup>39</sup> <http://parquesnacionalesdelparaguay.blogspot.com/2013/02/nuevo-mapa-de-las-ecorregiones-del.html>

<sup>40</sup> <http://biblio3.url.edu.gt/IARNA/serie-divulgativa/8.pdf>

<sup>41</sup> [http://www.mma.gob.cl/librobiodiversidad/1308/biodiversid\\_parte\\_1a.pdf](http://www.mma.gob.cl/librobiodiversidad/1308/biodiversid_parte_1a.pdf)

condiciones climáticas similares, cuyas especies dominantes comparten un ciclo de vida similar, así como las mismas adaptaciones climáticas y la estructura física (McGinley and Erle 2008). En general, las comunidades vegetales conforman un elemento distintivo de los ecosistemas y por ende la cartografía de la vegetación puede utilizarse como un sustituto para el mapeo de un bioma.

Los sistemas más conocidos para clasificar biomas terrestres son el sistema de clasificación de Zonas de Vida (Holdridge 1979), las provincias biogeográficas del mundo (Udvardy 1975), los ecosistemas del mundo (Olson et al. 1983<sup>42</sup>). Algunos ejemplos de aproximaciones al mapeo de biomas terrestres son los siguientes: ecorregiones de los Estados Unidos continental (Omernik, 1987), ecorregiones continentales (Bailey 1989), biomas terrestres, las ecozonas del mundo (Schultz, 1995) y los ecosistemas terrestres del mundo: un nuevo mapa de la vida en la Tierra (Olson et al. 2001).

En contraste con el concepto de ecosistema natural, más recientemente se ha introducido el término "anthromes o antroposistemas"<sup>43</sup> para designar entidades estructurales y funcionales producto de la interacción sociedad-ambiente (Ellis and Ramankutty 2008, 2013) que describen los patrones ecológicos actuales de la biosfera terrestre producto de la interacción directa y continua del ser humano en los ecosistemas originales.

A lo largo de miles de años el ser humano ha transformado los sistemas naturales en espacios agrícolas, ganaderos, urbanos, acuícolas, mineros y silvícolas, "antroposistemas" que articulan la ocupación actual del territorio (Fig. 6). Dado que los humanos hemos modificado, directa o indirectamente, la mayoría de los ecosistemas originales, su biodiversidad y procesos, Ellis y Ramankutty (2008) proponen clasificar los elementos de la biosfera como un gradiente de alteración como se ilustra en el cuadro 3.

A escala global, la división del planeta en ecorregiones ha evolucionado de una visión meramente académica o descriptiva (v.g. Schultz, 1995) a su aceptación internacional como una herramienta efectiva para diseñar e implementar planes y programas de conservación locales, nacionales e internacionales (Arriaga et.al, 2000; 1998, Dinerstein et. al. 1995, Olson and Dinerstein 1998). Por otra parte, los biomas antropogénicos son, con frecuencia, un mosaico heterogéneo que combina diferentes usos y coberturas de la tierra. Por ejemplo, en el país es frecuente encontrar bosques ribereños en áreas urbanas y bosques remanentes y secundarios en paisajes agrarios (cuadro 3). Estos espacios ofrecen una oportunidad para la gestión de la biodiversidad remanente; así como de los servicios que proveen estos ecosistemas.

## 2.5. Procesos ecológicos y servicios del ecosistema

En un sentido genérico, un proceso es un conjunto de actividades relacionadas, ordenadas y usualmente sucesivas en un entorno natural o antrópico (v. g. una fábrica) que culmina con un producto o servicio. Los servicios de los ecosistemas son el "producto"<sup>44</sup> tangibles o no de uno o

<sup>42</sup> Ver <http://cdiac.ornl.gov/epubs/ndp/ndp017/ndp017b.html>

<sup>43</sup> <http://ecotope.org/aem/>

<sup>44</sup> El concepto genérico de producto es todo aquello que ha sido fabricado o producido. Y en el contexto del enfoque por ecosistemas podemos equiparar al ecosistema con una "fábrica" que produce flujos continuos aunque no constante de servicios (provisión, regulación y culturales); los cuales pueden o no ser percibidos por los humanos.

más procesos (también llamados funciones) del ecosistema que sustentan o contribuyen a mejorar de manera directa o indirectamente la calidad de vida humana.

Aun cuando en la literatura científica existe una distinción clara entre procesos, funcionamiento y servicios del ecosistema, en la práctica su distinción no siempre es evidente; en especial cuando el término utilizado para designar un proceso complejo es muy similar al utilizado para caracterizar el servicio. Por ejemplo, el servicio de “regulación hídrica” (Bradshaw et al. 2007) en una cuenca hidrográfica es el producto del proceso denominado “regulación de flujos hidrológicos”; el cual incluye infiltración-percolación, almacenaje del agua de lluvia en el suelo y su posterior liberación.

En el ecosistema, los procesos son complejos porque modulan las relaciones e interacciones entre los elementos bióticos y abióticos a diferentes escalas espaciales y temporales. Es posible distinguir una gran variedad de procesos físicos, químicos y biológicos que incluyen desde reacciones bioquímicas a nivel celular hasta el movimiento de masas de aire a nivel planetario. Dada esta complejidad y con el fin de facilitar la medición y monitoreo de la salud e integridad de los ecosistemas, la comunidad científica sugiere centrarse en cuatro conjuntos de procesos fundamentales que operan en todo ecosistema; a saber: el *ciclo hidrológico*, los *ciclos biogeoquímicos (nutrientes)*, el *flujo de energía* y la *sucesión ecológica (dinámica de la comunidad: respuesta del ecosistema a perturbaciones que ocasionan cambios en su composición y estructura)*.

La modificación de cualquiera de ellos impactará de forma directa o indirecta a los otros, ya que en realidad se trata de diferentes expresiones de aspectos vitales de los ecosistemas. Por ejemplo, no puede existir la vida aeróbica, tal y como la conocemos, sin agua, sin aire o sin nutrientes. **Los cuatro procesos operan simultáneamente para mantener al ecosistema saludable, lo que a su vez le permite proveer un flujo de servicios continuos aunque no constantes en el tiempo**<sup>45</sup>. El conocimiento y la medición periódica (monitoreo) de los procesos ecológicos son esenciales para una mejor gestión de los ecosistemas y su entorno. Los procesos ecológicos poseen las siguientes características<sup>46</sup>:

- 👍 Operan a escala local, de paisaje, regional y global.
- 👍 Afectan la dinámica y los patrones espaciales y temporales de las comunidades bióticas.
- 👍 Desempeñan un papel esencial en el mantenimiento de la complejidad de las comunidades, así como de la integridad de los ecosistemas.
- 👍 Influyen directa e indirectamente tanto en ecosistemas naturales como culturales (sostenibilidad ecológica).

---

<sup>45</sup> Los servicios del ecosistema (naturales o antrópicos) son el resultado de sus procesos, los cuales a su vez están sujetos a la variabilidad (natural o asociada a acciones antrópicas) de procesos planetarios y locales (v. g. El Niño-Oscilación Sur, empujes fríos, incendios, deslizamientos, avenidas, fertilización) y por lo tanto el flujo de servicios es continuo / permanente; sin embargo no constante en tiempo y espacio. La permanencia de muchos servicios de los ecosistemas descansan precisamente sobre el hecho de que existen intervalos (naturales o no) relacionados con los períodos de aprovechamiento/provisión del servicio y los de “recarga” / recuperación del sistema ecológico (v. g. aprovechamiento forestal “poli cíclicos” o extracción de agua subterránea).

<sup>46</sup> <http://www.ecologicalprocesses.com/about>

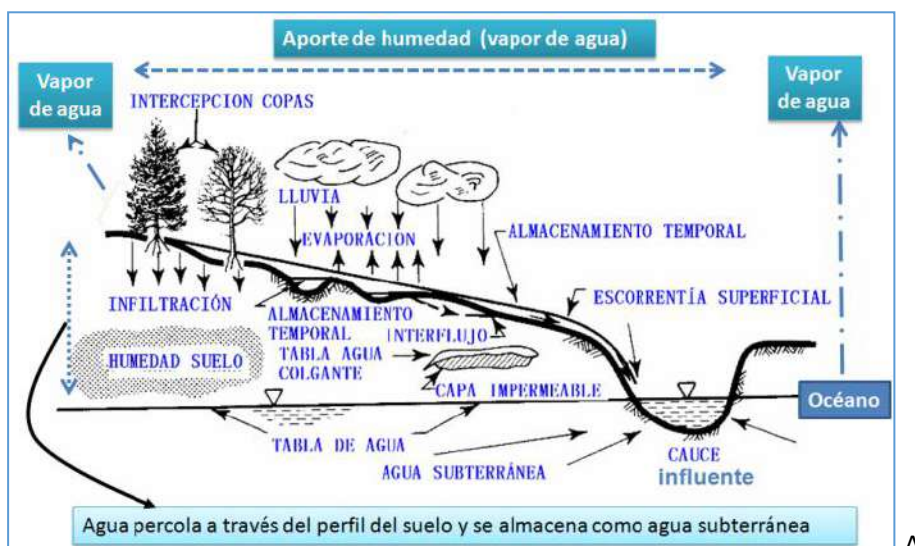


- 👍 Sustentan el mantenimiento/recuperación de la composición y estructura de los ecosistemas, en el tiempo y el espacio.
- 👍 Son el vínculo entre los procesos naturales y sociales, cuya expresión más concreta son los distintos servicios que proveen los ecosistemas a sociedad.
- 👍 Debido a su particular naturaleza, se requiere de un abordaje interdisciplinario para su estudio y gestión (ecología y otras ciencias biológicas, ciencias ambientales, matemáticas, economía y otras ciencias sociales).

### 2.5.1. Ciclo hidrológico, biogeoquímicos, flujo de energía y sucesión ecológica

Aun cuando en las últimas décadas se ha avanzado en la comprensión de los procesos ecológicos todavía existen muchas interrogantes por resolver. Nuestro conocimiento es incompleto, fragmentado y sujeto a una transformación continua gracias a los hallazgos de las nuevas investigaciones. A continuación se describen brevemente los cuatro bloques de procesos fundamentales y comunes a todo ecosistema:

**El ciclo del agua:** El agua ( $H_2O$ ) es una molécula esencial para la vida y los procesos biogeoquímicos en la Tierra. El ciclo hidrológico describe su circulación continua en la biosfera (Fig. 6). Un elemento central en dicho ciclo es el vapor de agua, el cual, en Costa Rica, proviene principalmente del Mar Caribe y del Océano Pacífico. El aporte de vapor de agua por evapotranspiración local es insignificante en la producción de lluvia y por ende en el escurrimiento superficial, sub superficial y en el aporte al agua subterránea. La cuenca hidrográfica es la unidad espacial idónea para la gestión y monitoreo del ciclo del agua. La magnitud de cada uno de los componentes de este ciclo y el comportamiento hidrológico de la cuenca dependen de la precipitación (cantidad y distribución en el año), la geología, topografía, los suelos y en especial el uso-cobertura<sup>47</sup> de la tierra (Bruijnzeel 2004, 2006, Calder et al. 2007, FAO y CIFOR, 2005).



<sup>47</sup> El uso hace referencia a la utilización antrópica de una cobertura. Por ejemplo, el pasto (herbácea) es una cobertura de la tierra que se puede utilizar para pastoreo de ganado vacuno o para recreación. El bosque es otra cobertura que se puede utilizar con fines extractivos (v. g. aprovechamiento forestal) o para proveer servicios ecosistémicos de regulación hidrológica o de recreación. La vida silvestre utiliza la cobertura de la tierra como hábitat; sin embargo en términos antrópicos no se cataloga como un uso.



Figura 6: A. Componentes e interacciones del ciclo hidrológico. B. Isla Bejuco. La estacionalidad de la precipitación, las altas temperaturas, las fuertes pendientes y la presencia de formaciones geológicas sin capacidad para almacenar agua subterránea son características propias del ecosistema de bosque caducifolio en el Pacífico Norte.

**Ciclos biogeoquímicos<sup>48</sup>:** Las células de todos los organismos se componen principalmente de seis elementos que se presentan en proporciones similares en todas las formas de vida: hidrógeno, oxígeno, carbono, nitrógeno, fósforo y azufre. Los primeros cuatro elementos constituyen alrededor del 99 por ciento de la masa de la mayoría de las células. Elementos adicionales como potasio y calcio son importantes para la formación de estructuras como conchas, esqueletos internos o externos y paredes celulares<sup>49</sup>. Las moléculas de clorofila, que permiten a las plantas convertir la energía solar en energía química, están formadas por carbono, hidrógeno y oxígeno en torno a una unión de magnesio.

Los nutrientes esenciales se alternan entre estados inorgánicos y orgánicos al transitar por los diferentes compartimentos de sus respectivos ciclos biogeoquímicos, los cuales pueden incluir: la atmósfera (compuesta de gases, incluyendo vapor de agua); la litosfera (suelo y corteza terrestre), la hidrosfera (cuerpos de agua dulce y salada) y la biósfera (seres vivos). Para que la biota de un ecosistema pueda perpetuarse, los elementos químicos que componen sus células deben reciclarse. Estos elementos son parte esencial de la estructura y la función de los organismos vivos. Cambios drásticos en la dinámica de dichos ciclos pueden producir contaminación, eutroficación

<sup>48</sup> Los principales ciclos biogeoquímicos son carbono, nitrógeno, fósforo y azufre.

<sup>49</sup> <http://www.britannica.com/EBchecked/topic/66191/biosphere/70867/Nutrient-cycling>

(aumento en la concentración de nutrientes, especialmente en los cuerpos de agua) y efectos globales como el calentamiento y el cambio climático.

**Flujo de energía:** El sol es la fuente primaria de energía en la Tierra. Las plantas transforman la energía solar en energía química (carbohidratos<sup>50</sup> o azúcares), transformando a la vez moléculas de agua en hidrógeno y oxígeno. El sol también provee la energía que mantiene en movimiento las corrientes marinas y atmosféricas. Los seres vivos requieren energía<sup>51</sup> para crecer, reproducirse y sobrevivir. La *cadena trófica* o alimentaria conformada por *niveles tróficos* describe el flujo de energía de un ser vivo a otro (Fig. 7). En cada transformación, parte de la energía se pierde como calor<sup>52</sup>, así que siempre habrá más *productores primarios* que herbívoros (*consumidores primarios*) y siempre habrá más herbívoros que carnívoros (*consumidores secundarios*), formando una *pirámide trófica*<sup>53</sup>. La evapotranspiración es el proceso que une el ciclo de energía y el ciclo del agua; Reichstein et al. (2010) estimaron que a escala planetaria, más de la mitad de la energía solar absorbida por la superficie terrestre se utiliza para evaporar agua.

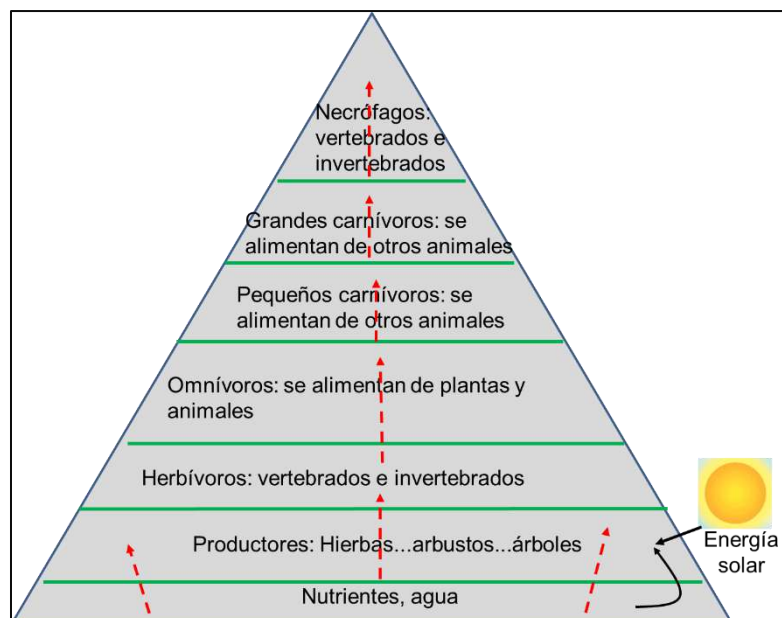


Figura 7: Pirámide trófica. Los productores primarios transforman energía solar, agua y nutrientes en biomasa, la cual es consumida por los herbívoros, estos a su vez son consumidos por omnívoros y carnívoros, los cuales al morir son consumidos por necrófagos que transforman los restos en nutrientes que vuelven al sistema.

### Dinámica de la comunidad: sucesión ecológica

La sucesión ecológica da inicio cuando alguna perturbación simplifica la composición y estructura del ecosistema, afectando sus procesos. Los deslizamientos, incendios forestales, erupciones

<sup>50</sup> Moléculas formadas por carbono, hidrógeno y oxígeno.

<sup>51</sup> La respiración es el proceso que rompe los carbohidratos al combinarlos con oxígeno, proporcionando energía, bióxido de carbono y agua.

<sup>52</sup> La segunda ley de la termodinámica indica que no es posible convertir completamente toda la energía de un tipo en otro, sin pérdidas.

<sup>53</sup> Otras pirámides de importancia en ecología son la de números, biomasa y energía.

volcánicas y las actividades antrópicas pueden eliminar o transformar parcial o totalmente las comunidades vegetales<sup>54</sup>, iniciando de esta manera el proceso de sucesión (Dornelas 2010).

Como proceso, la sucesión es un *continuum*; sin embargo para su estudio y gestión es necesario dividirlo en etapas, estadios o fases. Los criterios utilizados para establecer dichas etapas pueden ser fisionómicos (apariencia), composición (riqueza de especies y diversidad) y estructurales (altura del dosel, densidad, área basal, biomasa) o una combinación de ellos (Finegan 1992, 1996). El asociar una clase de edad a cualquiera de los estadios de sucesión es aún más difícil pues depende de las condiciones locales particulares bajo las cuales ha transcurrido el proceso.

La recuperación de los atributos del bosque maduro es una función inversa del grado de degradación del sitio así como una función directa del nivel de fertilidad del suelo y de la cercanía a fuentes de semillas (Uhl et al. 1988, Nepstad et al. 1990, Finegan y Sabogal 1988, Guillén 1993). A pesar de la complejidad del proceso y con fines de gestión de la biodiversidad se puede utilizar la tipología sugerida por varios autores a lo largo de los años (CCAD 1999, Budowski 1961, 1965, Quesada 2008, Hartshorn 1978, 1980, Guariguata y Ostertag 2001) como una guía para describir el proceso de recuperación del bosque. El esquema asume que el bosque fue eliminado completamente por causas antrópicas o naturales antes de dar inicio el proceso de sucesión y por tanto no aplica a bosques remanentes o residuales producto de la extracción forestal o del efecto de un fenómeno natural. Generalmente se pueden reconocer las siguientes etapas o estadios serales<sup>55</sup> en el proceso de sucesión natural:

- a) Vegetación boscosa de crecimiento secundario inicial o pionera (charral).
- b) Vegetación boscosa de crecimiento secundario temprano (tacotal) e intermedio.
- c) Bosque de crecimiento secundario avanzado o secundario tardío.
- d) Bosque maduro.

**Vegetación boscosa de crecimiento secundario inicial o pionera:** Esta es la primera etapa en el proceso de sucesión y puede durar entre 1 y 10 años (Finegan 1996). En Costa Rica, a esta fase se le denomina “charral”. Este tipo de sucesión es común en paisajes agropecuarios en los cuales pequeños segmentos de las fincas no se cultivan o pastorean durante algunos años y luego retornan a uso agropecuario.

La comunidad vegetal se caracteriza por la presencia de especies pioneras efímeras exigentes de luz (v.g. gramíneas, otras herbáceas, arbustos y árboles de crecimiento rápido) que pueden sobrevivir en suelos degradados o poco fértiles (ruderales, Grime 1977, (Fig. 8). Las condiciones climáticas, la intensidad y uso previo de la tierra y la elevación juegan un papel determinante en la fisonomía, composición y estructura de la vegetación. Las imágenes satelitales de alta resolución (50 cm a 1 m) permiten mapear los primeros estadios de sucesión; sin embargo también existe una alta probabilidad de que se confundan con otras coberturas como las plantaciones forestales (Fig. 9).

---

<sup>54</sup> Una comunidad ecológica está formada por todas las diferentes poblaciones de las especies que conviven en un área determinada.

<sup>55</sup> Fases, estadios o periodos en que se segmenta el proceso de sucesión ecológica. Cada fase se caracteriza por cambios en composición, estructura y magnitud de los procesos vitales del ecosistema.

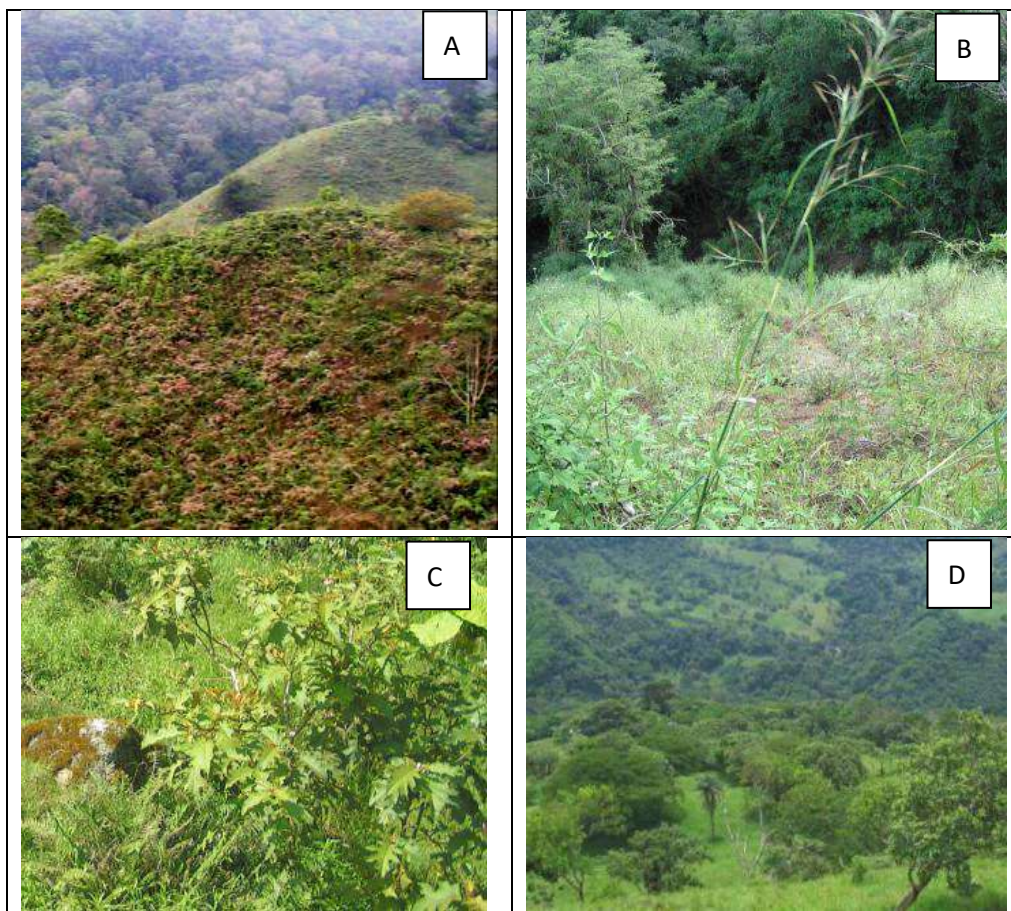


Figura 8: Proceso de sucesión inicial. A: pasto abandonado (Tierras altas, Cordillera de Talamanca). B: Ladera al lado de un camino que sufrió un deslizamiento superficial (elevaciones medias, Península de Nicoya). C. Vegetación pionera en pasto (Tierras altas, Coronado, San José). D. Los árboles remanentes juegan un papel importante en el proceso de sucesión en terrenos dedicados a la ganadería (Tierras bajas, Esparza, Puntarenas).

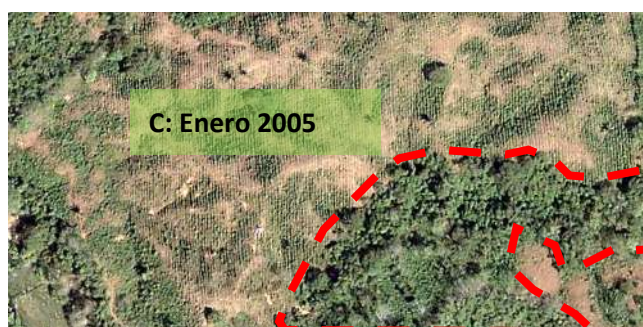




Figura 9: Las imágenes satelitales de alta resolución (50 cm a 1 m) permiten mapear los primeros estadios de sucesión (Ay B); sin embargo también existe una alta probabilidad de que se confundan con otras coberturas como las plantaciones forestales (C y D). La verificación de campo es esencial para evitar los errores de comisión y omisión típicos de la interpretación de imágenes satelitales. Guanacaste (Fuente Google Earth).

**Vegetación boscosa de crecimiento secundario temprano e intermedio:** En este caso el proceso de sucesión ha transcurrido por un periodo de 10 a 20 años (secundario temprano, conocidos como tacotales en Costa Rica) con dominio de especies heliófilas efímeras (pioneras), o entre 20-30 años (secundario intermedio) con especies de rápido crecimiento pero persistentes y en los bosques húmedo y muy húmedo se observa una menor diversidad de especies arbóreas comparadas con la vegetación de edad madura (Finegan 1992, 1996, Aide et al. 1996, Aide and Cavelier 1994, Guariguata et al 1997) (Fig.10).

Los bosques secundarios entre 20-40 años pueden proporcionar anidamiento, forraje y perchas para aves y mamíferos con dietas mixtas de insectos y frutas (Raman et al. 1998), pero no así para aquellas poblaciones especializadas en residuos leñosos sólidos o árboles-especies de gran tamaño que requieren de al menos 70 años de sucesión (DeWalt et al. 2003). A esta categoría pertenecen posiblemente la mayor parte de los bosques secundarios de Costa Rica.

Estudios publicados en los últimos 20 años indican que es posible mapearlos utilizando sensores remotos (Castro et al. 2003); sin embargo los resultados deben utilizarse con cautela, ya que aun utilizando sensores de mediana resolución (v. g 5 m) es común que se confundan con bosques maduros o secundarios tardíos. Estos bosques pueden manejarse para proporcionar algunos de los servicios ecosistémicos propios de los bosques maduros, aunque no en la misma magnitud ni calidad.

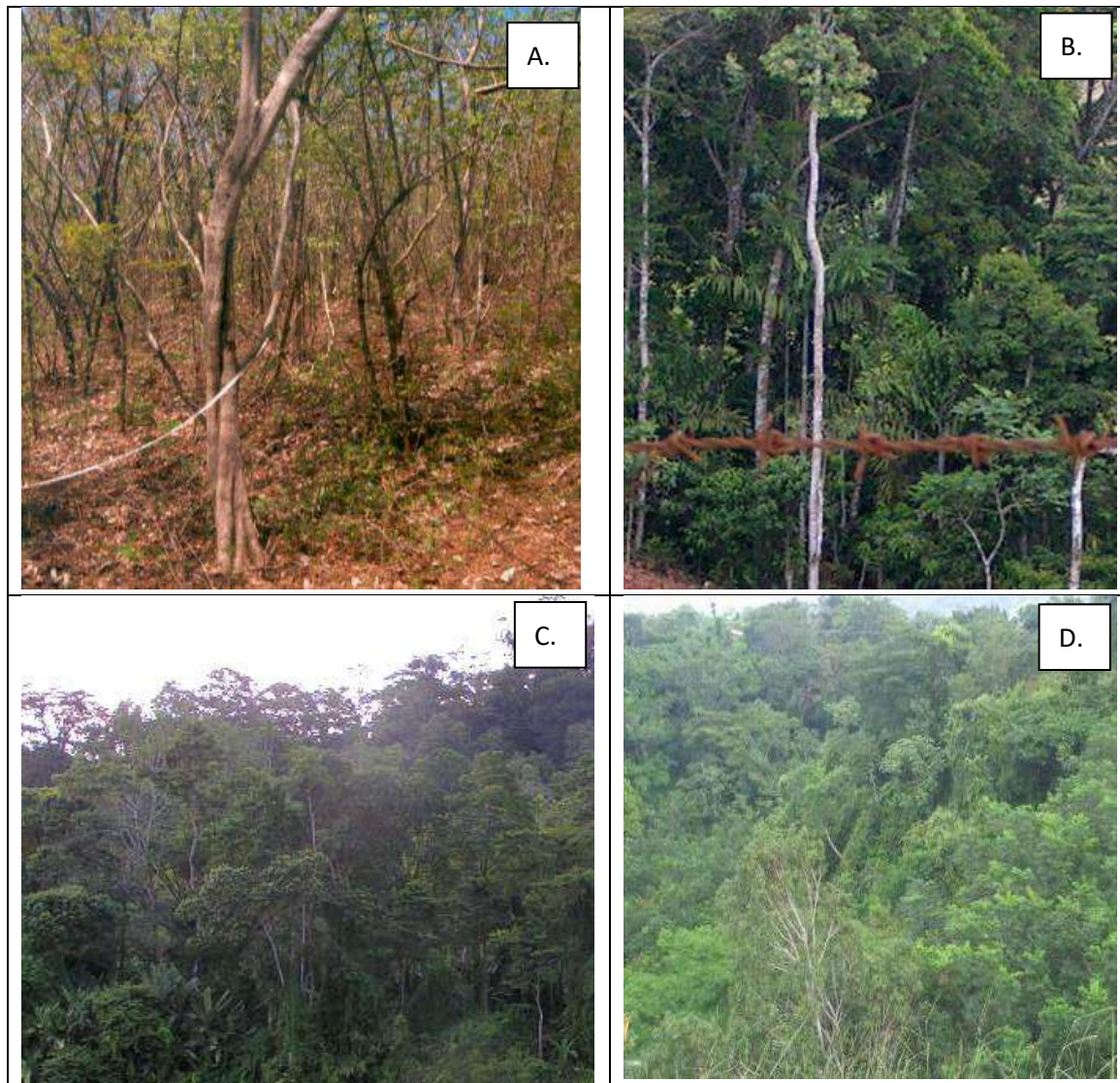


Figura 10: Vegetación típica de bosque secundario temprano e intermedio. A: Península de Nicoya, bosque seco. B: cuenca del río Pejibaye, Pacífico Sur. C. Cuenca baja del río Banano, Caribe Sur. D. Esparza, Costa Rica.

Las condiciones climáticas, la elevación y el historial de uso del suelo juegan un papel determinante en la fisonomía, composición y estructura de los bosques de crecimiento secundario temprano e intermedio; y en general los árboles pueden alcanzar hasta 30 metros de altura, presentan entre uno y dos estratos con un sotobosque bien establecido y con especies arbóreas pioneras longevas.

**Bosque de crecimiento secundario avanzado o secundario tardío:** Esta comunidad vegetal posee la apariencia y composición de especies de una comunidad madura, sin embargo el bosque es el resultado de un proceso de sucesión que ha transcurrido por tanto tiempo como el ciclo de vida de las especies dominantes (hasta 70 o 100 años) (Finegan 1996, Hartshorn, 1978, 1980). En este tipo de bosque es probable que se presenten aperturas o claros en el dosel por la caída de árboles maduros y que falten los árboles de dimensiones mayores típicas de un bosque maduro así como aquellas especies con densidades naturales muy bajas (v.g. especies raras); además, las lianas son poco frecuentes (Clark and Clark, 1996, Guariguata y Ostertag 2001).

En climas tropicales húmedos y muy húmedos, la sucesión secundaria a partir de terrenos agropecuarios puede conformar un ecosistema boscoso con características que convergen hacia la estructura típica de bosques maduros en aproximadamente 40 años (Guariguata y Ostertag, 2001) (Fig. 13). En estos bosques, los procesos de ciclado de nutrientes en el suelo (Reiners et al., 1994; Hughes et al., 1999), el índice de área foliar (Uhl y Jordan, 1984) y la producción de hojarasca (Denslow y Guzmán, 2000) son similares a los de un bosque maduro; sin embargo se estima que se requiere de al menos 70 años para obtener valores típicos de los bosques maduros (DeWalt et al., 2003, Finegan 1996).

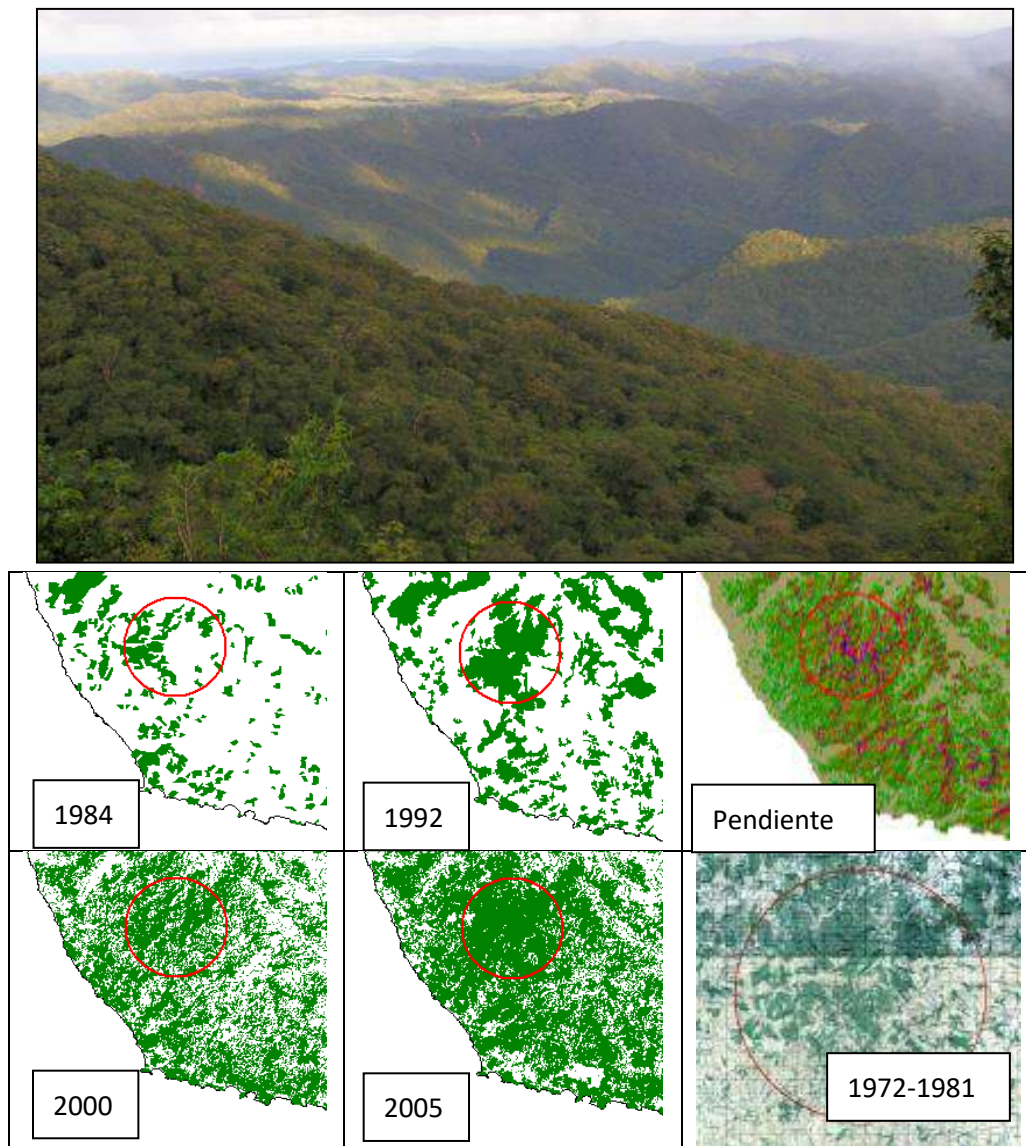


Figura 11: Recuperación del bosque en el cerro Vista al Mar-Carboneras y sus estribaciones en la Península de Nicoya, Guanacaste. Este bosque se conecta con el Parque Nacional Diriyá. Al fondo se observa el paisaje dominado por lomeríos y pastos de las tierras bajas de la Península. Las hojas topográficas Diriyá y Cerro Brujo escala 1:50.000 del Instituto Geográfico Nacional muestran el área con cobertura boscosa en su cartografía de 1972- 1981. Las imágenes ilustran la dificultad de utilizar los mapas disponibles de uso-cobertura para estudiar el proceso de sucesión natural en Costa Rica.

**Bosque maduro:** Es un bosque producto de un proceso de sucesión que se ha mantenido ininterrumpido durante 75, 100 años o más. Con frecuencia se asume que este bosque está exento



de la influencia antrópica (v.g. extracción de madera), sin embargo puede estar afectado por fenómenos globales como la variabilidad y el cambio climáticos (Barlow y Peres 2004, Lewis et al. 2004) o por actividades extractivas de subsistencia. Estudios realizados en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, indican que el bosque muy húmedo tropical se renueva en promedio cada 118 años ( $\pm 27$  años), por cuanto se puede asumir que los árboles maduros del dosel y subdosel viven entre 90 y 150 años (Hartshorn 1978). Según este mismo autor (Hartshorn, 1980) el ciclo de vida del bosque tropical puede abarcar entre 75 y 150 años.

En el país existen estimaciones de cobertura forestal desde el año 1940 y cartografía forestal del Instituto Geográfico Nacional desde finales de la década del 60. Considerando esta información se puede afirmar que la mayor extensión de bosque maduro continuo se encuentra en las cimas de las cordilleras de Guanacaste, Tilarán, Volcánica Central, y Talamanca; Osa, Carara, Cerro de Turrubares y Fila Costeña así como en el extremo noreste de las llanuras de Tortuguero (bosques de palma) y en el manglar del humedal Térraba-Sierpe (Fig. 14).



Figura 12: La imagen satelital permite apreciar la ubicación de los bloques de bosque maduro compactos remanentes de Costa Rica. Fuente: Google Earth.

La composición, estructura y fisonomía de un bosque maduro depende de las condiciones ambientales locales, sin embargo pueden hacerse las siguientes generalizaciones.

1. *Tierras bajas con abundante lluvia y sin una estacionalidad marcada* (v. g Sarapiquí, Pacífico Sur, Osa). Este tipo de bosque es de semicaducifolio a perennifolio dependiendo de la duración

de la estación seca, con tres o cuatro estratos, con árboles emergentes entre 40 y 55 metros de altura y con diámetros máximos de aproximadamente 100 a 200 cm, con fustes limpios y con gambas. Los árboles subdominantes pueden alcanzar hasta 30-40 m de altura y poseen por lo general copas redondeadas y/o angostas. El estrato inferior está conformado por árboles con alturas entre 10 y 25 m y de copas angostas, redondeadas o cónicas. En el sotobosque (1 a 3 m) se encuentran con frecuencia palmas enanas y hierbas grandes de hoja ancha.

2. *Tierras bajas secas y con una estacionalidad muy marcada* (v. g. Guanacaste). El estrato superior está formado por árboles maduros con alturas totales entre 20 y 30 metros, poseen troncos rectos y gruesos, con copas anchas y planas que frecuentemente no tienen contacto entre sí. La vegetación es de decidua a semidecidua en la estación seca. En las llanuras aluviales y en las riberas de los ríos es posible encontrar bosques siempre verdes. El estrato inferior está formado por árboles retorcidos o inclinados con una altura entre 10 y 20 m. El sotobosque está conformado por vegetación leñosa con alturas entre 2 y 5 m, espinosos y con tallos múltiples. Los bejucos leñosos son comunes, no así los herbáceos. Esta zona alberga al único roble de bajura de Costa Rica (*Quercus oleoides*). Se estima que solo el 2% del bosque seco tropical de Centro América se encuentra sin alteración y por ende la regeneración de dicho hábitat parece ser la mejor opción para mantener poblaciones de fauna silvestre.

*Tierras altas* (v.g. Montañas<sup>56</sup> de la Cordilleras Volcánicas de Guanacaste, Central y Talamanca). Este es un bosque perennifolio y con dos a tres estratos. En el piso montano<sup>57</sup> de Talamanca-Pacífico (2000 a 3200 m), Kappelle Zamora (1995) indican que las familias mejor representadas son la Rubiaceae, Lauraceae, Melastomataceae, y Myrsinaceae en el bosque montano bajo (2000-2300 m) y Ericaceae, Rosaceae, Poaceae, y Asteraceae en el bosque montano alto (2600- 3200 m). La riqueza de especies leñosas se redujo con la altura. Los árboles de roble (*Quercus*) alcanzan entre 30 y 40 m de altura y en algunos sitios hasta 50 m. El estrato arbóreo del subdosel es relativamente abierto con árboles de 10 a 20 m de altura, con troncos delgados y copas de redondeadas a alargadas o cónicas. Con frecuencia puede encontrarse un estrato de helechos arborescentes, bambúes y palmas enanas con alturas de 2 a 7 metros.

El sotobosque (estrato herbáceo) es de moderadamente denso a denso y está conformado por especies leñosas de 0,5 a 2 m de alto. En los sitios más húmedos el sustrato está cubierto de helechos, begonias, aráceas, parches de musgo y una gruesa capa de mantillo en descomposición. En los sitios con fuerte influencia nubosa los troncos y ramas están cubiertos de musgos, orquídeas, bromelias, aráceas y pequeños helechos (bosque nuboso). Kapelle et al. (1996) estimaron que se requiere un mínimo de 84 años para recuperar la fisonomía y estructura de un bosque montano alto (2900-3000 msnm) que haya sido deforestado y que la recuperación en altura máxima y área basal es de 2 a 5 veces más lenta que en los bosques montano bajo o tropical de tierras bajas.

---

<sup>56</sup> No existe una definición universalmente aceptada de "montaña". En el presente documento se utiliza el concepto de "entorno montañoso" del Programa Ambiental de las Naciones Unidas: "promontorio con una elevación de al menos 1.000 m y con una pendiente de más de 9 %.

<sup>57</sup> Brujinzeel et al. (1988) indica que el límite inferior de los bosques montanos depende de la latitud y que generalmente es entre 1.500 y 2.500 metros, mientras que el límite superior es por lo general de 2.400 a 3.300.

## 2.6. Biodiversidad y ecosistemas

La teoría de escala y jerarquía reconoce que todo fenómeno natural debe analizarse a la escala en que mejor se manifieste. Desde esta perspectiva, los resultados de estudios locales (v.g. parcelas, transectos) no pueden extrapolarse a nivel del ecosistema y menos aún del paisaje (Kerkhoff y Enquist 2006; Miller et al. 2004, Will-Wolf et al. 2006). Los datos de escala fina permiten entender la dinámica del ecosistema en tanto que los patrones que caracterizan grandes extensiones, tales como el macroclima y la configuración del relieve, son factores que modifican los procesos e interacciones a nivel de meso y macro escala (v. g. evapotranspiración, producción primaria, descomposición, mortalidad) y permiten visualizar las interacciones a nivel de ecorregión o gran ecosistema (Turner, Gardner y O' Neil 2001; Niemi et al. 2004).

Como ya se ha señalado, los patrones bióticos y abióticos así como los procesos ecológicos se expresan de manera particular a diferentes escalas espaciales y temporales. Para entender adecuadamente los procesos, y en última instancia el funcionamiento de los ecosistemas, es necesario estudiar sus diferentes niveles de organización (individuos, grupos, poblaciones, comunidades, ecosistemas, paisajes y el gran ecosistema o ecorregión. La implicación práctica de esta afirmación es que no existe una única escala espacio-temporal que permita describir, cuantificar, analizar y entender la configuración de los elementos abióticos, bióticos y el funcionamiento (procesos) de un ecosistema en una determinada localidad, región o país (Holland et al. 2004, Kerkhoff and Enquist 2006, Sinicrope 2007, Thuiller et al. 2003). *Una solución práctica ante la complejidad de la naturaleza es utilizar un enfoque multiescala en la definición y el estudio de los ecosistemas* (Dale et.al. 2004; Niemi et al. 2004, Schooley 2006).

La organización, configuración espacial y funcionamiento de los ecosistemas es una respuesta a la combinación e interacción de gradientes abióticos (v.g. pendiente, formas del relieve, temperatura, humedad, nutrientes) y bióticos (v. g. niveles de competencia y depredación o parasitismo, oferta de recursos y existencia de relaciones simbióticas positivas), así como de la capacidad u oportunidad de dispersión de los organismos y de la aleatoriedad demográfica<sup>58</sup> (Leibold y Geddes 2005, Pulliam 2000, Soberón y Peterson 2005). Tanto las alteraciones naturales como, especialmente, las de origen antrópico, imponen modificaciones adicionales a dichos patrones (McDaniel y Borton 2002).

La investigación realizada hasta la fecha indica que, a escalas regionales o globales, existe una relación entre las características de los "ecosistemas" y los gradientes y patrones geoespaciales de factores ambientales tales como el clima (temperatura, precipitación, meses secos, evapotranspiración), el suelo (nutrientes, humedad disponible) y la topografía (formas del relieve, pendiente) (Del Grosso et al. 2008; Gómez y Gallopin 1991, Turner et al. 2001). Sin embargo a nivel de microescala (v. g. micro localidad) las relaciones no son tan evidentes, como se ilustra a continuación.

---

<sup>58</sup> La aleatoriedad demográfica es no direccional ni determinística y se refiere a la variabilidad en la tasa de crecimiento de la población que se produce incluso si las tasas esperadas de supervivencia y reproducción de población no cambian de una temporada a la siguiente.

Harms et al. (2001) estudiaron la relación entre el hábitat y el patrón de distribución de 171 especies de árboles y arbustos en un bosque de 50 ha en la isla Barro Colorado, Panamá. Los resultados indican que solo 9 especies (5%) manifestaron una relación positiva con el hábitat "meseta baja" en tanto que 19 especies (11%) mostraron una asociación negativa. El resto de las especies (143; 84%) no mostraron ninguna preferencia por dicho hábitat. Un pequeño pantano en el área de estudio registró 32 especies con una asociación positiva y 20 especies con una asociación negativa, dejando el 70 % de las especies restantes sin ningún tipo de asociación.

Los autores indican que estudios previos han obtenido valores más altos de asociación entre especie y hábitat (v.g. Clark et al. 1998), sin embargo dichos resultados se deben al uso incorrecto de pruebas de chi-cuadrado para determinar dicha asociación. Su conclusión es que en la medida que la asociación de hábitat refleja una especialización en el uso de determinados hábitats, la misma juega un papel limitado en el mantenimiento de la diversidad de especies del bosque estudiado.

### **2.6.1. Biodiversidad y gradientes altitudinales**

Por siglos, los ecólogos, naturalistas y biogeógrafos han propuesto que existe una asociación entre la variación en la diversidad de especies expresada como patrones biogeográficos y la variación espacial de elementos abióticos como temperatura, precipitación, estacionalidad, topografía y disponibilidad de nutrientes. Por otro lado, la *teoría de auto correlación espacial* (Felizola et al. 2009) propone que las condiciones ambientales no cambian aleatoriamente en una gradiente geográfica (v. g. una montaña) y por tanto los lugares más cercanos entre sí serán también más similares que aquellos más lejanos. La teoría se puede apreciar al desplazarnos, por ejemplo, desde el nivel del mar hasta el Cerro Chirripó en la Cordillera de Talamanca o en la vertiente Pacífica al ascender desde Puntarenas hasta Monte Verde. Esta percepción dio origen a lo que se conoce actualmente como "gradientes altitudinales en comunidades bióticas" (Lomolino 2001).

La visión moderna de ecólogos y biogeógrafos sobre los patrones generales que observamos en la naturaleza es que son posiblemente el resultado de la interacción de múltiples procesos bióticos y abióticos redundantes o convergentes en lugar del efecto independiente de un factor predominante (Brehm et al. 2007, Lomolino 2001, Lawton 1996). Por ejemplo, la reducción en el número de especies de aves a elevaciones mayores ha sido atribuido por diversos autores (Blake y Loiselle, 2000, Janes 1994, Terborgh 1971) a la menor extensión de bosque a elevaciones mayores, a una menor abundancia y tamaño de los invertebrados (recursos), a cambios en las relaciones de competencia así como a cambios en las condiciones ambientales. Los estudios realizados a lo largo de gradientes de elevación han concluido que los patrones que se observan con mayor frecuencia son los denominados "tipo joroba" y el decreciente monotónico (Rahbek, 2005).

Al analizar datos sobre gradientes ambientales y su relación con la diversidad de especies se debe considerar el área muestreada en cada estudio, ya que el número de especies registradas en una localidad dada es una función del área (v.g. 0,1 ha vs 0,3 ha o 0,5 ha). Al comparar datos de riqueza

de especies<sup>59</sup> para un tamaño de muestra estandarizado (v.g. riqueza de especies por 1000 m<sup>2</sup>) es posible hacer las siguientes generalizaciones (Lomolino 2001):

*Gradiente altitudinal en área:* El área de las comunidades zonales<sup>60</sup> disminuye con la elevación. Esta afirmación indica que la *diversidad gama*<sup>61</sup> (riqueza total de especies en un gradiente dado) debería variar de manera proporcional al área de cada zona o banda altitudinal, con un máximo en la zona de mayor área. Los diferentes grupos taxonómicos deberían seguir el mismo patrón de área versus riqueza de especies. Esta afirmación es conocida como el "efecto de masa" y aplica al gradiente como un todo (v.g. del nivel del mar al Cerro Chirripó Grande), pero no a cada sitio o localidad a lo largo del gradiente (v.g. San Gerardo de Dota), la cual está representada por la *diversidad alfa*.

Las tierras bajas tienen mayor extensión y por tanto también se esperaría que recibieran mayor energía solar, que dispongan de más recursos y por ende de un mayor número de organismos. También ofrecerían un mayor refugio (remanente de una población o población aislada de una especie que en el pasado tuvo una distribución amplia), un área mayor para especies con rangos hogareños mayores, una mayor diversidad de ambientes y finalmente una mayor probabilidad de recibir inmigrantes. Este plantamiento ha promovido la idea de que la mayor riqueza se encuentra en las tierras bajas; sin embargo, los datos empíricos no parecen apoyar esta predicción y más bien con frecuencia indican que la diversidad máxima se encuentra a elevaciones medias (ver cuadro 4) (Cardelús et al. 2006, McCoy 1990, Terborgh 1971).

*Gradiente altitudinal en clima:* Los diferentes elementos del clima (v.g. temperatura, precipitación, humedad, estacionalidad) no varían de manera aleatoria a lo largo del gradiente y por tanto la riqueza y densidad de especies debería variar con dichas condiciones ambientales locales. A esta afirmación se le puede designar como la hipótesis de "nicho climático" y predice que la diversidad máxima de organismos se esperaría en aquellos sitios que ofrezcan las condiciones climáticas óptimas para el mayor número de especies.

La riqueza en especies también se espera que esté asociada a cambios en las condiciones ambientales (v. g. clima, suelos, formas del terreno) y bióticas en las zonas de ecotono<sup>62</sup>. La

---

<sup>59</sup> La riqueza de especies es el número de especies de una comunidad ecológica, paisaje o región, y no considera la abundancia de las especies o sus distribuciones de abundancias relativa. La diversidad de especies tiene en cuenta tanto la riqueza como la equidad de las especies.

<sup>60</sup> Comunidad vegetal a gran escala que se ha desarrollado bajo la influencia primaria de factores climáticos y en condiciones de suelo méxicas (sin extremos).

<sup>61</sup> Diversidad alfa ( $\alpha$ ): medida de la riqueza de especies de un lugar (Whittaker 1972), expresada en términos del número de especies y la proporción que cada especie representa en la comunidad. Una comunidad tendrá una alta diversidad alfa si posee un gran número de especies con abundancias similares.

Diversidad beta ( $\beta$ ): hace referencia a algún tipo de heterogeneidad en la composición de las comunidades entre lugares. Whittaker (1972) la definió como una medida del grado de recambio o sustitución de especies o de cambio biótico a lo largo de gradientes ambientales. La diversidad beta refleja tanto el anidamiento como el cambio biótico o en especies.

Diversidad gama ( $\gamma$ ): medida de la diversidad total a lo largo de un gradiente ambiental; es igual a la suma de la diversidad alfa ( $\alpha$ ) y beta ( $\beta$ ).

<sup>62</sup>Zona de transición entre dos o más comunidades de plantas diferentes (v.g. bosques maduro y bosque secundario o pasto y bosque o en un claro en el bosque). La influencia de las dos comunidades a lo largo de la línea de contacto se conoce como efecto de borde. A menudo, un área de ecotono tiene una mayor densidad de organismos de una especie y un mayor número de especies que las comunidades que dan origen al ecotono.

covariación espacial de las variables ambientales haría pensar que la "productividad máxima" así como el "menor estrés ambiental" se presentarían en zonas bajas o en zonas de elevaciones intermedias. Aun cuando este patrón general puede asumirse como válido para toda una vertiente (v. g. Pacífica o Caribe), cada especie focal o grupo taxonómico tendrá su propio máximo u óptimo. Otro aspecto a considerar es que la diversidad a lo largo de un gradiente altitudinal puede estar influenciada por el efecto de condiciones climáticas pasadas, como por ejemplo la última glaciación (v. g. páramos y bosque nuboso montano alto en la Cordillera de Talamanca<sup>63</sup>), o de procesos antrópicos como la deforestación (Blake and Loiselle 2000).

*Aislamiento geográfico de comunidades bióticas montañosas:* Los hábitats ubicados en los pisos montañosos están, en general, más aislados de otras montañas, de poblaciones humanas y de otras comunidades zonales en la misma localidad. Por esta razón las tasas de inmigración a las comunidades zonales disminuyen con la elevación, en tanto que la densidad de especies y el endemismo alcanzan su máximo a "elevaciones medias<sup>64</sup>", sitios que proveen condiciones óptimas para especies con rangos restringidos, así como altas tasas de endemismo y por proveer el aislamiento geográfico requerido para los procesos de especiación. Por esta razón, estos sitios pueden representar localidades importantes de especiación y endemismo (McCoy 1990, Rahbek 1995, Terborgh 1971).

*Retroalimentación biótica entre comunidades zonales:* La interacción y retroalimentación de las comunidades zonales pueden explicar o estar relacionadas con los máximos observados en la densidad de especies a elevaciones intermedias. Según esta hipótesis, la mayor riqueza de especies se esperaría en la zona de transición o de contacto entre las dos comunidades más ricas del transecto altitudinal (máxima diversidad alfa).

### **Patrones de diversidad en transectos altitudinales**

La investigación sobre patrones de diversidad en transectos altitudinales requiere de una estimación de la *diversidad alfa, beta y gama*. La diversidad beta puede expresarse como la relación entre la diversidad global (diversidad gama) y la diversidad local (diversidad alfa) (Jost et al. 2010, Jost 2007). Este valor es utilizado como un indicador del grado de especialización de hábitat entre sitios, así como del posible efecto de la competencia entre especies en la "saturación de la comunidad".

La definición anterior presenta dos limitaciones básicas; la primera, ¿cuál índice de diversidad utilizar? y la segunda, decidir ¿qué es local? y ¿qué es regional? Esto conduce a comparaciones no estandarizadas y en algunos casos engañosos. Por esta razón, la diversidad beta se mide con frecuencia como la tasa de cambio de especies sin considerar su abundancia relativa (Koleff et al. 2003); sin embargo, cuando la abundancia es muy variable, el incluirla es biológicamente más informativo y permite una mejor valoración de los patrones de la biodiversidad.

---

<sup>63</sup> Durante el último máximo glacial local (LLGM), una capa de hielo de aproximadamente 35 km<sup>2</sup> cubría las cumbres más altas de la Cordillera de Talamanca alrededor de Cerro Chirripó y alrededor del Cerro de la Muerte (aproximadamente 5 km<sup>2</sup>) y Kamuk (aproximadamente 2 km<sup>2</sup>) (Lachniet and Seltzer 2002).

<sup>64</sup> El término "elevaciones medias" por lo general se refiere a sitios con una elevación superior a 1.500 m y por lo tanto forma parte de franja montana según la definición de Brujinzeel et al. (1988) o al entorno montañoso del Programa de Montañas altas de PNUD.

En Costa Rica, la investigación sobre los cambios en la composición de comunidades vegetales y animales a lo largo de transectos altitudinales es escasa; sin embargo existen tres transectos (La Selva-Barva-Vertiente Caribe; Cordillera de Tilarán-Pacífico-Caribe y Cordillera de Talamanca-Pacífico) donde dicha relación se ha estudiado para polillas, aves, árboles, teridófitas<sup>65</sup> y epífitas vasculares (Cuadro 4). Todos los transectos han abarcado sitios sobre los 50 msnm y por ende no se cuenta con un transecto completo desde el nivel del mar hasta la elevación máxima de la montaña.

Cuadro 4: Riqueza de especies en bosques neotropicales y transectos altitudinales en Costa Rica.

Sitio-Transecto	Grupo taxonómico y patrón observado	
Bosques Neotropicales (Gentry 1988). 38 sitios (parcelas 0,1 ha), tierras bajas del neotrópico (menos 1000 m).	Plantas $\geq 2.5$ cm dap en parcelas de 0,1ha.	
Patrones de diversidad alfa, beta y gama		
<ol style="list-style-type: none"> <li>1. La riqueza de especies de plantas neotropicales en tierras bajas (&lt;1000 m) muestra una mayor correlación con precipitación que con factores edáficos.</li> <li>2. La riqueza de plantas (dap+2,5cm) aumenta linealmente con la precipitación anual cuando la misma está estrechamente correlacionada con la duración de la estación seca hasta los 4000-5000 mm; a partir de dicho la valor la relación es no lineal, alcanzando una asíntota (Riqueza = <math>12,37 + 0.0613 \cdot Pt - 0.00003598Pt^2</math>). La riqueza máxima registrada fue de 275-300 especies por hectárea.</li> <li>3. Para un trayecto en los Andes, se observó una reducción lineal en riqueza de especies vegetales a partir de 1.500 m y hasta los 3.000 m.</li> <li>4. En las muestras analizadas no se observó el efecto de elevaciones medias en la riqueza de especies.</li> <li>5. Las especies presentes entre sitios son muy diferentes, pero las familias representadas y sus diversidades son altamente predecibles por parámetros ambientales.</li> </ol>		
La Selva-Barva: 100 y 2220 msnm (Lieberman et al. 1996).	Árboles dap $\geq 10$ cm	La mayor riqueza se registró a los 300 msnm con 149 especies por hectárea. Un re análisis posterior de rarefacción <sup>66</sup> de los datos por Cardalús et al. (2006) indicó que existe una mayor riqueza de especies entre 300 y 500 msnm. La composición de especies varió a lo largo del gradiente altitudinal y no se observó ningún cambio discreto.
Gentry 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales.	Árboles dap +2.5 cm. Parcelas de 0.1 ha.	Los datos de Costa Rica indican que la riqueza de especies leñosas se reduce en 6,6 por 100 metros de ascenso a partir de 1500 m. La riqueza máxima de 127 especies se registró a los 1.500 m.

Cuadro 4: Riqueza de especies en bosques neotropicales y transectos altitudinales en Costa Rica (Cont).

Sitio-Transecto	Grupo taxonómico y patrón observado	
Transecto de 2000 a 3200m, bosque montano de Talamanca	Registraron un total de 447 especies leñosas (92% dicotiledóneas) pertenecientes a 223 géneros y 90 familias. Las familias mejor representadas fueron Rubiaceae, Lauraceae, Melastomataceae, y Myrsinaceae en el bosque montano bajo (2000 and 2300 m) y	

<sup>65</sup> Helechos y afines.


<sup>66</sup> La rarefacción es una técnica estadística que permite estimar el número esperado de especies en una pequeña colección de n individuos (o n muestras) extraídas al azar de un conjunto de N muestras. La técnica permite eliminar el sesgo creado por muestras de diferentes tamaños (la riqueza de un sitio o localidad aumenta al aumentar el número de individuos/parcelas muestreadas. Las curvas de rarefacción se crean re-muestreando aleatoriamente el conjunto de N muestras múltiples veces y luego trazando el número medio de especies que se encuentran en cada muestra (1,2, ... N).

(Kappelle y Zamora 1995)		Ericaceae, Rosaceae, Poaceae, y Asteraceae en el bosque montano alto (2600 a 3200 m). La riqueza de especies leñosas se redujo con la altura.
La Selva-Barva: 20-2600 msnm. (Watkins et al. 2006).  La Selva-Barva: 100 a 2.800 msnm y Cerro de la Muerte: 2.700 a 3.400 msnm (Kluge et al. 2006).	Teridófitas (helechos y afines)	Se registraron 484 especies. La distribución de la riqueza a lo largo de trayecto mostró una forma de joroba con un máximo a elevaciones medias (c.1.500- 1.700 msnm). El efecto del “dominio medio” <sup>67</sup> (EDM) fue la variable que mejor explicó la distribución de las especies; seguida por la humedad y la temperatura. No fue posible discriminar entre el efecto de cada uno de estos factores pues tanto la riqueza pronosticada por el modelo basado en EDM como la mayor riqueza de especies observada y el traslape en las condiciones ambientales favorables coincidieron en evaciones medias. Las especies con rangos de elevación restringida mostraron una concentración mayor a la predicha por el modelo EDM en ambos extremos del gradiente. Los sitios en elevaciones medias ofrecen la máxima humedad así como temperaturas moderadas. Los autores proponen que la reducción en riqueza a mayores elevaciones se debe a la reducción en temperatura en tanto que en elevaciones bajas (sobre los 100 m) se debe a la baja disponibilidad de agua debido a la alta temperatura.  Variables explicativas: temperatura diaria mínima, media y máxima, humedad mínima media diaria, precipitación media anual, cobertura de epifitas en troncos y ramas (como un indicador de humedad).

<sup>67</sup> El “efecto del dominio medio” (MDE, por sus siglas en inglés; Colwell y Hurtt 1994) es uno de los modelos nulos más utilizados en macroecología (estudio de patrones y procesos ecológicos en grandes extensiones) para explicar los picos de riqueza observados hacia la zona central de una gradiente altitudinal. La hipótesis establece que si los rangos de las especies se distribuyen al azar en un dominio acotado (restringido), entonces más rangos se solaparán cerca del centro del dominio que en los extremos, y por lo tanto se observará una disminución en la riqueza de especies desde el dominio medio hacia los bordes. Esta hipótesis plantea la existencia de factores ambientales locales o regionales que generan condiciones favorables para el desarrollo de una mayor cantidad de especies en los sectores intermedios de un gradiente altitudinal. Dado que el efecto de todos los posibles predictores ambientales en la distribución de especies disminuya, es de esperarse que el valor máximo de riqueza (pico) se desplace hacia el centro de sus restricciones geométricas (espacio geográfico ocupado por las especies) (Colwell y Lees, 2000; Colwell et al., 2004).



Cuadro 4: Riqueza de especies en bosques neotropicales y transectos altitudinales en Costa Rica (Cont).

Sitio-Transecto		Grupo taxonómico y patrón observado
La Selva-Barva: 50, 300, 500, 1100, 1500 y 2000 m. Colwell et al. 2008.	Hormigas	Se registraron 495 especies con un máximo de 260 a los 50 m. La distribución de la riqueza a lo largo de trayecto mostró un decrecimiento casi lineal al incrementar la altura. La riqueza se reduce en 13,8 especies por cada 100 metros de ascenso a partir de 50 m.
La Selva-Barva: 30, 500, 1.000, 1.600, 2.000 y 2.600 msnm (Cardelús et al. 2006)	Epífitas vasculares (hábitat: copas de árboles).	Se identificó un total de 555 especies o morfoespecies de epífitas vasculares (130 géneros, 53 familias). El bosque nuboso a 1.000 msnm fue el sitio más diverso en epífitas con 215 especies (39%). El segundo sitio más diverso se registró a 1.600 msnm con 171 especies (31%). Este patrón no se observó para las especies con rangos altitudinales restringidos. El 71% de las especies (393) se registraron solo en un sitio de muestreo y 101 (18%) en dos sitios de muestreo. Esto indica que la mayoría de las especies tienen un rango de elevación muy restringido. Estas comunidades muestran una riqueza muy similar (50 a 60 especies) entre los 750 y 2.250 m.
La Selva-Barva, sitios muestreados 45, 525-550, 1070-115, 1690-1710, 2090-2140, 2725-2730 msnm (Brehm et al. 2007). 	Mariposas nocturnas o polillas	Se registró un total de 739 especies. La riqueza máxima (estimada e interpolada) se presentó a 1.100 y 2.100 m. La estimación de riqueza "enrarecida" ( <i>rarefied</i> ) y el estimador alfa de Fisher mostraron un patrón en forma de joroba con máximos entre 500 y 2100 m de altitud. Las medidas de diversidad indican claramente que tanto la riqueza como la diversidad de polillas de la familia geometridae se reduce en ambos extremos del gradiente altitudinal. La subfamilia Larentiinae mostró su mayor riqueza y diversidad a elevaciones bajas en tanto que Ennominae lo hizo a elevaciones mayores, comparado con Geometridae como un todo. La humedad relativa mostró la mayor correlación con las estimaciones de riqueza basadas en rarefacción, así como la estimación de riqueza verdadera de especies de Geometridae como un todo y de Larentiinae; mientras que la precipitación explicó mejor la mayor variación en la riqueza de Ennominae. El patrón altitudinal de riqueza de polillas fue discordante tanto con la temperatura como con la riqueza de especies arbóreas. Los factores ambientales parecen jugar un papel más pronunciado en el caso de especies con rango reducido (i.e. especialistas).

Cuadro 4: Riqueza de especies en bosques neotropicales y transectos altitudinales en Costa Rica (Cont).

Sitio-Transecto		Grupo taxonómico y patrón observado
Cordillera de Tilarán (1.100-1.700 msnm, vertiente Pacífico). (Jankowski et al. 2009).	Aves	Los cambios en la composición de especies están altamente correlacionados con los cambios en la humedad; los cuales a su vez están correlacionados con la cobertura de epífitas y dependen de la distancia a la divisoria continental en la vertiente Pacífica. La elevación no fue un buen predictor de los cambios en la composición de especies. La comunidad de aves cambia en tan solo unos cuantos kilómetros en la vertiente Pacífica (alta diversidad beta).
La Selva-Barva, sitios muestreados: 40, 500, 1.000, 1.500 y 2.000 msnm. (Blake y Loiselle, 2000).	Aves	La diversidad de especies cambio muy poco entre 50 y 1.000 m en el trayecto La Selva-Barva; sin embargo los datos indican que la diversidad máxima se registró a los 500 msnm. La composición de especies cambia sustancialmente entre los 500 y los 1.000 m.
Cordillera de Tilarán. Trayecto de 700 a 1.700 msnm en las vertientes Caribe y Pacífica (Young et al. 1998)	Aves	Se analizaron datos de captura de aves de sotobosque utilizando redes de niebla en 20 sitios de muestreo, a lo largo de cinco zonas de vida de Holdridge en las vertientes Pacífico y Caribe de la Cordillera de Tilarán. Se registró un total de 235 especies. Según los resultados, la riqueza de especies aumentó conforme se descendió desde la divisoria continental, tanto en la vertiente Pacífica como en el Caribe. Las curvas de rarefacción <sup>68</sup> indican que la zona altitudinal comprendida entre 650 y 750 msnm en el lado del Caribe (Bosque Húmedo Premontano de Transición), fue la más diversa por unidad de esfuerzo (exposición de las redes de niebla) mientras que el Bosque Montano Bajo en la divisoria continental (1.500 a 1.700 msnm) fue la menos diversa. Zonas de vida adyacentes mostraron índices de similitud que oscilan desde 0,30 hasta 0,47; en tanto que la diversidad beta de la región fue de 0,45; considerada por los autores como un valor alto. Los datos indican que existe un alto recambio de especies de avifauna de sotobosque entre zonas de vida de Holdridge de la región. La proporción de los migrantes altitudinales fue similar en las cinco zonas, mientras que la diversidad de migrantes de larga distancia mostró una relación inversa con la elevación.

La figura 13 ilustra la relación entre riqueza de especies (una expresión de la biodiversidad del ecosistema) y la variable elevación para el trayecto de bosque La Selva (30 msnm) - Volcán Barva (2.906 msnm), en la vertiente Caribe de Costa Rica. La gráfica muestra nuevamente que existe una correlación entre riqueza y ambiente; sin embargo dicha relación no es lineal ni presenta los mismos puntos de inflexión para los diferentes grupos taxonómicos. Las epífitas y mariposas nocturnas tienen un pico de riqueza entre 1.070 y 2.140 msnm; la mayor riqueza en hormigas se encuentra entre 0 y 500 msnm; en tanto que las plantas de la familia Rubiaceae muestran su mayor riqueza entre 800 y 1100 msnm.

La principal conclusión de los estudios citados es que las especies tienen rangos restringidos o requieren de múltiples hábitats (v.g. los migrantes altitudinales; Powell and Bjork 2004) y por lo

<sup>68</sup> La curva de acumulación de especies o de rarefacción muestra el valor esperado de riqueza de especies con respecto al tamaño de la muestra. El método permite estandarizar estimaciones de riqueza obtenidas utilizando diferentes tamaños de muestreo.

tanto para conservar la biodiversidad y los procesos asociados a los ecosistemas se deben conservar y/o recuperar áreas que abarquen la totalidad de la gradiente altitudinal.

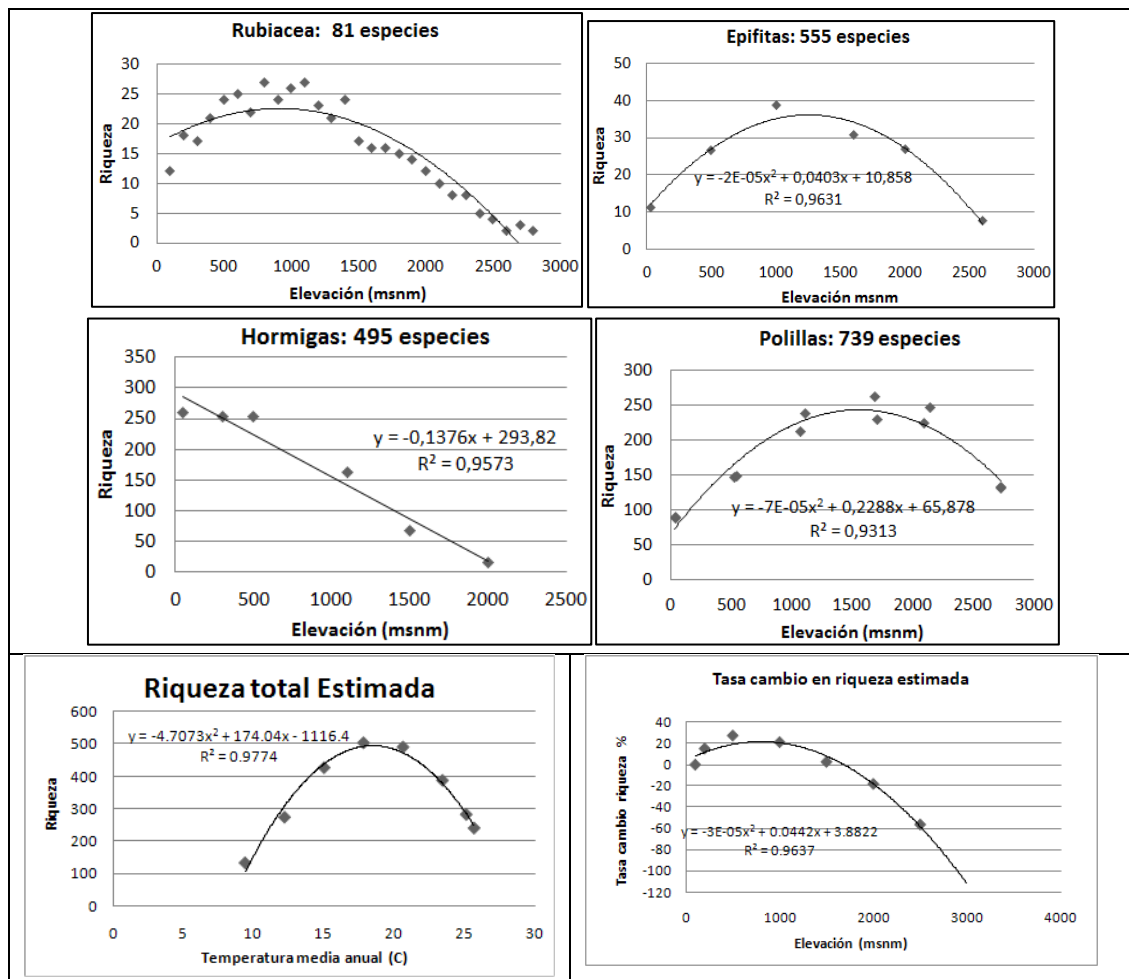


Figura 13: Relación entre riqueza de especies y elevación (msnm) en el transecto La Selva (30 msnm) - Volcán Barva (2.906 msnm), en la Vertiente Caribe de Costa Rica. Las flechas indican los puntos de inflexión en la tendencia. La riqueza total estimada se calculó para clases de 100 m utilizando las ecuaciones ajustadas para cada grupo. La gráfica de tasa de cambio en riqueza indica que ganamos especies al ascender desde 30-50 m hasta aproximadamente 1000 metros y luego se inicia una reducción en la riqueza de especies. Fuente: Elaboración propia a partir de los datos de Colwell et al. 2008, Longino et al. 2002.

## 2.7. Productividad primaria

La productividad primaria es uno de los principales indicadores del funcionamiento del ecosistema y expresa, entre otros aspectos, la fijación de carbono por la vegetación que se convierte en madera, alimento y hábitat para la fauna silvestre. Si observamos la productividad primaria neta (PPN) a nivel mundial, los sistemas más productivos son los estuarios, pantanos, ciénagas, el bosque muy húmedo tropical y el bosque muy húmedo templado. La media de PPN de dichos sistemas es aproximadamente 9.200 Kcal/m<sup>2</sup>/año. Sin embargo, la PPN local variará como respuesta a las condiciones particulares de cada sitio (v. g. estacionalidad, cantidad de energía disponible, tipo de humedal, grado de alteración) (Del Grosso, et. al., 2008). El área basal por unidad de área está

estrechamente relacionada con la biomasa aérea y por lo tanto en ausencia de estudios de biomasa aérea se puede utilizar como indicador (proxy) de la misma (Chazdon et al. 2007).

La relación entre productividad primaria neta (PPN) (una expresión del funcionamiento del ecosistema) y las variables precipitación y temperatura media anual a nivel mundial es no lineal y caracterizada por una alta variabilidad (Fig. 14). Las gráficas permiten concluir que efectivamente existe una correlación positiva entre PPN y las variables precipitación y temperatura; sin embargo la misma no es perfecta e ilustra la alta variabilidad de PPN para un mismo rango de precipitación y temperatura.

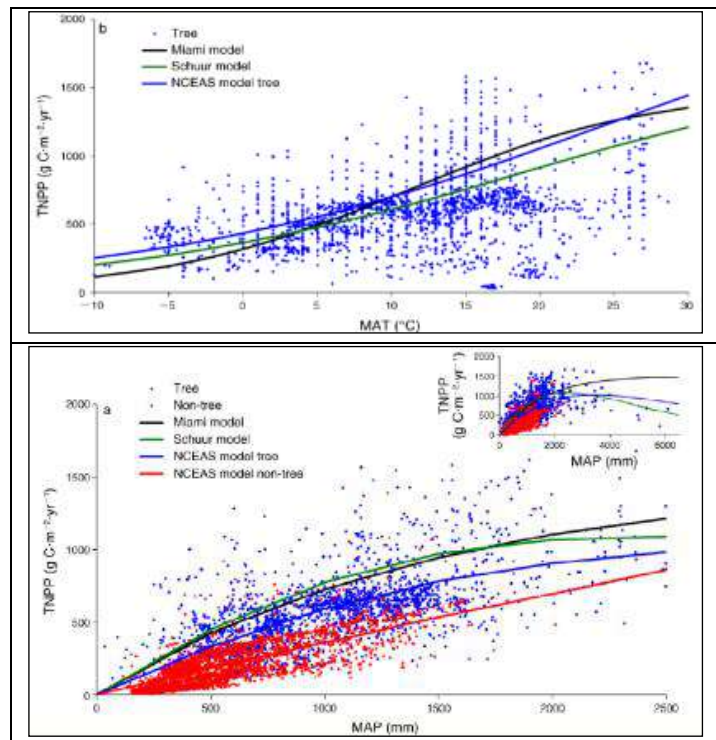


Figura 14: Relación entre Producción Primaria Neta ( $\text{g}/\text{m}^2/\text{año}$ ), temperatura media anual (MAT,  $^{\circ}\text{C}$ ) y precipitación media anual (MAP, mm). Fuente: Del Grosso, et al., 2008. En el recuadro superior derecho se aprecia que la relación entre precipitación y PPN es negativa a partir de aproximadamente 4000 mm milímetros de lluvia (v.g. Osa y Sarapiquí). Según Gentry (1988), en tierras bajas, este valor de lluvia también indica el posible punto de saturación de la comunidad en cuanto a riqueza de especies arbóreas. Schuur (2003) estimó que la relación negativa entre precipitación media anual y PPN implica una reducción de 25% en la PPN potencial estimada para el trópico ( $30^{\circ}\text{S}$  a  $30^{\circ}\text{N}$ ).

## 2.8. Mantillo forestal: tasas de descomposición en bosques tropicales

El material vegetal muerto que cubre el suelo del bosque, llamado detritus, mantillo u horizonte O, es una característica distintiva de todo ecosistema forestal. Está compuesto de material vegetativo muerto: hojas, ramas, cortezas, frutos, flores y tallos; los cuales coexisten en diferentes grados de descomposición (Fig. 15).



Figura 15: El mantillo forestal, conformado por material vegetativo muerto (hojas, ramas, cortezas, frutos, flores y tallos) en diferentes grados de descomposición, es un elemento clave del ecosistema forestal y prácticamente ausente en ecosistemas culturales.

Biológicamente, el mantillo es el hábitat de una gran variedad de organismos descomponedores y depredadores: herpetofauna (Fauth et al. 1989, Ryan et al. 2014, Scott 1976), invertebrados (Basset et al. 2007) y hongos (McGuire et al. 2011), entre otros. Las lombrices de tierra representan la mayor fracción de biomasa de la meso y macrofauna del suelo y mantillo en bosques tropicales en comparación con las termitas, coleópteros, miriápodos, hormigas, arañas, isópodos y dípteros.

Su biomasa y densidad muestran una relación unimodal entre 1280-5700 mm de precipitación media anual con valores máximos a aproximadamente 3000 mm (Fragoso y Lavelle 1992). Son también un compartimento importante en el almacenamiento temporal de materia orgánica, carbono, nutrientes y por ende en los ciclos biogeoquímicos (Wood et al. 2009). Aun cuando solo un porcentaje relativamente pequeño de la biomasa forestal se convierte en mantillo y posteriormente en nutrientes y dióxido de carbono, es un elemento clave en el ciclo de vida del bosque (Sayer 2006), ya que supe nutrientes mediante la descomposición de la materia orgánica, en especial el follaje rico en nutrimentos. En ecosistemas secos, el mantillo es una fuente importante de combustible para los incendios forestales.

La cantidad de mantillo sobre el suelo mineral del bosque en un momento dado es el resultado de dos procesos: aporte de material vegetativo y tasa de descomposición y por lo tanto es un indicador de la historia de perturbaciones del sitio. Tanto la producción como la descomposición del mantillo en el bosque son funciones del sitio y por lo general se asume que el clima (sitios húmedos versus sitios secos, sitios fríos versus sitios cálidos), la calidad de la hojarasca (contenido de nutrientes) y las comunidades de descomponedores, determinan las tasas del proceso de descomposición; sin embargo, existen pocos estudios comparativos sobre la importancia relativa de cada uno de los factores en bosques tropicales (Liski et al. 2003 , Powers et al. 2009).

A continuación se resumen las principales conclusiones del estudio experimental realizado por Powers y colaboradores en 23 sitios de bosques tropicales en 14 países (incluido Costa Rica) con el objetivo de evaluar el efecto de la calidad del mantillo, su colocación y la exclusión de mesofauna

sobre las tasas de descomposición de la hojarasca. Dicho estudio brinda información comparativa sobre patrones generales de descomposición de hojarasca en diferentes bosques tropicales, enfatizando a la vez los detalles específicos del sitio requeridos para comprender la dinámica local.

1. El experimento se realizó durante aproximadamente 1 año y consistió en utilizar bolsas de mantillo para cuantificar el efecto de su calidad, colocación y exclusión de mesofauna en la tasa de descomposición en 23 sitios de bosque tropical en 14 países (precipitación anual entre 760 y 5797 mm, temperatura media anual 11–27 °C y entre 0 y 9 meses con una precipitación mensual inferior a 100 mm). En cada sitio, dos sustratos estándar (*Raphia farinifera* y *Laurus nobilis*) se sometieron al proceso de descomposición en bolsas de malla fina y gruesa, sobre y bajo el suelo.
2. En la mayoría de los sitios más del 95% de la biomasa se descompuso en un año. La calidad de la hojarasca, su colocación (sobre el suelo o enterrada) y la exclusión de mesofauna afectaron de manera independiente la tasa de descomposición y su magnitud dependió del sitio. Tanto la tasa media de descomposición de cada sitio como la relación descomposición aérea/subterránea aumentaron de forma lineal con la precipitación anual, explicando el 60-65% de la variación entre sitios (Fig. 16). La adición de las variables temperatura media anual y duración de la estación seca no explicaron ninguna variación adicional.
3. La exclusión de mesofauna tuvo el mayor impacto en la descomposición, reduciendo las tasas de descomposición a la mitad en promedio, pero la magnitud de la reducción fue en gran medida independiente del clima. Los autores infieren que la comunidad de descomponedores podría desempeñar un papel importante en la variación observada en los patrones de descomposición entre sitios. El tipo de hojarasca que se descompuso más rápidamente varió según el sitio, pero no estuvo relacionado con el clima.
4. Las tasas medias de descomposición y la relación descomposición aérea/subterránea están altamente correlacionadas con la precipitación media anual. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre la precipitación y los efectos de la exclusión de mesofauna o el tipo de mantillo, lo que sugiere que los detalles específicos de cada lugar son importantes para entender cómo estos factores afectan la descomposición a escala local (Fig. 17). En los bosques tropicales con regímenes similares de temperatura, la tasa de descomposición parece estar determinada por la precipitación media anual; sin embargo su efecto es diferente para el mantillo colocado sobre y bajo el suelo. La velocidad de descomposición es mayor bajo el suelo en sitios relativamente secos, con una precipitación <3000 mm y es mayor sobre el suelo en los sitios más húmedos. Y a diferencia de otros estudios (v.g. en Hawaii, Schuur 2001) no se encontraron pruebas de inhibición de la descomposición a altas precipitaciones, fenómeno que podría ocurrir en condiciones anaeróbicas.

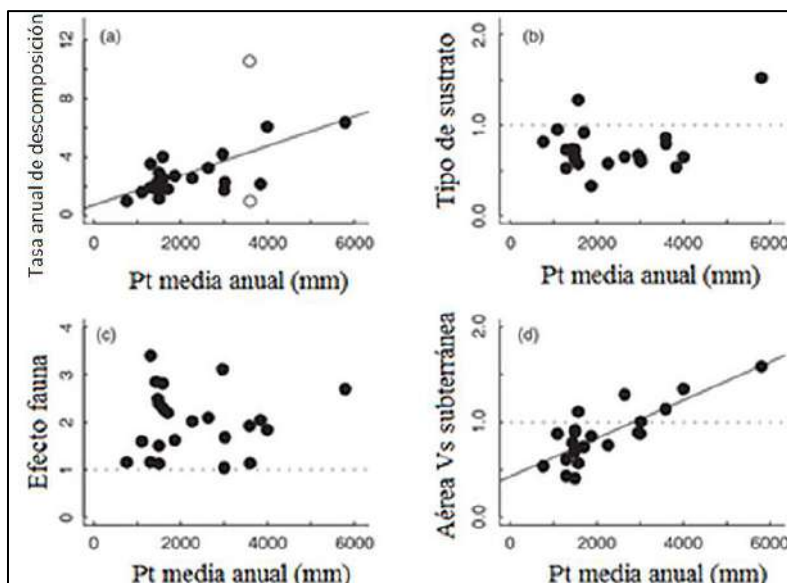


Figura 16: Tasa media de descomposición ( $k$ ) por sitio, en función de: (a) la precipitación media anual ( $R^2 = 0,60$ ), donde los círculos sin relleno indican la exclusión de los sitios HAW (Hawaii) y PNG (Papua Nueva Guinea); (b) el tipo de sustrato (*Laurus nobilis* Vs *Raphia farinifera*); (c) la exclusión de la mesofauna (descomposición en bolsas de malla gruesa Vs fina); y (d) la forma de colocación del mantillo (descomposición del sustrato sobre y bajo el suelo) ( $R^2 = 0,65$ ). En todos los casos, la línea discontinua indica “ningún efecto del tratamiento”. Fuente: Powers et al. 2009.

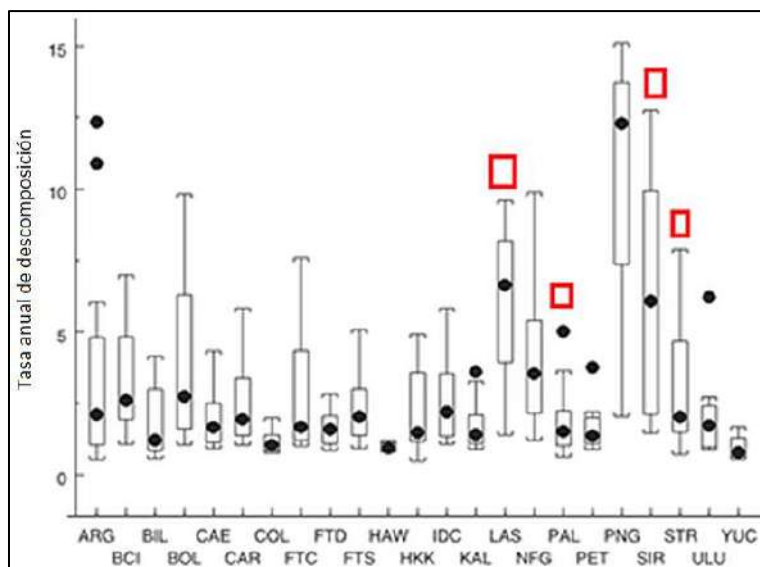


Figura 17: Tasa de descomposición ( $k$ ) para las diferentes combinaciones de tratamientos agrupados por sitio (mediana, percentiles 25 y 75 y valores extremos).  $N = 16$  para todos los sitios excepto HAW y ULU ( $N = 8$ ). Los rectángulos rojos indican los sitios en Costa Rica: LAS: Zona Protectora La Selva, Sarapiquí; PAL: Parque Nacional Palo Verde, Bagaces, SIR: Parque Nacional Corcovado (Sirena), Osa, STR: Parque Nacional Santa Rosa, Liberia y La Cruz. Fuente: Powers et al. 2009.

Los resultados de Powers et al. (2009) en cuanto al poco efecto de la temperatura en la tasa de descomposición contrastan con las conclusiones de Salinas et al. (2011) para un estudio realizado en un trayecto altitudinal (210 a 3.025 msnm) en el bosque tropical de Perú. Muestras de mantillo

de 15 especies fueron trasplantadas en los cinco sitios utilizados en el estudio, y la descomposición se evaluó durante 448 días. Una de las principales conclusiones es que la especie ejerce una gran influencia en la velocidad de descomposición ( $k$ ), muy probablemente por diferencias en la calidad y morfología de las hojas. Al agrupar las muestras por elevaciones, la temperatura del suelo explicó el 95% de la variación en la velocidad de descomposición, pero no se observó ninguna relación directa con la humedad del suelo ni con la precipitación.

La conclusión práctica de ambos estudios es que **se requiere de datos locales para comprender mejor el efecto de los factores bióticos y abióticos que controlan la tasa de descomposición de la hojarasca**; lo cual permitiría describir con mayor detalle los ciclos de carbono y nutrientes y hacer predicciones a largo plazo sobre la posible respuesta de los ecosistemas tropicales al aumento de la temperatura.

## 2.9. ¿Cómo delimitar ecorregiones y ecosistemas?

El gran ecosistema o ecorregión y el ecosistema son concepto abstractos y como tales no tienen límites absolutos; su definición, demarcación y caracterización obedecen a la disciplina desde la cual se emprenda su estudio (v. g. científica, gestión, política, social, cultural) (Omernik 2004). La descripción y análisis de los procesos en un ecosistema pueden abordarse desde una escala de microhábitat (v. g. copa de un árbol o apertura en el bosque), de un parche o fragmento (v. g. área de bosque aislado) hasta el nivel de paisaje (v.g. mosaico de bosque-cultivos-pasto) (Fig. 18) y de ecorregión o “Gran Ecosistema” (v.g. bosque nuboso de Costa Rica).



Figura 18: Escalas espaciales: copa de un árbol, apertura en el bosque, parche o fragmento y paisaje (v.g. mosaico de bosque-cultivos-pasto).

A los requerimientos del legislador, usuario (a) y regulador de los flujos de servicios del ecosistema debe agregarse la complejidad del concepto “estático” de ecosistema y la incertidumbre asociada a los escenarios de cambio local y global como los pronosticados por el cambio climático (Staudinger et al. 2012). Las predicciones actuales indican que posiblemente los grandes ecosistemas denominados biomas (v. g. bosque seco, bosque nuboso, páramo y manglar) no desaparecerán en el mediano plazo; sin embargo, sí es posible que se modifique su extensión, la tasa de sus ciclos biogeoquímicos e hidrológico, así como el ensamblaje de sus comunidades (Colwell, et al., 2008). Por ejemplo, el bosque húmedo de Guanacaste puede dar paso a un bosque más seco (escenario de reducción de precipitación) y el bosque húmedo en la Zona Norte a un



bosque muy húmedo o reducirse la extensión del bosque nuboso en la Cordillera de Tilarán (Alvarado et al. 2012).

En espacios climáticos y topo diversos como Costa Rica, existe evidencia de que el medio abiótico juega un papel importante en la distribución de la biodiversidad regional de avifauna (Stiles y Skutch, 1989), mariposas (DeVries, 1987) y plantas (Hammel et al. 2004). Sin embargo la distribución histórica y actual de especies es el resultado de una combinación de aspectos como las tasas de extinción y colonización, la deriva de los continentes, la glaciación, el cambio en el nivel del mar, las modificaciones en los sistemas de drenaje y el aislamiento debido a barreras físicas o bióticas (Bush 1991); esto explica porque al interior de regiones bióticas homogéneas, también existen variaciones abióticas locales que explican las divergencias con respecto a los patrones regionales (v. g. bosque ribereño siempre verde en formaciones secas, Fig.19). Factores biológicos como el régimen de alteración operan en el corto y mediano plazo (10-100 años), en tanto que otros como la evolución lo hacen en el largo plazo (miles a millones de años).



Figura 19: Bosque ribereño siempre verde en la Península de Nicoya. Fuente: Google Earth, marzo 2013.

Dada la complejidad de la organización de las comunidades de seres vivos y de los componentes abióticos, el enfoque de clasificación multiescala y jerárquico permite crear tantas clases y subclases como sea necesario; así como fusionarlas para crear ecoambientes con un mayor grado de similitud y generalización (Di Gregorio y Jansen, 2000). Una jerarquía es un arreglo ordenado de una serie de compartimentos naturales o culturales. Las jerarquías biológicas, geográficas y ecológicas son de naturaleza anidada (aunque no necesariamente contiguas); ya que el nivel superior está formado por dos o más unidades del nivel inmediato inferior. Un ejemplo de una clasificación biológica jerárquica es la siguiente:

- Biosfera: Área que sustenta la vida en el planeta (océanos, tierra y primer nivel de la atmósfera).
- Región o ecozona biogeográfica: Constituida por continentes y océanos. Cada una con su propia flora y fauna particulares. Por ejemplo Costa Rica forma parte de la región o ecozona Neotropical.

- Bioma: Grandes unidades regionales conformada por ecorregiones. Por ejemplo bosques húmedos tropicales y subtropicales de hoja ancha, el bosque seco tropical (<http://www.worldwildlife.org/biomes>).
- Ecorregión: Conjunto de comunidades naturales que comparten un espacio geográfico; condiciones ambientales similares, la mayoría de sus especies; su dinámica ecológica y cuyas interacciones ecológicas son críticas para su persistencia a largo plazo. Por ejemplo, el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF, por sus siglas en inglés) designa como ecorregiones a los bosques húmedos estacionales, los bosques húmedos istmeños-atlánticos, los bosques húmedos istmeños-pacíficos, los bosques montanos de Talamanca y los bosques secos de América Central (<http://www.worldwildlife.org/biomes>).
- Paisaje: Conjunto de ecosistemas.
- Ecosistema (o ecotopo): Comunidad biótica más el ambiente y sus interacciones.
- Comunidad biótica: Conglomerado biológico que incluye todas las poblaciones que viven en un área dada. No incluye el entorno físico.
- Población (especie): Conjunto de individuos de una especie que habitan en un espacio determinado.
- Organismo: Elementos básicos que conforman una población.

Los dos primeros niveles de la clasificación se refieren a grandes extensiones de la tierra o de los océanos que poseen características muy generales en común y que además son moldeados por procesos de mega escala a nivel planetario. El tercer y cuarto nivel permite delimitar sistemas naturales/culturales con un mayor grado de detalle y es apropiado para estudios a nivel continental o sub continental. El quinto y sexto nivel son apropiados para el estudio, gestión y monitoreo de acciones nacionales y regionales. En tanto que los 3 últimos niveles son apropiados para estudios locales y de micro escala.

De los sistemas propuestos a nivel mundial, regional y nacional, el de Mueller-Dombois y Ellenberg desarrollada para la UNESCO en 1974 y denominado “Una clasificación fisionómica-ecológica tentativa para la clasificación de las formaciones vegetales de la Tierra”<sup>69</sup> ha tenido gran aceptación por su flexibilidad y fácil aplicación. Es un sistema jerárquico y por tanto permite tantas subdivisiones como él (la) autor(a) de la clasificación requiera; es intuitivo en el sentido de que describe la estructura de la vegetación superficial o sumergida tal y como es observada en el campo (es independiente de las especies ya que describe la forma de vida dominante; v.g. bosque, arbustos, pastizales).

Además el sistema considera factores ecológicos como clima, elevación, régimen hídrico, estacionalidad e influencia humanas como el pastoreo o los incendios. La versión original del sistema UNESCO considera siete clases de formaciones; las cuales incluyen todos los ecosistemas naturales que se pueden encontrar en la Tierra a excepción de los sistemas de aguas abiertas y los ecosistemas en ambientes congelados. El sistema de clasificación de la vegetación utilizado en el mapa de Ecosistemas de Centro América es una adaptación el sistema original de la UNESCO y es el producto del trabajo conjunto de un equipo de especialistas de la Región Centroamérica (Vreugdenhil, et. al., 2002).

---

<sup>69</sup> El anexo 1 brinda una breve descripción del sistema UNESCO.

La definición y reconocimiento en el campo de las cuatro primeras subdivisiones del sistema UNESCO es fácil y reproducible en cualquier parte del mundo; sin embargo las sub formaciones y las divisiones de las sub formaciones son muy particulares y dependen del tipo de hábitat bajo estudio o del criterio del analista. Por ejemplo, es posible utilizar criterios fisionómicos, procesos ecológicos dominantes (v. g. suelo anegado) o considerar variables climáticas o altitudinales para delimitarlos en campo. En términos generales, el sistema UNESCO reconoce que los ecosistemas son “unidades” complejas y muy variadas y que por tanto el esquema utilizado para su clasificación debe ser explícito y con límites visibles, pero a la vez flexible para considerar respuestas particulares de la biota.

### **2.9.1. Enfoques para delimitar ecorregiones y ecosistemas**

La delimitación de “eco unidades” ha sido tratada desde muy diferentes disciplinas y en diferentes momentos de la historia y por tanto existen diferentes visiones y aproximaciones metodológicas sobre ¿qué son? y ¿cómo deben mapearse? Ante esta complejidad conceptual y de enfoques, la literatura científica reconoce tres grandes aproximaciones metodológicas para delinear y describir “eco unidades”: el enfoque aditivo, el paisajístico y el sistémico. A continuación se describe cada uno de ellos.

#### **I. Enfoque Aditivo**

Este enfoque es el más simple y parte del supuesto que la variabilidad espacial de los distintos componentes de un ecosistema (v. g. elementos bióticos y abióticos) pueden segregarse en mapas temáticos (v. g. edafología, geología, geomorfología, hidrología, clima, uso-cobertura de la tierra) y que su posterior combinación y reclasificación utilizando un Sistema de Información Geográfico permite crear “unidades ecológicas, naturales o geoambientales”. El método permite asignar a cada capa de geodatos el mismo peso o pesos diferentes según el criterio del analista y los objetivos del análisis; también es posible utilizar técnicas de análisis multivariada o de criterios múltiples para definir las unidades homogéneas. El método es simple de aplicar, replicable y flexible; sin embargo una de sus principales desventajas es que no siempre reconoce la relación funcional entre los diferentes componentes de las eco unidades.

#### **II. Enfoque paisajístico**

Un segundo enfoque es el paisajístico, el cual regionaliza el territorio utilizando “unidades de paisaje” considerando como criterio de clasificación la percepción visual del analista ante un mosaico de usos actuales del territorio. El elemento clave en la clasificación es el aspecto fisionómico del conjunto de eco unidades y por tanto no considera explícitamente su funcionamiento, la cual subyace al paisaje percibido y explica su arquitectura visual. Los elementos estructurales de un paisaje son: la matriz, el parche, el corredor y el mosaico (Fig. 20).

Un paisaje es un espacio geográfico de área variable y límites difusos, conformado por rasgos naturales y culturales que se articulan entre sí y que es fácilmente distinguible por su estructura espacial cuando se percibe a distancia<sup>70</sup> (Fig. 21). Aun cuando toda clasificación es subjetiva y obedece a fines particulares, los paisajes puede dividirse en “naturales” (v. g. Braulio Carrillo), “modificados” (v. g. humedales de la Zona Norte) y “totalmente transformados u ordenados” (v. g. zonas urbanas y agropecuarias). La estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas

<sup>70</sup> <http://enciclopedia.us.es/index.php/Paisaje>

en cada uno de estos espacios geográficos es modificado/transformado por diferentes impulsores de cambio<sup>71</sup> y su gestión tiene objetivos muy particulares, lo cual caracteriza y define las relaciones que se establecen entre sus elementos constitutivos (parches, matriz, corredor, (Otte et al. 2007; Sohl et. al. 2010).

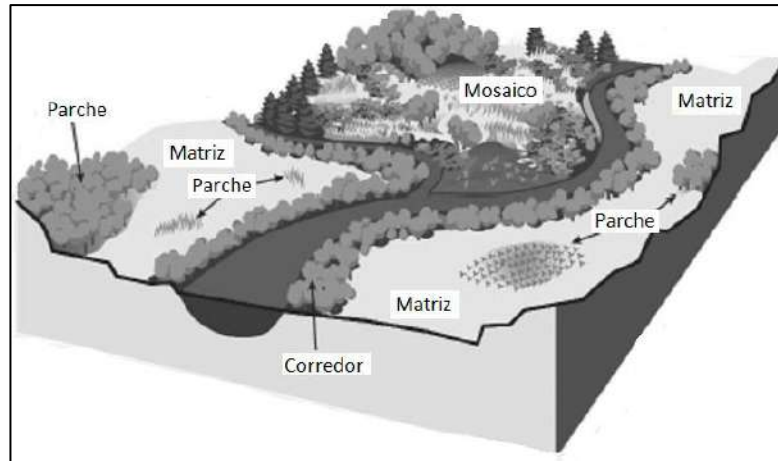


Figura 20: Elementos estructurales de un paisaje.

El método de análisis permite incluir el componente multiescala al distinguir entre paisajes, tipos de paisaje y asociaciones de tipos (Mata y Sanz 2004). La primera fase para establecer una tipología de paisajes es realizar una clasificación territorial basada en factores abióticos, los cuales son perdurables y relativamente constantes en términos humanos (Bunce et al., 1996). Una vez analizado el espacio geográfico de interés, se seleccionan las variables abióticas apropiadas para el objetivo de la clasificación, siguiendo criterios de disponibilidad de geodatos, importancia del factor ecológico a la escala de análisis, ausencia de autocorrelación entre las variables e idoneidad de la escala espacial.

Una vez definidos y localizados los “tipos de paisaje” se puede proceder a evaluar su composición, configuración y evolución espacio-temporal (García et al. 2007, Rosselló 2003). La separación entre matriz, cobertura esencial y marginal se hace siguiendo criterios predefinidos como los sugeridos por del Barrio et al. (2003): matriz cobertura superior al 50% de la superficie total, esencial del 25 a 50% y marginal entre 15 y 25%. Estos valores pueden modificarse para según sea las necesidades y requerimientos del análisis.

Al establecer los límites de un paisaje natural o cultural, el autor(a) analiza los geodatos e información secundaria disponibles con el fin de proponer un modelo conceptual espacio-temporal que permita delimitar, explicar y entender tanto las interacciones e interrelaciones ecológicas al interior de los parches y entre ellos (“metaparches”)<sup>72</sup>. La geología, suelo, clima, cultivos, el ser

<sup>71</sup> Los impulsores de cambio (directos e indirectos, locales o globales) son factores naturales o de origen antropogénico que actúan sobre los ecosistemas, modificando el flujo de sus servicios (Haberl et al. 2009, Ohl et al. 2009).

<sup>72</sup> Este término hace referencia al concepto de metapoblación utilizado en biología de la conservación pero aplicado a la dinámica, procesos y servicios ecosistémicos de los parches que conforman el paisaje, los cuales están relacionados con su distribución espacial y probabilidades de interacción.

humano, las aves, mamíferos e insectos forman parte del paisaje aportándole un valor económico, emocional, cultural y recreativo.



Figura 21: Tres paisajes típicos de Costa Rica. A. Cordillera de Talamanca. En el primer plano se observa la vegetación de paramo y en el fondo el bosque de tierras altas. B. Tierras bajas en la Fortuna de San Carlos C. Falda occidental de la cordillera de Guanacaste; al fondo el volcán Tenorio. Fotos: J. Fallas.

Al delimitar un paisaje se pueden utilizar tres enfoques. El “ecológico” que considera tanto los elementos bióticos como abióticos y su interacción. El “estético”, el cual hace referencia a la

percepción instantánea de formas y colores del territorio. Y el “cultural” el cual considera el paisaje como un medio natural condicionado y susceptible a ser modificado por actividades socioeconómicas. Con frecuencia, los paisajes (naturales-culturales) tienden a ser considerados como un “ente” estático; sin embargo, sus componentes, dominados por interacciones en tiempo y espacio, están caracterizados por el cambio y el dinamismo. Esta percepción se sustenta en el hecho de que el ser humano percibe la estructura del paisaje y no los procesos que sustentan su funcionamiento y mantenimiento.

En términos humanos, en todo paisaje tenemos elementos cuasi estáticos (v. g. geología y suelos, pendiente) y otros con un alto grado de dinamismo como el tiempo meteorológico o el uso-cobertura de la tierra. El paisaje también refleja la acción del tiempo sobre sus componentes y procesos. Por ejemplo, el paisaje actual en el valle del Tempisque es el resultado de procesos geológicos milenarios (Aluviones del Cuaternario), climáticos de corto y largo plazo y en especial de siglos de pastoreo e incendios (Fig. 22A); en tanto que el paisaje boscoso de montaña del Parque Nacional Braulio Carrillo y la reserva forestal Cordillera Volcánica Central (Fig. 22B) es igualmente producto de procesos geológicos (Vulcanismo del Cuaternario) y climáticos, la ausencia de actividades humanas y la presencia de deslizamientos naturales.



Figura 22: A. Valle del Tempisque, paisaje cultural: matriz cultivo-pastos. B. Cordillera Volcánica Central, paisaje natural: matriz bosque. Fuente: Google Earth.

### III. Enfoque por ecosistemas

Este enfoque, sustentado en principios ecológicos y sistémicos, pretende crear “verdaderos mapas ecológicos” al identificar y plasmar en mapas los procesos biofísicos esenciales que determinan la expresión espacial multiescala de los ecosistemas (Montes et. al. 1998). El procedimiento requiere de un pensamiento integrador que permita descubrir las relaciones ecológicas que caracterizan el entorno natural y su expresión en componentes temáticos. Mientras el pensamiento analítico aísla un determinado elemento para conocerlo, el pensamiento sistémico lo ve como parte de un entorno mayor.

A partir del siglo XX, la teoría de la biología orgánica dio origen a algunas de las características del pensamiento sistémico. El comprender “algo” sistémicamente significa ponerlo en contexto y establecer la naturaleza de sus relaciones. En la ciencia sistémica los “organismos” son estudiados y entendidos en un contexto más amplio, como partes de redes de relaciones que a su vez forman

parte de redes mayores, muchas veces aparentemente caóticas pero equilibradas, siendo las relaciones el aspecto más importante y no sus fronteras.

El término holístico significa mirar a un todo funcional y comprender la interdependencia de sus partes: ¿cómo una determinada parte de un todo se relaciona con las otras partes del mismo todo? La visión ecológica incluye eso y además la percepción de cómo un todo, compuesto de partes, encaja en su ambiente natural y cultural (antroposistemas). Reconoce la interdependencia de todos los fenómenos y el hecho de que los individuos y la sociedad forman parte de los procesos de la naturaleza, siendo por lo tanto, dependientes de dichos procesos. Esta visión denominada “ecología profunda”<sup>73</sup> fue propuesta por el filósofo noruego Arne Naess en 1973, como una respuesta a la visión dominante del hombre sobre la naturaleza.

La *cartografía ecológica inductiva* no parte de ninguna idea preconcebida de clasificación ni regionalización ecológica del territorio con el fin de buscar una mayor objetividad en su descripción simplificada. Mediante el empleo de técnicas estadísticas multivariadas, este procedimiento busca métricas ecológico-espaciales que permitan definir y reconocer las distintas escalas espaciales en las que se manifiesta la heterogeneidad ecológica del área de estudio.

La mayor ventaja del método es su objetividad y repetitividad, dos aspectos claves en el enfoque científico; ya que no depende de los juicios de valor del analista; sin embargo esta fortaleza es la vez su mayor inconveniente ya que no incorpora en el análisis la dinámica del sistema. A su vez, la rigidez del proceso impide comprender si el espacio analizado podría formar parte de una estructura funcional mayor (Gran Ecosistema). Por último, el método enfrenta dificultades a la hora de explicar la dinámica y los procesos ecológicos que rigen el funcionamiento de las unidades discretas delineadas puesto que no suelen trabajar, al menos en todo el proceso, equipos multidisciplinarios. Dentro de esta aproximación metodológica se encuentran los trabajos de Gandullo et al. (1977), Roselló et al. (1990), Besteiro y Montes (1991) y de Agar et al. (1995).

La *cartografía ecológica deductiva* parte de un modelo ecológico a priori expresado como una jerarquía preconcebida de relaciones y procesos espacio-temporales que busca describir, en forma objetiva y simplificada, la complejidad ecológica de todos espacio geográfico. El proceso inicia con la selección de un "Gran Ecosistema" para posteriormente y utilizando un procedimiento de clasificación por subdivisión o descendente, introducirle niveles espaciales de más detalle que permiten reconocer ecosistemas de menor tamaño (Montes et al. 1998).

El “Gran Ecosistema” es un espacio homogéneo en su génesis y evolución y que representa el área mínima requerida para englobar los procesos biofísicos que mantienen la integridad y funcionalidad del sistema (Recuadro 1). Las subdivisiones posteriores representan ecosistemas más pequeños y con mayor grado de detalle que mantienen su condición de espacios geográficos homogéneos y funcionales pero que a su vez dependen del “espacio mayor” para su permanencia en el tiempo (Fig. 23). Una de las ventajas de la aplicación de este modelo de organización jerárquico-funcional es la posibilidad de seleccionar, para cada escala de análisis, las características del medio (factores de control/limitantes) que mejor expliquen el funcionamiento del sistema a esa

---

<sup>73</sup> La ecología profunda es una rama de la filosofía ecológica que considera a la humanidad parte de su entorno.

escala. A su vez, este sistema permite adoptar, para cada escala los indicadores y métricas de la estructura, composición y funcionamiento del ecosistema que permitan evaluar aspectos como integridad, servicios y transformación.

---

Recuadro 1: Gran Ecosistema de Yellowstone y “Conservación desde Yellowstone hasta Yukon” (Y2Y): Ejemplos de planificación ecorregional a gran escala.

---

El término “Gran Ecosistema de Yellowstone” tiene su origen en una audiencia de los subcomités de Terrenos Públicos, Parques Nacionales y Recreación de la Cámara de Representantes de los Estados Unidos realizada en 1985. En 1986 el Servicio de Investigación del Congreso emitió el informe, el cual indicaba que existían serias deficiencias de coordinación interinstitucional y que a consecuencia de esto, los valores esenciales de la zona estaban en riesgo (Congressional Research Service, 1986; Keiter and Boyce, 1991). Los límites originales del Parque fueron trazados en 1872 y pretendía incluir todas las cuencas regionales de energía geotérmica de la zona. Posteriormente, en la década de 1970, el rango hogareño del oso pardo (*Ursus arctos*) se convirtió en el primer límite informal del ecosistema de Yellowstone, el cual incluía 16.000 Km<sup>2</sup>, equivalente a un 32% del territorio costarricense; posteriormente en 1994 su área se extendió a 76.890 Km<sup>2</sup> (1,4 veces el tamaño de Costa Rica). En 1997, el concepto se expandió a todo el sistema montañoso, al formalizarse la iniciativa “Conservación desde Yellowstone hasta Yukon” (Y2Y) como parte de una acción conjunta entre los gobiernos de Canadá, Estados Unidos, territorios aborígenes y organizaciones sin fines de lucro. El objetivo de Y2Y es gestionar el ecosistema montañoso y sus habitantes (humanos y silvestres) de tal forma que se mantenga saludable y conectado en el largo plazo. El territorio de Y2Y abarca 1,3 millones de Km<sup>2</sup> y se extiende a lo largo de una franja de 3.200 kilómetros y posee un ancho entre 500 y 800 Km. Actualmente este esfuerzo constituye uno de los proyectos más emblemáticos y exitosos de planificación ecorregional transnacional a escala mundial (<http://www.y2y.net/>)

---



Figura 23: Turbera inmersa en el ecosistema de bosque nuboso. Cerro Buena Vista. Cordillera de Talamanca. Fuente: J. Fallas



A escalas temporales de meses y con una recurrencia más o menos cíclica tenemos alteraciones climáticas globales. Uno de los fenómenos mejor conocidos es El Niño-Oscilación SUR (ENOS), el cual tiene un componente oceánico y otro atmosférico. Este fenómeno climático tiene una influencia enorme sobre los ecosistemas naturales y culturales de Costa Rica. Por ejemplo, en años Niño en Guanacaste se registra una reducción de hasta 70% en la lluvia anual, la cual ocasiona sequías; en tanto que durante años Niña se registra un incremento en la precipitación durante los meses de setiembre-octubre, la cual con frecuencia causa inundaciones (Retana y Solano 2000). Ambos eventos, repercuten en los servicios que proveen los ecosistemas y por ende en la economía regional, nacional y en el bienestar humano de los costarricenses.

La ecología del paisaje estudia estos “sistemas” conformados por flora, fauna y elementos culturales enfatizando la identificación de los patrones de heterogeneidad espacial, su caracterización, interacción y cambio en el tiempo. Esta ciencia utiliza sensores remotos (fotos aéreas, imágenes satelitales), la fotointerpretación y la clasificación automatizada de imágenes para estudiar la *estructura* (organización espacial de los elementos o usos del territorio: relación matriz-parche-corredor); *función* (movimiento o flujo de los componentes del paisaje a través de la estructura: conectividad, resistividad paisajística, porosidad, relaciones entre parches, áreas de influencia) y *dinámica* (transformación del espacio a lo largo del tiempo: perforación, disección, fragmentación, encogimiento, eliminación).

Desde la perspectiva de la conservación y de los servicios de los ecosistemas ecología del paisaje provee datos e información sobre pérdida de hábitat (v. g. conversión de hábitats naturales a culturales) y fragmentación (v. g. aumenta el número de parches, disminución en el tamaño medio de los parches); cambio en la forma de los parches (efecto borde) y aumento en el aislamiento entre parches (Cain et al. 1997, Cleary et.al. 2005, Sohl et.al. 2010). Estos datos son importantes para tareas de planificación territorial integral, planes de gestión de espacios naturales, evaluación de la integridad y viabilidad de ecosistemas y en estudios de impacto ambiental. Dentro de esta enfoque metodológico se encuentran los trabajos de Bunce et.al. (1996), Countryside Agency and Scottish Natural Heritage (2001), García et. al. (2007, 2008), Rosselló (2003), Pliscoff et. al. 2005 y Turner (1991).

## 2.10. Experiencias contemporáneas en Costa Rica

Aun cuando diversas instituciones en Costa Rica<sup>74</sup> han publicado y oficializado sus regiones para fines administrativos; no existe a la fecha una regionalización ecológica oficial sustentada en el enfoque ecosistémico y orientada a los servicios que proveen los ecosistemas. El anexo 2 brinda un resumen de las propuestas de clasificación de la vegetación natural y antrópica desde 1863 hasta el 2008.

Entre los esfuerzos más relevantes de los últimos 40 años tenemos: el mapa de regiones socioeconómicas de Nuhn (1973), el clima de Costa Rica (Herrera 1985), los macrotipos de vegetación de Gómez (1986), los mapas de vegetación de Vargas (1992) y Gómez (1986), las unidades bióticas de Herrera y Gómez (1993), el mapa de Zonas de Vida de Holdridge (Bolaños y

---

<sup>74</sup> Algunos ejemplos son: MIDEPLAN, INDER, MAG, CONARE, Ministerio de Educación, Ministerio de Salud, Acueductos y Alcantarillados.

Watson, 1993), la cartografía creada por Ecomapas para el 57% del país (Kappelle et al. 2002, Lobo et al. 2003), la regionalización climática de Costa Rica (Solano y Villalobos, 2001), las unidades de vegetación de Hammel et al. (2004), el mapa de los grandes ecosistemas<sup>75</sup> de Centro América (Gutiérrez-Espeleta y Van Gyseghem 2005) y las regiones fitogeográficas de Zamora (2008) creadas como parte del proyecto GRUAS II. Este último mapa considera la distribución de los patrones de vegetación e integra las regiones botánicas de INBio y el mapa de macrotipos de vegetación.

A nivel global, existe el mapa de ecorregiones elaborado por el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF, por sus siglas en inglés <http://www.worldwildlife.org/biomes>); el cual identifica 238 ecorregiones de importancia global en el planeta (142 terrestres, 53 de agua dulce y 43 marinas); de las cuales cuatro se encuentran en Centroamérica y de estas, las prioritarias son el Arrecife Mesoamericano (México, Guatemala, Belice y Honduras) y el bosque de la vertiente pacífica de Talamanca (Panamá y Costa Rica).

Si bien los trabajos previos incorporan en la descripción de las “unidades homogéneas” variables como litología, geomorfología, clima y vegetación; la metodología utilizada para su delimitación no está sustentada en un enfoque jerárquico de tipo eco-funcional. La ausencia de un modelo conceptual inclusivo con un enfoque ecosistémico ha dificultado crear un lenguaje común entre políticos, científicos, técnicos, gestores y usuarios que permita ordenar el territorio costarricense con un enfoque de largo plazo sustentado en una gestión adaptativa de los ecosistemas naturales y culturales.

### 3. Metodología

El procedimiento utilizado en el mapeo de las ecorregiones y ecosistemas de Costa Rica fue el siguiente:

#### 3.1. Revisión de propuestas previas de clasificación y regionalización ecológica

El proceso de revisión de propuestas previas abarcó el análisis de fuentes documentales y cartográficas nacionales, regionales y mundiales. Se analizaron las propuestas previas de regionalización climática, socioeconómica, fitogeográfica y faunística de Costa Rica.

i. *Sustento documental*. Consulta de obras clásicas como “Aves de Costa Rica” (Stiles y Skutch 1989), “Biodiversidad de los Bosques de Roble” (Kappelle 2008), “Páramos de Costa Rica” (Kappelle y Horn, 2005), “Bosques Nublados del Trópico” (Kappelle y Brown 2001), “The Butterflies of Costa Rica” (DeVries, 1987) y “The Amphibians and Reptiles of Costa Rica” (Savage 2002); tesis de grado y posgrado, informes técnicos y publicaciones en revistas nacionales e internacionales (ver sección de referencias).

ii. *Sustento cartográfico*: En la presente regionalización ecológica de Costa Rica se consideraron trabajos previos como el mapa de regiones socioeconómicas de Nuhn (1973), el clima de Costa Rica (Herrera 1985), los macro tipos de vegetación de Gómez y Herrera (1986), los mapas de vegetación de Vargas (1992) y Gómez (1985), las unidades bióticas de Gómez y Herrera (1993), el

<sup>75</sup> Los grandes ecosistemas son una reclasificación de mapas de las 12 zonas de vida de Holdridge con escalas entre 1:100.000 y 1:500.000 así como del mapa de suelos de la FAO para Centroamérica.

mapa de Zonas de Vida de Holdridge a escala 1:200.000 (Bolaños y Watson, 1993), la cartografía creada por Ecomapas para el 57% del país (<http://www.inbio.ac.cr/ecomapas/ecomapas.html>), la regionalización climática de Costa Rica (Solano y Villalobos, 2001), las unidades de vegetación de Hammel et al. (2004), el mapa de los grandes ecosistemas<sup>76</sup> de Centro América (Gutiérrez-Espeleta y Van Gyseghem 2005) y las regiones fitogeográficas creadas por Nelson Zamora (2008) como parte del proyecto GRUAS II; el cual considera la distribución de los patrones de vegetación e integra las regiones botánicas de INBio y el mapa de macrotipos de vegetación.

iii. A nivel global, se consultó el mapa de ecorregiones del mundo elaborado por el Fondo Mundial para la Naturaleza<sup>77</sup> (Olson et al. 2001), las “Áreas Importantes para la Conservación de Aves” (IBAs, por sus siglas en inglés) de BirdLife International<sup>78</sup>, “Ecological Systems of the United States: A Working Classification of U.S. Terrestrial Systems” (Comer et al. 2003), “Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems” (Josse et al. 2003), “Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia” (IDEAM et al. 2007) y “A New Map of Global Ecological Land Units—An Ecophysiological Stratification Approach” (Sayre et al. 2014).

### 3.2. Diseño de marco general de clasificación jerárquico

El enfoque jerárquico-funcional no es estricto en cuanto al número y extensión de las regiones y sus subdivisiones y por tanto se puede optar por un sistema tan simple o detallado como lo requiera el objetivo del análisis (Crowley 1967, Montes et al. 1998, Borja et al. 2005). Para Costa Rica se optó por dos niveles jerárquicos: ecorregión y ecosistema.

Las *ecorregiones* constituyen el primer nivel del sistema de clasificación y son espacios geográficos del orden de cientos a miles de kilómetros cuadrados (Fig. 24) que poseen las siguientes características:

- ✓ Han evolucionado durante miles de años bajo la influencia de impulsores de cambio similares (v.g. clima, geología, patrones de migración, aislamiento).
- ✓ Desde la perspectiva del gestor de la biodiversidad, representan condiciones “similares y estables” en cuando a composición, estructura y funcionamiento de los procesos y elementos bióticos, abióticos que la caracterizan.
- ✓ Los servicios que proveen a la sociedad son percibidos a una escala nacional e incluso global (v. g. regulación climática, agua, provisión de carne y leche).
- ✓ La ecorregión está conformada por un mosaico de ecosistemas no necesariamente continuos que reflejan la acción antrópica a escala de paisaje (v. g. grandes espacios naturales, agropecuarios y urbanos).

<sup>76</sup> Los grandes ecosistemas son una reclasificación de mapas de las 12 zonas de vida de Holdridge con escalas entre 1:100.000 y 1:500.000 así como del mapa de suelos de la FAO para Centroamérica.

<sup>77</sup> <http://www.worldwildlife.org/biomes>, <http://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world>

<sup>78</sup> <http://www.birdlife.org/action/science/sites/index.html>; <http://www.birdlife.org/datazone/ebas/index.html>

- ✓ La ecorregión es un marco de planificación territorial regional que permite definir políticas de gestión de la biodiversidad y de los servicios que proveen sus ecosistemas.
- ✓ Es una escala espacial apropiada para analizar y monitorear temas de interés nacional (v. g. seguridad alimentaria, suministro de agua) así como aspectos de interés regional pero de significancia nacional (v. g. sequías, inundaciones, patrones de biodiversidad).

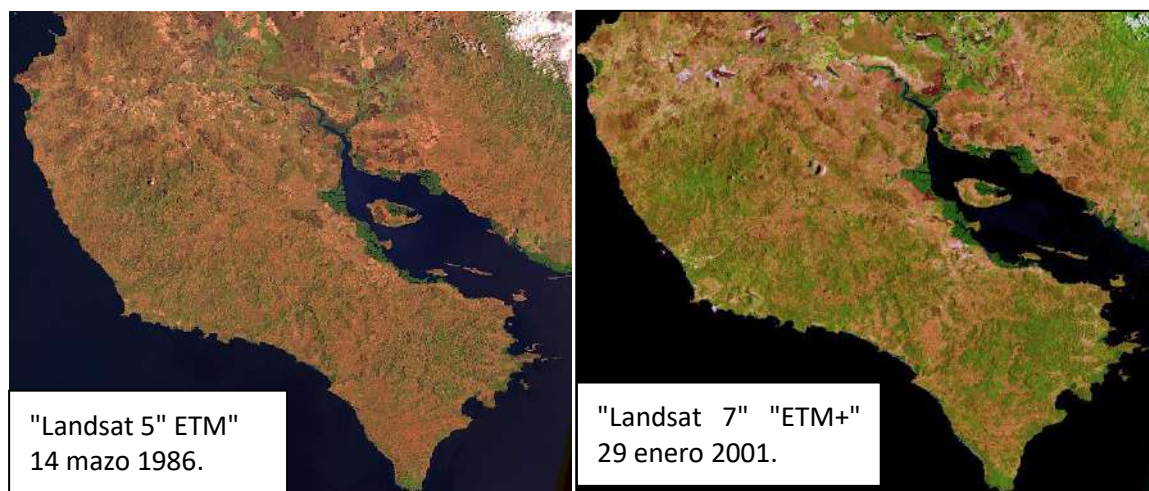


Figura 24: La ecorregión es un espacio geográfico homogéneo del orden de cientos a miles de kilómetros y cuyos componentes bióticos, abióticos, procesos, impulsores de cambio, rasgos socioeconómicos y culturales comparten una historia similar. Por ejemplo, Guanacaste y la península de Nicoya pertenecen a la ecorregión seca mesoamericana.

El *ecosistema* constituye el segundo nivel de la jerarquía y reconoce la existencia de condiciones bióticas/abióticas similares así como la existencia de elementos de estructura, composición y dinámica particulares a una escala subregional de cientos a miles de hectáreas. El sistema de clasificación de ecosistemas propuesto en la figura 25 considera 5 niveles: el primero distingue entre ecosistemas terrestres y acuáticos; el segundo entre continentales e insulares para los ecosistemas terrestres y entre ecosistemas de agua dulce y salada para los ecosistemas acuáticos; el tercer nivel distingue entre ecosistemas naturales y antropogénicos o culturales y el cuarto utiliza la cobertura dominante (agua, vegetación) para designar la clase de ecosistema (v. g. cultivos, pasto, plantación forestal, bosque, lago, río).

Finalmente, el nivel quinto utiliza propiedades de la vegetación como persistencia del follaje (caducifolio y perennifolio), ciclo de vida (efímera, anual, perenne) y condiciones de humedad del sitio (v.g. humedales) para distinguir entre tipos<sup>79</sup> de ecosistemas. Los ecosistemas lóticos y lénticos no forman parte del presente trabajo<sup>80</sup>, sin embargo los primeros podrían distinguirse según su caudal (especialmente en la estación seca), capacidad erosiva y de transporte de sedimentos (curso superior, medio e inferior) y los segundos por su profundidad, tamaño y piso altitudinal y origen.

<sup>79</sup> Clase, naturaleza de las cosas.

<sup>80</sup> Para mayores detalles sobre los sistemas lénticos y lóticos ver "GRUAS II: Volumen II. Análisis de vacíos en la representatividad e integridad de la biodiversidad de los sistemas de aguas continentales" (SINAC 2007b).

Al estar sustentado en criterios ecológicos y socioeconómicos refleja las condiciones actuales del territorio costarricense y su capacidad para proveer servicios a corto, mediano y largo plazo. Su materialización no requiere de una unidad o escala espacial particular y por lo tanto la misma se determina en función de los objetivos del análisis. La *tipología* propuesta cumple con los siguientes criterios:

- i. *Generalidad*: Posee un alto grado de universalidad o generalidad; de tal forma que pueda acomodar diversas expresiones de la biodiversidad natural y cultural en tiempo y espacio.
- ii. *Exhaustivo*: El sistema es inclusivo y por lo tanto aplicable a diversas expresiones de la biodiversidad natural y cultural en tiempo y espacio.
- iii. *Unicidad*: Cada categoría o clase expresa una condición única y diferenciable en el sistema de clasificación.
- iv. *Flexible*: El sistema puede incorporar insumos con diferentes grados de detalle de una manera simple y consistente.



Figura 25: Tipología de ecosistemas. El mapeo de ecosistemas plasma el concepto de ecosistema como una estructura espacial funcional, de límites permeables y tamaño variable.

Los servicios que proveen los ecosistemas a la sociedad son percibidos con mayor facilidad por los actores y usuarios locales (v. g. agua, hábitats para fauna silvestre, belleza escénica, pesca, regulación hidrológica). La acción antrópica se expresa a escala local pero puede abarcar cientos o miles de hectáreas (v. g. conversión de un ecosistema natural en uno seminatural o la regeneración de bosque en pastos abandonados).

El mapeo utiliza capas temáticas que describen el patrón espacial de las variables consideradas como claves por su influencia en la dinámica y estructura del ecosistema, lo que en definitiva permite inferir los rasgos más evidentes del funcionamiento del sistema como un todo. El enfoque jerárquico-funcional no es estricto en cuanto al número de subdivisiones a utilizar y por tanto cada país o incluso cada región pueden optar por un sistema muy sencillo o muy detallado (Montes et al. 1998, Borja et al. 2005).

La nomenclatura utilizada refleja la condición biótica o abiótica dominante asociada a la localidad donde se encuentra la ecorregión o el ecosistema. Por ejemplo, el bosque de Osa es un ecosistema terrestre, continental, natural, de tierras bajas, calientes y muy húmedas en terreno plano-ondulado del Pacífico sur. Los ecosistemas culturales se clasificaron según su uso dominante (urbano, cultivos, pastos, plantaciones forestales, frutales, embalses). A continuación se ilustra la nomenclatura del sistema de clasificación:

#### Sistemas culturales

Uso + piso térmico + clase humedad + macro topografía + localidad

Ejemplo: Plantación de café en de tierras bajas, calientes, húmedas y en terreno ondulado de Pérez Zeledón.

#### Sistemas naturales

Cobertura + piso térmico + clase humedad + macro topografía + localidad

Ejemplo: Bosque perennifolio de tierras bajas, calientes, muy húmedas y en terreno plano del Caribe Norte.

El sistema propuesto permite distinguir entre un ecosistema antrópico de pasto en tierras bajas, muy húmedas y calientes del Caribe y otro ubicado en tierras altas, húmedas y frescas de la zona nubosa de Monte Verde. De igual manera distinguiría entre tres sistemas lénticos y lóticos según sus condiciones abióticas, bióticas, impulsores de cambio, servicios ecosistémicos y ubicación espacial.

### **3.3. Criterios e indicadores para el mapeo de ecorregiones y ecosistemas**

Costa Rica es un país pequeño (51.100 Km<sup>2</sup> extensión terrestre) pero extremadamente variado y por tanto al definir ecorregiones/ecosistemas solo se puede pretender aproximar su funcionamiento y dinámica ecológica integrando los conocimientos acumulados a lo largo de años de observaciones geográficas, geológicas, meteorológicas, botánicas, faunísticas, etnográficas y sociológicas.

La metodología adoptada parte de la premisa que existen factores de control abióticos (v. g. geología, clima, edafología, relieve), bióticos (v. g. evolución y patrones de migración), e impulsores de cambio naturales (v. g. deslizamientos, El Niño<sup>81</sup>, empujes fríos-Amador *et al.* 2006) y antropogénicos (v. g. uso de la tierra, incendios) que inciden en la estructura, composición y funcionamiento del ecosistema a diferentes escalas espaciales y temporales. En esta aproximación

---

<sup>81</sup> <http://www.elnino.noaa.gov/>

ecológica-funcional, los componentes bióticos, abióticos y antropogénicos se analizan conjuntamente y se integra la información desde una perspectiva sistémica.

Los diferentes sistemas de clasificación de ecoregiones/ecosistemas descritos en la sección 2.9.1. “Enfoques para delimitar ecoregiones y ecosistemas” han utilizado la fisonomía y estructura de la vegetación, elemento de fitogeografía, criterios ecológicos (v. g. gradientes de elevación/temperatura) y en general los mismos insumos pero con diferentes visiones y esquemas de clasificación; algunos ejemplos son: clima y bioclimas, geomorfología-relieve, geología-suelo, régimen de humedad del sitio y dinámica natural y antropogénica del sitio.

A continuación se describen los principios, criterios, indicadores y métricas utilizadas para crear el mapa de ecoregiones y ecosistemas (Fig. 26 y cuadro 5).

*Principio:* Los principios expresan valores y son la base, origen o razón fundamental sobre la cual se sustenta todo planteamiento o discurso en cualquier materia y por lo tanto guían y dan coherencia a un proceso o actividad. El mapa de ecoregiones y ecosistemas se sustenta en principios legales (derivados de la legislación costarricense e internacional), principios ecosistémicos (derivados de la Convención de Diversidad Biológica y los mandatos nacionales en materia de gestión de ecosistemas) y en principios de gestión (utilidad como herramienta para la gestión de los ecosistemas y sus servicios).

*Factor:* Recursos o materiales que se combinan o utilizan para crear un producto particular; en nuestro caso el sistema de clasificación y el mapa de ecosistemas. Los factores utilizados son de tipo abióticos, bióticos, socioeconómicos y culturales<sup>82</sup>.

*Criterio:* Conjunto de condiciones o procesos esenciales mediante los cuales se puede describir, cuantificar, monitorear y evaluar los componentes de un ecosistema.

*Indicador:* Variable (cuantitativa o cualitativa) que se mide o describe periódicamente describir una situación o condición.

*Métrica:* Valor particular del indicador en tiempo y espacio, permite evaluar tendencias.

La comunidad científica reconoce que aún el ecosistema más simple es demasiado complejo como para ser plenamente representado por un conjunto de factores-criterios (ecológicos, socioeconómicos, culturales), indicadores y métricas; sin embargo los administradores, políticos y tomadores de decisiones requieren de un set realista de métricas que les permita monitorear la salud de los ecosistemas naturales y antrópicos.

Un primer paso para la delimitación de ecoregiones y ecosistemas es la selección de un número limitado de criterios, indicadores y métricas que permitan describir la composición, estructura y procesos del ecosistema a diferentes escalas espaciales. Las métricas son las propiedades que

---

<sup>82</sup> La inclusión de factores socioeconómicos y culturales obedece a la definición de ecosistema consignado tanto en la Convención de Diversidad Biológica como en la legislación nacional.

caracterizan un ecosistema particular o atributo que cambian de manera predecible en respuesta a una presión antropogénica o natural. El conjunto de medidas seleccionadas debe incorporar aspectos de la composición, estructura y función del ecosistema a través de una gama de escalas espaciales.

Idealmente, también se deben incluir indicadores/métricas de los factores estresantes que actúan sobre los ecosistemas para inferir sobre las posibles relaciones entre los factores de estrés y sus efectos. Los insumos utilizados para materializar los criterios, indicadores y métricas pueden ser muy variados e incluyen datos de sensores remotos, modelos regionales o nacionales, literatura científica y trabajo de campo.

La selección de indicadores debe priorizar aquellos que pueden detectar cambios en los atributos ecológicos (métrica de condición) y en los factores de estrés (métricas estresantes). En otras palabras, no todas las métricas de un ecosistema son útiles para delimitarlo y evaluar su integridad ecológica. Los siguientes criterios se utilizaron como guía para filtrar las métricas seleccionadas para crear el sistema de clasificación de ecorregiones/ecosistemas y la respectiva cartografía (Andreasen et al 2001, Newton and Kapos 2002):

- ✓ Aplicable en múltiples escalas espaciales-temporales.
- ✓ Ecológicamente relevante, pertinente y científicamente válido.
- ✓ Relevante y con significado práctico para los responsables de la gestión del ecosistema, los tomadores de decisiones y el público en general.
- ✓ Flexible, adaptable a diversas condiciones.
- ✓ Factible de implementar, medir y con un umbral conocido o fácilmente definible.
- ✓ Sensible, incluyendo los cambios en los factores de estrés.

Los indicadores proporcionan el detalle requerido para evaluar los atributos ecológicos claves del ecosistema<sup>83</sup>; en tanto que las métricas son expresiones medibles del indicador. Por ejemplo, la vegetación se puede caracterizar en términos de su estructura (diámetros, altura), composición (diversidad), historia de vida, tolerancia a cambios de temperatura y frecuencia de especies invasoras; la hidrología se puede describir en términos de cantidad (v. g. m<sup>3</sup> por segundo de agua en un cauce, duración de inundaciones), calidad y distribución en el tiempo (v. g. estacionalidad) y el relieve en términos de pendiente y elevación.

---

<sup>83</sup> El enfoque por ecosistemas reconoce que los seres humanos y su diversidad cultural son un componente integral del ecosistema (natural y antrópico) y por ende esenciales en la aplicación del enfoque.



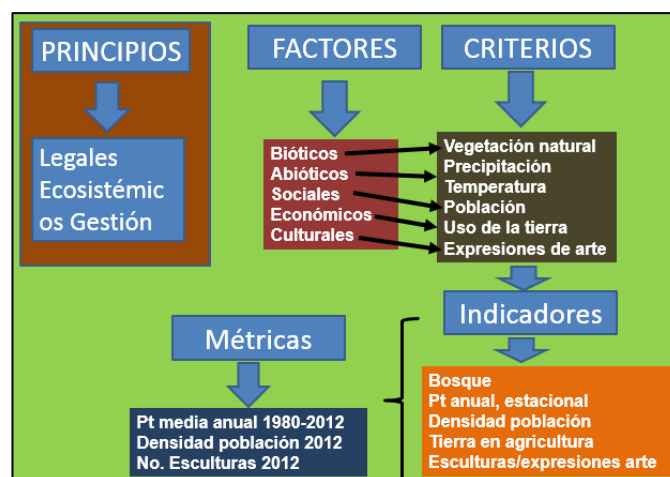


Figura 26: Principios, factores, criterios, indicadores y métricas. Las métricas permiten monitorear los cambios en los indicadores y por ende en los ecosistemas.

Cuadro 5: Factores, criterios e indicadores.

Factor	Criterio	Indicador
Abiótico	Geología <sup>84</sup>	Génesis morfo-tectónica
	Relieve <sup>62</sup>	Pendiente
	Suelo <sup>62</sup>	Ordenes de suelos
	Clima	Precipitación media anual y estacional Meses secos (< 75mm) Temperatura media anual
Biótico	Sistemas naturales	Bosque Páramo Herbáceas Ríos y quebradas
	Sistemas culturales <sup>85</sup>	Agropecuario Urbano Embalses
Social <sup>63</sup>	Población	Población total
Cultural <sup>63</sup>	Expresiones locales/regionales de cultura	Tradiciones Escultura Pertenencia

### 3.4. Insumos

- I. Cartografía geológica: Tournon y Alvarado (2007).
- II. Cartografía de suelos: Mapa digital de suelos de Costa Rica ([www.cia.ucr.ac.cr](http://www.cia.ucr.ac.cr), 2013<sup>86</sup>).
- III. Modelo digital de elevación con una resolución de 50 m. (<https://lta.cr.usgs.gov/GMTED2010>).

<sup>84</sup> Para los fines de la gestión del flujo de servicios de los ecosistemas y su monitoreo, la geología, relieve y suelo no cumplen con el criterio de formal de indicador: variable (cuantitativa o cualitativa) que se mide o describe periódicamente; sin embargo son elementos constitutivos de todo ecosistema.

<sup>85</sup> El enfoque por ecosistemas reconoce la existencia de ecosistemas naturales y antrópicos o culturas y reconoce que el ser humano y su cultura es parte integral de los mismos.

<sup>86</sup> Descargar de [http://www.cia.ucr.ac.cr/?page\\_id=2039](http://www.cia.ucr.ac.cr/?page_id=2039)

- IV. Mapa digital de pendiente máxima con una resolución de 30 m (Nivel 2) derivada de datos de la misión de NASA *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM). ([http://lca.usgs.gov/lca/srtm/data/costarica/cr\\_percent\\_slope\\_metadata.htm](http://lca.usgs.gov/lca/srtm/data/costarica/cr_percent_slope_metadata.htm)).
- V. Datos de precipitación media anual, estacional, meses secos y temperatura media anual publicados por Instituto Meteorológico de Costa Rica, el Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales (INETER) y la Empresa de Transmisión Eléctrica S.A de Panamá (ETESA, <http://www.hidromet.com.pa>) para el periodo 1960-1990.
- VI. Mapas oficiales de uso-cobertura de la tierra de 1996-97, 2000, 2005, 2006 y 2013.
- VII. Imágenes satelitales: Landsat 8 de marzo-abril<sup>87</sup> y MODIS<sup>88</sup> (satélites Aqua y Terra) del mismo periodo como insumos para delimitar las áreas con vegetación caducifolia.

#### 4. Descripción de factores bióticos, abióticos, socioeconómicos y culturales

Al observar el uso de la tierra de una finca, un paisaje, un bosque maduro o un parche de pasto en regeneración podemos afirmar que su apariencia es diferente. Por ejemplo, se pueden observar diferencias en el tamaño de las plantas, número de especies y patrón de su distribución espacial. También es posible que podamos percibir diferencias en temperatura, insolación, velocidad el viento; así como diferencias en especies de insectos, aves, mamíferos y reptiles.

Esto nos hace suponer que existen factores de control que explican la configuración espacial, composición y estructura de los elementos que conforman dichas expresiones de la ecodiversidad<sup>89</sup>. Sin embargo, y en especial para sistemas complejos como los tropicales, no es fácil observar y medir directamente los procesos que conforman y regulan el funcionamiento del ecosistema (v. g. fotosíntesis, respiración, mineralización, retención de nutrientes, acumulación de biomasa). Por esta razón, los científicos han tornado su mirada hacia variables fácilmente medibles del ecosistema que nos permiten inferir sobre su funcionamiento como la productividad primaria, los niveles tróficos, la biodiversidad, temperatura, humedad, radiación solar y disponibilidad de nutrientes.

Teóricamente, existe consenso sobre el enfoque, sin embargo en la práctica, no es fácil ni evidente seleccionar los factores, criterios e indicadores que cumplan con dicha función y mucho menos que permitan predecir la viabilidad y comportamiento del ecosistema. A la fecha, lo único que se puede afirmar con total certeza es que “las propiedades y procesos de los ecosistemas naturales y culturales dependen de factores abióticos y bióticos y de su interacción”. Por ejemplo, Schlöpfer y Schmid (1999) indican que al examinar el efecto de la biodiversidad en las propiedades y procesos de ecosistemas naturales, agrícolas y forestales, utilizando cuatro variables del ecosistema y 14 tipos de niveles tróficos; existen 56 hipótesis que explican tal relación o su ausencia y que de ellas, solo 20 habían sido probadas de modo experimental.

Otra aproximación al estudio de los procesos en ecosistemas ha sido utilizar el enfoque “estado-factor” para analizar la interacción entre factores de control y el funcionamiento del ecosistema (Van Cleve 1991). Bajo este paradigma, se deben elegir factores con un “marcado efecto en la

---

<sup>87</sup> <http://glovis.usgs.gov/>

<sup>88</sup> <http://modis.gsfc.nasa.gov/>

<sup>89</sup> Variedad integral del paisaje, considera diversidad biológica, abiótica, cultural y étnica (Kappelle, 2008).

respuesta del ecosistema” o sea aquellas variables que permitan explicar patrones o cambios en las propiedades y/o procesos abióticos (v. g. radiación solar, precipitación, disponibilidad de nutrientes) y bióticos (v. g. rol de los organismos en la creación, modificación y mantenimiento de hábitats) en el ecosistema (Chapin et al. 1997, Lawton 1994, Schläpfer y Schmid 1999). Inicialmente, la investigación ecológica centró sus estudios en ambientes naturales sin embargo actualmente se ha reconocido que el ser humano es un agente de cambio clave en la dinámica, mantenimiento y evolución de los ecosistemas (Daily et al. 2001, Folke et al. 1996, Hooper et al. 2005, Portela and Rademacher 2001, Rosero-Bixby et al. 2002).

En la selección de los factores de control se partió de lo expuesto por autores como Klijn (1994), Klijn y Udo de Haes (1994), Omernik (1987 y 1995), Omernik y Bailey (1997) y Schultz (1995). Considerando las características propias del país, los objetivos del mapa de ecorregiones y ecosistemas y la disponibilidad de datos se eligieron los siguientes factores de control: relieve/geología/suelo, clima, uso-cobertura de la tierra y población total. El anexo 3 describe los factores de control e impulsores de cambio y su rol en la ecorregión y ecosistema. Los factores seleccionados permiten inferir sobre procesos ecológicos (v. g. producción primaria, tasas de mineralización, distribución de especies) y la magnitud de los servicios que puede ofrecer cada ecorregión/ecosistema. Al delinear ecorregiones y ecosistemas los límites reflejan la distribución espacial de estos factores de control a diferentes escalas, de tal forma que pueden ser reconocidos en el campo, comparados y monitoreados en el tiempo.

#### **4.1. Factores abióticos**

Los factores abióticos son elementos inertes del ecosistema que se pueden clasificar en invariables o estables en términos temporales pero variables en espacio (v. g. geología, suelo, relieve) y en variables en tiempo y espacio (v.g. temperatura, precipitación, humedad, evapotranspiración, descarga). A continuación se describe cada uno de ellos.

##### **4.1.1. Provincias fisiográficas**

La geomorfología, forma y configuración de la superficie terrestre, se manifiesta a través de accidentes topográficos (relieve<sup>90</sup>) en un lugar determinado, los cuales son el producto de procesos geotectónicos que iniciaron hace millones de años y que continúan en la actualidad. En toda cadena montañosa, valle o llanura convergen aspectos geológicos, edáficos y topográficos, conformando unidades fisiográficas que albergan los componentes bióticos del ecosistema (plantas y animales), los procesos y finalmente el flujo de servicios (Sayre et al. 2014, Sayre et al. 2009).

Un accidente geográfico (v.g. llanura, montaña, loma, acantilado, barranco, terraza) se define como una unidad geomorfológica con propiedades morfométricas relativamente homogéneas (elevación, pendiente, orientación, formación rocosa y tipo de suelo); sin embargo su delimitación en el terreno es a menudo difusa y depende de la escala espacial (resolución espacial del análisis). En la actualidad los modelos digitales de elevación del terreno y los sistemas de información geográfica permiten delimitar y clasificar dichas unidades de terreno de manera objetiva y automática (Riley et al. 1999).

---

<sup>90</sup> Conjunto de formas de la superficie terrestre, tomando en cuenta la altura, la pendiente y el aspecto del terreno (Kappelle, 2008)

La arquitectura fisiográfica de América Central (Fig. 27) está definida principalmente por la orientación noroeste de la Fosa Mesoamericana y el Frente Volcánico Centroamericano. Estos rasgos morfo-tectónicos se formaron por la subducción de la placa oceánica Cocos en el Cenozoico, y su predecesora, la placa Farallón, debajo de la margen occidental de la placa del Caribe. El frente volcánico norte se desarrolló sobre un basamento continental del Paleozoico, de génesis norteamericana (Bloques Maya y Chortís); en tanto que el frente volcánico del sur se formó a partir de basamento oceánico del Mesozoico de la placa Caribe (Bloques Chorotega y Chocó).

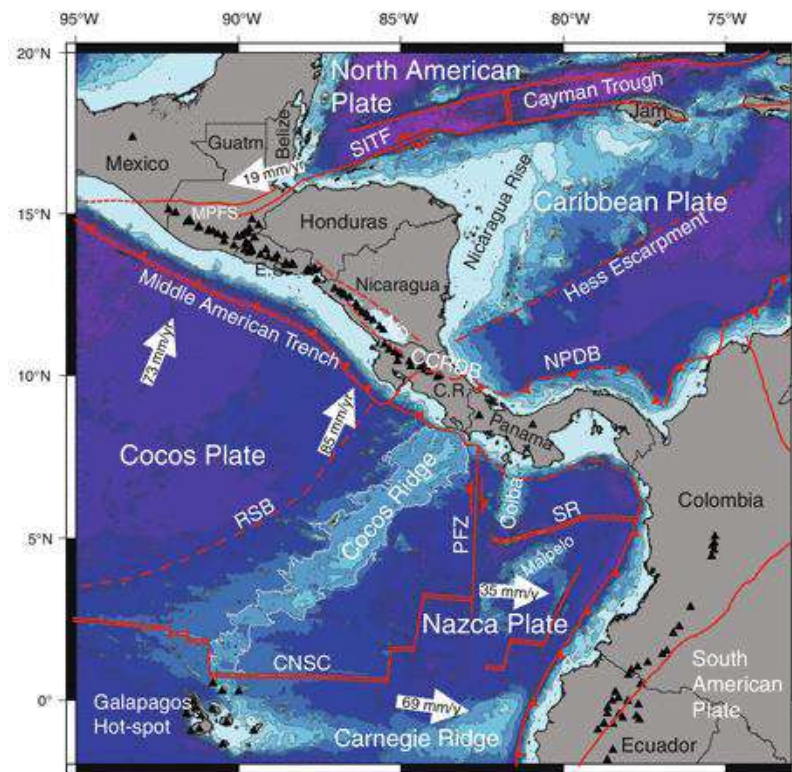


Figura 27: Escenario tectónico de istmo centroamericano. Las líneas rojas indican el límite de las principales placas tectónicas. Los triángulos negros indican los principales volcanes del cuaternario. Las flechas blancas muestran la dirección y velocidad del movimiento de las placas con respecto a la placa Caribe. CCRDB: Cinturón deformado de la sección central de Costa Rica. NPDB: Cinturón deformado del norte de Panamá. PFZ: Zona de fractura de Panamá. RSB: Lineamiento aproximado donde el fondo marino liso en alta mar pasa abruptamente al monte submarino. El límite entre el arco externo norte de Costa Rica (placa Caribe) y el arco costarricense centro y sur (micro placa de Panamá) se encuentra al sureste de la Península de Nicoya. Fuente: Lücke 2014 y Marshall and Anderson 1995.

Se estima que Norte y Sur América se unieron durante la mitad de Plioceno (aproximadamente Plioceno, con la elevación final del sur de América Central y la formación de un nuevo corredor terrestre, el istmo de Panamá. Este evento geológico permitió que los ensamblajes de especies aisladas de cada continente se reunieran hace unos 3,1 millones (Coates y Obando 1996) a 4 millones de años (Kirby et al. 2008). Este levantamiento dio paso a una serie de transformaciones en los procesos ecológicos y evolutivos de biotas (aves y mamíferos) previamente aisladas (Simpson 1980), al cual se ha denominado el "Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, por sus

siglas en inglés)". En la actualidad, el GABI y el intercambio desigual de especies entre norte y sur<sup>91</sup>, permite explicar la mayor diversidad de especies de aves observadas al desplazarnos hacia el ecuador (Tilston and Klicka 2010).

Las formas actuales del relieve costarricense son el resultado de procesos tectónico-erosivos que han tenido lugar a lo largo de millones de años pero que han cambiado poco en los últimos 11.700 ± 99 años (Holoceno, "totalmente reciente"). El Holoceno es el periodo geológico más reciente en la historia de la Tierra (se extiende hasta el presente) y a su vez forma parte del Cuaternario; el cual incluye además al Pleistoceno (0,0117 a 1,80 millones de años). El registro estratigráfico del Holoceno contiene una gran cantidad de detalles sobre fenómenos tan diversos como el cambio climático, procesos geomorfológicos y geofísicos, aumento del nivel del mar, la evolución de la vegetación, las migraciones de fauna y la evolución humana (Walker et al. 2009).

La geodinámica de Costa Rica es el producto, en buena parte, de su ubicación en el "Cinturón de fuego del Pacífico" y de la actividad tectónica permanente producto de la interacción entre las placas Caribe (CO), la cual incluye la micro placa de Panamá (PM) y Coco (CO) a lo largo de la Fosa Mesoamericana, la cual se extiende aproximadamente desde la costa sur de Méjico hasta los alrededores de la Península de Osa-Costa Rica; continuando luego con la fosa de Colombia y la placa del Norte de los Andes (ND) en Suramérica (Lücke 2014, Marshall and Anderson 1995).

El análisis morfo tectónico permite regionalizar un espacio geográfico a partir de la génesis de los principales accidentes topográficos y su impacto en el origen de los ecosistemas. El relieve terrestre describe las diversas formas o expresiones superficiales de la corteza terrestre o litosfera y genéticamente, es el resultado de la interacción de fuerzas endógenas y exógenas.

Marshall (2007) divide Centro América en 15 provincias fisiográficas, de las cuales 5 se encuentran en Costa Rica (Fig. 28): la Depresión de Nicaragua (8), el Arco externo Sandino (10), el frente volcánico Chorotega (11), el Arco externo Chorotega (12) y el tras arco Chorotega (13). A continuación se describe brevemente las características relevantes de las provincias presentes en Costa Rica (Denyer y Alvarado 2007, Marshall op. Cit., Mora 1983).

---

<sup>91</sup> El GABI tuvo poco impacto en la diversidad de aves en el Neártico (Tilston and Klicka 2010).



### **Frente volcánico Chorotega<sup>94</sup>**

La provincia Frente Volcánico Chorotega (FVC) inicia en la cordillera volcánica de Guanacaste y termina en la cordillera Central de Panamá, al oeste de la Zona del Canal (Fig. 29). Cada una de las cordilleras volcánicas de Costa Rica y Panamá exhibe una geomorfología e historia geológica particular. En Costa Rica, la génesis tectónica del cenozoico ( $65,5 \pm 0,3$  millones de años) formó una serie de cordilleras segmentadas que han evolucionado en respuesta a variaciones en geometría, tectónica y geoquímica a lo largo de la margen sur de la fosa Mesoamericana formando las cordilleras de Guanacaste, Tilarán, Aguacate, Central y Talamanca. Las variaciones espaciales y temporales en el sistema de subducción han dado lugar a fuertes contrastes en la química del magma y en el estilo erupción de los volcanes que conforman esta provincia fisiográfica. Esta provincia fisiográfica alberga las tierras de montaña de Costa Rica.

### **Tierras de Montaña**

No existe una definición universalmente aceptada de "montaña". Una montaña es un accidente geográfico prominente formado por la acción de fuerzas tectónicas o vulcanismo, que se eleva por encima de su paisaje circundante, con fuertes pendientes y que por lo general termina en un pico o cima. La montaña es generalmente más grande y escarpada que la colina o una sierra. El término montaña no se debe confundir con el vocablo "montano" utilizado por ejemplo en el sistema de zonas de vida de Holdridge (1979) o para referirse a los bosques y tierras de altura.

Dado que la transición de planicies bajas a terreno montañoso suele ser gradual, la delimitación del entorno montañoso se basa en una convención o definición operacional. El Centro de Monitoreo de la Conservación del Ambiente o UNEP-WCMC (por sus acrónimos en inglés) del Programa Ambiental de las Naciones Unidas considera como "entorno montañoso" a cualquier promontorio que cumpla con las siguientes condiciones (Körner and Ohsawa 2005, Blyth et al. 2002):

- i. elevación superior o igual a 2.500 m;
- ii. elevación superior o igual a 1.500 m, con una pendiente superior al 4 %;
- iii. elevación superior o igual a 1.000 m, con una pendiente de más de 9 %;
- iv. elevación superior o igual a 300 m, con un rango de 300 m de altitud en un radio de 7 km.

Bruijnzeel et al. (1988), al referirse al bosque montano, indica que su límite inferior depende de la latitud y que varía entre 1.500 y 2.500 metros, mientras que el límite superior se encuentra entre 2.400 y 3.300. En Costa Rica, el piso montano se extiende desde los 1.500 msnm en el Pacífico y los 1300 msnm en Caribe<sup>95</sup> hasta el límite térmico superior del bosque ( $6,7 \pm 0,8$  °C a nivel mundial y  $5,5$  °C en la Zona Ecuatorial<sup>96</sup>); el cual corresponde en Costa Rica a apropiadamente 3.100 msnm. El cinturón alpino es la región sin árboles (dominada por pastizales o matorrales de baja estatura) que se encuentra sobre el bosque montano y que en Costa Rica corresponde al Páramo.

<sup>94</sup> Denominada Arco interno por Mora (1983).

<sup>95</sup> Este valor de elevación corresponde al homólogo térmico en el Caribe de 1500 msnm en el Pacífico.

<sup>96</sup> Zona de  $\pm 20^\circ$  alrededor del Ecuador.

Para los propósitos del presente estudio se definió “entorno montañoso” como aquel espacio geográfico con una elevación superior o igual a 1.000 msnm y con una pendiente superior al 9 % (Fig. 29). Esta definición permite acomodar a su interior a los bosques montanos (bajo y alto), así como al bosque nuboso, anidado en el bosque montano.

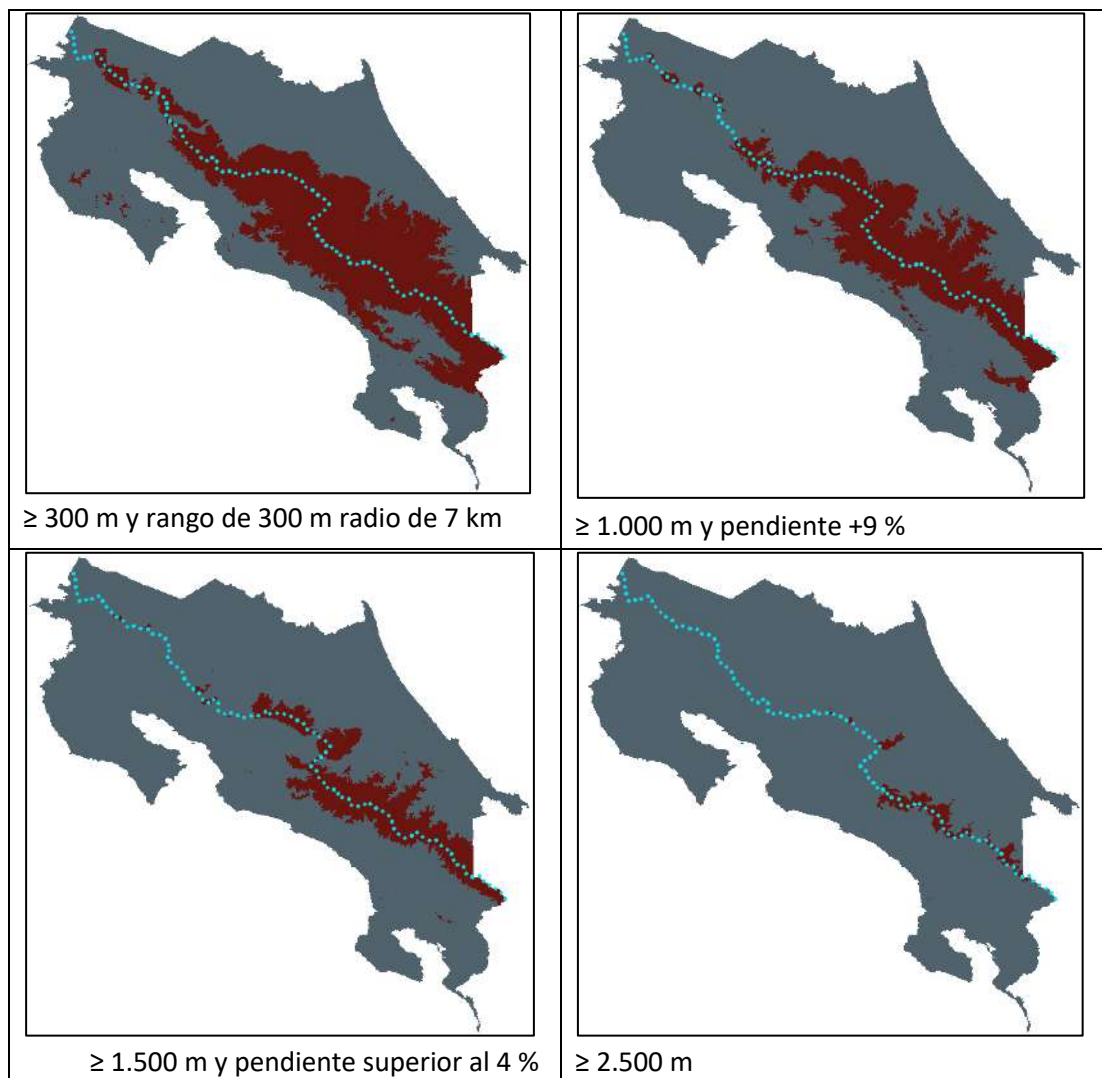


Figura 29: Cuatro expresiones de "entorno montañoso" según la definición de El Centro de Monitoreo de la Conservación del Ambiente (UNEP-WCMC) del Programa Ambiental de las Naciones Unidas.

### Subprovincia Cordillera de Guanacaste

La cordillera de Guanacaste es una cadena de estratovolcanes del Cuaternario<sup>97</sup> (rocas volcánicas recientes); los 4 volcanes principales (Orosí-1.487 msnm, Rincón de la Vieja-1.806 msnm), Miravalles-2.028 msnm y Tenorio-1.196 msnm) forman montañas individuales que sobresalen sobre el relieve de menor elevación del Pacífico Norte y Zona Norte. Otras estructuras volcánicas de importancia son el Volcán Góngora (1.686 msnm), el Cacao (1.659 msnm) y el Chato (1.100 msnm). Su longitud de aproximadamente 75 Km con una orientación NO-SE. Las discontinuidades

<sup>97</sup> El Cuaternario es el periodo más reciente (3,600 millones de años a la actualidad) de la Era Cenozoica (últimos 65,5  $\pm$ 0,3 millones de años).



o pasos entre dichos volcanes permiten el desplazamiento de los vientos alisios de la vertiente Caribe a la Pacífica, lo que resulta en un clima excepcionalmente seco en la meseta suavemente ondulada de Santa Rosa (aproximadamente a 100 msnm), rellana de ignimbritas (tobas silíceas), lavas y epiclastos subordinados (6-2 millones de años) producto de un magmatismo calco-alcalino del Neógeno.

### **Subprovincia Cordilleras de Tilarán y Montes del Aguacate**

Las extintas cordilleras de Tilarán y Montes del Aguacate, con una longitud de aproximadamente 55 km, son restos fuertemente disectados de estratovolcanes y calderas producto del magmatismo calco-alcalino del Neógeno (23,03 a 2,5 Ma). La cordillera inicia en la falla del Arenal y termina al suroeste en la falla de Las Juntas. La alteración hidrotermal y la erosión han desestabilizado las escarpadas laderas de estos montes ocasionando frecuentes deslizamientos y erosión. La cordillera de Tilarán está compuesto principalmente por lavas basálticas hasta basalto-andesíticas, rocas piroclásticas y brechas (2,1-1.0 Ma) Tilarán en tanto que los Montes del Aguacate por Vulcanimos del Mioceno (7-5Ma).

En los montes del Aguacate se encuentran tres restos volcánicos muy erosionados: Cerro Pelón (881m); Cerro Tinaja o Tinajitas (925 msnm) y el Cerro Mondongo (1.020 msnm). En el área de Monteverde se encuentra la formación del mismo nombre, la cual está constituida por lavas andesíticas y tobas riodiríticas con un espesor de hasta 200 m y originada en el pleistoceno. En la Cordillera de Tilarán se han localizado vetas de oro Abangares y Miramar.

En la sección central de los montes del Aguacate, se han desarrollado cañones lineales profundamente disectados a lo largo de fallas activas en dirección noroeste-y-noreste del Cinturón deformado de la sección central de Costa Rica (ver fig. 27, p.70). El Río Grande de Tárcoles corta una profunda garganta a través de la sección central de los montes del Aguacate, conectando los ríos del Valle Central con la llanura costera del Pacífico (sudoeste). A lo largo de la sección inferior del río Tárcoles y en muchos de los cañones de sus tributarios, los depósitos de ignimbrita y tobas (Pleistoceno 1,8 a 0,3 Ma) forman bancos y colinas aisladas de 50 a 100 m por encima del fondo del valle.

### **Volcán Arenal-Cerro Chato**

El volcán Arenal-Cerro Chato (estratovolcán, vulcanismo del Pleistoceno: lavas, tefras, debris avalanchas, debris flows con una edad inferior 0,2 Ma) se ubica detrás (noreste) del macizo erosionado de la extinta cordillera de Tilarán y no forma parte de esta ni de la Volcánica de Guanacaste. Este cono empinado (> 1.200 m de altura) se eleva abruptamente por encima de la depresión tectónica del Arenal sobre el cual se formó. La erupción piroclástica de 1968 eliminó el bosque del flanco occidental del volcán. El embalse de Arenal de aproximadamente 88 Km<sup>2</sup> está construido sobre esta depresión tectónica.

### **Subprovincia Cordillera Volcánica Central**

El área se originó en el Cuaternario (Rocas Volcánicas recientes). La cordillera puede dividirse en tres sectores: El extremo noroeste formado por los volcanes Viejo (2.060 msnm), Porvenir (2.267 msnm), Congo (2.024 msnm), Platanar (2.183 msnm) y Poás (2.700 msnm); un sector central

formado por el macizo del Barba-Tres Marías (2.906 msnm), cerro Cacho Negro (2.136 msnm) y el extremo sureste formado por los volcanes Irazú (3.423 msnm) y Turrialba (3.339 msnm).

Estos volcanes situados al noreste de la extinta cordillera Aguacate, forman una cadena montañosa con rumbo noroeste-sureste en el sector central de Costa Rica. Sus edificios volcánicos, sobresalen sobre el relieve adyacente del Valle Central-Ilanuras del Norte-Caribe y constituyen los volcanes con mayor superficie y volumen, de la totalidad del frente volcánico centroamericano.

La vertiente oriental (Caribe) es más húmeda que la Pacífica y muestra mayor desgaste, erosión y cauces con incisiones profundas y deslizamientos frecuentes. Las laderas de la cordillera son producto del magmatismo calco-alcalino del Neógeno (igninbritas, lavas y epiclastos subordinados (6-2Ma) y vulcanismo del Pleistoceno, lavas tefras, debris avalanchas, debris flows con edades entre 0,6 a menos de 0,2 Ma. Los cañones de los ríos profundamente disectados sirven como conductos que alimentan los flujos piroclásticos, lavas y lahares hacia las tierras bajas adyacentes, tanto del Valle Central como de la llanura costera del Caribe-Zona Norte. La laguna Botos y Hule y los cráteres de los volcanes Poás, Irazú y Turrialba son importantes atractivos turísticos.

### **Subprovincia Depresión Tectónica Central (Valle Central)**

La depresión tectónica<sup>98</sup> central, conocida como Valle Central es una cuenca con orientación este-oeste, delimitada al norte-este por la Cordillera Volcánica Central (aproximadamente 1.500 msnm), al oeste por los restos volcánicos erosionados de los Montes del Aguacate y al sur por cordillera de Talamanca (Cerro de Escazú). Los cerros de la Carpintera-Ochomogo dividen la depresión en dos sección: la occidental (San José, vertiente Pacífica) y la oriental (Cartago, vertiente Caribe).

A lo largo del Neógeno, el magmatismo calco-alcalino (vulcanismo del Pleistoceno) originó lavas, tefras, debris avalanchas y debris flows (0,3 a menos de 0,2 Ma) que rellenaron (> 1 km de profundidad) estas tierras altas. Un rasgo sobresaliente del valle Central es la zona de falla que se extiende a través de la sección occidental la Cordillera Volcánica Central, la cual une el cinturón deformado del norte de Panamá en la costa Caribe, con la Fosa Mesoamericana en la margen Pacífica. A lo largo de la historia de Costa Rica, estas fallas han producido terremotos localizados muy destructivos como el evento de 1910 que destruyó Cartago.

Durante el Cuaternario medio-tardío, el río Tárcoles penetró la divisoria de aguas de los Montes del Aguacate, causando un progresivo desvío de la red de drenaje del Valle Central hacia la vertiente Pacífica. La evolución geomorfológica del Valle Central y las cordilleras volcánicas que lo rodean fue severamente afectada por los cambios en la subducción de la placa de Cocos durante el Cenozoico tardío (0,126 Ma). Directamente hacia el interior y sur de la subducción de la Dorsal<sup>99</sup> de Cocos, el vulcanismo apagado y el levantamiento rápido de la cordillera creó la divisoria de aguas a lo largo de la cresta de la Cordillera de Talamanca.

---

<sup>98</sup> Las depresiones tectónicas son áreas entre cadenas montañosas que se originaron por un proceso de descenso de bloques como resultado de la actividad tectónica.

<sup>99</sup> Dorsal oceánica: Zonas de la litosfera en que se forma nueva corteza oceánica y en las cuales se separan las placas tectónicas.

Es el área más poblada y urbanizada del país, el centro de la actividad económica y de servicios y alberga las principales ciudades de Costa Rica: San José, Heredia, Alajuela y Cartago.

### **Cordillera de Talamanca**

Al sudeste del Valle Central, la extinta Cordillera de Talamanca (aproximadamente 8.512 Km<sup>2</sup>, eje mayor 120 Km en sentido NE-SO y eje menor 69 Km en sentido SO-NE ) coincide con el inicio de una brecha volcánica de 175 kilómetros que se extiende hacia el oeste y terminando en el Volcán Barú (Cordillera Central de Panamá). Estas montañas escarpadas representan la única zona del sur de América Central con elevaciones sobre a los 4.000 m (v.g. Chirripó Grande asciende a 4.820 msnm). El flanco este (Caribe) desciende en forma menos abrupta que el oeste (Pacífico) y alberga el 70% de la cordillera.

Geológicamente es similar en edad a los Montes del Aguacate y está formada por un conjunto Intrusivo (granitoides con facies gabroides del Mioceno 11,5-5,9 Ma), magmatismo calco-alcalino del Neógeno (2,48 a 23,03 Ma) y areniscas, lutitas y conglomerados turbidíticos del Paleoceno al Eoceno (sedimentación clástica del Paleógeno: 33,9 a 66 Ma). Los picos más altos de la cordillera experimentaron la glaciación durante el Pleistoceno que terminó hace unos 11.7000 años, dejando evidencias como las morrenas, pequeñas lagunas, y lechos de roca estriada en las cumbres de las montañas.

### **Arco frontal Chorotega<sup>100</sup>**

El arco frontal Chorotega se extiende a lo largo de la costa Pacífica, desde la península de Santa Elena en Costa Rica hasta el Golfo de Panamá. Se caracteriza por una topografía abrupta y una serie de penínsulas y cabos que exponen rocas de finales del Mesozoico y pelágicas que recubre a los sedimentos marinos someros de edad-Paleógeno Cuaternario. En Costa Rica, sobresalen la Península de Santa Elena, Nicoya, Herradura, Quepos, Osa y Burica. Al igual que con el frente volcánico adyacente, el primer plano del arco Chorotega está muy segmentado, con fuertes contrastes en la estructura y morfología costera vinculado a las variaciones en la subducción (espesor, rugosidad, inmersión, y el ángulo de convergencia) de las placas Cocos y Nazca en alta mar. Geológicamente, esta zona está compuesta por las rocas más antiguas del país (Jurásico superior-Cretácico inferior).

La zona de litoral está expuesta a procesos morfológicos típicos de ambientes terrestres y marinos. Los ríos acarrearán y depositarán sedimentos en los litorales y son redistribuidos a lo largo de las playas. El litoral Pacífico de Costa Rica tiene una longitud de aproximadamente 1.355 km y su morfología es más compleja e irregular que la del Caribe debido a la presencia de grandes penínsulas y golfos (v. g. Santa Elena, Nicoya y Osa); gran cantidad de bahías, esteros, puntas, así como flechas de arena, acantilados e islas (v. g. San Lucas, Chira, Negritos).

### **Golfo de Papagayo y Penínsulas de Santa Elena y Nicoya**

La península de Santa Elena marca el área de contacto entre el arco frontal Chorotega y el arco Sandino del bloque Chortís. La falla Murciélago, en la península de Santa Elena, ubicada en un pequeño valle lineal con dirección este-oeste divide la península a lo largo de su costa norte

---

<sup>100</sup> Denominada Tramo Arco-Fosa (Pacífico) por Mora (1983).

formando bahías prominentes. Dicha zona marca un cambio brusco en la geología y la geomorfología formada sobre material marino del Cretácico.

El material geológico de Santa Elena proviene del magmatismo del Cretácico inferior al Eoceno (peridotitas cortadas por diques móficos). En la bahía de Nancite predomina la sedimentación clástica del Cretácico a e inicios del Paleógeno (areniscas y lutitas rubidíticas del Campaniano al Paleoceno). El área adyacente al Golfo de Papagayo hacia el sur de la península de Santa Elena y hasta el norte de la península de Nicoya (bahía Culebra) es una continuación de las ignimbritas, lavas y epiclastos subordinados (6-2Ma) (magmatismo calco-alcalino del Neógeno) de la meseta de Santa Rosa.

En las secciones escarpadas al sur de El Coco-Pta. Gorda y oeste de Sardinal, la geología cambia, dominando el magmatismo del Cretácico inferior al Eoceno (basaltos toleíticos de aprox. 140-88 Ma) y materiales Intrusivos (gabroides aprox 84-33 Ma). En las secciones planas a onduladas encontramos sedimentación clástica del Neógeno (sedimentos palustres del Holoceno). A la altura de Santa Cruz (extremo norte de la Península) y hacia el oeste y sur predomina nuevamente el magmatismo del Cretácico inferior al Eoceno (Basaltos toleíticos).

La península de Nicoya (4.800 km<sup>2</sup>) se encuentra a lo largo de un segmento emergente del Arco Chorotega separado de la parte continental por el golfo de Nicoya y la cuenca del río Tempisque. El elemento geológico característico es la presencia del Complejo de Nicoya (Cretácico-Terciario temprano), compuesto de rocas ígneas (basaltos e intrusivas) y rocas sedimentarias (radiolaritas), formadas de los sedimentos de fondos marinos y levantadas posteriormente por procesos tectónicos.

En el extremo sureste de la península predominan las areniscas y lutitas rubidíticas del Campaniano al Paleoceno (Sedimentación Clásticas del Cretácico e inicios del Paleógeno) y en la sección sur (Cóbano-Cabo Blanco) encontramos sedimentación clástica del Paleógeno; areniscas, lutitas y conglomerados turbidíticos del Paleoceno al Eoceno y conglomerados litorales y sublitorales del Plio-Pleistoceno.

Las tierras planas a ligeramente onduladas de la costa son pequeños valles aluviales conformados por sedimentación clástica del Neógeno (sedimentos palustres del Holoceno) y sedimentación carbonatada del Cretácico-Paleógeno (calicilutitas y lutitas silíceas hemipelágicas del Campaniano-Paleoceno). En contraste, la zona costera de bajo relieve que bordea el golfo de Nicoya, es una llanura aluvial (sedimentación Clástica del Neógeno; sedimentos palustres del Holoceno) con amplios estuarios de mangle.

La costa noreste del golfo de Nicoya, entre los ríos Bebedero y Barranca es una zona de transición (~ 65 Km) entre la sección Pacífico Noroeste y Pacífico Central-Sur del arco frontal Chorotega. El material geológico predominante tiene su origen en la sedimentación clástica del Paleógeno (areniscas, lutitas y conglomerados turbidíticos del Paleoceno al Eoceno), en el magmatismo del Cretácico Inferior al Eoceno (basaltos toleíticos de aprox. 140-88Ma) y en la sedimentación clástica del Neógeno (sedimentos palustres del Holoceno).

### **Esparza- Orotina, Herradura-Turrubares, Esterillos, Parrita y Quepos**

La subsección Pacífico Central-Sur del arco frontal Chorotega inicia en Esparza y se extiende a lo largo de 110 Km hasta Quepos. El área se caracteriza por su relieve pronunciado (15-75%) y un sistema de fallas activas ortogonales a la costa que la divide en 7 bloques delimitados por sus tasas de levantamiento durante el Cuaternario: Esparza, Orotina, Herradura-Turrubares, Esterillos, Parrita, y Quepos.

En la cuenca baja de los ríos Barranca y Tárcoles (Esparza, Orotina) predominan las rocas de origen magmático calco-alcalino del Neógeno (vulcanismo del Pleistoceno: lavas, tefras, debris avalanches, debris flows de 1,1 a 0,89 Ma) y sedimentarias clásticas del Neógeno (areniscas, lutitas y conglomerados litorales y sublitorales del Mioceno y tobitas, brechas e ignimbritas del Mioceno Inferior y Superior). Las fallas de los ríos Barranca, Jesús María, y Tárcoles forman los límites de los bloques de falla Esparza y Orotina. La sección inferior de este bloque, entre los ríos Jesús María y Tárcoles, está cubierto por una gruesa secuencia de +100m de depósitos de lahares, flujos de cenizas, arenas volcánicas y gravas fluviales.

### **Promontorio Herradura-Turrubares**

El promontorio Herradura-Turrubares se extiende desde el nivel del mar hasta unos 1500 en el Cerro Turrubares lo largo de la base de la extinta cadena volcánica Montes del Aguacate. La dirección de los cauces, en fondos de valles, son controlados por fallas del Neógeno-Cuaternario. El material geológico lo conforman sedimentos en sitios cercanos a la costa, restos volcánicos y depósitos piroclásticos. El material geológico predominante es el magmatismo del Cretácico Inferior al Eoceno (basaltos toleíticos de aprox. 140-88Ma en la sección superior y de 870-40 Ma en la sección inferior); estos últimos son contemporáneos con el material de la Península de Nicoya.

### **Piedemonte costero de Esterillos-Parrita-Dominical (Valle Parrita)**

El piedemonte costero de Esterillos-Parrita-Dominical, al sureste del promontorio Herradura-Turrubares es una ensenada de bajo relieve interrumpido por el promontorio rocoso aislado de Quepos (sedimentación clástica del Paleógeno: areniscas, lutitas y conglomerados turbidíticos del Paleoceno al Eoceno y melánge del Paleoceno). La zona colinda con la sección frontal de la Fila Costeña, la cual se une al norte de cordillera de Talamanca. Las altas cargas de sedimentos han formado un litoral de bajo relieve con playas de barrera y estuarios de manglar. El material geológico predominante son depósitos fluviales del Cuaternario que se elevan para formar tramos de terrazas fluviales.

### **Fila Costeña o Brunkeña y Cruces**

La Fila Costeña es una cadena montañosa empinada (pendiente 15 a 75%), con una longitud de 190 Km en sentido NO-SO que corre subparalela a la costa sur de Costa Rica desde el promontorio Herradura-Turrubares hasta hasta el Valle de Chiriquí en Panamá e incluye las Filas Tinamastes, Retinto, Limón (Costeña sur), Coquito y Anguciana (Costeña sur). Su altura máxima es 1.685 msnm en el cerro Zapotal (Fila Coquito, extremo sureste). En Palmar Norte, el paso del Río Grande de Térraba divide a la fila Brunkeña en dos secciones: norte y sur.

Formada por rocas sedimentarias de aguas profundas del Oligo-Mioceno (lutitas y areniscas turbidíticas y conglomerados litorales y sublitorales), con afloraciones de calizas del Eoceno

superior y Oligoceno (formación Fila de Cal). Su génesis está relacionada con el rápido acortamiento del antearco y el engrosamiento de la corteza interior en el área de subducción de la dorsal de Cocos. La cuenca del Terraba exhibe 4 grandes fallas inversas imbricadas en rocas del Neógeno, lo que causa un rápido ascenso lo largo de la sección frontal de la Fila Costeña. Estas fallas están expuestas a lo largo de la garganta del río Terraba, cortando los valles de General y Coto Brus. La cordillera de Talamanca limita en su extremo suroeste con la Fila Costeña.

Los valles de General y Coto Brus aíslan florísticamente a la Fila Costeña Norte de la Cordillera de Talamanca y además influyen en su composición. La Fila Costeña sur está menos aislada de la Cordillera de Talamanca por el Valle de Coto Brus (más estrecho y más alto que el Valle de General) y su vegetación es básicamente talamancana (Hammel et al. 2004).

### **Valles del General y Coto Brus**

Estos valles ocupan una cuenca alargada que se extiende por 90 kilómetros por 5 a 12 Km de ancho a lo largo de la vertiente pacífica la pie de la Cordillera de Talamanca. La Fila Costeña los separa de la llanura costera del Pacífico. Una serie de grandes abanicos de conglomerados y areniscas fluvio-continuales del Plio-Pleistoceno se aglutinan a lo largo de base de la Cordillera de Talamanca, formando una extensa superficie de pie de monte que cubre más de 400 km<sup>2</sup> de la parte inferior del valle. Los sedimentos coluvio-aluviales y fanglomerados son derivados de la erosión de la Cordillera de Talamanca.

Los afluentes de los ríos General y Coto Brus drenan las tierras altas de Talamanca creando incisiones profundas (cañones) que exponen una secuencia de restos de terrazas a lo largo de los márgenes de sus márgenes. Estas superficies aluviales se distinguen entre sí por su contexto geomorfológico, textura sedimentaria, y las características morfológicas y químicas de los suelos. Las superficies de tierras altas bien drenadas exhiben suelos rojos oscuros (oxisoles lateríticos) profundamente erosionadas.

### **Península de Osa**

La península de Osa es la sección externa del arco frontal Chorotega en el Pacífico sur y se formó por un rápido ascenso y acortamiento de la corteza directamente sobre el eje de subducción de la dorsal de Cocos. La península tiene un área con pendiente plana-ondulada (0-30%) y otra de fuertemente ondulada a escarpada (30 a 75%) que cubre unos 1.400 km<sup>2</sup> y expone una secuencia altamente deformada de basamento oceánico y sedimentos marinos de finales del Cretácico-Paleógeno.

En Osa, es posible distinguir 4 zonas con una geología bien diferenciada. El sector norte-Golfo Dulce, Sierpe-Isla Violín con un magmatismo del cretácico inferior al Eoceno (basalto toleíticos con edades entre 70-40 Ma). El sector central-sur con sedimentos clásticos del Neógeno (areniscas, lutitas y conglomerados litorales y sublitorales del Plio-Pleistoceno). En el extremo sur predomina el magmatismo calco-alcalino del neógeno (vulcanismo Oligoceno-Plioceno).

Finalmente tenemos 3 áreas con un relieve plano (0-8%) originados en depósitos marinos levantados, aluviones sin diferenciar del Cuaternario. Un primer sector se encuentra al noreste de Osa (isla Violín, desembocadura del río Sierpe y parte del Manglar Terraba-Sierpe) y el estero

Ganado. El segundo comprende la sección suroeste y sur (laguna Corcovado y Laguna Pejeperrito, río Nuevo, laguna Pejerro, Q. Bijagual y Agua Buena hasta el río Pito) y la última en el área costera del Golfo Dulce. A lo largo del piedemonte costero del noreste, la datación de una secuencia de crestas de playa levantadas dio edades de radiocarbono que van desde <1 ka cerca de la costa moderna a > 30 ka a una altura de 25 m.

### **Punta Burica**

Punta Burica, es un promontorio de 50 km de largo en el extremo sur del arco frontal Chorotega de Costa Rica, formada de sedimentación clástica del Paleógeno-Neógeno (areniscas, luitas y conglomerados turbidíticos, melánge, y conglomerados litorales y sublitorales). El hundimiento del Plioceno fue interrumpido por un rápido levantamiento durante del Pleistoceno. Los sedimentos del Plio-Pleistoceno exhiben un plegado significativo y un desplazamiento vertical a lo largo de una falla con rumbo norte que divide la península.

### **Provincia tras arco Chorotega<sup>101</sup>**

Esta provincia inicia en las tierras bajas de Tortuguero en el noreste de Costa Rica (costa Caribe relativamente monótona), pasa por la costa emergente con fuerte pendiente y una estrecha llanura costera de Limón y termina en la cuenca de Bocas del Toro, Panamá. La longitud de la costa entre el río San Juan y el promontorio de Limón es 120 km y entre este punto y Sixaola 62Km. El contraste geomorfológico entre el Caribe Norte y el Sur indica el cambio repentino de una tectónica relativamente estable en el norte a una deformación de la corteza en el sur como parte del cinturón deformado del Norte Panamá.

El curso bajo de los ríos se acercan a la costa a menudo desviadas entre las crestas de playa-costa paralelos, lo que resulta en una morfología costera de lagunas alargadas y estrechas islas de barrera. En varios lugares a lo largo de la costa de Tortuguero, el paisaje de bajo relieve se ve interrumpida por cerros abruptos originados en el vulcanismo trasarco del Neógeno-Cuaternario.

Las tierras bajas de Tortuguero abarcan una extensa llanura<sup>102</sup> aluvial que alcanza 40 a 60 km mar adentro desde la base de la cordillera volcánica central de Costa Rica. A lo largo de la base de la cordillera Volcánica Central se ha desarrollado una secuencia de abanicos aluviales atravesada por los ríos Tortuguero, Reventazón, Pacuare, Matina que drenan las aguas de la cordillera volcánica, transportando una alta carga de sedimentos que depositan en las llanuras de inundación del interior y en el complejo de deltas costeros. Los suelos y superficies agradacionales asociadas pueden tener una edad correlativa con las terrazas aluviales del Pleistoceno observados a lo largo del Arco frontal del Pacífico.

El material geológico predominante es aluvión del Cuaternario sin diferenciar e incluye depósitos coluviales, aluviales, fluvio-lacustres, palustres y fluvio-marinos. (v. g. Guatuso, Santa Clara, Sarapiquí, Tortuguero, baja Talamanca-Cahuita- arrecifes de coral), las cuales están rellenas de sedimentos clásticos, marinos y continentales del Terciario al Cuaternario (Fig. 28).

---

<sup>101</sup> Denominada Tras-arco por Mora (1983)

<sup>102</sup> Una llanura es una gran extensión de tierra plana o con ligeras ondulaciones (pendiente <=8%).

### Costa sur de Limón

El paisaje de bajo relieve de Tortuguero contrasta con la morfología emergente escarpada de la costa a sur de Limón. A lo largo de este segmento sur del tras arco Chorotega tenemos una estrecha llanura costera (<4 km) y un segmento con topografía ondulada (pendiente 15 a 30%), paralelo a la escarpada topografía (pendiente 50-75%) de las montañas de Talamanca. La morfología costera de la región sur de Limón se caracteriza por una serie de promontorios rocosos e islas costeras intercaladas con bahías y playas en forma de media luna. Los arrecifes de coral y acantilados prominentes se presentan a lo largo de algunos segmentos de la costa, mientras que otras áreas cuentan con amplios estuarios, pantanos y playas de barrera.

El rápido levantamiento por encima de fallas inversas del noreste ha permitido la aparición de terrazas de coral del Cuaternario a lo largo de la costa sur de Limón. Durante el terremoto del Valle de la Estrella en 1991 con una magnitud 7.6, ocasionó un levantamiento de 0,5-1,5 m en la costa sur de Limón y un hundimiento de 0,5-0,7 m las inundadas y pantanosas a lo largo de la ensenada de Bocas del Toro. El levantamiento a lo largo de la costa de Limón-Bocas del Toro ha expuesto una secuencia de sedimentos marino-terrestres del Neógeno y rocas volcánicas a lo largo de los acantilados costeros e islas.

#### 4.1.2. Pendiente

El relieve<sup>103</sup> es un elemento modificador del clima y de los procesos de formación y erosión del suelo. La influencia del relieve en el suelo puede observarse en la fuerte erosión típica de las laderas empinadas en relación con las zonas de baja pendiente. El mismo fenómeno puede apreciarse en la respuesta hidrológica de las cuencas con fuerte pendiente. Las laderas cóncavas son muy empinadas cerca de la cima de la loma y se aplanan hacia su sección inferior. La humedad del suelo tiende a acumularse en el pie del talud por el flujo subsuperficial y con frecuencia forma pequeños riachuelos.

Por el contrario, la pendiente convexa es más plana en la parte superior y más pronunciada hacia el segmento inferior. Las pendientes monotónicas (rectas) indican un gradiente similar a lo largo de la pendiente. A partir de estas consideraciones y considerando su efecto en los procesos del ecosistema el país se dividió en tres grandes unidades de relieve (Fig. 30 y cuadro 6):

- a) *Plano-ondulado: 0-30% pendiente.* Terrenos aptos para uso agrícola. Incluye desde planicies hasta lomas y montañosas.
- b) *Fuertemente ondulado: 30-50% pendiente.* Terrenos aptos para cultivos permanentes, semipermanentes y pastoreo. Terrenos montañosos.
- c) *Escarpado a fuertemente escarpado: + 50 % pendiente.* Terrenos no aptos para usos agropecuarios; se pueden utilizar para producción forestal sostenible y servicios ecosistémicos de regulación y culturales-espirituales.

---

<sup>103</sup> Relieve: Conjunto de formas de la superficie terrestre, tomando en cuenta la altura, la pendiente y el aspecto del terreno (Kappelle, 2008)



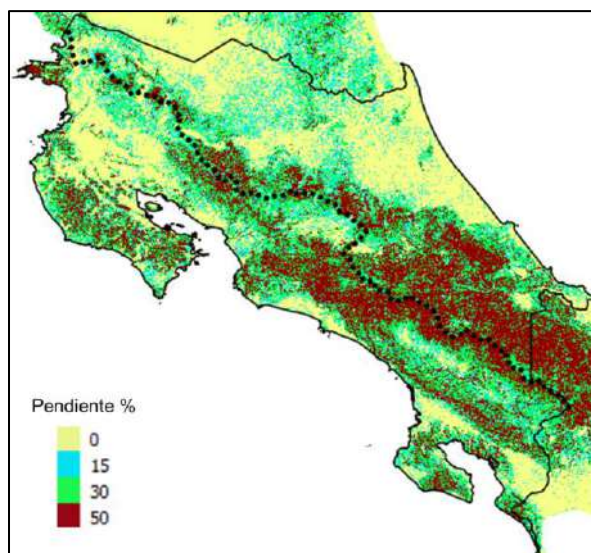


Figura 30: Configuración del paisaje según la pendiente dominante. Fuente: Elaboración a partir de modelo digital de elevación. Resolución 30 m.

Cuadro 6: Extensión (Km<sup>2</sup>) de las unidades de relieve según pendiente dominante.

Unidades de relieve	Área Km <sup>2</sup>	Área %	Potencial agroecológico/ecológico
Plano-ondulado (0-30%)	381117	73.3	Terrenos aptos para uso agropecuario; sin embargo albergan también la mayor parte de los humedales del país. Incluye desde planicies hasta lomeríos y áreas montañosas.
Fuertemente ondulado (31-50%)	83023	17.3	Terrenos aptos para cultivos permanentes, semipermanentes y pastoreo. Terrenos montañosos.
Escarpado y fuertemente escarpado (+ 50%)	46269	9.4	Terrenos no son aptos para usos agropecuarios; se pueden utilizar para producción forestal y servicios ecosistémicos de protección.
Total	510409	100.0	

Aun cuando Costa Rica es catalogada como un país montañoso, el 73% del territorio tiene una pendiente inferior o igual a 30%, con un relieve plano-ondulado. La mayor parte de dicha área se encuentra en la vertiente Caribe, Zona Norte, Valle Central; Meseta de Sta. Rosa y los valles de Tempisque, General-Coto Brus, Diquís y Coto Colorado.

#### 4.1.3. Suelo

En el lenguaje tradicional, el suelo, es el medio natural donde crecen las plantas terrestres que proveen alimento, fibras, medicamentos, madera y hábitat para la vida silvestre; se filtra el agua y se recicla materia orgánica. Técnicamente, el suelo es un cuerpo natural tridimensional (ocupa una superficie y tiene una profundidad) que contiene sólidos (minerales y materia orgánica), líquidos y gases, que pueden diferenciarse por sus horizontes o capas que se distinguen del material inicial o parental subyacente (USDA-NRCS, 2010).

El suelo cubre a la superficie terrestre como un continuo, excepto en áreas con afloramientos rocosos o de aguas profundas y su límite inferior está dado por el cambio a roca dura o materiales terrestres desprovistos de actividad biológica. Para propósitos de taxonomía de suelos (USDA-

NRCS, op. cit.), su límite inferior se fija de manera arbitraria en 200 cm, valor que coincide normalmente con la profundidad máxima de enraizamiento de las plantas.

A excepción de los suelos del Suborden Histels<sup>104</sup> y del Orden Histosoles, considerados orgánicos, los demás suelos se clasifican como minerales. El epipedón<sup>105</sup> se denomina antrópico cuando por acción humana se mezclan los primeros 18 cm de la capa superior del suelo mineral, o todo el suelo mineral si su profundidad a un contacto dénsico<sup>106</sup>, lítico<sup>107</sup> o paralítico<sup>108</sup> o a un horizonte petrocálcico o a un duripán<sup>109</sup> es menor de 18 cm (USDA-NRCS, op. Cit.).

La diversidad de suelos de Costa Rica son el producto de la interacción entre clima, relieve y organismos vivos a largo de cientos y miles de años. De los 11 órdenes de suelos a nivel mundial, excluidos los gelizoles, en Costa Rica se encuentran 8 (Fig. 31), y de estos, 5 son importancia agronómica (Vertisoles, Andisoles, Alfisoles, Ultisoles, e Inceptisoles). A continuación se describe cada orden de suelo (Bertsch 1993, Bertsch *et al.* 2000, Harris 1971a, b, Henríquez sf., USDA-NRCS 2010 y Widmer 1999).

### Entisoles

**Origen:** No tiene "horizontes diagnósticos" (no muestran ningún desarrollo definido de perfiles), y la mayoría es básicamente su material parental regolítico<sup>110</sup> inalterado desarrollado a partir de aluviones y en áreas erosionadas con pendientes muy fuertes. Su principal factor formador es el material parental sobre el que ha intervenido el clima y el relieve, con procesos de remoción, desborde y deposición de materiales de las parte altas a los fondos de valle en un tiempo geológico reciente. Sobre los intrusivos se encuentran Entisoles con muy escaso desarrollo genético.

**Características:** Moderadamente profundos a poco profundos, con texturas moderadamente gruesa (franco arenosa) y mediana (franca) a moderadamente finas (franco arcillosa, franco arcillo arenosa) con una alta concentración de fragmentos angulosos en la matriz. Los subgrupos más comunes fluvents, aquents, y orthents (muy poco profundos).

**Distribución:** El suborden *Fluvents* se encuentra en zonas de deposición aluvial más reciente, en donde las inundaciones frecuentes no permiten el desarrollo de horizontes de modo que se encuentra allí es una secuencia de capas de sedimentos de diferente textura. El suborden *Aquents*

---

<sup>104</sup> Suelos saturados con agua por menos de 30 días acumulativos durante años normales (y no están artificialmente drenados). No son de interés para Costa Rica pues son suelos de zonas con hielos perpetuos.

<sup>105</sup> El epipedón es un horizonte que se forma en o cerca de la superficie del suelo en el cual la mayor parte de la estructura de la roca ha sido destruida.

<sup>106</sup> Un contacto dénsico (grueso) es un contacto entre el suelo y materiales dénsicos (relativamente no alterados con una clase de resistencia a la ruptura no cementada. La densidad aparente o su organización no permiten la penetración de raíces, excepto por las grietas). No tiene grietas, o el espaciamiento entre las grietas en las que las raíces pueden penetrar es de 10 cm o más.

<sup>107</sup> Un contacto lítico es un límite entre el suelo y un material subyacente coherente.

<sup>108</sup> Un contacto paralítico (parecido a lítico) es un contacto entre el suelo y materiales paralíticos donde los materiales paralíticos no tienen grietas o el espaciamiento entre grietas donde pueden penetrar raíces es de 10 cm o más.

<sup>109</sup> Un duripán es un horizonte subsuperficial cementado con sílice con o sin agentes cementantes auxiliares.

<sup>110</sup> Capa de materiales no consolidados, alterados, como fragmentos de roca, granos minerales y todos los otros depósitos superficiales, que descansa sobre roca sólida inalterada.

se encuentra en tierras planas, su tabla de agua permanece durante la mayor parte del año cerca o sobre la superficie, limitando su desarrollo. Ejemplos: deposición aluvial de cenizas volcánicas en las llanuras del Atlántico Norte, a lo largo de la costa Caribe (aproximadamente 1km).

El suborden *Orthents* se encuentran en las partes más altas de las montañas; el suelo no se forma por limitaciones climáticas o debido a que la mayor parte de los materiales originales que constituían esos suelos se han perdido por una fuerte erosión de modo que la roca o material parental aflora o está muy cerca de la superficie. Bien drenados y de textura media o fina y poco profundos. También, pueden ocurrir *Orthents* en posiciones bajas del relieve cuando se depositan aluviones y/o coluviones (materiales arrastrados por gravedad) muy gruesos, o cuando el material parental no se meteoriza por alguna razón específica, como ocurre con las tobas de Liberia. En Costa Rica se concentran en los sedimentos continentales y de transición marina-costera del Cuaternario de la costa Caribe (Punta Castilla, Tortuguero, Sierpe, Parismina, Liverpool-Moin, Westfalia, río Bananito, Tuba Creek, Cahuita-Hotel Creek, Manzanillo y Sixaola). En el extremo noroeste del Pacífico (Mesta de Santa Rosa, piedemonte Cordillera Volcánica Guanacaste, P. de Santa Elena-Descartes-La Cruz). En el Golfo de Nicoya-Pacífico Central encontramos una pequeña franja de aproximadamente 1 a 2,5Km) paralela a la costa.

**Extensión:** 4535,80 Km<sup>2</sup> (8,9%). Entisoles / Andisoles 148,70 (0,29%, Cerro Chirripo-Talamanca-Paramo, Volcánica Central). Entisoles / Histosoles 221,303 Km<sup>2</sup> (0,43%, Terraba-Sierpe-Isla Violín, río Medio Queso-Frío Z. Norte). Entisoles / Inceptisoles 2066,64 Km<sup>2</sup>(4,05%, Extremo sur de Fila Costeña, Osa-Violín, cuenca baja Tempisque-Palo Verde, Valle Talamanca, Cuenca baja río Negro-Z. Norte, Río Chirripó-Llanura de Tortuguero).

**Uso:** Por su alto riesgo de inundación, bajo potencial nutritivo y fuertes pendientes y alto riesgo de erosión no son suelos aptos para la agricultura; su uso primario debe ser forestal o protección (v.g. proveer servicios de regulación, hábitat para vida silvestre, belleza escénica). A pesar de estas limitaciones, en Costa Rica se utilizan para ganadería y cultivos.

### **Vertisoles**

**Origen:** Muchos vertisoles se han formado por el transporte de sedimentos (aluvial o coluvial) principalmente de rocas básicas, sedimentarias, calcáreas, ígneas, basaltos y cenizas volcánicas. Suelos de origen fluvio-lacustre.

**Características:** Agua limitante durante la estación seca y excesiva durante la estación lluviosa. Textura arcillosa (tipo 2:1 montmorillonítico, con capacidad de expandirse y contraerse); conocida localmente como "soncocuitles". Desarrollan grietas de al menos 1 cm de anchura y 50 cm de profundidad durante la estación seca. El suelo está en constante movimiento al caerse en las grietas que se contraen durante la estación lluviosa. El drenaje es prácticamente impermeable. La profundidad es inferior a 1 metro. Tienen buena fertilidad (alta capacidad de intercambio catiónico, elevada saturación de bases). Suelo muy pegajoso cuando está húmedo lo que dificulta su laboreo. Las características del suelo son desfavorables para construcciones pues tienden a agrietarse, las cercas se inclinan y los pavimentos y pisos de concreto se desplazan y agrietan, las tuberías enterradas se rompen.

**Distribución:** Se encuentran en las zonas planas y depresionales del Pacífico Seco y la parte occidental del Valle Central (Santa Ana, Pozos, Lindora, Ciruelas, Cartago, Tejar, Tobosi), en sitios con una estación seca de 4 a 6 meses.

**Extensión:** 788,34 Km<sup>2</sup> (1,55%).

**Uso:** arroz (bajo el sistema inundado, o de secano durante la estación lluviosa), caña de azúcar, sorgo, melón.

### **Andisoles**

**Origen:** Derivados de ceniza volcánica. Los suelos de color oscuro se asocian a contenidos elevados de alofana, mientras que los de colores pardo-amarillentos a altas concentraciones de haloisita y el pardo rojizo a la presencia de caolinitas. Los suelos fluviovolcánicos de la Zona Norte y Atlántica son producto de las deposiciones volcánicas arrastradas por los ríos (v.g. aluviones de los ríos Sarapiquí, Sucio, Chirripó, Tortuguero y Destierro).

**Distribución:** Faldas de las Cordilleras Guanacaste-Tilarán-Central, extremo suroeste cordillera Talamanca, Valle Central, meseta de San Vito y extremo noreste de punta Burica.

**Extensión:** 7176,38 Km<sup>2</sup> (14,07%). Andisoles / Ultisoles 457,32 Km<sup>2</sup> (0,90%, piedemonte Caribe Cordillera Tilarán).

**Características:** Suelos negros, profundos, friables, porosos, alto contenido de materia orgánica, textura liviana (franco arenosos a franco), baja densidad aparente, fáciles de arar, susceptible a compactación (baja densidad aparente) y a la erosión, excelente drenaje, alta retención de humedad. En la vecindad de los volcanes, la textura del suelo es franco arenoso o más gruesa, mientras que en las posiciones intermedias del relieve presentan texturas franco-limosas o francas, y en las partes inferiores ocurren con texturas arcillosas, particularmente en el horizonte B. Suelos de fertilidad moderada a media, deficientes en fósforo, boro, zinc, azufre, calcio y magnesio.

**Uso:** plantaciones de café en el valle central, caña de azúcar, hortalizas, flores, helechos, fresa y la ganadería de leche de altura. En la Zona Norte y parte del Atlántico cultivo de banano, raíces y tubérculos, palmito.

### **Inceptisoles**

**Origen:** Meteorización de sedimentos aluviales, coluviales y coluvioaluviales depositados que permanecen sin recibir nuevos aportes por un cierto período de tiempo (material parental reciente). Los inceptisoles del Atlántico Norte se desarrollaron a partir de materiales volcánicos depositados en forma aluvial; en tanto que los del Atlántico Sur se formaron a partir de materiales calcáreos. Suelos con desarrollo incipiente sin predominancia de ningún material.

**Características:** Características intermedias de otros suelos. Texturas franco arenosas a franco arcillosas. El suborden aquepts tiene mal drenaje y una tabla de agua muy superficial; en tanto que el sulfaquepts tiene un horizonte sulfhídrico y se encuentran en los manglares. Los inceptisoles de los Valles de Pacífico Sur pueden presentar problemas de toxicidad de cobre producto de las

aplicaciones masivas realizadas en el pasado por las compañías bananeras de este elemento en cultivos de banano. Los Inceptisoles de regímenes de humedad del suelo ústico<sup>111</sup> se encuentran en Guanacaste.

**Extensión y uso.** Alto potencial agrícola, fertilidad de moderada a alta. En el Pacífico Central (Herradura, Valle Parrita) y Sur (Burica) predominan los Inceptisoles de origen aluvial, de alta fertilidad. Los inceptisoles/entisoles de zonas aluviales planas o casi planas son los suelos de mayor potencial agrícola en Costa Rica y entre ellas destacan, Parrita, Térraba, tierras planas de Osa y Coto en el Pacífico y Matina, Reventazón, Parismina, Pacuare, Estrella y Sixaola, en el Atlántico. Cultivos comunes en los Inceptisoles son banano, palma de aceite, caña de azúcar, cacao, café, granos básicos, ganadería en todas sus formas, mango, aguacate, melón, pimienta y raíces y tubérculos, flores, tropicales.

**Extensión:** 6905,07Km<sup>2</sup> (13,54 %). Inceptisoles / Andisoles 604,819Km<sup>2</sup> (1,19%).

### **Alfisoles y Ultisoles**

**Origen:** Los ultisoles son los suelos más viejos, meteorizados y bajo constante lixiviación del país. Se originan por la percolación de agua por períodos prolongados en condiciones de temperatura isotérmico/isomésico y alta precipitación sobre prácticamente casi cualquier material parental (v.g. sedimentario marino, volcánico andesítico-basáltico y coluvial). Su principal característica es la formación de un horizonte argílico (acumulación de arcilla que migra del horizonte superficial al profundo) y/o kándico subsuperficial, bajo condiciones de acidez (trópico lluvioso). La acidez de los subhorizontes de los Alfisoles es de neutra a básica y en Costa Rica, se presentan en ambientes más secos. La tabla de agua se encuentra usualmente muy profunda.

### **Distribución:**

Los Alfisoles se presentan en ambientes secos (P. de Nicoya, isla Chira).

**Extensión:** 2824,41 km<sup>2</sup> (5,54%). Alfisoles / Entisoles 330,59 km<sup>2</sup> (0,65%). Alfisoles / Inceptisoles 170,56 km<sup>2</sup> (0,33%).

Los Ultisoles se encuentran en la Zona Norte (Llanuras de San Carlos-Los Guatusos, Santa Cecilia, Estribaciones Cord. Volc. Guanacaste-V. Central), en el Pacífico Noroccidental (Cerros sobre 500 m en la P. de Nicoya, Piedemonte Cord. Tilarán y Cerros del Aguacate, cuenca baja de los ríos Abangares, Lagarto, Barranca y Tárcoles), Pacífico Sur (Sector sureste Herradura-Turrubares, fila Brunkeña, Valle General-Coto, P. de Osa, Pta. Burica), en las estribaciones de la Cordillera de Talamanca, tanto hacia el Pacífico como hacia el Atlántico y en el Caribe sur.

**Extensión:** 21152,34 Km<sup>2</sup> (41,47%). Ultisoles / Inceptisoles 2496,29 Km<sup>2</sup> (4,89%, Pacífico Central: Turrubares, Cedral-Cerros Escazú, Caribe Norte: piedemonte Cord. Volcánica Central, Fca. Tres-Ticabán, Pococí, Canta Gallo).

---

<sup>111</sup> El régimen de humedad ústico (L. ustus, quemado; implicando sequedad) corresponde a una localidad con una estación lluviosa de al menos 3 meses. El régimen de humedad ústico es común en los suelos de climas húmedos que tienen una precipitación bien distribuida (USDA-NRCS, op. cit).

**Características:** Los agregados estables en estructuras granulares le confieren a estos suelos una condición física y un drenaje natural excelente (formación de pseudoarenas). El sobrepastoreo y la mecanización intensiva pueden deteriorarlos de manera irreversible. Textura arcillosa y arcillosa muy fina. El horizonte B es arcilloso y de baja fertilidad, algunas veces, asociada a problemas de acidez y de aluminio intercambiable. Suelos de color rojo (oxidación de Fe) con Arcillas 1:1 (Caolinita). Baja capacidad de intercambio de cationes (CIC). Toxicidad de aluminio, hierro y manganeso.

**Uso:** Ultisoles: Cultivos de piña, caña de azúcar, café, cítricos, raíces y tubérculos, pastos. Alfisoles: Los potreros ubicados en la P. de Nicoya se han abandonado y el bosque se ha regenerado. En el Pacífico central se dedican a frutales (mango, marañón, tamarindo).

### **Mollisoles**

**Origen:** Mollisoles (de mollis Latina, "suave"), se caracterizan por un horizonte superficial grueso de color oscuro y muy fértil conocido como epipedón mólico. Es el resulta de la adición a largo plazo de materia orgánica de las raíces de las plantas.

**Distribución:** Se ubican en su mayoría dentro del régimen de humedad ústico del Valle del Tempisque y en la cuenca inferior del río Bebedero.

**Extensión:** 17,11 Km<sup>2</sup> (0,03%). Mollisoles / Alfisoles 14,38 Km<sup>2</sup> (0,03%). Mollisoles / Inceptisoles 451,25 Km<sup>2</sup> (0,88%).

**Características:** Considerados como uno de los mejores suelos del mundo; poseen alta fertilidad y alto contenido de materia orgánica en terrenos planos y profundos. Su color es oscuro y tiene buen drenaje.

### **Histosoles**

**Origen:** Suelos orgánicos.

**Características:** Suelos restringidos usualmente a llanuras costeras con alta precipitación, sin estación seca y con una tabla de agua superficial, originando humedales costeros. Poseen un epipedón hístico: capa (uno o más horizontes) que se caracteriza por su saturación (por 30 días o más, acumulativos) y reducción por algún tiempo durante años normales (el grado de reducción en un suelo se puede caracterizar por la medición directa de los potenciales redox). También se consideran histosoles a los suelos drenados artificialmente.

**Distribución:** Área costera plana del Caribe Norte.

**Extensión:** 128,88 Km<sup>2</sup> (0,25%).

### **Spodosoles**

**Origen:** Estos suelos son el resultado del proceso de podzolización (de spodos griego para "ceniza de madera") o sea la separación o lixiviación (lavado) de materiales orgánicos que genera un horizonte de acumulación de materiales amorfos de materia orgánica y aluminio, con o sin hierro.

**Características:** Suelos ácidos típicos de bosques con climas frío y húmedo y con poca actividad bacteriana, poco fértiles caracterizados por una acumulación subterránea de humus que forma un complejo con aluminio y hierro. Estos suelos suelen formarse de un material parental de textura gruesa y tienen un horizonte E de color claro que recubre uno espódico de color marrón rojizo. Una capa o alfombra de materia orgánica recubre la capa superficial; los horizontes delgados de minerales orgánicos cubren, horizontes lixiviados grises y horizontes iluviales color marrón oscuro; puede no contener horizontes.

**Distribución:** Cerro Buena Vista, suelos asociados a cenizas volcánicas y vegetación de páramo.

**Extensión** 32,44 Km<sup>2</sup> (0,06%).

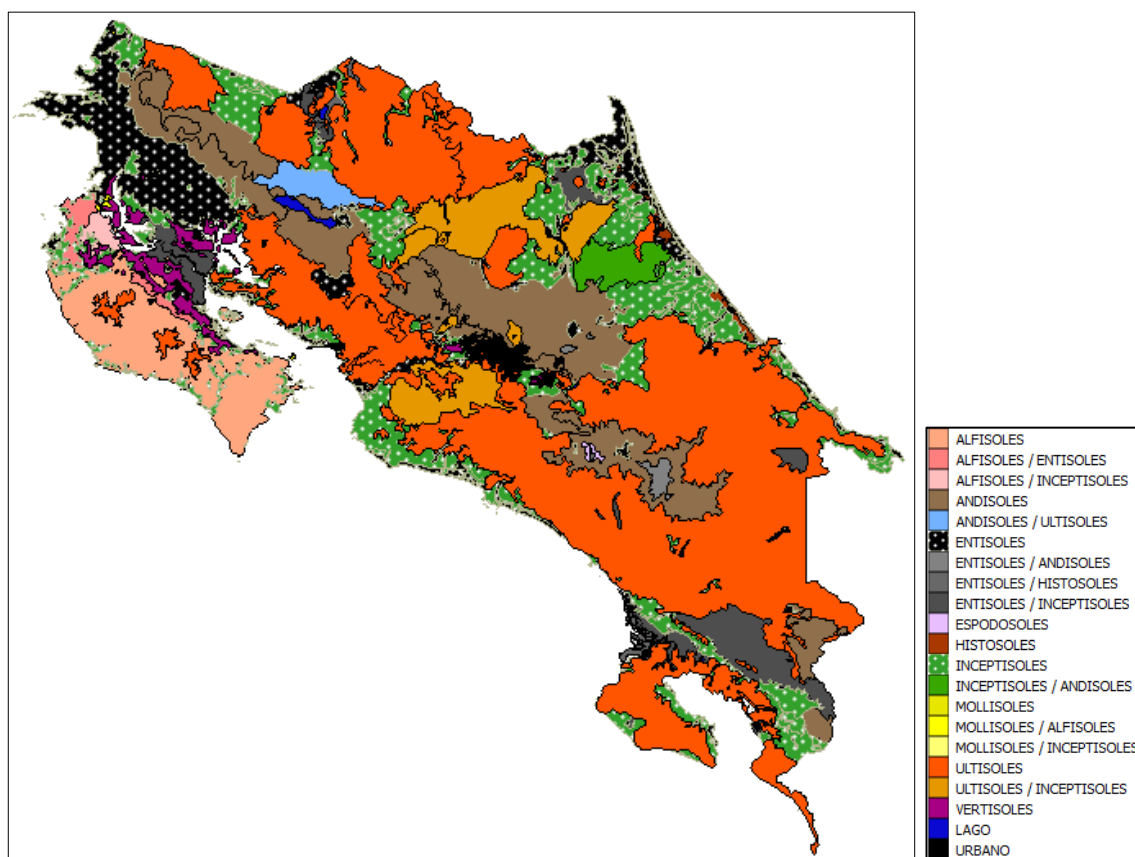


Figura 31: Ordenes de suelos de Costa Rica. Fuente: mapa digital de suelos de Costa Rica ([www.cia.ucr.ac.cr](http://www.cia.ucr.ac.cr), 2013).

#### 4.1.4. Clima

Costa Rica se ubica en la zona geoastronómica intertropical (entre los trópicos de Cáncer y Capricornio) y por tanto su clima se caracteriza por presentar muy poca variación en temperatura a lo largo del año (isotermo); así como una mayor amplitud térmica estacional y diaria; especialmente en las zonas montañosas. La isoterma se debe a que tanto el día como la noche tienen una duración de aproximadamente 12 horas durante casi todo el año. La superficie terrestre se calienta durante el día y se enfría por la noche<sup>112</sup>. Otra característica relevante de la Zona

<sup>112</sup> La superficie terrestre emite radiación de onda larga (4 a 100 micrones) durante la noche.

Intertropical es su alta variabilidad espacial y temporal en pluviosidad; la cual está asociada al desplazamiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT).

La ZCIT es la región que rodea a la Tierra, cerca del ecuador, donde los vientos alisios de los hemisferios norte y sur convergen. La radiación solar y el agua cálida del ecuador calientan el aire, aumentando su humedad y su capacidad de flotar y ascender (flotabilidad). La convergencia de los vientos alisios del Noreste y Sureste, favorece el ascenso de las masas de aire húmedas, las cuales a medida que se elevan se expandan, enfrían y liberan la humedad acumulada como precipitación.

El desplazamiento estacional de la ZCIT modula las precipitaciones en la región ecuatorial, lo que resulta en las estaciones secas y húmedas del Pacífico de Costa Rica. Cambios a largo plazo en la ZCIT pueden dar lugar a graves sequías o inundaciones en las zonas cercanas<sup>113</sup>. El desplazamiento de la ZCIT y los vientos alisios del Noreste y del Sureste explican el patrón general estacional de lluvias del país; en tanto que su interacción con el relieve explica su patrón espacial local (Fig. 32).

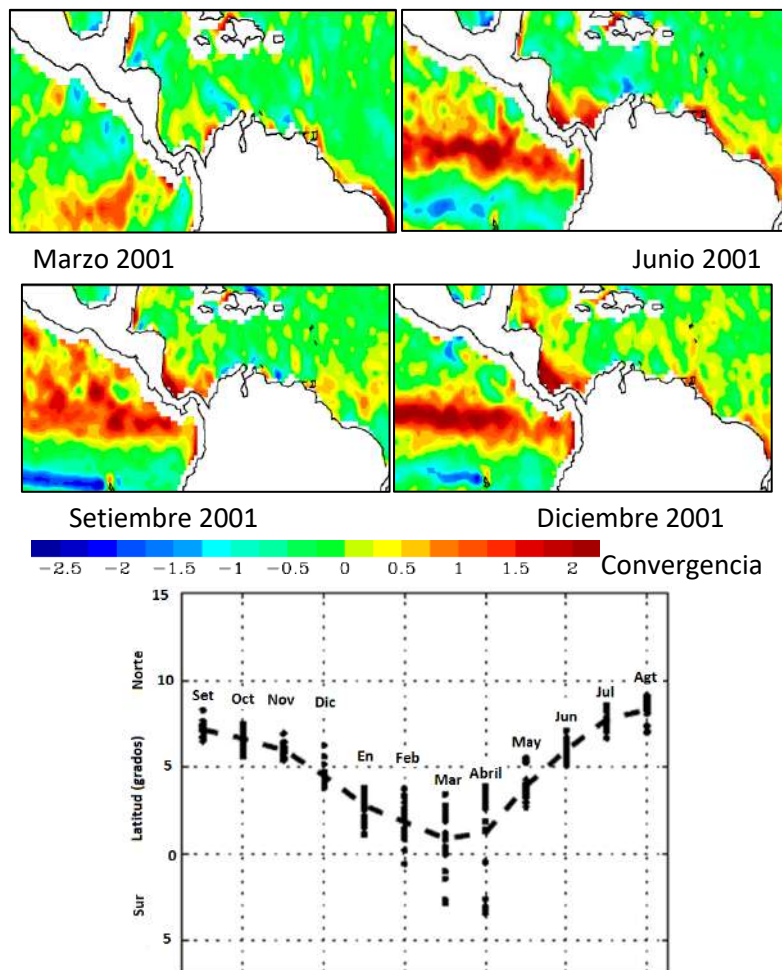


Figura 32: La ZCIT es la banda de colores rojo-amarillo que atraviesa el centro de la imagen. El desplazamiento de esta masa húmeda de aire moldea el comportamiento del clima de Costa Rica. Agt-Set-Oct: Máxima precipitación en el Pacífico. Nov-Dic: Transición-inicio de la estación seca en el Pacífico. Feb-Mar-Abr: Estación seca en el Pacífico. May: Inicio estación lluviosa Pacífico.

Fuente: [http://eoimages.gsfc.nasa.gov/images/imagerecords/2000/2628/ITCZ\\_QUI\\_2001\\_lrg.gif](http://eoimages.gsfc.nasa.gov/images/imagerecords/2000/2628/ITCZ_QUI_2001_lrg.gif)

<sup>113</sup> [http://earthobservatory.nasa.gov/IOTD/view.php?id=2628&eocn=image&eoci=related\\_image](http://earthobservatory.nasa.gov/IOTD/view.php?id=2628&eocn=image&eoci=related_image)



La circulación atmosférica global y de mesoescala aunado a la configuración del relieve y a la acción antrópica son los factores que inciden en el clima (v. g. temperatura, precipitación, estacionalidad); los cuales a su vez inciden en los patrones de biodiversidad regional y local. El sistema montañoso con orientación noroeste-sureste sirve de línea divisoria o parte aguas entre las tres vertientes principales del país (Pacífico, Caribe y Zona Norte) y a la vez incide en los procesos erosivos, de remoción en masa, la formación del sistema de drenaje superficial y el transporte de nutrientes y detritus desde las secciones superiores de las cordilleras y lomas hacia las secciones bajas (llanuras) así como los procesos de infiltración y escorrentía superficial. La temperatura, disponibilidad de agua, humedad y evapotranspiración son posiblemente los elementos del clima que más influyen en los procesos del ecosistema (Gaston, 2000, Kluge et al. 2006, Nemani et al. 2003, Watkins et al. 2006).

#### A. Temperatura media anual y pisos térmicos

La temperatura es un indicador de la energía disponible en el ecosistema para procesos claves como evapotranspiración, producción primaria y descomposición de detritus (mineralización). Los extremos de temperatura son un factor limitante para los organismos, especialmente para los de sangre fría (reptiles, anfibios) (Kluge et al. 2006, Kappelle y Horn, 2005). Los bosques nubosos y el páramo ilustran claramente el efecto de las bajas temperaturas en la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Fig.35).

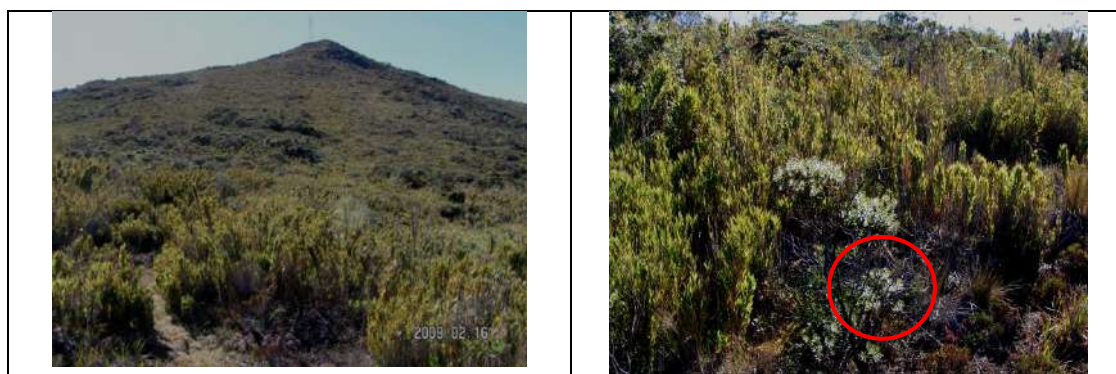


Figura 33: Vegetación paramuna de Costa Rica. Mosaico de plantas arbustivas, gramíneas, poáceas, plantas arrosetadas, chusquea, musgo y plantas en forma de cojín. Febrero 2009, Cerro de la Muerte, 3100 msnm. El círculo muestra la escarcha encontrada a las 8:00 am.

Los pisos térmicos se delimitaron a partir de un mapa digital de temperatura media anual creada a partir de un modelo digital de elevación con una resolución de 100 metros y dos ecuaciones de regresión de elevación vs temperatura media anual ( $^{\circ}\text{C}$ ); una para el Caribe-Zona Norte y otra para el Pacífico (Fig. 35). El mapa representa homólogos térmicos y no altitudinales; ya que dos localidades con la misma elevación tendrán diferentes temperaturas en la vertiente Pacífica y en la Caribe-Zona Norte.

El 61,8 del territorio costarricense posee temperaturas superiores a  $24^{\circ}\text{C}$  (condiciones muy calientes); en tanto que el 23,8% corresponde a pisos Montanos (Tierras frescas a frías). Solo el 0,3% del territorio posee condiciones térmicas de muy frías a heladas; las cuales corresponden al bioma de Páramo (Kappelle y Horn, 2005).

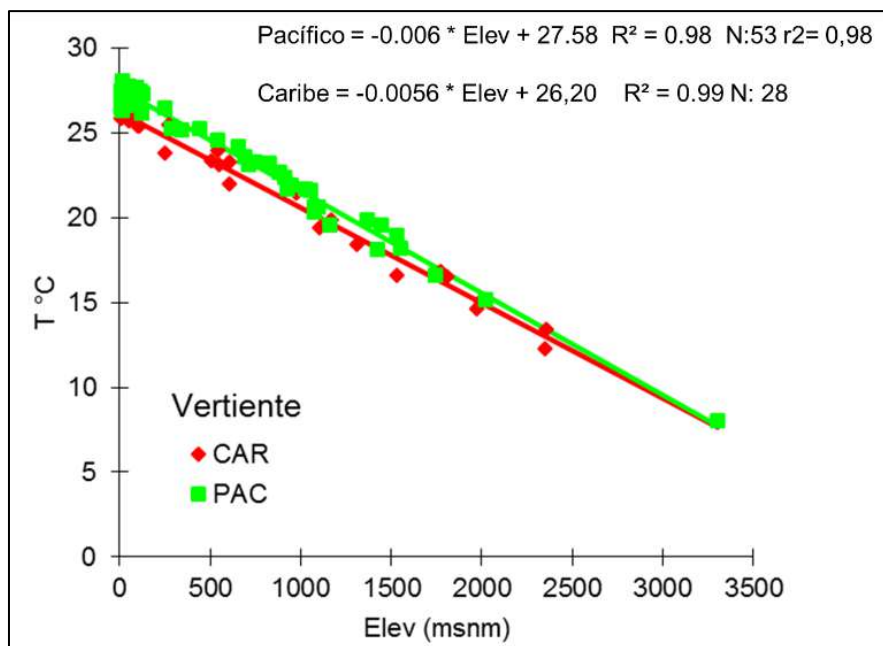


Figura 34: Relación temperatura media anual-elevación y sobre el nivel medio del mar.

### Pisos térmicos

La estratificación del país en pisos térmicos<sup>114</sup> considera la configuración natural del relieve (v. g. cadenas montañosas, valles y llanuras) y el efecto de los vientos alisios de mesoescala del este y oeste en la temperatura media anual y estacional. El criterio y la terminología utilizada para crear y designar los pisos térmicos son similares a los utilizados por autores como Holdridge (1979) en su sistema de Zonas de Vida o Kappelle (2001) y Silva (2002 para designar pisos térmicos y altitudinales en Costa Rica y Venezuela.

El modelo cliserie o cliséride describe la sucesión altitudinal de las distintas formaciones vegetales en ambas laderas de una montaña o cordillera. La transición, no siempre evidente, y en algunos casos asimétrica entre vertientes, es determinada por la variación en condiciones climáticas (v.g. temperatura, precipitación, viento, insolación, nubosidad y el "efecto Föhn"), geológico-topográfico (pendiente, grado de estabilidad y alteración de las formaciones superficiales y las características propias del material parental, que inciden sobre las propiedades del suelo).

El efecto foehn o viento Föhn (nombre alemán tomado de un viento del norte de los Alpes) se produce en relieves montañosos cuando una masa de aire cálido y húmedo asciende por la montaña (barlovento), supera el obstáculo y luego desciende (sotavento). El ascenso enfría el vapor de agua que se condensa precipitándose en las laderas de barlovento donde se forman nubes y lluvias orográficas. El efecto final es un fuerte contraste climático entre vertientes: alta humedad y lluvias en barlovento y tiempo despejado, seco y masas de aire más calientes en sotavento. El aire seco y cálido desciende rápidamente por la ladera, calentándose a medida que aumenta la presión al descender y con un contenido de humedad muy bajo; convirtiéndose en un viento "secante" y

<sup>114</sup> En la mayoría de las publicaciones y trabajos botánicos se cita la elevación del sitio de muestreo y el piso altitudinal como estrato; sin embargo dado que la tasa de enfriamiento ambiental no es la misma en el Caribe que en el Pacífico, en el presente trabajo se optó por utilizar la temperatura como variable diagnóstica por estar directamente relacionada a diferentes procesos del ecosistema (v.g. evapotranspiración, tasa de descomposición, producción primaria).

muy caliente. Este efecto puede apreciarse durante la estación seca en la falda occidental (sotavento) de las cordilleras de Guanacaste, Tilarán y Volcánica Central (Valle central) (Coen 1983, Grandoso et al.1982).

No existe suficiente evidencia biológica/agrológica para establecer límites universales entre pisos térmicos para Costa Rica y por tanto las clases que se muestran en el cuadro 7 y figura 35 deben considerarse como una propuesta inicial y no como límites absolutos. A pesar de lo anterior, los límites de cada piso se eligieron considerando la relación observada entre patrones espaciales de temperatura y de elementos del ecosistema como riqueza de especies, producción primaria, tasas de mineralización y cultivos predominantes (ver secciones 2.6, 2.7 y 2.8 del presente documento).

Por ejemplo, los estudios sobre riqueza de especies en transeptos altitudinales en Costa Rica indican que las polillas (Geometridae) en la vertiente Caribe alcanzan su valor máximo entre 1.100 y 2.000 m (19,7 y 13,7 °C), lo cual corresponde a tierras frescas y muy frescas; por su parte las aves tienen su máximo de riqueza a los 500 m (22, 9 °C, tierras calientes) y la composición de la avifauna cambia entre los 500 y 1.000 m (20,2 °C, paso de tierras calientes a tierras frescas).

Los arboles muestran su mayor riqueza de especies entre 300 y 500 m en la vertiente Caribe (24,0 °C y 22, 9 °C, tierras calientes) en tanto que las epífitas de copas lo hacen a los 1.000 m (20,2 °C, tierras frescas) seguido por un segundo máximo a 1.600 m (17,0 °C tierras muy frescas). De igual manera, las teridófitas alcanzan su máxima riqueza en la vertiente Caribe entre 1.500 y 1.700 m (17,5 °C y 16,4 °C, tierras muy frescas). Gentry (2001), analizando los patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales, indica que en Costa Rica indican que la riqueza de especies leñosas se reduce en 6,6 por 100 metros de ascenso a partir de 1500 m.

En cuanto a los cultivos, el 81.9% de las plantaciones de café se encuentran en zonas con temperaturas medias anuales entre 18,8 °C y 23.9 °C (tierras calientes y frescas) en tanto que la totalidad del cultivo de piña, banano y palma africana se encuentran en las tierras muy calientes (+24 °C). Estas evidencias no prueban que la clasificación sea “ecológica o agrológicamente correcta” sino que se ajuste a los patrones de riqueza y uso del territorio y que probablemente refleje los procesos que caracterizan a cada ecoespacio.

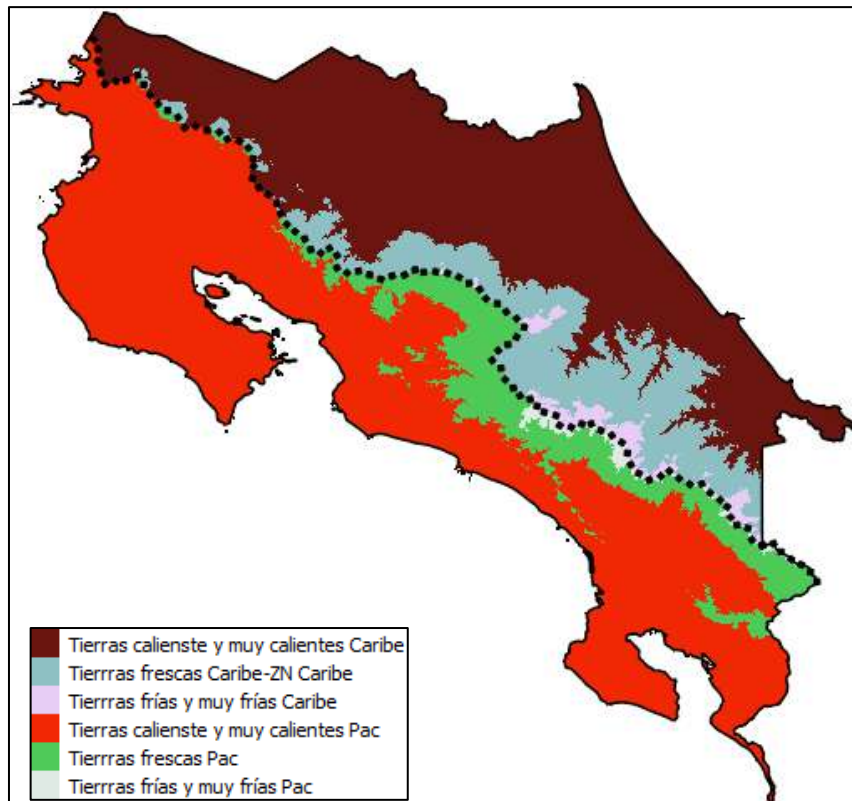


Figura 35: Pisos térmicos. Temperatura media anual. Fuente: elaboración propia.

Cuadro 7: Pisos térmicos de Costa Rica. El valor entre paréntesis indica la diferencia de temperatura en el piso.

Piso Térmico	T. media anual °C	Piso altitudinal	Área (Km <sup>2</sup> )	Área (%)	Elevación (msnm)	
					Pacífico	Caribe y Zona Norte
Tierras muy calientes	+24 °C (3,6 °C)	Tierra baja	31548,15	61,8	0-600	0-400
Tierras calientes	23,9 a 21,5 °C (2,4 °C)	Submontano	7165,61	14,0	600-1000 <sup>1</sup>	300-850
Tierras frescas	21,4 a 18,8 °C (2,6 °C)	Montano Bajo	5686,51	11,1	1000-1450	850-1350
Tierras muy frescas <sup>2</sup>	18,7 a 12,6 °C (6,1 °C)	Montano	5315,34	10,4	1450-2500	1350-2450
Tierras frías	12,5 a 9,1 °C (3,4 °C)	Montano Alto	1190,32	2,3	2500-3050	2450-3050
Tierras muy frías	9,0 a 4,5 °C	Páramo	174,44	0,3	3050-3820	3050-3820

Fuente: elaboración propia. <sup>1</sup> Límite de tierras de montaña en el Pacífico, su homólogo térmico es 850 m en el Caribe. <sup>2</sup> La línea de escarcha de Holdridge (1978) marcada por los 17,5°C se encuentra en las tierras muy frescas.

## B. Precipitación media anual

La precipitación anual y su distribución estacional es un indicador de la cantidad de agua disponible para los seres vivos y sus procesos vitales; así como para los procesos biogeoquímicos y erosivos. La producción primaria, las tasas de descomposición de detritus y la evapotranspiración responden directamente a la temperatura y a la disponibilidad/ausencia de agua (Gómez y Gallopín 1991) y juegan un papel importante en la provisión de servicios de los ecosistemas. El agua es un elemento esencial en el ecosistema y es especialmente crítico bajo condiciones de escasez (v. g. sequía) o de exceso (v. g. anegado/inundaciones). Los ecosistemas de bosque seco, nuboso y de yolillo (*Raphia taedigera*) ilustran el efecto de la lluvia en la composición y estructura de los ecosistemas. Al respecto, Gentry (1988) indica que existe una mejor correlación entre la precipitación y la riqueza de especies en las tierras bajas de los trópicos que con los factores edáficos y que el aumento casi lineal de la riqueza de especies con la precipitación parece alcanzar un punto de saturación a los 4000-5000 mm.

El mapa de precipitación media anual (Fig. 38) se elaboró a partir de los registros de precipitación media anual publicado por el Instituto Meteorológico (periodo 1960-1990), el Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales (INETER) y la Empresa de Transmisión Eléctrica S.A de Panamá (ETESA, <http://www.hidromet.com.pa>). El método de interpolación utilizado fue Kriging lineal y el software Surfer (<http://www.goldensoftware.com/>), con una resolución de 200 metros.

La clasificación del país por categorías de precipitación (Cuadro 9) considera la cantidad de lluvia y su patrón geoespacial, el cual está estrechamente relacionado con la configuración del relieve (v. g. cadenas montañosas, valles, llanuras y cercanía a la costa) y su interacción con los vientos alisios del este, oeste y las brisas locales (Figs. 36). Dado que no existen criterios ni un procedimiento universal para estratificar el país según su precipitación, en el presente trabajo se utilizó el método de “clases naturales”. Este procedimiento utiliza la variabilidad del set de datos para dividirlo en “n” número de clases, de tal forma que se minimice la variabilidad a su interior y se maximice la diferencia entre clases. Las clases planteadas son similares a las utilizadas por Holdridge (1978) para definir Zonas de Vida o a las utilizadas por otros autores para definir condiciones de humedad (Bolaños y Watson 1993, Herrera y Gómez 1993, Gómez 1986) y además coinciden en el límite inferior con el bosque seco (2.400 mm) y con el punto de saturación en riqueza de especies según Gentry (1988).

La precipitación media anual de Costa Rica es 3.128 mm; con mínimos de 1. 100 mm y máximos de hasta 8.000 mm y gradientes y transiciones entre sitios secos, húmedos y muy húmedos e hiperhúmedos en distancias muy cortas (Fig. 37).

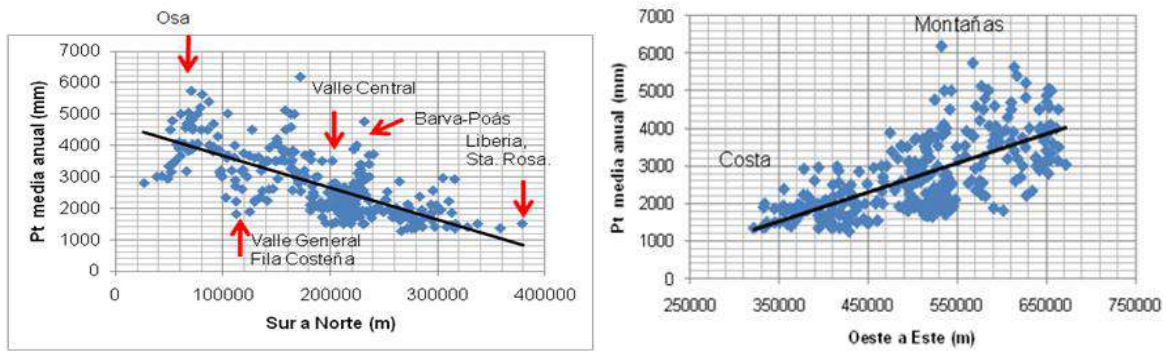


Figura 36: Gradiente (oeste-este y sur-norte) de la precipitación media anual (mm) en la vertiente Pacífica de Costa Rica. Fuente: Basado en datos del Instituto Meteorológico Nacional.

Cuadro 8: Precipitación media anual (mm).

Pt anual (mm)	Área Km <sup>2</sup>	Área %	Condición de pluviosidad
1100-2400	14357,70	28,1	Tierras secas
2400-3000	10918,10	21,3	Tierras húmedas
3000-4000	17610,00	34,4	Tierras muy húmedas
4000-6000	8260,40	16,2	Tierras hiper húmedas
Total	51111	100	

Fuente: elaboración propia.

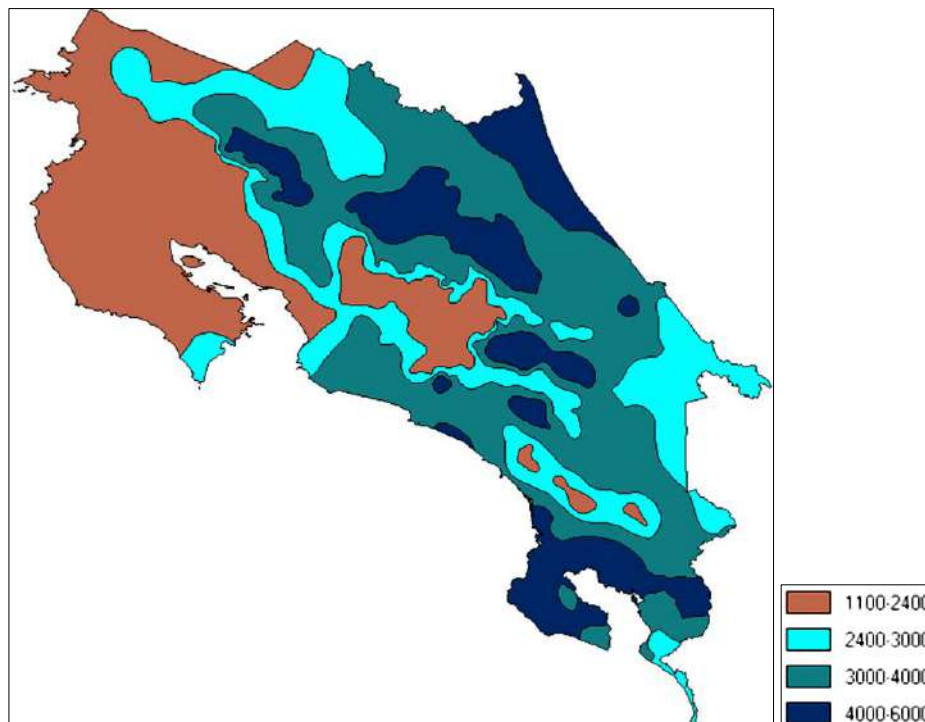


Figura 37: Precipitación media anual (mm) para Costa Rica. Fuente: elaboración propia.

El patrón general de lluvia puede describirse de la siguiente manera:

1. *Pacífico Norte y Valles Central, del Guarco, San Marcos, San Pablo y Dota y sector sur de la fila Costeña*: Zona caracterizada por una precipitación media anual entre 1.100 y 2.400 mm

(tierras secas). El Pacífico Norte (Península de Santa Elena y los alrededores de Cañas-Bagaces y Liberia) así como en la zona costera que bordea el Golfo de Nicoya y una porción del valle central Oriental (Cartago, Cipreses, Paraíso, Tobosi, San Cristobal Norte) reciben entre 1.300 y 1.800 mm de lluvia al año. En el Pacífico sur se encuentra una pequeña zona seca discontinua entre los pueblos de San Rafael, San Martín-Maíz de Boruca y Potrero Grande (estribación oriental del sector sur de la fila Costeña).

2. *La península de Osa* y una banda que inicia en el humedal Terraba-Sierpe, continua por el sector sur del Valle de El Diquis, las filas Golfito-Rocha y las estribaciones sur de las filas Santa Rita- Las Cruces y termina en el sector norte del valle del río Coto Colorado recibe entre 4.000 y 5.500 mm de lluvia al año (tierras hiper húmedas).
3. *Caribe Norte*: Zona comprendida entre Limón y punta Castilla. La precipitación media anual es superior a 3.000 mm y en la zona de Tortuguero y la estribación oriental de la cordillera Volcánica Central alcanza hasta 4.500 mm (zonas muy húmeda e hiperhúmeda).
4. *Caribe Sur*: Zona costera y de tierras bajas desde el sur de Limón hasta el río Sixaola, así como los valles de Talamanca y La Estrella. La precipitación media anual es de 2400-3000 (tierras muy húmedas).
5. *Zona Norte*: Esta zona muestra un aumento en la precipitación de norte a sur y de noroeste a sureste (desde las tierras bajas hacia las tierras de montaña). El sector más seco (1.100 a 2.400 mm, tierras secas) está dividido en 2 segmentos discontinuos: el primero inicia en las montañas Las Marías, continua por San José, Cuatro Bocas, Santa Clara y termina en Delicias-La Cruz cerca de la frontera con Nicaragua. El segundo abarca Caño Negro, Los Chiles-cuenca baja del río Frío. Luego tenemos una banda de 2400-3000 mm que abarca el piedemonte de del Cerro Cacao, Volcán Rincón de la Vieja-Santa María (Cordillera Volcánica de Guanacaste), Upala, la cuenca media de los ríos Mónico y Frio, la llanura de los Guatusos y la cuenca media de los ríos San Carlos y Poco Sol. La tercera banda corresponde al piedemonte de los volcanes Miravalles, Tenorio y fila Chiquero (cordillera de Guanacaste), San Rafael, San Miguel y Llanuras de San Carlos. El último segmento corresponde zonas hiperhúmedas (+4000 mm) ubicadas en las faldas de la cordillera de Tilarán y Volcánica Central.

### **C. Meses secos**

Un mes seco se definió como aquel con una precipitación igual o inferior a 75 mm. Este valor es aproximadamente entre 0,8 y 1,2 de la evapotranspiración potencial mensual (60-90 mm/mes). El mapa de meses secos fue elaborado utilizando 529 puntos corresponden a estaciones meteorológicas y datos sintéticos utilizados como auxiliares. A punto sintético se le asignó el número de meses secos basado en su ubicación, en el patrón de meses secos observados a partir de los registros con datos y del conocimiento local del autor. La superficie de meses secos fue creada utilizando el método de interpolación Kriging lineal del programa Surfer (<http://www.goldensoftware.com/>) con una resolución de 200 metros.

El 29,6% del país tiene entre 4 y 5 meses secos (Pacífico Norte-Central, así como los Valles Central, del Guarco, San Marcos, San Pablo, Dota, la fila Costeña-Valle de El General); en tanto que el 30,4% carece de meses secos (Vertiente Caribe, estribaciones orientales de la Cordillera Volcánica de Tilarán; Península de Osa, Valle de Diquís, Fila de Golfito-Esquinas y Valle de Coto Colorado). La Zona Norte y las áreas montañosas de la vertiente Caribe y Pacífica presentan entre 1 y 3 meses secos (Cuadro 9 y fig. 38).

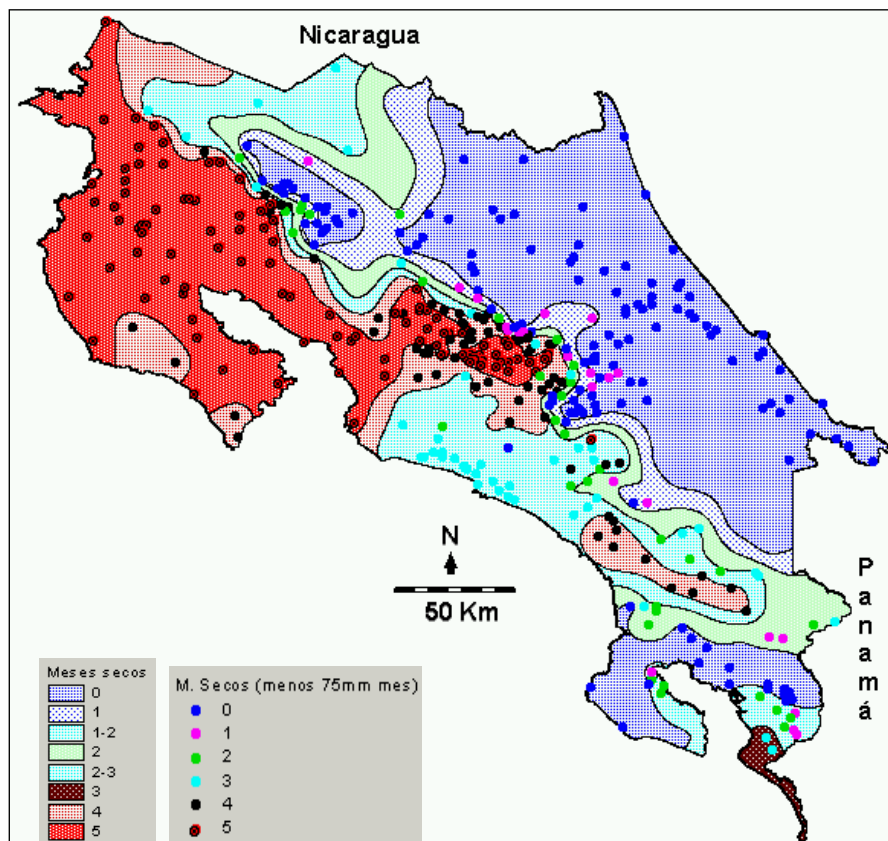


Figura 38: Meses secos (menos 75 mm/mes) de Costa Rica. Fuente: Elaboración propia.

Cuadro 9: Numero de meses secos (menos 75 mm mensual).

Mese secos	Área		Distribución
	Km <sup>2</sup>	%	
0 MS	15537	30,4	Vertiente Caribe, Llanuras de Tortuguero, Osa-Valles de Diquís y Coto Colorado.
1 MS	3874	7,6	Franja en zona montañosa hacia la divisoria topográfica en la vertiente Caribe.
2 MS	9237	18,1	Franja en zona montañosa hacia la divisoria topográfica en la vertiente Pacífica.
3 MS	7290	14,3	Pacífico Central, Zona de Piedemonte. Punta Burica.
4 MS	1782	3,5	Pacífico norte, valle de El General, Valle Central.
5 MS	13347	26,1	Pacífico norte, valle de El General, Valle Central.
Total	51066	100,0	

Fuente: elaboración propia.



#### D. Paleoclima

Estudios palinológicos realizados en Costa Rica y Panamá (Martin 1964, Bush and Colinvaux 1990, Hooghiemstra et al. 1992) indican que durante el último glacial, hace unos 18.000 años, la temperatura en las partes altas de las montañas era de 4 a 8 °C menos que en la actualidad. Bajo estas condiciones climáticas, es muy posible que el límite superior del bosque montano estuviese situado alrededor de los 2.000 m de elevación (unos 700 m más bajo que la distribución actual) y que las tierras bajas fuesen más frescas que en la actualidad.

Los datos también evidencian que durante los periodos glaciales coexistieron periodos más secos; aunque muy variables en frecuencia y extensión espacial (Barlett and Barghoom 1973). Lachniet y Seltzer (2002) estiman que durante el último máximo glacial local (LLGM, por sus siglas en inglés), una capa de hielo de aproximadamente 35 km<sup>2</sup> (diámetro 6,7Km) cubría las cumbres más altas de la Cordillera de Talamanca (vecindad del Cerro Chirripó) y alrededor de los Cerros de la Muerte (aproximadamente 5 km<sup>2</sup>, diámetro 2,5 Km) y Kamuk (aproximadamente 2 km<sup>2</sup>, diámetro 1,6 Km).

#### 4.2. Factores bióticos

Los factores bióticos (plantas, animales) representan los componentes vivos del ecosistema. Desde la perspectiva del enfoque por ecosistemas se considera tanto la biota natural como la antropogénica (v. g. agricultura, ganadería, plantaciones forestales y acuicultura). Para los efectos del mapa de ecorregiones/ecosistemas se utilizó el mapa de uso-cobertura de la tierra como la expresión actual del componente biótico de los ecosistemas costarricenses.

#### A. Uso-cobertura de la tierra: vegetación natural y cultural

Por su posición geográfica (8° a 11° de latitud norte y 82° a 85° longitud oeste), Costa Rica pertenece a la región biogeográfica Neotropical<sup>115</sup> (Morrone 2014), la cual incluye tres sub-regiones (Antillana, Brasileña y Chaqueña), dos zonas de transición (México y América del Sur), siete dominios (Mesoamericano, Pacífico, Boreal brasileña, sudoeste de Amazonía, sureste de Amazonía, Chaco y Paraná) y 53 provincias (Ver anexo 4). Dadas las condiciones abióticas de Costa Rica y su condición de puente biológico entre América del Norte y del Sur (Tilston and Klicka 2010), la vegetación natural original predominante en Costa Rica fue el bosque con aportes de América del Norte y del Sur. La distribución de la fauna también está asociada a los mismos factores y en especial a la cobertura boscosa. Por otro lado, la expresión actual de la biodiversidad a nivel nacional es el resultado de la intervención humana sobre los ecosistemas originales, convirtiéndose en un agente de cambio muy importante.

El mapa de uso-cobertura de la tierra utilizado como insumo para crear el mapa de ecosistemas se elaboró a partir de las siguientes fuentes: (ver anexo 5 para definición de bosque):

1. Mapa de tipos de bosque de Costa Rica (Ortiz 2013<sup>116</sup>). El mapa fue elaborado como parte de las actividades del Inventario Forestal Nacional realizado por SINAC entre el 2013 y 2014. El insumo primario fueron imágenes RapidEye (<http://www.rapideye.com/>) con una resolución de 5 metros. El mapa, con una unidad mínima de mapeo de 1 ha, contiene las siguientes clases

<sup>115</sup> El GABI, la unión entre Norte y Sur América, permitió la conformación de la región biogeográfica Neotropical (Tilston and Klicka 2010). A esta región también se le denomina Reino florístico Neotropical, Imperio floral Neotropical, Reino fitogeográfico del Neotrópico y Reino fitogeográfico Neotropical.

<sup>116</sup> Descargar de <http://www.sirefor.go.cr/TiposBosque2013.rar>

de uso-cobertura de tierra: bosque (maduro, secundario, palma y rodales de mangle), plantaciones forestales, pasto, no forestal (agricultura, agua, humedales, suelo desnudo, arena, Infraestructura, urbano) y nubes-sombras de nubes. En dicho mapa, las nubes y sombra de nubes cubren el 9,4% (480.945 ha) del territorio nacional terrestre (Fig.41A) y por lo tanto se utilizó el siguiente protocolo para asignar una cobertura a dichas áreas:

- a. El archivo vectorial de tipos de bosque<sup>72</sup> se rasterizó a una resolución de 100\*100 m (1ha) y se extrajo en un archivo TIFF (raster) las áreas cubiertas por nubes y sombras de nubes (480.945 ha) (Fig. 41A).
- b. Se utilizó el mapa de cobertura forestal del año 2005 (Sánchez-Asofeifa et al. 2006) para asignar una cobertura a dichas áreas (Fig. 41B). Esto permitió etiquetar 268.582 ha (55,8%) de las 480.945 ha sin datos. La totalidad del área corresponde a bosque; la cual se clasificó como maduro.

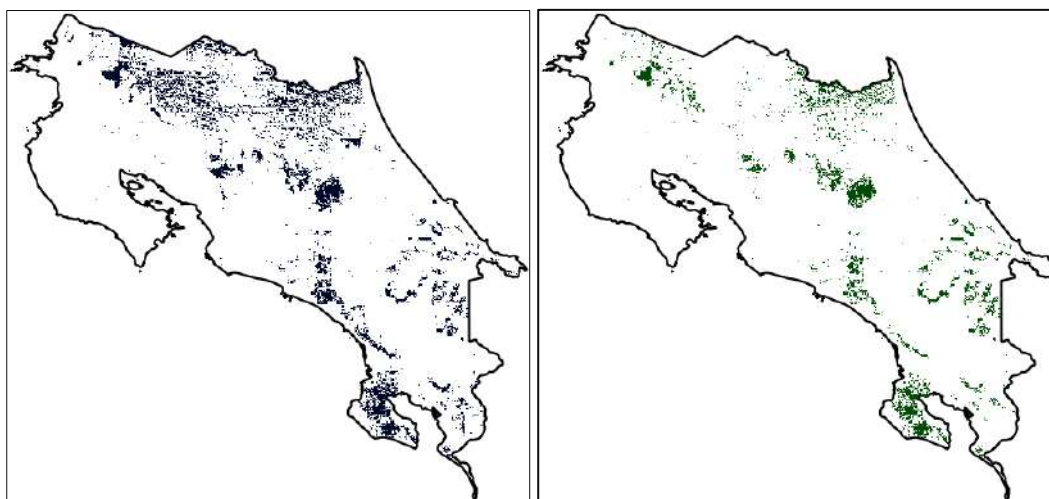


Figura 39: A. Área con cobertura de nubes/sombra de nubes en el mapa de Ortiz (2013). B. Área reemplazada por la cobertura del mapa de bosques de Sánchez-Asofeifa et al. (2006).

- c. Posteriormente se utilizó el mapa de uso-cobertura actualizado al 2006<sup>117</sup> y preparado por INBio-SINAC para GRUAS II (SINAC, 2007a) para asignar una clase de uso-cobertura al área faltante (212.363 ha, 42,2%). Con dicha capa fue posible reducir el área de nubes/sombra de nubes a 141, 52 Km<sup>2</sup> (0,3%).

Una vez compilada y homogenizada la capa de geodatos de uso-cobertura de la tierra, se reclasificó utilizando la tipología indicada en el cuadro 10; la cual considera criterios de uso, forma de vida y cobertura de la tierra. El 56,7% del país se encuentra bajo cobertura boscosa (maduro, secundario, de palmas y mangle) seguido por pasto con un 23,2% y cultivos con un 7,1%. Aun

<sup>117</sup> Mapa de cobertura de la tierra actualizado al 2006, por medio de 4 distintas capas de cobertura a nivel nacional: 1) ECOMAPAS 2003 (ACLA-C, ACLA-P, ACOSA, ACOPAC, ACT), 2) OET 2002 (Cuenca del Tempisque - Bebedero), 3) IMN-SINAC-MAG 1997 (resto del país con excepción de las nubes que cubren la zona norte del país), 4) GRUAS II (zona correspondiente a las nubes que cubren la zona norte del país, a partir de una imagen satelital del 2000) Fuente: Metadatos suministrados por INBio.

cuando la cobertura boscosa no es homogénea a nivel nacional como se puede apreciar en la figura 40, la matriz actual del paisaje costarricense es forestal.

Cuadro 10: Tipología de uso-cobertura utilizada en el mapa de ecosistemas de Costa Rica.

Clase	Código	Subclase	Código	Área (Km <sup>2</sup> )	Área (%)
Bosque	I	Maduro <sup>1</sup>	1	18368,94	36,0
		Secundario <sup>2</sup>	2	7272,22	14,2
		Secundario deciduo <sup>3</sup>	3	2413,64	4,7
		Palmas <sup>4</sup>	4	486,78	1,0
		Mangle <sup>4</sup>	5	391,69	0,8
Silvicultura	II	Plantación forestal <sup>5</sup>	6	952,05	1,9
Páramo	III	Páramo	7	115,63	0,2
Agropecuario	IV	Pasto (con y sin árboles <sup>6</sup> )	8	11849,06	23,2
		Cultivos <sup>7</sup>	9	3621,51	7,1
No forestal	V	No forestal	13	4436,34	8,7
Construido <sup>9</sup>	VI	Urbano	10	313,22	0,6
Cuerpos de agua	VII	Lagos, lagunas, embalses, ríos <sup>10</sup>	11	262,22	0,5
Otras tierras	VIII	Nubes/sombra de nubes	12	521,48	1,0
Humedal	IX	Humedal herbáceo	13	59,44	0,1
Total				51064	100

<sup>1</sup> Aunque es de suponer que existe algún remanente de bosque caducifolio maduro o de sucesión avanzada en el Pacífico Norte-Península de Nicoya ninguno de los mapas lo registra y por lo tanto toda el área de bosque se asignó a la clase siempre verde.

<sup>2</sup> Incluye el charral-tacotal del mapa de GRUAS II. Dado que el mapa de Ortiz (2013) identifica el bosque caducifolio se consideró al resto del bosque secundario como siempre verde.

<sup>3</sup> El mapa de Ortiz (2013) no indica si el bosque caducifolio es maduro o secundario y por lo tanto en el presente mapa se clasificó como secundario.

<sup>4</sup> La legislación costarricense considera el bosque de palmas y el manglar como humedales.

<sup>5</sup> La clase plantación forestal incluye tanto las plantaciones identificadas en el mapa de Ortiz (2013) como en el mapa de uso-cobertura preparado por INBio-SINAC para GRUAS II (SINAC, 2007a).

<sup>6</sup> Incluye las sabanas naturales del mapa de uso-cobertura de GRUAS II, actualizado con la cartografía del proyecto ECOMAPAS.

<sup>7</sup> Café, frutales, palma africana, cultivos varios, banano, piña, melón, arroz y caña de azúcar. Fuente: mapa de uso-cobertura preparado por INBio-SINAC para GRUAS II (SINAC, 2007a).

<sup>8</sup> Cobertura incluida en el mapa de GRUAS II.

<sup>9</sup> Clase extraída del mapa de uso-cobertura preparado por INBio-SINAC para GRUAS II (SINAC, 2007a). Por la resolución del mapa final (100 m de pixel) no es posible rasterizar la red de transporte vial, la cual cubre aproximadamente 942 Km<sup>2</sup> (1,8% de la superficie terrestre del país). Sin embargo la misma se puede utilizar para describir los ecosistemas.

<sup>10</sup> Por la resolución del mapa final (100 m de pixel) solo es posible rasterizar los cauces en zonas bajas. Sin embargo la red hídrica se puede utilizar para describir los ecosistemas.

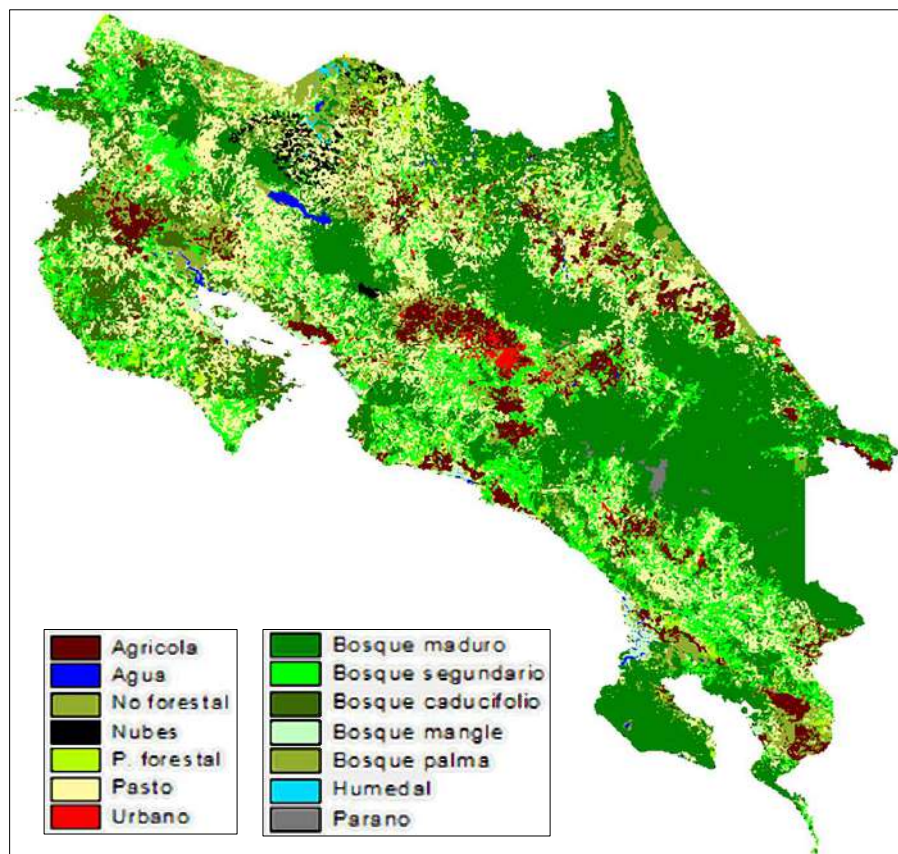


Figura 40: Uso-cobertura de la tierra. Fuente: Elaborado a partir de mapa de uso-cobertura de GRUAS II, mapa de cobertura forestal de Sánchez-Asofeifa et al. (2006) y mapa de tipos de bosque de Ortiz (2013).

#### 4.3. Factores socioeconómicos y culturales

La incorporación de factores socioeconómicos y culturales en la cartografía de ecorregiones y ecosistemas obedece a la visión del enfoque por ecosistemas consignado tanto en la Convención de Diversidad Biológica (<http://www.cbd.int/cop/>) como en la legislación nacional (Ley de Biodiversidad No. 7788 del 27 de mayo de 1998 y su reglamento-Decreto 34433-08); la cual explícitamente indica que “...reconoce que los seres humanos con su diversidad cultural, constituyen un componente integral de muchos ecosistemas y son esenciales para la aplicación de este enfoque”. El concepto de ecosistema de la CDB reconoce que en la actualidad los antroposistemas (Ellis and Ramankutty 2008, 2013) coexisten con los ecosistemas naturales formando mosaicos heterogéneos de uso-cobertura de la tierra que describen los patrones ecológicos actuales de la biosfera terrestre producto de la interacción directa y continua del ser humano en los ecosistemas originales. Los indicadores socioeconómicos de interés para el mapa de ecosistemas se pueden resumir de la siguiente manera:

1. De los 51.100 Km<sup>3</sup> de territorio terrestre, el 41,5 corresponde a sistemas antrópicos (Fig. 41).
2. La población total de Costa Rica estimada por el INEC para el año 2011 es de 4.615.646 habitantes; de los cuales el 35,9% (1.658.075) vive en la provincia de San José, seguida de

Alajuela con 885.571 (19,2%), Cartago con 515.385 (11,2), Heredia con 456.329 (9,9), Limón con 451.631 (9,8%), Puntarenas con 368.423 (7,9) y Guanacaste con 280.232 (6,1%) (Fig. 42).

3. La Gran Área Metropolitana (GAM) alberga aproximadamente 2,6 millones de personas (56,4 % de la población del país en 3,8% del territorio nacional); contiene el 70% de la flota vehicular del país, el 85% de la industria, y genera más del 60% de los ingresos nacionales.

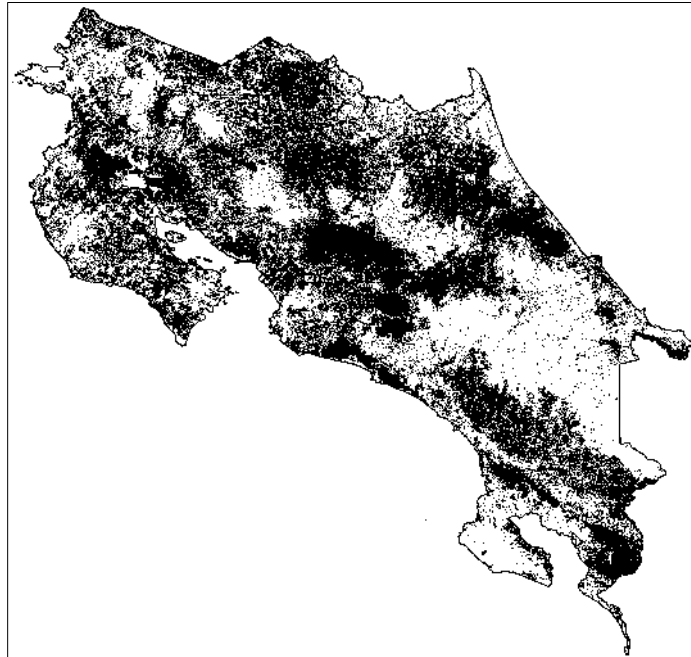


Figura 41: Antroposistemas: cultivos, pasto, urbano, acuicultura, plantaciones forestales y represas. Fuente: elaboración propia a partir de mapas de uso de la tierra de GRUASII ((SINAC, 2007a); mapa de cobertura de bosques 2005 y mapa de tipos de bosque 2012 (Ortiz 2013).

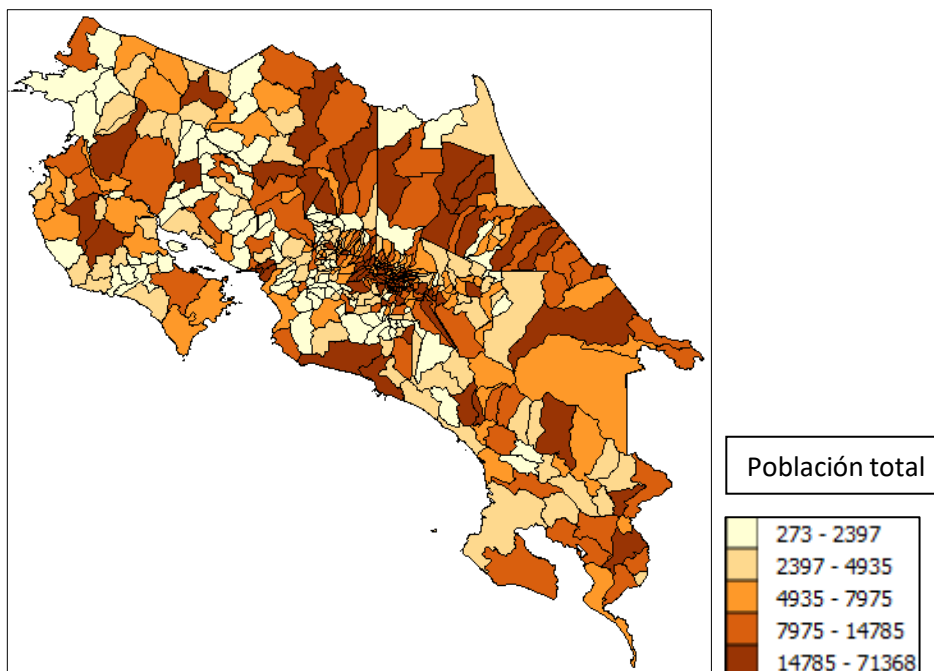


Figura 42: Población por distrito para el año 2011. Fuente: basado en datos de INEC 2011.

La riqueza y diversidad cultural es un aspecto más difícil de mapear ya que está asociada a creencias, percepciones-expresiones ancestrales y sustentadas en la historia de las comunidades y no siempre está asociada a un espacio geográfico particular o a una localidad. Sin embargo es un componente fundamental en el desarrollo y la transformación de un país y un aspecto central en el enfoque por ecosistemas. Algunos ejemplos son<sup>118</sup>:

- Lagarteadada. Ortega de Santa Cruz, Guanacaste.
- "Pica de leña", Nicoya, Guanacaste.
- La tradición de la yegüita o caballito de Nicoya, Guanacaste.
- El Diablo Chingo, Esta leyenda, oriunda de Guanacaste.
- El fantasma de la sabana, leyenda Guanacasteca.
- El fantasma de los llanos, aparece en la pampa guanacasteca las noches de luna llena.
- El diablo es presentado como un jinete un jinete que se aparece en las encrucijadas de los caminos y reta a los más recios sabaneros de Guanacaste a un duelo de machetes en un paraje solitario.
- Sisimica: Versión femenina del Sisimiki, creencia de la región de Matambú, en Guanacaste.
- Feria del Pejibaye Tucurrique, Cartago.
- "La Danza de los Diablos de Boruca". Territorio indígena de Boruca.
- Festival de las Esferas, Diquís-Osa, Pacífico Sur (Fig. 43).
- El rey Orontes, leyenda natural del cantón de Orotina.
- La bruja de Escazú asociada a las piedras de San Miguel de Escazú y de Aserrí.
- La bruja Zárate asociada con la piedra de Aserrí y a los cerros del Tablazo o de la Vieja, en Acosta, y el cerro del Espíritu Santo, en Naranjo.
- El Espantajo azul es un espectro que, camino que comunica a Paraíso con Cartago.
- El Salvaje, habita en las montañas, los bosques y selvas.
- El Sisimiki: leyenda de origen indígena, difundida principalmente por los maléku, criatura que habita en las oscuras y profundas cavernas de las montañas.
- El Dueño del Monte o Viejo del Monte, protege a los animales silvestres de los cazadores. En la región de la sabana guanacasteca y el pacífico, el Viejo del monte aparece por los potreros en la figura de un sabanero montado a caballo. Sobre el origen del fantasma, en la región de Guanacaste se asocia al Viejo del Monte con la leyenda del Sisimico, mientras que en el Valle Central se habla de que el fantasma tendría un origen común con el mito bribri que da lugar a la leyenda de la Tulevieja, en la forma de un ser mítico que habita en los montes que recibe el nombre de Wöke (abuelo).

También existen múltiples leyendas de la tierra, las cuales están asociadas a una localidad o accidente geográfico particular y su propósito es dar explicación a fenómenos o explicar el nombre de una región, un río y en general accidentes geográficos. Su origen está asociado a los pueblos indígenas o al periodo colonial. Algunos ejemplos son: Tapezco, Volcán Irazú, Cascada de los novios e isla del Coco.

---

<sup>118</sup> [http://es.wikipedia.org/wiki/Leyendas\\_de\\_Costa\\_Rica](http://es.wikipedia.org/wiki/Leyendas_de_Costa_Rica)

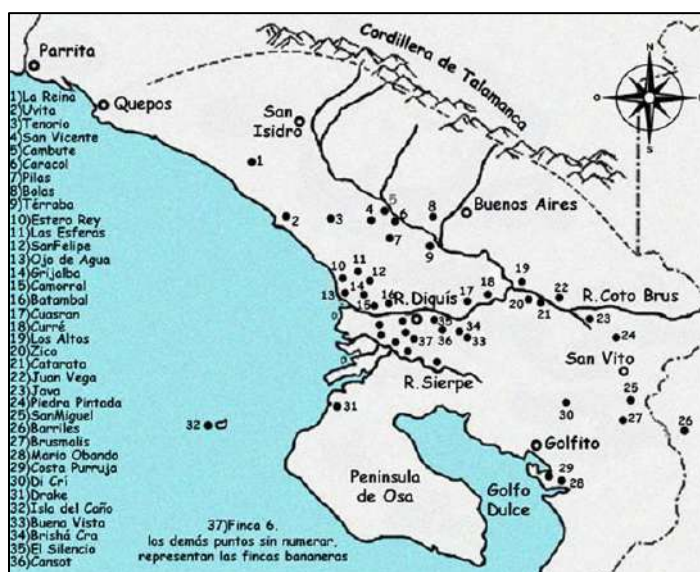


Figura 43: Sitios arqueológicos identificados con esferas de piedra en el Pacífico Sur de Costa Rica. La Zona pertenece a la región arqueológica Gran Chiriquí, Sub-Región Diquís. Fuente: [http://www.cesarlizano.name/sibowak/esferas\\_de\\_piedra\\_cr\\_12/06%20Donde%20estan%20las%20esferas%20de%20piedra.htm](http://www.cesarlizano.name/sibowak/esferas_de_piedra_cr_12/06%20Donde%20estan%20las%20esferas%20de%20piedra.htm)

### Territorios indígenas y poblaciones afrodescendientes

El reconocer y afirmar la diversidad cultural es uno de principios centrales de la nación costarricense. De entre los diversos grupos humanos residentes en Costa Rica, por su diversidad etnolingüística, dos merecen una mención particular: las poblaciones indígenas y las afrodescendientes.

Los pueblos indígenas<sup>119</sup>, con su conocimiento del medio ambiente, tradiciones medicinales, tradiciones alimentarias, elementos espirituales, historias, conocimientos-sabidurías, música, bailes, objetos de arte y artesanías estrechamente ligadas al uso y control de sus territorios, son la base de la que surgen aportes significativos al patrimonio del país, al acervo y riqueza de la Costa Rica actual.

Históricamente, los pueblos indígenas ocuparon una gran porción del territorio nacional (áreas de aprovisionamiento y sitios de carácter sagrado); sin embargo en la actualidad solo existen nueve territorios indígenas legalmente reconocidos en la legislación costarricense. La extensión total de dichos territorios suma una superficie de 3377,65 km<sup>2</sup>, lo cual corresponde a un 6,1% de la superficie terrestre de Costa Rica (Fig.44 y cuadro 12). Siete de los pueblos son de filiación chibchense y forman parte de las poblaciones que habitaron el sur de América Central y norte de Sudamérica: Huetar (Quitirrisí y Zapatón); Maleku (Guatuso); Bribri (Salitre, Cabagra, Talamanca Bribri y Kekoldi); Cabécar (Alto Chirripó, Tayni, Talamanca Cabécar, Telire y China Kichá, Bajo Chirripó, Nairi Awari y Ujarrás); Brunca (Boruca, Rey Curré); Ngöbe (Abrojos Montezuma, Coto

<sup>119</sup> Para mayores detalles ver el Convenio 169 de la OIT sobre pueblos indígenas y tribales, 1989. (<http://www.ilo.org/public/spanish/region/ampro/lima/publ/conv-169/convenio.shtml>)

Brus, Conte Burica, Altos de San Antonio<sup>120</sup> y Osa) Teribe en Térraba y uno de origen mesoamericano (Chorotega en Matambú).

El evento más reciente relacionado con la afectación de un territorio indígena (Térraba) se registró en el año 2011 con motivo del desarrollo del proyecto hidroeléctrico El Diquís. El Relator Especial de la ONU sobre los Derechos de los Pueblos Indígenas, James Anaya, realizó una visita a Costa Rica del 24 al 27 abril para discutir la situación de los pueblos indígenas, en particular la del pueblo Térraba. En su informe<sup>121</sup> indica que "todas las partes coinciden en que es necesario iniciar un proceso de consulta que cumpla con las normas internacionales pertinentes antes de que el proyecto hidroeléctrico Diquis puede seguir adelante."

Cuadro 11: Extensión del territorio indígena reconocido por la legislación costarricense.

Etnia	Área (Km <sup>2</sup> )*
Cabecar	1800,44
Bribí	908,76
Ngöbes	236,07
Boruca o Bruncas	234,87
Térraba	93,48
Huetar	44,84
Malekus	30,27
Chorotega	16,18
Guaymi <sup>79</sup>	12,74
Total	3377,65 (6,61%)
Fuente: archivo digital SINAC.	

<sup>120</sup> En la cartografía de SINAC se designa a, Altos de San Antonio como etnia Guaymi; sin embargo el Grupo internacional de Trabajo sobre Asuntos Indígenas (IWGIA, por sus inglés) lo consigna como Ngöbe (<http://www.iwgia.org/regions/latin-america/costa-rica>).

<sup>121</sup> [http://unsr.jamesanaya.org/docs/special/2011-special-costarica-a-hrc-18-35-add8\\_sp.pdf](http://unsr.jamesanaya.org/docs/special/2011-special-costarica-a-hrc-18-35-add8_sp.pdf)





Figura 44: Etnias indígenas. Espacio geográfico conformado por 24 territorios indígenas. Fuente: archivo digital SINAC.

Los ancestros de los afrodescendientes actuales de Costa Rica llegaron con los conquistadores españoles como esclavos procedentes de África Ecuatorial y de las regiones occidentales de África. Sin embargo la gran mayoría de la comunidad afrodescendiente actual de Costa Rica procede del Caribe (Jamaica) y llegaron a partir de 1870, al inicio por contrato y posteriormente de forma masiva e itinerante como trabajar en la construcción del ferrocarril al “Atlántico”. Es muy poco lo que se ha podido rescatar del vasto legado y patrimonio arqueológico, histórico y artístico, y lo que existe es conservado en museos nacionales. Una vez finalizada la vía ferroviaria al Atlántico, la población afrocaribeña se dedica al cultivo de banano y cacao; actividades que todavía persisten hasta nuestros días. La población afrocaribeña obtiene jurídicamente su ciudadanía en 1949 con la nueva Constitución Política, la cual establece que son ciudadanos todas las personas nacidas en el país.

Uno de los rasgos culturales más sobresalientes del afrodescendiente de Costa Rica es su lenguaje, una adaptación local del inglés conocida como “inglés criollo”, “creole”, “mekatellyuw” o “Mek-a-tél-yu” (“Make I tell you,” or “Let me tell you”) el cual les brinda identidad étnica.

Entre los legados culturales más vistosos de la comunidad AfroCaribeña de Costa Rica está el Gran carnaval de Puerto Limón celebrado durante toda una semana en el mes de octubre, el cual coincide con un periodo relativamente seco en el Caribe. Otros elementos de la cultura caribeña son su cocina, música (raggae, calipso y salsa) y el uso de plantas medicinales.

Desde la perspectiva de la equidad en el disfrute de los beneficios derivados de los servicios de los ecosistemas, la provincia de Limón presenta la situación de mayor desventaja, ya que el 75% de sus distritos registran los índices más bajos (primero y segundo quintil) de desarrollo humano (IDS).

## 5. Delimitación de ecorregiones y ecosistemas

La Ley de Biodiversidad No. 7788 del 27 de mayo de 1998 define ecosistema como un “complejo dinámico de comunidades de plantas, animales, hongos y microorganismos y su medio físico, interactuando como una unidad funcional” y el enfoque por ecosistemas “...reconoce que los seres humanos con su diversidad cultural, constituyen un componente integral de muchos ecosistemas y son esenciales para la aplicación de este enfoque” (Decreto 34433-08, reglamento a la Ley de Biodiversidad).

Sustentado en esta definición, el mapa de ecosistemas es una expresión cartográfica de unidades o estratos de mapeo identificadas y clasificadas dentro de un contexto espacial mayor: la ecorregión. En cada ecosistema convergen factores bióticas (v.g. bosques, humedales, cultivos agrícolas y silvícolas), abióticas (v. g. clima, geología, geomorfología, topografía, tipo de suelo y régimen hídrico) y antropogénicos (impacto y transformación de coberturas naturales); así como interacciones e interrelaciones a diferentes escalas espaciales y temporales, conformando un sistema funcional en cuanto a composición, dinámica, flujos de energía, estado sucesional y grado de alteración/transformación.

La presente propuesta de ecorregiones y ecosistemas se sustenta en la organización espacial natural del territorio costarricense, reconociendo que existen rasgos abióticos permanentes e identificables como las vertientes y el relieve cuya génesis está asociada a la historia geotectónica del país y plasmada en la cartografía geología y edafológica. También existe otros factores más difusos como los gradientes de precipitación, evapotranspiración, humedad y temperatura y finalmente la distribución de organismos que conforman gremios y comunidades bióticas como los manglares, los bosques anegados de palma (*Raphia taedigera*), el páramo, los humedales herbáceos y el bosque nuboso (Olson et al. 2001).

La ecorregión y el ecosistema es un continuo en espacio y tiempo y por ende cualquier demarcación basado en un sistema de clasificación es imperfecto y refleja los objetivos para los cuales fue creado (Hassan et al. 2005, Olson 2001). Dado que un espacio geográfico pueden existir varios ecosistemas y múltiples límites, Hassan et al. (2005) recomiendan como aproximación práctica elaborar y analizar mapas de factores o condiciones que incidan de manera significativa en la estructura, componentes y procesos de los ecosistemas e identificar sus discontinuidades utilizando criterios ecológicos.

La delimitación de ecorregiones y ecosistemas inició con la evaluación cualitativa y cuantitativa de mapas temáticos de geología, edafología, pendiente, precipitación anual y meses secos (factores abióticos), que al integrarse espacialmente, expresan los diversos patrones abióticos de los ecosistemas (huella del ecosistema). Cuando varios elementos coincidieron espacialmente se puede inferir que representan un límite operacional<sup>122</sup> de la ecorregión/ecosistema y que a su vez dicho límite coinciden con expresiones/mecanismos particulares del ecosistema (p.ej. composición, estructura y procesos) y consecuentemente con el flujo de servicios que provee.

---

<sup>122</sup> Se utiliza el término “límite operacional” para enfatizar el hecho de que se trata de una decisión basada en criterio experto, sustentada en los datos y conocimiento disponible al momento de elaborar el mapa de ecorregiones/ecosistemas.

El límite de cada ecoespacio refleja el criterio de experto sustentado en los insumos disponibles y el conocimiento de los umbrales de los elementos claves que inciden en la estructura, composición y funcionamiento del ecosistema. El modelo conceptual (Fig. 45) que sustenta la delineación de ecorregiones y ecosistemas es el siguiente:

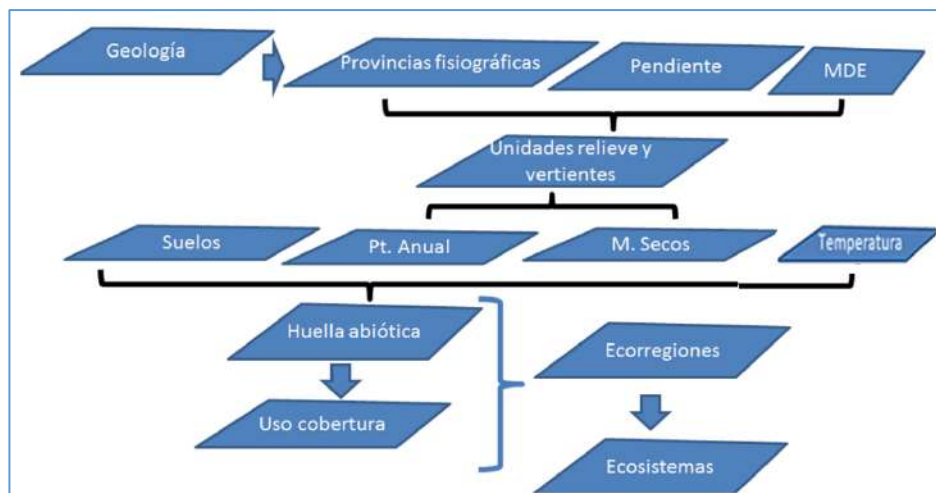


Figura 45: Delineado de ecorregiones y ecosistemas: modelo conceptual.

### 5.1. Geología, relieve y vertientes

Las provincias fisiográficas, el relieve y las vertientes expresan rasgos abióticos permanentes del territorio terrestre del país producto de la génesis y transformación a lo largo de millones de años. El mapa geológico escala 1: 400.000<sup>123</sup> de Denyer y Kussmaul (2007) permitió delinear las principales formaciones geológicas de Costa Rica. Posteriormente se utilizó el mapa digital de pendiente máxima con una resolución de 30 m derivada de datos de la misión de NASA *Shuttle Radar Topography Mission*<sup>124</sup> (SRTM) para delinear unidades de relieve (Cuadro 12). Y finalmente se utilizó un modelo digital de elevación<sup>125</sup> con una resolución de 50 m para delimitar las vertientes: Pacífico y Caribe-Zona Norte.

Cuadro 12: Unidades de relieve según pendiente.

Categorías de pendiente en función del relieve	Pendiente (%)	Unidades de relieve <sup>126</sup>
Plano o casi plano	0 a 3	Plano a ligeramente ondulado
Ligeramente ondulado	3 a 8	
Moderadamente ondulado	8 a 15	Moderadamente ondulado
Ondulado	15 a 30	Ondulado
Fuertemente ondulado	30 a 50	Fuertemente ondulado a fuertemente escarpado
Escarpado	50 a 75	
Fuertemente escarpado	más de 75%	

Fuente: elaboración propia a partir de archivo digital de pendiente con una resolución de 30 m.

<sup>123</sup> En este mapa 1 mm equivale a 400 metros en el terreno.

<sup>124</sup> [http://lca.usgs.gov/lca/srtm/data/costarica/cr\\_percent\\_slope\\_metadata.htm](http://lca.usgs.gov/lca/srtm/data/costarica/cr_percent_slope_metadata.htm)

<sup>125</sup> <https://lta.cr.usgs.gov/GMTED2010>

<sup>126</sup> Basado en "Metodología para la Determinación de la Capacidad de Uso de las Tierras en Costa Rica (Decreto N° 23214-MAG-MIRENEM)

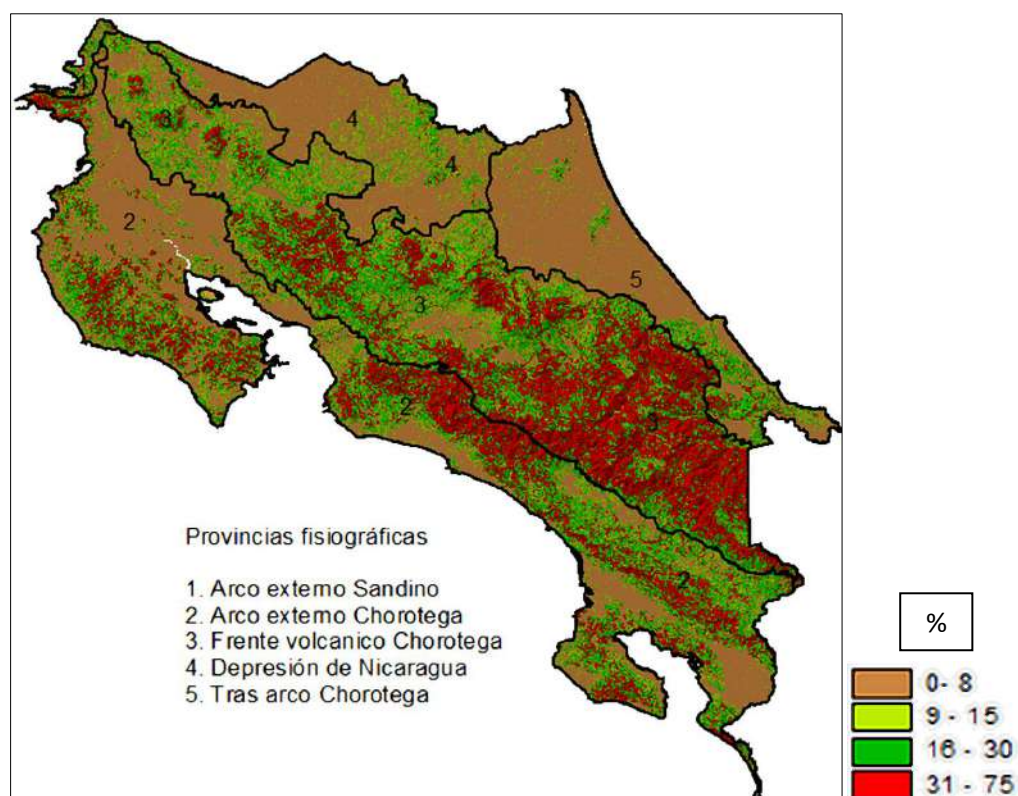


Figura 46: Provincias fisiográficas y categorías de relieve. En la sección 4.1.1. “Provincias fisiográficas” (p. 78) se describe cada una de ellas.

## 5.2. Precipitación media anual y meses secos

El mapa de geología-relieve-vertientes se unió con áreas cuya precipitación media anual es inferior a 2.400 mm y superior a 4.000 mm. Al mapa resultante se le asignó el número de meses secos y finalmente cada unidad de geología-relieve-vertientes se clasificó en provincias de humedad utilizando los criterios del cuadro 13.

Cuadro 13: Precipitación y estacionalidad

Precipitación media anual (mm)	Descripción	Meses secos	Provincia de humedad
1100-2400	Tierras secas	4-5	Tierras secas con una estacionalidad muy marcada
1100-2400	Tierras secas	2-4	Tierras secas con una estacionalidad moderada
1100-2400	Tierras secas	0	Tierras secas no estacionales
2400-3000	Tierras húmedas	0	Tierras húmedas no estacionales
2400-3000	Tierras húmedas	0-4	Tierras húmedas con una estacionalidad moderada
2400-3000	Tierras húmedas	4-5	Tierras húmedas con una estacionalidad muy marcada
4000-7000	Tierras hiperhúmedas	0	Tierras hiperhúmedas no estacionales
4000-7000	Tierras hiperhúmedas	0-3	Tierras hiperhúmedas estacionalidad moderada

Al mapa producto de esta etapa se le designó “factores abióticos” y representa la base sobre la cual el componente biótico del ecosistema (natural y antrópico) crece, se reproduce, muere y se transforma en el tiempo. Las unidades de relieve son elementos estructurales de los ecosistemas correlacionados con el tipo de suelo y geología local (Fig. 47) y que han sufrido muy pocos cambios durante los últimos 11.000 años (Holoceno).

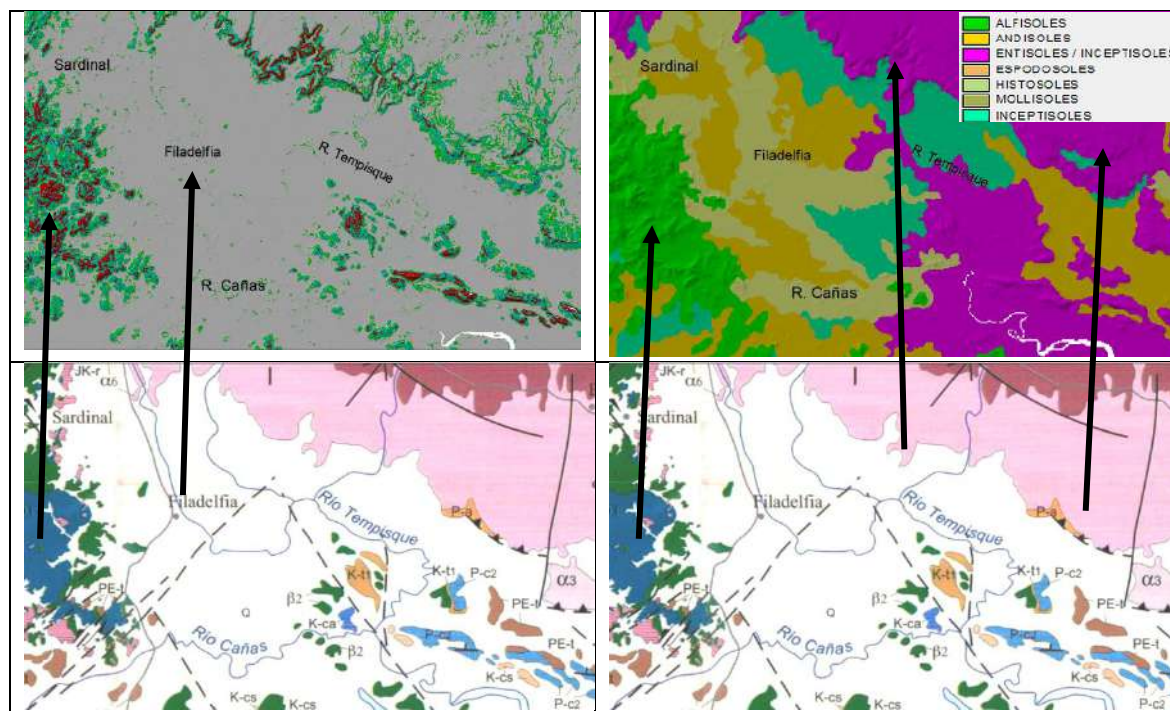


Figura 47: Correlación espacial entre geología, pendiente y suelo a escala regional.

Para el gestor de los servicios del ecosistema, el mapa expresa la configuración estable, aunque no estática, del ecosistema sobre la cual tiene poco o ninguna capacidad de manejo; convirtiéndose por lo tanto en factores de control que pueden limitar o favorecer la provisión de servicios. Por ejemplo, ecosistemas en tierras secas con una estacionalidad muy marcada y terrenos fuertemente ondulados a fuertemente escarpados (v.g. Serranías de la Península de Nicoya o la Península de Santa Elena) tienen fuertes limitaciones para los servicios de provisión agropecuaria, las actividades turísticas están limitadas por la ausencia de agua y tienen un alto riesgo de incendios. Por el contrario, ecosistemas en relieve moderadamente ondulado y en tierras húmedas no estacionales ofrecen grandes posibilidades para de servicios de provisión tanto forestales como agropecuarios.

### 5. 3. Factores bióticos

Finalmente, el mapa de factores abióticos se unió al mapa de uso-cobertura y cada polígono se clasificó según su localidad, unidad de relieve, precipitación media anual y meses secos. Posteriormente se disolvieron todos aquellos polígonos con un área inferior a 2 ha. Los ecosistemas de bosque seco y nublado se delimitaron utilizando los siguientes criterios.

#### Bosque seco (Tierra seca-estacional)

Internacionalmente, al bosque seco, también se le conoce como bosque estacional del Neotrópico, bosque estacional Tropical y bosque decíduo Tropical. Es parte del bioma “bosque seco Tropical Mesoamericano” (bsTM) cuyos remantes se encuentran en la mayor parte de la costa del

Pacífico de México, la península de Yucatán y América Central (Pacífico Norte de Costa Rica y la península de Azuero en Panamá).

El bosque posee dos estratos; el superior está formado por árboles de troncos rectos y gruesos, con alturas totales entre 20 y 30 metros y con copas anchas y planas que frecuentemente no tienen contacto entre sí. El estrato inferior está formado por árboles retorcidos o inclinados con alturas entre 10 y 20 m. La vegetación leñosa del sotobosque tiene alturas de 2 a 5 m, es espinosa y con tallos múltiples. Los bejucos leñosos son comunes no así las herbáceas. Su característica fenotípica más sobresaliente es que de 50 a 80 % de las especies del dosel superior son caducifolias, con un sotobosque semicaducifolio durante la estación seca que se extiende de 5 a 6 meses del año<sup>127</sup> (Fig. 48). Sin embargo es también frecuente encontrar parches de bosque/vegetación leñosa siempre verde a lo largo de cursos de agua, llanuras aluviales y fondos de valles (Fig. 49). Este ecosistema alberga al único roble de bajura de Costa Rica (*Quercus oleoides*) y es posiblemente el que posee la más antigua historia de alteración en Costa Rica. El fuego es y ha sido uno de los impulsores de cambio más importantes.



Figura 48: A. Bosque seco secundario en el P. N. Palo Verde. B. Bosque seco secundario en la Península de Nicoya. C. Sotobosque, brinzales y latizales sotobosque semicaducifolios en el interior del bosque seco. Fotos del autor tomadas en marzo-abril.

<sup>127</sup> Un mes es seco cuando su precipitación es igual o inferior a 75 mm.

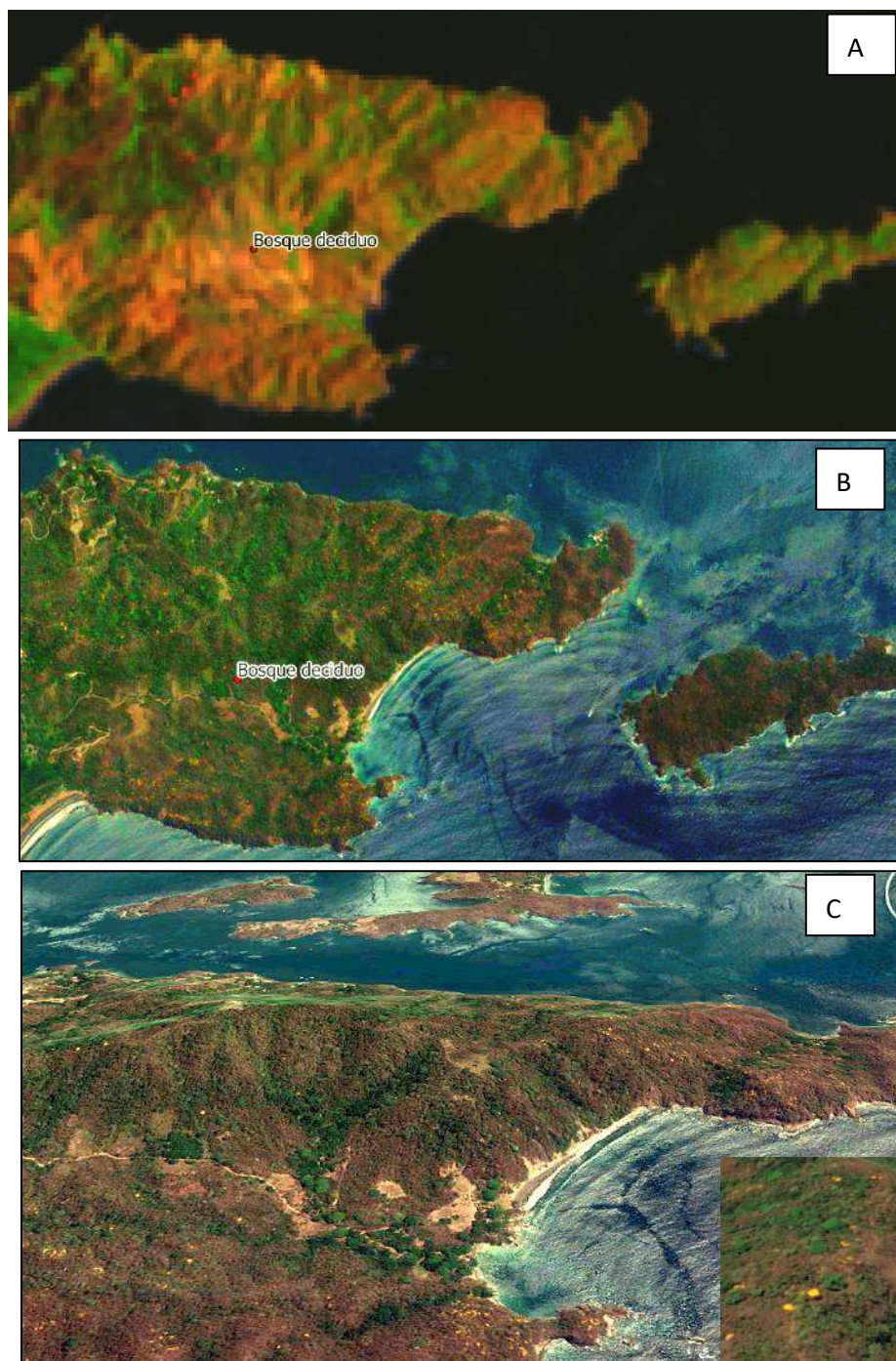
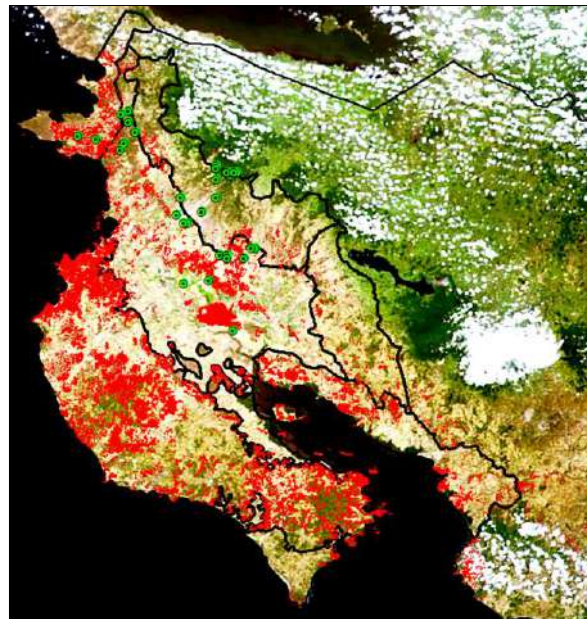


Figura 49 : Playas Camarón, Cuchillos e isla Negritos. Bahía Curú, Golfo de Nicoya. A). Imagen Landsat del 30 de marzo de 1985. B). Imagen Google Earth. C). Vista en perspectiva. El color verde indica la presencia de bosque perennifolio y las áreas de color café o marrón indican la presencia de bosque/vegetación caducifolia. La vegetación perennifolia está asociada a cauces de ríos y pequeñas depresiones. Los pequeños puntos amarillos corresponden a árboles floreados.

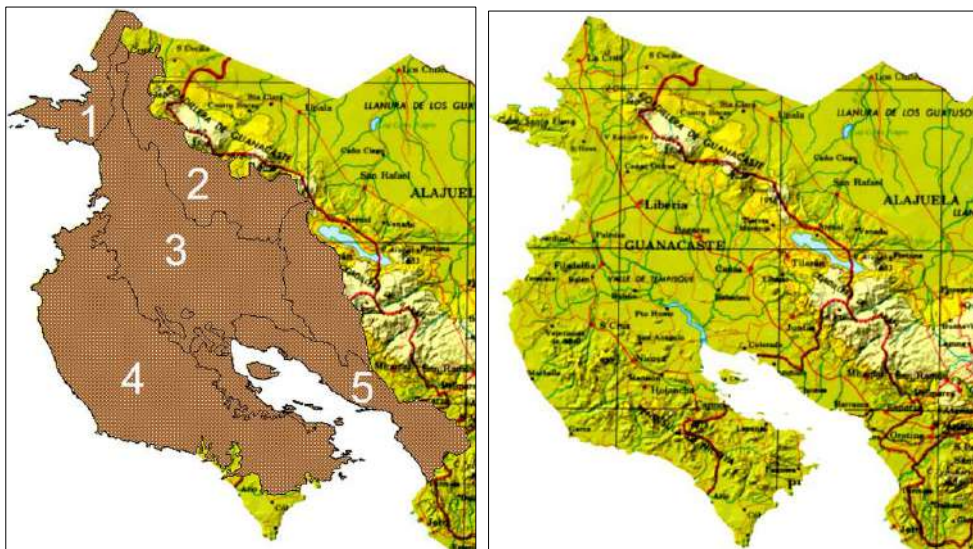
En Costa Rica, este ecosistema de tierras bajas (menos de 1000 m), secas (Pt anual inferior a 2400 mm) y con una estación seca muy fuerte (5-6 meses) se encuentra en el Pacífico Norte (Guanacaste-Península de Nicoya y oeste del río Grande de Tárcoles). La figura 50 muestra los polígonos clasificados como bosque caducifolio por Ortiz (2014) sobre una imagen MODIS<sup>15</sup> en color

verdadero (bandas 123) de marzo del 2009. La imagen permite diferenciación entre la respuesta espectral de la vegetación caducifolia (tonos café-crema) y siempreverde (color verde).

El paisaje actual de bosque seco es un mosaico de diferentes estadios sucesionales producto de las perturbaciones naturales y antropogénicas que han operado durante los últimos 500 años en dicha zona del país. El dosel del bosque ubicado en lomeríos es mayormente deciduo a semi deciduo durante la estación seca; en tanto que aquel ubicado en llanuras aluvionales, fondos de valles y en riberas de ríos es siempre verde.



A



B.

Figura 50 : Extensión del bosque seco en las ecorregiones 1. P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacifico Noroeste (1), Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste (2), Cuenca baja rios Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste (3), Península de Nicoya Pacifico Noroeste (4), Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste (5). A. El color rojo muestra el bosque caducifolio del mapa de tipos de bosque de Costa Rica Ortiz (2014) sobre una imagen MODIS en color verdadero (bandas 123) de marzo del 2009. Los puntos verdes indican registros de *Quercus oleoides* ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)).



### Tierras de nubladas o nubosas

Los ambientes nubosos en Costa Rica se encuentran principalmente en las faldas de las cordilleras Volcánica de Guanacaste, Tilarán y Central; así como en la Cordillera de Talamanca. El criterio primario utilizado para trazar el límite de dicho ecosistema fue la elevación por vertiente y cadena montañosa (Fig. 51):

4. Cordillera Volcánica de Guanacaste<sup>128</sup>
  - c. Pacífico: tierras sobre 1000 m de elevación.
  - d. Caribe: tierras sobre 800 m de elevación.
5. Cordillera Volcánica de Tilarán<sup>129</sup>
  - c. Pacífico: tierras sobre 1500 m de elevación.
  - d. Caribe: tierras sobre 1300 m de elevación.
6. Cordillera Volcánica Central y de Talamanca (Cáceres 1981, Cardelús et al. 2006 y Kappelle y Brown 2001).
  - a. Pacífico: tierras sobre 1900 m de elevación.
  - b. Caribe: tierras sobre 1100 m de elevación.

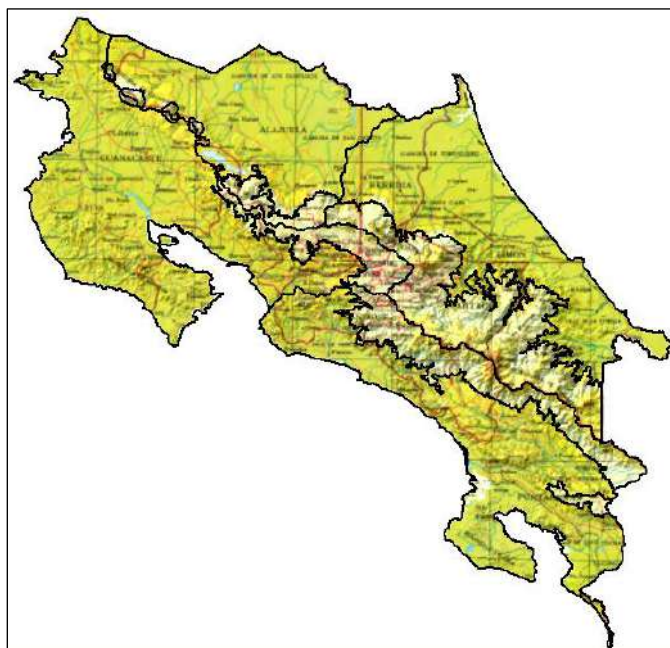


Figura 51: Ubicación de tierras nubosas o nubladas en Costa Rica.

Una vez delimitados los ecosistemas se clasificaron por su grado de naturalidad/alteración. En términos generales, el mapa contiene tres grandes clases de ecosistemas según su estado de naturalidad: naturales, alterados/perturbados por acción antrópica y antrópicos o culturales.

**Ecosistema natural:** El ecosistema es el resultado de procesos naturales durante cientos o miles de años (v. g. bosque maduro montañoso sin fragmentar de la Cordillera de Talamanca). Las perturbaciones naturales como los deslizamientos, incendios o plagas se consideran parte del

<sup>128</sup> Datos suministrados por Waldy Medina Sandoval Área de Conservación de Guanacaste. Febrero 2015.

<sup>129</sup> Dato basado en el Plan de Manejo de la Reserva Monteverde.

proceso de sucesión natural. La matriz dominante es la vegetación original (v.g. bosque, paramo, humedal herbáceo).

**Ecosistema naturales alterados por acción antrópica:** El ecosistema natural u original fue alterado o intervenido por el ser humano de modo severo y su estado de transformación es evidente en el terreno. Por ejemplo, en el caso de bosques, su continuidad espacial, estructura y composición se encuentra muy alterada, sin embargo todavía mantiene su fisonomía propia (v.g. bosque natural fragmentado, bosque sometido a aprovechamientos planificados, bosque secundario). La matriz del paisaje no es el ecosistema original.

**Antropistema:** En contraste con el concepto de ecosistema natural, más recientemente se ha introducido el término "anthromes o antroposistemas " para designar entidades estructurales y funcionales producto de la interacción sociedad-ambiente (Ellis and Ramankutty 2008, 2013) que describen los patrones ecológicos actuales de la biosfera terrestre producto de la interacción directa y continua del ser humano en los ecosistemas originales. Los antroposistemas son, con frecuencia, un mosaico heterogéneo que combina diferentes usos y coberturas de la tierra (cultivos, pastos, carreteras, asentamientos humanos). Estos espacios ofrecen la oportunidad de gestionar la biodiversidad remanente; así como del flujo de servicios que proveen estos ecosistemas.

#### 5.4. Ecorregiones

Las ecorregiones están formadas por un conjunto de ecosistemas que comparten elementos fitogeográficos, geológico, bioclimáticos, similitud en los impulsores de cambio natural y antrópicos y elementos culturales y socioeconómicos. A partir de esta premisa, el país se dividió 20 ecoespacio (Fig. 51 y cuadro 14). La figura 52 y el cuadro 15 muestran la precipitación media anual (mm), meses secos (menos 75 mm), pendiente media (%), ordenes de suelos y cobertura natural (bosque maduro, secundario, decíduo, palma, mangle y paramo) por ecorregión. La figura 54 muestra los límites de las ecorregiones y las áreas terrestres protegidas.

Cuadro 14: Lista de ecorregiones por vertiente.

<p><b>Pacífico Noroeste</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. P. Santa Elena-Descartes, La Cruz</li> <li>2. Alto Fupinas-Cordillera Guanacaste</li> <li>3. Cuenca baja de los ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa</li> <li>4. Península de Nicoya</li> <li>5. Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina</li> <li>6. Cordillera Tilarán-Montes del Aguacate</li> </ol> <p><b>Valle Central</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>7. Cuenca alta río Tárcoles</li> </ol> <p><b>Pacífico Central y Sur</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>8. Herradura-Turrubares</li> <li>9. Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacífico</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>10. Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacífico Central-Sur</li> <li>11. Osa-Burica-Coto Colorado</li> <li>12. Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito</li> </ol> <p><b>Zona Norte</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>13. Piedemonte Cordillera Volcánica Central</li> <li>14. Piedemonte Tilarán-Volcán Arenal</li> <li>15. Sta. Cecilia-Cordillera Guanacaste</li> <li>16. Llanuras Guatusos-San Carlos</li> <li>17. Fortuna-Llanura de San Carlos</li> </ol> <p><b>Caribe</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>18. Talamanca Caribe</li> <li>19. Llanuras Caribe Norte</li> <li>20. Caribe Sur</li> </ol>
---	---

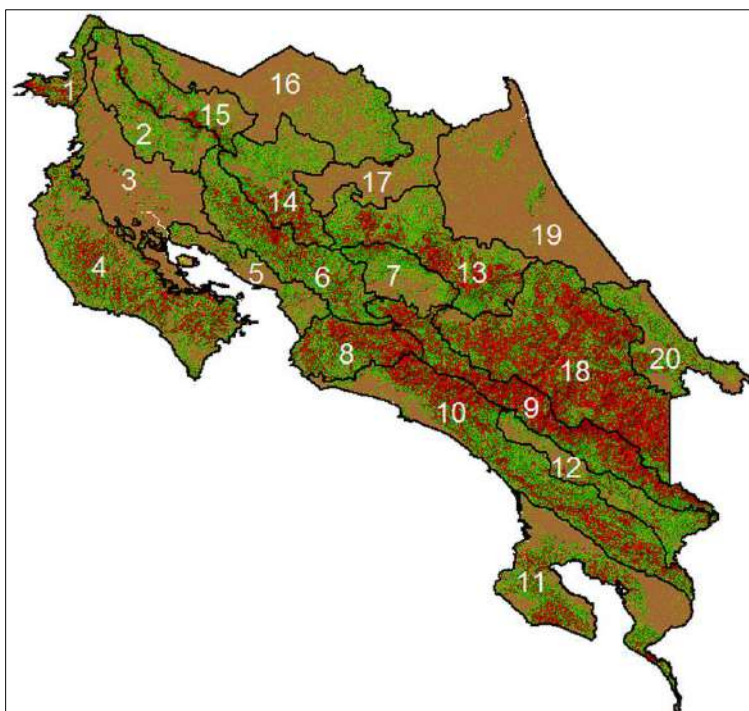
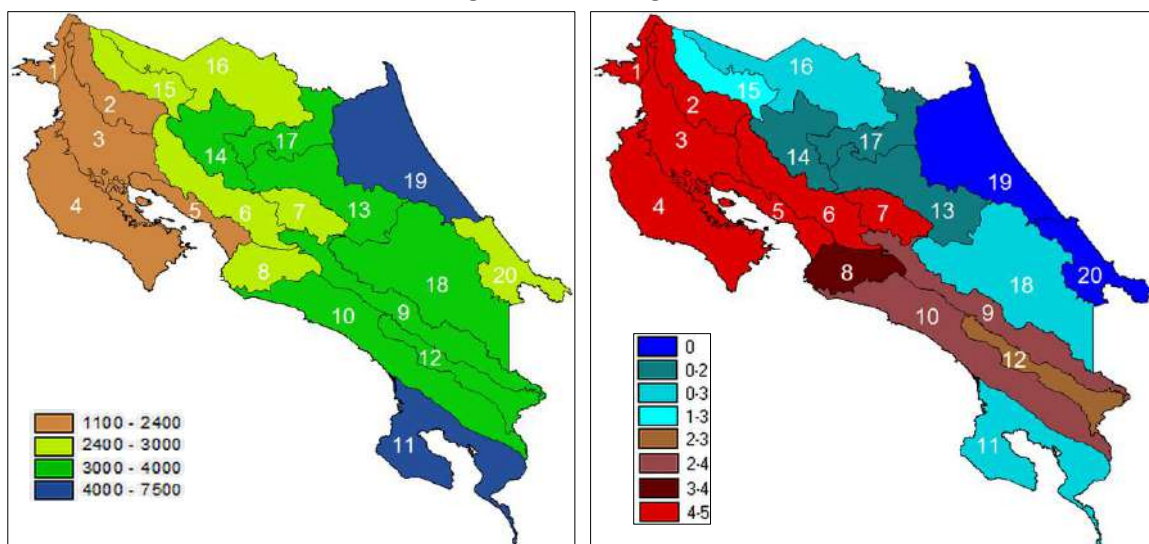
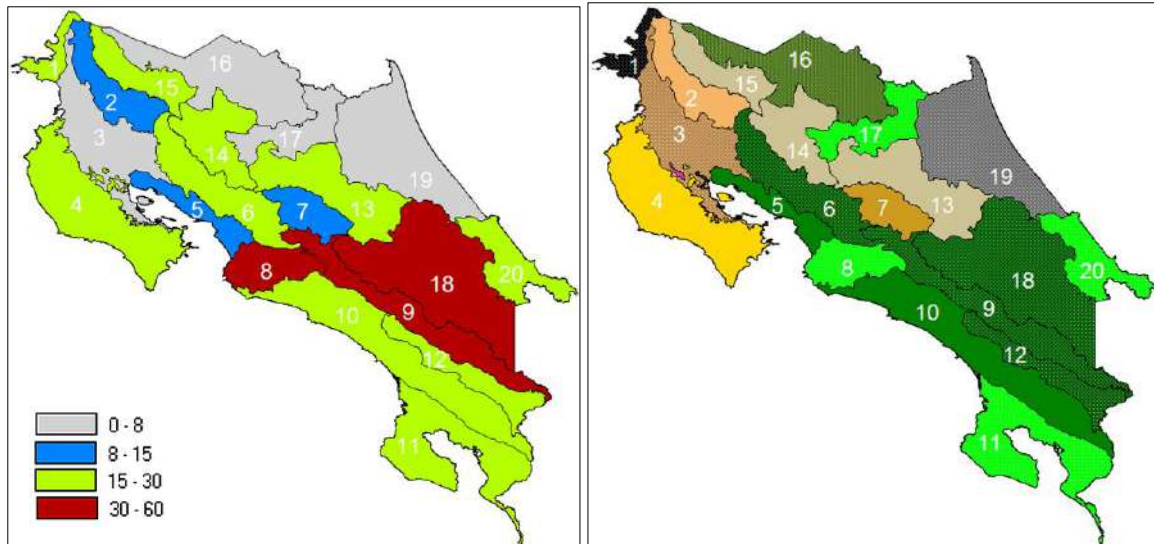


Figura 52: Ecorregiones.



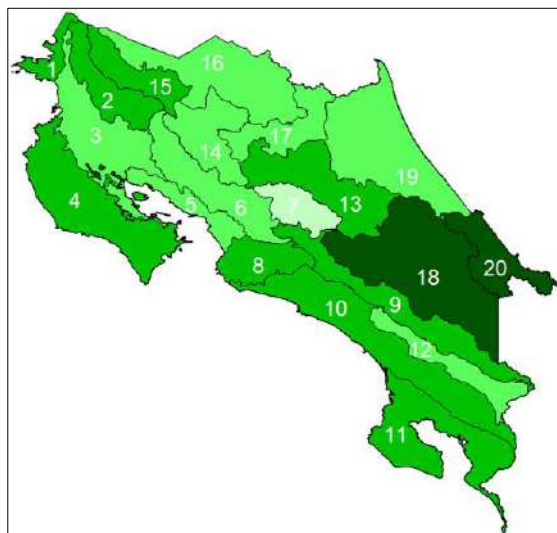
A. Precipitación media anual (mm)

B. Meses secos (menos 75 mm)



C. Pendiente media (%)

D. Suelos: ordenes



E. Cobertura natural: bosque (maduro, secundario, deciduo, palma, mangle y paramo).

Figura 53: Ecorregiones. A. Precipitación media anual (mm), B. Meses secos (menos 75 mm), C. Pendiente media (%), D. Suelos: ordenes, E. Cobertura natural: bosque (maduro, secundario, deciduo, palma, mangle y paramo).

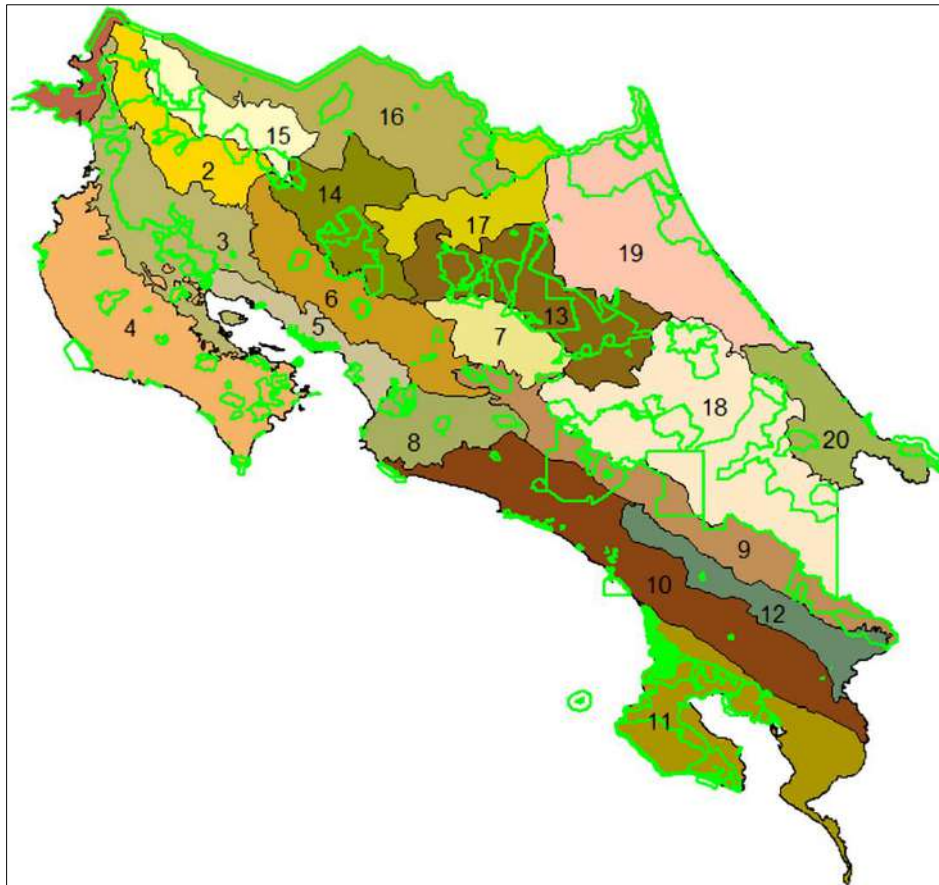


Figura 54: Ecorregiones y áreas terrestres protegidas.

#### **Comentario final**

Las ecorregiones albergan ecosistemas diferenciables en cuanto a su composición, estructura, procesos y flujo de servicios ecosistémicos. Sin embargo, desde una perspectiva de la gestión del flujo de los servicios del ecosistema, dichas ecoespacios no son límites o discontinuidades absolutas ya que los seres vivos, y sus requerimientos trascienden el límite de cada ecosistema y aún de cada ecorregión (v.g. hábitat para aves migrantes altitudinales).

La próxima fase en el proceso de definición y mapeo de los ecosistemas de Costa Rica es su caracterización y validación en campo; esto permitirá ajustar los límites de cada polígono, redibujar sus límites, generalizarlos o detallarlos espacialmente según sea la necesidad del usuario(a) final.

Cuadro 15: Caracterización de las ecorregiones.

Vertiente	Ecorregión	ID	Área (km <sup>2</sup> )	Pt anual (mm)	Pt anual (CV%)	Pe en d (%)	T °C	Cob. Nat. (Km <sup>2</sup> )	Cob. Nat. (%)	M_Sec os	PT_MS	Provincia humedad	Suelo
Pacífico Noroeste	P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacífico Noroeste	1	575,13	1653	7	24	26,3	430,13	75	4-5	1100-2400 mm 4-5	Tierras secas estacionalidad muy fuerte	Entisol_inceptisol 51-100%
Pacífico Noroeste	Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacífico Noroeste	2	1642,08	2093	19	14	24,7	1050,24	64	4-5	1100-2400 mm 4-5	Tierras secas estacionalidad muy fuerte	Andisol 43-67% Entisol_inceptisol 40%
Pacífico Noroeste	Cuenca baja ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacífico Noroeste	3	3182,75	1723	11	7	27,0	1022,21	32	4-5	1100-2400 mm 4-5	Tierras secas estacionalidad muy fuerte	Entisol_inceptisol 51-100%
Pacífico Noroeste	Península de Nicoya Pacífico Noroeste	4	4158,54	2033	11	23	26,2	2706,67	65	4-5	1100-2400 mm 4-5	Tierras secas estacionalidad muy fuerte	Alfisol 55-80% Inceptisol 10-20%
Pacífico Noroeste	Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacífico Noroeste	5	1065,49	2031	12	11	26,9	368,83	35	4-5	1100-2400 mm 4-5	Tierras secas estacionalidad muy fuerte	Ultisol 62-63%, Entisol_inceptisol 18-26%
Pacífico Noroeste	Cord. Tilaran-Montes del Aguacate Pacífico Noroeste	6	2442,24	2451	21	24	23,5	1036,53	42	4-5	2400-3000 mm 4-5	Tierras húmedas de estacionalidad muy fuerte	Ultisol 73-74%, Andisol 16-22%

Pacífico-Valle central	Cuenca alta río Tárcoles Pacífico Valle Central	7	1136,59	2523	23	15	19,5	222,97	20	4-5	2400-3000 mm 4-5	Tierras húmedas de estacionalidad muy fuerte	Andisol 43-67%, Ultisol 9%
Pacífico Central-Sur	Herradura-Turrubares Pacífico Central-Sur	8	1417,63	2994	12	33	24,0	948,96	67	3-4	2400-3000 mm 3-4	Tierras húmedas de estacionalidad muy fuerte	Ultisol 53-75%, Inceptisol 20-54%
Pacífico Central-Sur	Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacífico Central-Sur	9	2693,81	3048	22	39	17,2	1920,03	71	2-4	3000-4000 mm 2-4	Tierras MH estacionalidad moderada	Ultisol 73-74%, Andisol 16-22%
Pacífico Central-Sur	Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacífico Central-Sur	10	4277,54	3298	19	29	24,1	2488,74	58	2-4	3000-4000 mm 2-4	Tierras MH estacionalidad moderada	Ultisol 62-63%, Entisol_inceptisol 18-26%
Pacífico Central-Sur	Osa-Burica-Coto Colorado Pacífico Central-Sur	11	3294,24	4195	17	16	26,7	1815,86	55	0-3	4000-6000 mm 0-3	Tierras hiperhúmedas estacionalidad moderada	Entisol_inceptisol 51-100%
Pacífico Central-Sur	Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacífico Central-Sur	12	1504,94	3124	12	17	23,3	641,72	43	2-3	3000-4000 mm 2-3	Tierras MH sin a estacionalidad moderada	Ultisol 73-74%, Andisol 16-22%
Zona Norte	Piedemonte Cordillera Volcánica Central Zona Norte	13	3020,42	3968	25	26	20,5	1938,26	64	0-2	3000-4000 mm 0-2	Tierras MH sin a estacionalidad moderada	Andisol 43-67%, Ultisol 22-47%

Zona Norte	Piedemonte Tilarán-V. Arenal Zona Norte	14	1951,19	3599	19	21	23,3	941,13	48	0-2	3000-4000 mm 0-2	Tierras MH sin a estacionalidad moderada	Andisol 43-67%, Ultisol 22-47%
Zona Norte	Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	15	1415,73	2938	18	16	24,0	739,49	52	1-3	2400-3000 mm 1-3	Tierras húmedas de estacionalidad muy fuerte	Andisol 43-67%, Ultisol 22-47%
Zona Norte	Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	16	3783,15	2746	15	8	26,2	1195,71	32	0-3	2400-3000 mm 0-3	Tierras húmedas de estacionalidad muy fuerte	Ultisol 75%, Inceptisol 16%
Zona Norte	Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	17	1655,36	3551	13	7	26,0	623,86	38	0-2	3000-4000 mm 0-2	Tierras MH sin a estacionalidad moderada	Ultisol 53-75%, Inceptisol 20-54%
Caribe	Talamanca Caribe	18	5793,27	3373	24	39	18,9	5156,45	89	0-3	3000-4000 mm 0-3	Tierras MH sin a estacionalidad moderada	Ultisol 73-74%, Andisol 16-22%
Caribe	Llanuras Caribe Norte	19	4478,54	4167	16	5	26,3	1486,35	33	0	4000-6000 mm 0	Tierras hiperhúmedas sin estacionalid	Inceptisol 20-54%, Entisol_inceptisol 25%, Ultisol 15%
Caribe	Caribe Sur	20	1656,04	2880	16	16	25,8	1240,84	75	0	2400-3000 mm 0	Tierras húmedas sin estacionalidad	Ultisol 53-75%, Inceptisol 20-54%



## 6. Referencias

- Acón y Asociados S.A. 1991. Manual Descriptivo de la leyenda del Mapa de Capacidad de Uso de la Tierra de Costa Rica Escala 1:200.000. Ministerio de Agricultura y Ganadería, Secretaria Ejecutiva de Planificación Sectorial Agropecuaria (Sepsa). Disponible en <http://www.mag.go.cr/bibliotecavirtual/manual-descriptivo-uso-tierra.pdf>
- Bertsch F., Alvarado A., Henríquez C., Mata R. 2000. Properties, geographic distribution, and management of major soil orders of Costa Rica. *In*: Ch. A. S. Hall (ed.) Quantifying sustainable development, the future of tropical economies. Academic. p. 265-294.
- Aide, T.M.; Zimmerman, J. K.; Rosario, M.; Marcano, H. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pasture along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28(4a): 537-548.
- Aide, T.M. and Cavelier Jaime. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* Vol.2 (4): 219-229.
- Alvarado G.E, Sigarán C y Pérez W. 2000. Vulcanismo, sus productos y formas. *En "Geología de Costa Rica"*, compilado por Denyer y Kussmaul. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago.
- Alvarado Luis F., Contreras Wilke, Alfaro Maynor y Jimenez Estefania. Escenarios de cambio climático regionalizados para Costa Rica. Departamento de Climatología e Investigaciones Aplicadas. Instituto Meteorológico Nacional, Ministerio del Ambiente, Energía y Telecomunicaciones (MINAET) Costa Rica. 2012. 1060p. Disponible en [http://cglobal.imn.ac.cr/sites/default/files/documentos/escenarios\\_de\\_cambio\\_climatico\\_digital\\_0.pdf](http://cglobal.imn.ac.cr/sites/default/files/documentos/escenarios_de_cambio_climatico_digital_0.pdf)
- Amador, J.A., E.J. Alfaro, O.G. Lizano & V.O. Magaña. 2006. Atmospheric forcing in the Eastern Tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 101-142.
- Andreasen James K., O'Neill Robert V., Noss Reed, Slosser Nicholas C. 2001. Considerations for the development of a terrestrial index of ecological integrity. *Ecological Indicators* 1: 21–35. Disponible en <http://noss.cos.ucf.edu/papers/Andreasen%20et%20al%202001.pdf>
- Ankersen Thomas T., Regan Kevin E. and Mack Steven A. 2006. Towards a bioregional approach to tropical forest conservation: Costa Rica's Greater Osa Bioregion. Volume 38, Issue 4: 406-431.
- Ann Froude Victoria and Ann Beanland Ruth. Review of Environmental Classification Systems and Spatial Frameworks. Ministry of the Environment. Pacific Eco-logic Resource Management Associates and Planning and Resource Management Consultant. September 1999, Ref. TR88. Disponible en <http://www.mfe.govt.nz/publications/ser/metadata/env-class/index.html>
- Arriaga, Cabrera L., Espinoza J.M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L. y Loa E. (Coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Arriaga Cabrera, L., Vázquez Domínguez E., González Cano J., Jiménez Rosenberg R., Muñoz López E., Aguilar Sierra V. (Coordinadores). 1998. Regiones marinas prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Bailey, R. 1998. Ecoregions map of North America: explanatory note. Misc.Pub. nº 1548. USDA Forest Service, The Natural Conservancy, U.S. Geological Survey Publication. Map 1: 15.000.000. Washington DC. 10 pp.
- Bailey, R. 1995. Description of the ecoregions of the United States. 2d ed. Miscell Publication nº 1391. USDA Forest Service. Washington D.C. 108 pp.
- Bailey, R. 1996. Ecosystem geography. Springer-Verlag. New York, 216 pp.
- Bailey, R.G. 1989. Explanatory supplement to Ecoregions map of the continents. *Environmental Conservation* 16: 307-309 with separate map at 1:30,000,000 scale. Disponible en <http://gis-lab.info/docs/bailey2.pdf>

Bailey, R. 1978. Description of the Ecoregions of the United States. USDA Forest Service. Intermtn. Reg. Ogden. UT. 76 pp. Bailey, R. 1980. Descriptions of the Ecoregions of the United States. U.S. Department of Agriculture, U.S. Forest Service. Miscellaneous Publication, Washington D.C., 77 pp.

Bailey, R. 1976. Ecoregions of the United States. Ogden UT: USDA Forest Service. Map 1: 7.500.000.  
Bailey R. and Cushwa C.T. 1981. Ecoregions of North America. FWS/OBS-81/29. Fish and Wildlife Service. Map 1: 12.000.0000. Washington.

Bailey, R., Avers, P.E., King, T. and McNab, W.H. (Eds.). 1994. Ecoregions and subregions of the United States (map). Scale 1:7,500,000. U.S. Geological Survey-USDA Forest Service. Washington, D.C.

Barlow, J. and Peres, C. A. 2004. Ecological responses to El Niño induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 367–380. Disponible en <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/359/1443/367.full.pdf+html>

Bertsch Floria, Mata Rafael, Henriquez Carlos. 1993. Características de los principales órdenes de suelos presentes en Costa Rica. Presentado en el IX Congreso Nacional Agropecuario y de Recursos Naturales. 18-22 de octubre, 1993. San José, Colegio de Ingenieros Agrónomos. Disponible en [http://www.mag.go.cr/congreso\\_agronomico\\_ix/A01-1277-15.pdf](http://www.mag.go.cr/congreso_agronomico_ix/A01-1277-15.pdf)

Bradshaw Corey J. A., Sodhi Navjot S., Peh Kelvin S. H. And Brook Barry W. 2007. Global evidence that deforestation amplifies flood risk and severity in the developing world. Volume 13, Issue 11, pages 2379–2395.

Coen, E., 1983, Climate. In Costa Rica Natural History, edited by D. H. Janzen. University of Chicago Press. pp. 35–46.

Basset Y. et al. 2007. IBISCA-Panama, a large-scale study of arthropod beta-diversity and vertical stratification in a lowland rainforest: rationale, description of study sites and field methodology. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belgique Ent.* 77:39. Disponible en [www.researchgate.net/profile/Lukas\\_Cizek/publication/233754751\\_IBISCA-PanamaBassetEtAl2007/links/0fcfd50b36091aced4000000](http://www.researchgate.net/profile/Lukas_Cizek/publication/233754751_IBISCA-PanamaBassetEtAl2007/links/0fcfd50b36091aced4000000)

Besteiro, A. G. y Montes, C. 1991. Sectorización ecológica del acuífero de Madrid para una clasificación genética y funcional de humedales. *Estudios Geográficos* 205: 601-623.

Blake, J.G. and Loiselle, B.A. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk* 117 (3):66-686.

Blyth, S.; Groombridge, B.; Lysenko, I.; Miles, L.; Newton, A. 2002. "Mountain Watch". UNEP World Conservation Monitoring Centre, Cambridge, UK. Archived from the original on 26 February 2009. Retrieved 17 February 2009. [http://web.archive.org/web/20090304162002/http://www.unep-wcmc.org/mountains/mountain\\_watch/pdfs/WholeReport.pdf](http://web.archive.org/web/20090304162002/http://www.unep-wcmc.org/mountains/mountain_watch/pdfs/WholeReport.pdf)

Bolaños, R. y Watson, V. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica, según el sistema de clasificación de Zonas de Vida del Mundo de L. R. Holdridge. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica. Escala 1:200.000.

Bolós, M. (Dir.) 1992. Manual de la ciencia del paisaje. Masson. Barcelona. 273 pp.

Borja F., Román J.M. y Borja C. 2005. Regionalización ecológica de la vega y la marisma del Guadiamar. Aproximación a la trama biofísica del corredor verde del Guadiamar. pp.91-100. *En Montes del Olmo Carlos y Carrascal Moreno Francisco (Coord.)*.2005. La restauración ecológica del río Guadiamar y el proyecto del corredor verde. Dirección General de la Red de Espacios Naturales Protegidos y Servicios Ambientales. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Disponible en [http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/web/Bloques\\_Tematicos/Patrimonio\\_Natural\\_Uso\\_Y\\_Gestion/Espacios\\_Protegidos/publicaciones\\_renpa/restauracion\\_ecologica\\_rio\\_guadiamar/04\\_regionalizacion.pdf](http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/web/Bloques_Tematicos/Patrimonio_Natural_Uso_Y_Gestion/Espacios_Protegidos/publicaciones_renpa/restauracion_ecologica_rio_guadiamar/04_regionalizacion.pdf)

Brehm Gunnar, Colwell Robert K., Kluge Jürgen. 2007. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*. Volume 16, Issue 2: 205-219.

Brink, A.B.A, Mabbut, J.A., Webster, R. & Beckett, P.H.T. 1965. Report of the working group on land classification and data storage. Military Engrg. Exp. Establ. Rep. nº 940. Christchurch.

Brown, T.C., J.C. Bergstrom, and J.B. Loomis. 2006. Ecosystem goods and services: definition, valuation, and provision. USDA Forest Service RMRS-RWU-4851 Discussion Paper, May 31, 2006. Disponible en [http://www.fs.fed.us/rm/value/docs/ecosystem\\_goods\\_services.pdf](http://www.fs.fed.us/rm/value/docs/ecosystem_goods_services.pdf)

Bruijnzeel, L.A. 2006. Hydrological impacts of converting tropical montane cloud forest to pasture, with initial reference to Northern Costa Rica. Final Technical Report for Project R7991, DFID Forestry Research Programme. VU University Amsterdam, Amsterdam, Netherlands.(also available online: [www.ambiotek.com/fiesta](http://www.ambiotek.com/fiesta))

Bruijnzeel, L.A. 2004. Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104: 185–228

Bruijnzeel, L.A.; Veneklaas, E. J. 1998. Climatic Conditions and Tropical Montane Forest Productivity: The Fog Has Not Lifted Yet. *Ecology* 79 (1): 3.

Bucher, E.H. 1996. Proyecto GEF de conservación de la biodiversidad argentina: identificación y priorización de ecorregiones y sitios de importancia global. FAO. 79pp.

Budowski, 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional process. Turrialba (CR): 15(1): 40-42. Disponible en <http://cro.ots.ac.cr/rdmcnfs/datasets/biblioteca/pdfs/nbina-9029.pdf>

Budowski, 1961. Studies on forest succession in Costa Rica and Panamá. PhD Thesis. New Haven, Connecticut, E.E.U.U.; Yale University. 189p.

Bunce R. G. H., Barr C.J., Clarke R.T., Howard D.C., Lane A.M.J. 1996. Land classification for strategic ecological survey. *Journal of Environmental Management* 47, 37-60.

Burkart, Rodolfo, Bárbaro Omar, Sánchez Roberto y Gómez Daniel. 1998. Eco-regiones de la Argentina. Presidencia de la Nación. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. Administración de Parques Nacionales. 43p.

Bush, M. B. 1991. Modern pollen-rain data from South and Central America: a test of the feasibility of fine-resolution lowland tropical palynology, *The Holo.*, 1, 162–167.

Cáceres Moreno, G. 1981. Importancia hidrológica de la interceptación horizontal en un bosque muy húmedo premontano en Balalaica, Turrialba, Costa Rica. Tesis de posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales de la Universidad de Costa Rica. Turrialba, Costa Rica. 98p.

Cain Douglas H., Riitters Kurt and Orvis Kenneth. 1997. A multi-scale analysis of landscape statistics. *Landscape Ecology* Volume 12, Number 4:199-212.

Calder I., Hofer T., Vermont S. y Warren P. 2007. Hacia una nueva comprensión de los bosques y el agua. Los bosques y el agua. *Unasylva* No. 229 Vol. 58:4. Disponible en <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/010/a1598s/a1598s02.pdf>

Cardelús Catherine L., Colwell Robert K. and Watkins JR. James E. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* 94: 144–156. Disponible en <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2745.2005.01052.x/pdf>

Crutzen Paul J. and Stoermer Eugene F. 2000. The "Anthropocene". International Geosphere-Biosphere Programme Newsletter 41. Disponible en <http://www.igbp.net/download/18.316f18321323470177580001401/NL41.pdf>

Castro K. L.; Sanchez-Azofeifa G. A.; Rivard B. 2003. Monitoring secondary tropical forests using space-borne data: implications for Central America. *International Journal of Remote Sensing*, Volume 24, 9: 1853 – 1894.

Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo (CCAD). 1999. Manual de la Base de Datos para el Proyecto Mapeo de la Vegetación Natural de los Ecosistemas Terrestres y Acuáticos de Centroamérica (Monitoreo de Ecosistemas). Manual. Versión 2.3, Aprobada por la junta de validación de la CCAD en la ciudad de Guatemala 29 Septiembre de 1999.

Chapin, F. S., III, B. H. Walker, R. J. Hobbs, D. U. Hooper, J. H. Lawton, O. E. Sala, and D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500–504.

Chazdon Robin L, Letcher Susan G, van Breugel Michiel, Martínez-Ramos Miguel, Bongers Frans and Finegan Bryan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B* 28 February 2007 vol. 362 no. 1478 273-289. Disponible en <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/362/1478/273.full>

Clark David B. and Clark Deborah A. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* Volume 80, Issues 1-3:235-244. Disponible en <http://www.umsl.edu/~biology/files/pdfs/dave-clark/1996%20clarkandclark%20For%20Ecol%20Mgmt%20Very%20Large%20Trees.pdf>

Clark, D.B., Clark, D.A. and Read, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86, 101–112. Disponible en <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2745.1998.00238.x/pdf>

Clark Deborah A., Brown Sandra, Kicklighter David W., Chambers Jeffrey Q., Thomlinson John R., Ni Jian, Holland Elisabeth A.. 2001. Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*: Vol. 11, No. 2, pp. 371-384.

Cleary Daniel F. R., Genner Martin J., Boyle Timothy J. B., Setyawati Titiek, Angraeti Celina D. and Menken Steph B. J. 2005. Associations of Bird Species Richness and Community Composition with Local and Landscape-scale Environmental Factors in Borneo. *Landscape Ecology* Volume 20, Number 8: 989-1001.

Cleland, D.T.; Avers, P. E.; Mc Nab, W.H.; Jensen, M.E.; Bailey, R.G., King, T.; Russell, W.E.1997.National Hierarchical Framework of Ecological Units. Published in, Boyce, M. S.; Haney, A., ed. 1997.Ecosystem Management Applications for Sustainable Forest and Wildlife Resources.Yale University Press, New Haven, CT. pp. 181-200. Disponible en [http://files.dnr.state.mn.us/natural\\_resources/ecs/nhfeu.pdf](http://files.dnr.state.mn.us/natural_resources/ecs/nhfeu.pdf).

Coates and Obando 1996 Coates, A. and Obando, J. 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus. In: Jackson, J. et al. (eds), *Evolution and environment in tropical America*. Univ. Of Chicago Press, pp. 21-56.

Colwell, T.; K; Brehm, G. ;Gardelús, C. L.; Gilman, A. C. y Longino, J. T. 2008. Global warming, elevation range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*. Vol. 322: 258-261.

Colwell, R. K., and G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist* 144:570-595.

Colwell R. K, Lees DC. 2000. The middomain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol Evol* 15:70 –76. Disponible en [http://www.researchgate.net/publication/237202215\\_The\\_mid-domain\\_effect\\_Geometric\\_constraints\\_on\\_the\\_geography\\_of\\_species\\_richness/file/72e7e51bada79b57f5.pdf](http://www.researchgate.net/publication/237202215_The_mid-domain_effect_Geometric_constraints_on_the_geography_of_species_richness/file/72e7e51bada79b57f5.pdf)

Colwell, R. K., Rahbek, C., and Gotelli, N. J. 2004. The Mid-Domain Effect and Species Richness Patterns: What Have We Learned So Far?. *The American Naturalist*, 163(3), E1-E23. Disponible en <http://www.jstor.org/stable/10.1086/382056>

Comer, P., D. Faber-Langendoen, R. Evans, S. Gawler, C. Josse, G. Kittel, S. Menard, M. Pyne, M. Reid, K. Schulz, K. Snow, and J. Teague. 2003. *Ecological Systems of the United States: A Working Classification of U.S. Terrestrial Systems*. NatureServe, Arlington, Virginia.

Congressional Research Service. 1986. *Greater Yellowstone Ecosystem, an analysis of data submitted by federal and state agencies*. U.S. Government Printing Office, Washington D.C., 210 pp.

Countryside Agency and Scottish Natural Heritage. 2001. *Landscape character assessment—Guidance for England and Scotland*. Countryside Agency Publications. 84pp.

Crowley, J. M. 1967. Biogeography. *Canadian Geographer* 11: 312-326.

Cuttinga Marjorie and Cocklin Chris. 1992. Planning for forest conservation in the Auckland region, New Zealand. *Landscape and Urban Planning* Volume 23, Issue 1: 55-69.

Daily, G.C., P.R. Ehrlich and G.A. Sanchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1-13.

Dale, V.H., Mulholland, P.J., Olsen, L. M., Feminella, J. W., Maloney, K. O., White, D. C., Peacock, A. y Foster, T. 2004. Selecting a suite of ecological indicators for resource management. pp.3-17. *In*. Kapustka, L; Biddinger, G; Luxon M y Galbarith, H. (Ed). 2004. *Landscape Ecology and wildlife habitat evaluation: Critical information for ecological risk assessment, land- use management activities, and biodiversity enhancement practices*. ASTM International. USA. 327p.

Daniele, C. y Natenzon, C. 1994. Las Regiones naturales de Argentina: Caracterización y Diagnóstico. En: El Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas de la República Argentina. APN / Secretaría Programa MAB-UNESCO.

Dasmann, R.F. 1972. Towards a system for classifying natural regions of the world and their representation by national parks and reserves. *Biological Conservation* 4: 247-255.

Dasmann, R.F. 1974. Biotic provinces of the world. Further development of a system for defining and classifying natural regions for purposes of conservation. IUCN. Occasional Papier No 9. Morges, Switzerland.

de Agar Martín P., De Pablo C.T. and Pineda F.D. 1995. Mapping the ecological structure of a territory: A case study in Madrid (Central Spain). *Environmental Management* 19 (3): 345-357.

De la Cruz, R. 1976. Mapa de zonas de vida de Guatemala. Escala 1: 500.000. Instituto Nacional Forestal. Ministerio de Agricultura. Guatemala. <http://www.sigmaga.com.gt/imagenes/mapas/vegetacion/zonas-de-vida.pdf>

Del Grosso, Stephen, William Parton, Thomas Stohlgren, Daolan Zheng, Dominique Bachelet, Stephen Prince, Kathy Hibbard, Richard Olson. 2008. Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation, and temperature. *Ecology* 89:8, 2117-2126. Disponible en [http://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=3&cad=rja&uact=8&ved=0CDoQFjAC&url=http%3A%2F%2Fwww.researchgate.net%2Fpublication%2F23191505\\_Global\\_potential\\_net\\_primary\\_production\\_predicted\\_from\\_vegetation\\_class\\_precipitation\\_and\\_temperature%2Ffile%2Fd912f50e1d2b6582c4.pdf&ei=5A7IU9SrEqzgsATlx4BY&usg=AFQjCNF76vJzz9KFCNZqPjCwz5qTGklu-g&bvm=bv.72676100,d.cWc](http://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=3&cad=rja&uact=8&ved=0CDoQFjAC&url=http%3A%2F%2Fwww.researchgate.net%2Fpublication%2F23191505_Global_potential_net_primary_production_predicted_from_vegetation_class_precipitation_and_temperature%2Ffile%2Fd912f50e1d2b6582c4.pdf&ei=5A7IU9SrEqzgsATlx4BY&usg=AFQjCNF76vJzz9KFCNZqPjCwz5qTGklu-g&bvm=bv.72676100,d.cWc)

Denslow, J.S., Guzman, S. 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence. *Panama. J. Veg. Sci.* 11, 201–212.

Denyer, P. y Kussmaul, S (compiladores). 2000. Geología de Costa Rica. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 513p. Costa Rica.

Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Servicio de Conservación de Recursos Naturales. Claves para la Taxonomía de Suelos. Undécima Edición, 2010. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Servicio de Conservación de Recursos Naturales [http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE\\_DOCUMENTS/nrcs142p2\\_051546.pdf](http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/nrcs142p2_051546.pdf)

DeVries, P. J. The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History, Vol. I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press. 1987.

DeWalt, S.J., Maliakal, S.K., Denslow, J.S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *For. Ecol. Manage.* 182, 139-151.

Di Gregorio, Antonio and Jansen, Louisa J.M. 2000. Land Cover Classification System (LCCS): Classification Concepts and User Manual. Disponible en <http://www.fao.org/DOCREP/003/X0596E/X0596e00.htm>

Dinerstein Eric, and Loucks Colby J. 2001. Terrestrial Ecoregions of the Indo-Pacific: A Conservation Assessment. Island Press. 824 pp.

Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Primm, M.P. Bookbinder, and G. Ledec. 1995. A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Bank, Washington, DC, USA. 129 pp.

Dornelas M. 2010. Disturbance and change in biodiversity. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365, 3719–3727. Disponible en <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/365/1558/3719.full.pdf+html>

Ellis, E. C., and N. Ramankutty. 2008. Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6(8):439–4476. Disponible en [http://www.ecotope.org/people/ellis/papers/ellis\\_2008.pdf](http://www.ecotope.org/people/ellis/papers/ellis_2008.pdf)

Ellis, E., & Ramankutty, N. 2013. Anthropogenic biomes. Retrieved from <http://www.eoearth.org/view/article/150128>. Disponible en [http://www.eoearth.org/article/Antropogenico\\_biomas](http://www.eoearth.org/article/Antropogenico_biomas)

CIFOR and FAO. 2005. Forests and floods: drowning in fiction or thriving on facts? Bogor, Indonesia, CIFOR and FAO Regional Office for Asia and the Pacific. *Forest Perspectives*, no. 2. 38p. Disponible en [http://www.cifor.org/publications/pdf\\_files/Books/BCIFOR0501.pdf](http://www.cifor.org/publications/pdf_files/Books/BCIFOR0501.pdf)

Fauth John E., Crother Brian I. and Slowinski Joseph B. 1989. Elevational Patterns of Species Richness, Evenness, and Abundance of the Costa Rican Leaf-Litter Herpetofauna. *Biotropica* Vol. 21, No. 2: 178-185.

Felizola Diniz-Filho José Alexandre, Nabout João Carlos, de Campos Telles Mariana Pires, Soares Thannya Nascimento, and Rangel L.V.B Thiago Fernando. 2009. A review of techniques for spatial modeling in geographical, conservation and landscape genetics. *Genetics and Molecular Biology*, 32 (2): 203-211. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3036944/pdf/gmb-32-2-203.pdf>

Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 119-124. Disponible en [http://biblioteca.catie.ac.cr/comunicacion/Publicaciones/Ecologia/Finegan\\_1996.pdf](http://biblioteca.catie.ac.cr/comunicacion/Publicaciones/Ecologia/Finegan_1996.pdf)

Finegan, B. y C. Sabogal. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui (CATIE)* 17: 3-24 y 18: 16-24.

Folke, C., C. S. Holling, and C. Perrings. 1996. Biological diversity, ecosystems, and the human scale. *Ecological Applications* 6:1018–1024.

Fragoso, C. and Lavelle, P. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biology and Biochemistry* 24: 1397–1408.

Gandullo, J.M., González Alonso, S. y Sánchez Palomares, O. 1977. Contribución el estudio ecológico de la Sierra de Guadarrama. Caracterización, uso y aptitudes de la infraestructura natural. *Anales del INIA. Recursos Naturales* 3: 77-99.

García del Barrio J.M., Bolaños F., Elena-Rosselló R. 2003. Clasificación de los paisajes rurales españoles según su composición espacial. *Invest Agrar: Sist Recur For* 12(3), 5-17. Disponible en <http://recyt.fecyt.es/index.php/IA/article/view/2503/1884>

García Feced C., Escribano Bombín R., Rosselló R. Elena 2007. Comparación de la estructura de los paisajes en parques naturales fronterizos: Arribes del Duero versus Douro Internacional. *Montes* 91, 8-14.

García Feced C., González-Ávila S. y Elena-Rosselló R. 2008. Metodología para la tipificación y caracterización estructural de paisajes en comarcas forestales españolas. *Invest Agrar: Sist Recur For* (17(2), 130-142.

Gaston K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227. Disponible en <http://www.nature.com/nature/journal/v405/n6783/pdf/405220a0.pdf>

Gentry H. Alwyn. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. In: Kappelle, Maarten y Brown D. Alejandro. Ed. *Bosques nublados del neotrópico*. pp. 85-123. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, 2001.

Gentry H. Alwyn. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradient. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Vol. 75, No. 1: 1-34. Disponible en <http://www.uvm.edu/~dbarring/241/gentry1988-2.pdf>

Gómez, I. A. y Gallopín, G. C. 1991. Estimación de la productividad primaria neta de ecosistemas terrestres del mundo en relación a factores ambientales. *Ecología Austral* 1(1): 24-40. Disponible en <http://www.ecologiaaustral.com.ar/files/1-1-5.pdf>

Gómez, L.D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Vol. 1. En: L.D. Gómez, ed., *Vegetación y Clima de Costa Rica*. Con 10 mapas (escala 1:200.000). EUNED. San José.

González Bernáldez, F. (Coord.). 1973. Estudio ecológico de la subregión de Madrid. COPLACO. MOPU, Madrid.

González Bernáldez, F. (Coord.). 1976. Estudios ecológicos en Sierra Morena. ICONA. Monografía 8. Ministerio de Agricultura, Madrid.

Grandoso H., Zárate E., and Vega, N., 1982, Análisis en la escala sinóptica y la mesoescala de un frente frío sobre América Central. *Publicaciones Geográficas del informe Semestral Julio–Diciembre 1982: Suplemento Volumen 28*. p. 39.

Grime J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111:1169-1194. Disponible en <http://www.drivehq.com/file/df.aspx?isGallary=true&shareID=5052409&fileID=245272183>

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

Guariguata Manuel R. and Ostertag Rebecca. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* Volume 148, Issues 1-3: 185-206. Disponible en <http://hilo.hawaii.edu/uhh/faculty/ostertag/documents/GuariguataandOstertag.pdf>

Guillén, A.L. 1993. Inventario comercial y análisis silvicultural de bosques húmedos secundarios en la región Huetar Norte de Costa Rica. Tesis, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 74 pp. + annexes.

Gutiérrez-Espeleta Edgar y Van Gyseghem Caty Frenkel. 2005. Perspectivas de la Biodiversidad en Centroamérica. Una primera aproximación al análisis de un tema prioritario. OdD-UCR, CBM-CCAD. PNUMA. Disponible en <http://www.pnuma.org/deat1/pdf/Perspectivas%20de%20la%20Biodiversidad%20en%20Centroamerica%202003.pdf>

Haase, E. G. 1989. Medium scale landscape classification in the German Democratic Republic. *Landscape Ecology* 3(1): 29-41.

Haberl, Helmut, Veronika Gaube, Ricardo Díaz-Delgado, Kinga Krauze, Angelika Neuner, Johannes Peterseil, Simron J. Singh, Angheluta Vadineanu, 2009. Towards an integrated model of socioeconomic biodiversity drivers, pressures and impacts. A feasibility study based on three European long-term socio-ecological research platforms. *Ecological Economics* 68 (6), 1797-1812. Disponible en [https://www.uni-klu.ac.at/socec/downloads/2009\\_HaberlGaubeDiaz\\_EcolEcon\\_LTSEmodel\\_10.pdf](https://www.uni-klu.ac.at/socec/downloads/2009_HaberlGaubeDiaz_EcolEcon_LTSEmodel_10.pdf)

Haines-Young, R.H. and Potschin, M.B. 2009. Methodologies for defining and assessing ecosystem services. Final Report, JNCC, Project Code C08-0170-0062, 69pp. Disponible en [http://www.nottingham.ac.uk/cem/pdf/JNCC\\_Review\\_Final\\_051109.pdf](http://www.nottingham.ac.uk/cem/pdf/JNCC_Review_Final_051109.pdf)

Hall, C. 1984. Costa Rica. Una interpretación geográfica con perspectiva histórica. San José, Costa Rica. Editorial Costa Rica.

Hammel B. E., Grayum M.H., Herrera, C. y Zamora N. (Editores). Manual de plantas de Costa Rica. Vol I: Introducción. Missouri Botanical Garden, INBio y Museo de Costa Rica. 2004. 299p.

Harding Jon S. and Winterbourn Michael J. 1997. New Zealand ecoregions a classification for use in stream conservation and management. Department of Conservation P.O. Box 10-420 Wellington, New Zealand. Disponible en <http://www.doc.govt.nz/Documents/science-and-technical/docts11.pdf>, <http://www.doc.govt.nz/Documents/science-and-technical/docts11a.pdf>, <http://www.doc.govt.nz/Documents/science-and-technical/docts11c.pdf>

Harms Kyle E., Condit Richard, Hubbell Stephen P. and Foster Robin B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*. 89:947-959.

Harris S. A. 1971a. Podsol development on volcanic ash deposits in the Talamanca range, Costa Rica. In *Paleopedology: origin, nature and dating of paleosols*. Halsted Press. New York, USA. pp. 191-209.

Harris S. A. 1971b. Quaternary vulcanicity in the Talamanca range of Costa Rica. *Canadian Geographer* 15(2):141-145.

Harstshorn G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 23 (Suppl.): 23-30.

Hartshorn, G. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. Pp. 617-638 In: *Tropical trees and living systems*. Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. (Ed). Cambridge University Press, London. Pp. 617-638.

Hassa Rashid, Scholes Robert and Neville Ash (Eds). *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*, Volume 1. 2005. Island Press. Chapter 1 MA Conceptual Framework. Disponible en <http://www.unep.org/maweb/documents/document.765.aspx.pdf>

Hassan, Rashid; Scholes, Robert y Ash, Neville (Eds.). *Biodiversity*. Chapter 4: Biodiversity. *En*. *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*, Volume 1. Island Press. 2005.

Herbertson, A.J. 1905. The major natural regions: an essay in systematic geography. *Geographical Journal* 25: 300-312.



Henríquez Carlos, Cabalceta Gilberto, Bertsch Floria, Alvarado Alfredo (eds). s.f. Principales suelos de Costa Rica. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. [http://www.mag.go.cr/biblioteca\\_virtual\\_ciencia/suelos-cr.html](http://www.mag.go.cr/biblioteca_virtual_ciencia/suelos-cr.html)

Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica. San José, Costa Rica: Editorial Universidad Estatal a Distancia.

Herrera, W. y L.D. Gómez. 1993. Mapa de Unidades Bióticas de Costa Rica. Escala 1:685.000. US Fish and Wildlife Service – TNC – INCAFO – CBCCR - INBio – Fundación Gómez-Dueñas. San José.

Hills, G.A. 1961. The ecological basis for natural resources management. Pages 8-49. *In* The ecological basins for landuse planning, Department of lands and forests. Ontario, Toronto.

Holdridge, L.R. 1947. Determination of world formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.

Holdridge, L.R. 1979. Ecología basada en zonas de vida. IICA. Costa Rica, 216 pp.

Holdridge, L.R. 1962. Mapa ecológico de Honduras. Mapa 1: 1.000.000. OAS. Washington D.C.

Holland, Jeffrey D., Bert, Daniel G., Fahrig, Lenore. 2004. Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *BioScience* 54(3): 227-233.

Hooper D. U. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 2005, pp. 3–35 Disponible en <http://cedarcreek.umn.edu/biblio/fulltext/t2038.pdf>

Hughes, R.F., Kauffman, J.B., Jaramillo, V.J., 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of México. *Ecology* 80: 1892–1907.

IDEAM, IGAC, IAvH, Invemar, I. Sinchi e IIAP. 2007. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico Jhon von Neumann, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andrés e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Bogotá, D. C, 276 p. + 37 hojas cartográficas. Disponible en [http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/mec/ecosistemas\\_continentales\\_costeros\\_y\\_marinos.pdf](http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/mec/ecosistemas_continentales_costeros_y_marinos.pdf)

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) -Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) - Instituto Nacional de Ecología (INE). 2008. Ecorregiones terrestres de México. (Actualización del mapa del 2007). Escala 1:1000000. México. (Actualización del mapa del 2007).

Janes S. W. 1994. Variation in the species composition and mean body size of an avian foliage-gleaning guild along an elevational gradient: Correlation with arthropod body size. *Oecologia* 98:369-378.

Jankowski, J.E., et al. 2009. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology* 78: 315-327.

Joerg, W.L.G. 1914. The subdivision of North America into natural regions: A preliminary inquiry. *Annals of the Association of American Geographers* 4: 55-83.

Josse, C., G. Navarro, P. Comer, R. Evans, D. Faber-Langendoen, M. Fellows, G. Kittel, S. Menard, M. Pyne, M. Reid, K. Schulz, K. Snow, and J. Teague. 2003. Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems. NatureServe, Arlington, VA

Josse, C., Navarro G., Comer P., Evans R., Faber-Langendoen D., Fellows M., Kittel G., Menard S., Pyne M., Reid M., Schulz K., Snow K., and Teague J. 2003. Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems. NatureServe, Arlington, VA. Disponible en <http://www.natureserve.org/library/LACEcologicalSystems.pdf>

Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427–2439. Disponible en <http://loujost.com/Statistics%20and%20Physics/Diversity%20and%20Similarity/MathematicsOfBetaInPressEcologyConceptsAndSynthesis.pdf>

Jost, L., DeVries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A. and Ricotta, C. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distribution* 16: 65-76. Disponible en [http://www.researchgate.net/publication/227770409\\_Partitioning\\_diversity\\_for\\_conservation\\_analyses/file/d912f50900a4481600.pdf](http://www.researchgate.net/publication/227770409_Partitioning_diversity_for_conservation_analyses/file/d912f50900a4481600.pdf)

Kappelle Maarten. Costa Rica. *In*. Kappelle, Maarten y Brown D. Alejandro. Ed. Bosques nublados del neotrópico. pp. 301-370. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, 2001.

Kappelle Maarten y Horn, P. Sally. Ed. Páramos de Costa Rica. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, 2005. 768p.

Kappelle Maarten. Biodiversidad de los bosques de roble (Encino) de la América Tropical. INBio, 2008. 336p.

Kappelle Maarten. Biodiversidad de los bosques de roble (Encino) de la América Tropical. INBio, 2008. 336p.

Kappelle, M., M. Castro, H. Acevedo, L. González y H. Monge. 2002. Ecosistemas del Área de Conservación Osa (ACOSA). Serie Técnica Ecosistemas de Costa Rica. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica. 332. pp

Kappelle, Maarten y Brown D. Alejandro. Ed. Bosques nublados del neotrópico. pp. 301-370. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, 2001.

Kappelle M, Geuze T, Leal ME and Cleef A. M. 1996. Successional age and forest structure in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:681-698. Disponible en <http://dare.uva.nl/document/31266>

Kappelle, M. y N. Zamora. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamanca Montane *Quercus* forests, Costa Rica. 135-148 p. *In*: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.) Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. The New York Botanical Garden. 702 pp.

Keiter, R.B. and Boyce, M.S. 1991. The Greater Yellowstone Ecosystem, redefining America's wilderness heritage. Yale University Press, New Haven, C.T., 428 pp.

Kerkhoff, J. A. y Enquist, J. B. 2006. The Implications of Scaling Approaches for Understanding Resilience and Reorganization in Ecosystems. *BioScience* 57(6):489-499. 2007.

Kirby, M. X. et al. 2008. Lower Miocene stratigraphy along the Panama Canal and its bearing on the Central American Peninsula. *PloS ONE* 3: e2791.

Kleynhans, CJ, Thirion, C and Moolman, J. 2005. A Level I River Ecoregion classification System for South Africa, Lesotho and Swaziland. Report No. N/0000/00/REQ0104. Resource Quality Services, Department of Water Affairs and Forestry, Pretoria, South Africa. [http://www.dwaf.gov.za/iwqs/gis\\_data/ecoregions/LEVEL\\_I\\_ECOREGIONSsigned\\_small2.pdf](http://www.dwaf.gov.za/iwqs/gis_data/ecoregions/LEVEL_I_ECOREGIONSsigned_small2.pdf)

Klijn F. 1994. Spatially nested ecosystems – guidelines for classification from a hierarchical perspective. *In* Klijn F. (Ed.), *Ecosystem Classification for Environmental Management*: 85-116. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

Klijn Frans and Udo de Haes Helias A. 1994. A hierarchical approach to ecosystems and its implications for ecological land classification. *Landscape Ecology* vol.9no.2pp89-104 (1994) Disponible en <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.4.2108&rep=rep1&type=pdf>

Klijn, F. 1988. Ecoseries. Aanzet tot een standplaatstypologie. CML-report 45/RIVM. Leiden.

Kluge Jürgen, Kessler Michael, Dunn Robert R. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* Volume 15, Issue 4: 358-371. Disponible en [http://www.planta.cn/forum/files\\_planta/elevational\\_patterns\\_of\\_frog\\_species\\_richness\\_and\\_endemic\\_richness\\_in\\_the\\_hengduan\\_mountains\\_china\\_geometric\\_constraints\\_area\\_and\\_climate\\_effects\\_186.pdf](http://www.planta.cn/forum/files_planta/elevational_patterns_of_frog_species_richness_and_endemic_richness_in_the_hengduan_mountains_china_geometric_constraints_area_and_climate_effects_186.pdf)

Koleff Patricia, Gaston Kevin J., and Lennon Jack J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* Volume 72 (3): 367-382. Disponible en <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x/pdf>

Körner Christian and Ohsawa Masahiko. 2005. Chapter 24. Mountain Systems. Pp. 683-716. *In*. Hassan Rashid, Scholes Robert and Ash Neville (Ed). *Ecosystems and human well-being: current state and trends: findings of the Condition and Trends Working Group. The millennium ecosystem assessment series.* 2005. Disponible en <http://www.unep.org/maweb/documents/document.293.aspx.pdf>

Kremen Claire. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* Volume 8 Issue 5, Pages 468 – 479.

Lacate, D. 1969. Guidelines for biophysical land classification. Canadian Forestry Service Publication. Nº 1264. Ottawa.

Lachniet Matthew S. and Seltzer Geoffrey O. 2002. Late Quaternary glaciation of Costa Rica. *Geological Society of America Bulletin*, V. 114: 547-558. Disponible en [https://faculty.unlv.edu/lachniet/publications\\_files/Lachniet%20and%20Seltzer%202002.pdf](https://faculty.unlv.edu/lachniet/publications_files/Lachniet%20and%20Seltzer%202002.pdf)

Lawton, J. H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374. Disponible en <ftp://atitlan.ethz.ch/docs/se/Lawton.pdf>

Lawton, J.H. 1996. Patterns in ecology. *Oikos* 75:145-147

Leathwick J., Morgan F., Wilson G., Rutledge D., McLeod M. and Johnston K. 2003. *Land Environments of New Zealand Technical Guide.* David Bateman Ltd., Auckland. 237 pp.

Leibold, M. A. y Geddes, P. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral* 15: 117-129.

Lewis S. L., Phillips O. L., Baker T. R., Lloyd J., Malhi Y., Almeida S., Higuchi N., Laurance W. F., Neill D. A., Silva J. N. M., Terborgh J., Torres Lezama A., Vásquez Martínez R., Brown S., Chave J., Kuebler C., Núñez Vargas P. and Vinceti B. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics evidence from 50 South American long-term plots. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* (2004) 359: 421-436. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1693337/pdf/15212094.pdf>

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

Liski, J., Nissinen, A., Erhard, M. & Taskinen, O. 2003. Climatic effects on litter decomposition from arctic tundra to tropical rainforest. *Global Change Biology* 9: 575-584

Lobo C., Silvia, Acevedo M., Heiner y Sánchez G. Joaquín (Editores). 2003. *Caracterización de Ecosistemas y de la Vegetación del Área de Conservación Pacífico Central.* INBio-Museo Nacional. Costa Rica. Disponible en <http://www.inbio.eas.ualberta.ca/araucaria/ecos-acopac.pdf>

Lomolino V. Mark. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*. 10:3-13.

Longino, J., Coddington, J. A. & Colwell, R. K. 2002. The ant fauna of a tropical rainforest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83: 689–702. Disponible en [http://entomology.si.edu/StaffPages/Coddington/2002\\_LonginoCoddingtonColwell.pdf](http://entomology.si.edu/StaffPages/Coddington/2002_LonginoCoddingtonColwell.pdf)

Lücke Oscar H. 2014. Moho structure of Central America based on three-dimensional lithospheric density modelling of satellite-derived gravity data. *International Journal of Earth Sciences* V 103 N 7:1733-1745.

Marshall, I.B., Wiken, E.B. & Hirvonen, H. (Compilers). 1998. *Terrestrial Ecoprovinces of Canada*. Ecosystem Sciences Directorate, Environment Canada and Research Branch, Agriculture and Agri-Food Canada, Ottawa/Hull.

Marshall, J.S., and Anderson, R.S., 1995, Quaternary uplift and seismic cycle deformation, Península de Nicoya, Costa Rica: *Geological Society of America Bulletin*, v. 107, p. 463-473. Disponible en <http://www.cpp.edu/~marshall/jsm.pubs/Marshall&Anderson.95.pdf>

Mata Olmo Rafael y Sanz Herráiz Concepción. *Atlas de los paisajes de España*. 1ª reimp. – (Madrid): Centro de Publicaciones, Ministerio de Medio ambiente, [2004].- 683 p. : il. Col., mapas; 35 cm + 1 disco (CD-ROM) + 1 mapa pleg.

McCoy, E.D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58: 313–322.

McDaniel, Carl N., Borton, David N. 2002. Increased human energy use causes biological diversity loss and undermines prospects for sustainability. (Forum). *BioScience*. 01-OCT-02. Disponible en: [http://www.accessmylibrary.com/coms2/summary\\_0286-26507925\\_ITM](http://www.accessmylibrary.com/coms2/summary_0286-26507925_ITM)

McGinley Mark (Lead Author); Ellis Erle (Contributing Author); Lloyd John (Topic Editor). 2008. "Biome." In: *Encyclopedia of Earth*. Eds. Cutler J. Cleveland (Washington, D.C.: Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment). [First published in the *Encyclopedia of Earth* March 30, 2007; Last revised November 7, 2008. Disponible <http://www.eoearth.org/article/Biome>

McGuire Krista L., Fierer Noah, Bateman Carling, Treseder Kathleen K., Turner Benjamin L. 2011. Fungal Community Composition in Neotropical Rain Forests: the Influence of Tree Diversity and Precipitation. *Environmental Microbiology*. Disponible en [http://www.colorado.edu/eeb/EEBprojects/FiererLab/McGuire\\_etal\\_2012\\_MicroEcol.pdf](http://www.colorado.edu/eeb/EEBprojects/FiererLab/McGuire_etal_2012_MicroEcol.pdf)

McHarg, I.L. 1969. *Design with nature*. Natural History Press, New York, 197 pp

McNab, W.H. & Avers, P.E. 1994. *National Hierarchical Framework of Ecological Units: Section descriptions*. WO-WSA-5. USDA Forest Service. Washington, D.C.

Milanova, E.V. and Kushlin, A.V. 1993. *World Map of Present-Day Landscapes. An Explanatory Note*. Prepared by Moscow State University and the United Nations Environment Programme. 1:15,000,000 scale.

Miller, James R, Turner, Monica G., Smithwick, Erica A. H., Dent, C. Lisa, E., Stanley, Emily H. 2004. *Spatial Extrapolation: The Science of Predicting Ecological Patterns and Processes*. *BioScience* 54(:4): 310-320.

Montes C. y Sala O. 2007. La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio. Las relaciones entre el funcionamiento de los ecosistemas y el bienestar humano. *Ecosistemas* 16 (3): 137-147. Disponible en <http://ocw.um.es/ciencias/avances-ecologicos-para-la-sostenibilidad-de-los/lectura-obligatoria-1/leccion11/evaluacion-ecosistemas-milenio.pdf>

Montes, C.; Borja, F.; Bravo M. y Moreira, J. *Reconocimiento biofísico de espacios naturales protegidos*. Doñana: una aproximación ecosistémica, Andalucía: Junta de Andalucía-Consejería de Medio Ambiente, 1998.

Mora Castro, Sergio. 1983. Una revisión y actualización de la clasificación morfotectónica de Costa Rica, según la teoría de la tectónica de placas. *Boletín de Vulcanología*. Universidad Nacional. San José, CR; mayo 1983.

19p. Disponible en <http://www.cne.go.cr/CEDO-CRID/CEDO-CRID%20v2.0/CEDO/pdf/spa/doc11687/doc11687-contenido.pdf>

Morrone, Juna J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, [S.l.], v. 3782, n. 1, p. 1–110, mar. 2014. ISSN 1175-5334. Available at: <<http://biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.3782.1.1>>. Date accessed: 02 Jan. 2015. doi:<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>.

MRAG & UNEP-WCMC. 2008. Defining concepts of ecosystem structure and function for UK marine monitoring. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough. 65 pages. JNCC report No. 397. Disponible en <http://jncc.defra.gov.uk/pdf/jncc397v1-web.pdf>

Myster Randall W. 2001. What is Ecosystem Structure? *Caribbean Journal of Science*, Vol. 37, No. 1-2, 132-134. Disponible en [http://www.fs.fed.us/global/iitf/pubs/ja\\_iitf\\_2001\\_myster001.pdf](http://www.fs.fed.us/global/iitf/pubs/ja_iitf_2001_myster001.pdf)

Nepstad, D., C. Uhl and E.A. Serrão. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures (Paragominas, Para). Pp. 215-229 In: A.B. Anderson, (ed). *Alternatives to Deforestation: Steps Toward Sustainable Utilization of Amazon Forests*. Columbia University Press, New York.

Newton Adrian C. and Kapos Valerie. Biodiversity indicators in national forest inventories. 2002. Kotka IV: Expert Consultation on Global Forest Resources Assessments – Linking National and International efforts Kotka, Finland, 1-5 July 2002 Background paper 6.4. Disponible en <http://www.fao.org/forestry/3946-0e7f052eeb66d8935170504e3d01ab348.pdf>

Niemi, J. G; Hanowski, J. M.; Danz, R.; Jones, M; Lind, J y Mladenoff, D. M. 2004. Hierarchical scales in landscape responses by forest birds. pp. 56-68. In: Kapustka, L; Biddinger, G; Luxon M y Galbarith, H. (Ed). 2004. *Landscape Ecology and wildlife habitat evaluation: Critical information for ecological risk assessment, land-use management activities, and biodiversity enhancement practices*. ASTM International. USA. 327p

Noss, Reed F. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology*. Vol. 4 NO: 4: 355-364.

Nuhn, Helmun. Regionalización de Costa Rica para la planificación del desarrollo y la administración. Costa Rica. División de Planificación Regional y Urbana. Presidencia de la República, Oficina de Planificación y Política Económica, División de Planificación Regional y Urbana, 1973. 115p.

Obando, Vilma. 2007. Biodiversidad de Costa Rica en cifras. INBio. 26p. Disponible en <http://www.scribd.com/doc/19360035/Biodiversidad-de-CR-en-cifras#scribd>

Odum, E. P. *Fundamentals of ecology*, third edition, Saunders New York. 1971.

Ohl, Cornelia; Bezák, Peter; Palarie, Teodora Alexandra; Gelan, Ayele; Krauze, Kinga. 2009. DAPSET - Concept for characterising socio-economic drivers of and pressures on biodiversity, UFZ-Diskussionspapiere, No. 2/2009 <http://econstor.eu/bitstream/10419/44747/1/595196004.pdf>

Olson D M, Dinerstein E, Wikramanayake E D, Burgess N D, Powell G V N, Underwood E C, D'amico J A, Itoua I, Strand H E, Morrison J C, Loucks C J, Allnutt T F, Ricketts T H, Kura Y, Lamoreux J F, Wettengel W W, Hedao P, Kassem K R. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* Vol. 51 (11): 933-938. Disponible en [http://www.wwf.hu/media/file/1292326281\\_WWFBinaryitem6498.pdf](http://www.wwf.hu/media/file/1292326281_WWFBinaryitem6498.pdf)

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., Kassem, K. R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51(11):933-938.

Olson, D.M. and E. Dinerstein. 1998. The Global 200: a representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* 12:502-515.

Olson, J.S., Watts, J.A. and Allison, L. J. 1983. Carbon in live vegetation of major world ecosystems. Oak Ridge National Laboratory, ORNL-5862, Oak Ridge TN.

Omernik, J. M. 204. Perspectives on the Nature and Definition of Ecological Regions. *Environmental Management* Vol. 34, Suppl. 1, pp. S27–S38. Disponible en <http://rdp87.persianguig.com/document/ecoregion2.pdf/download>

Omernik, James M., 1995. Ecoregions: A spatial framework for environmental management. In: *Biological Assessment and Criteria: Tools for Water Resource Planning and Decision Making*. Davis, W.S. and T.P. Simon (eds.) Lewis Publishers, Boca Raton, FL. Pp. 49-62.

Omernik, J. M. 1987. Ecoregions of the conterminous United States. Map (scale 1:7,500,000). *Annals of the Association of American Geographers* 77(1):118-125.

Omernik J. M. and Bailey. R. G. 1997. Distinguishing between watersheds and ecoregions. *Journal of the American Water Resources Association* Volume 33, Issue 5, pages 935–949. Disponible en <http://www.fs.fed.us/rm/ecoregions/docs/publications/watersheds-ecoregions.pdf>

Omernick, J.M. and Gallant, A.L. 1986. Ecoregions of the Pacific Northwest, EPA/600/3-86/033, 39 pp. and map (scale 1:2.500.000).

Ortiz E. 2014. Cartografía base para realizar el Inventario Nacional Forestal (INF) de Costa Rica. Informe Final Consolidado. Programa Reducción de Emisiones de la Deforestación y Degradación de Bosques en Centroamérica y República Dominicana (REDD – CCAD – GIZ). SINAC-FONAFIFO San José, Costa Rica 40p. Disponible en <http://www.sirefor.go.cr/TiposBosque2013.rar>

Otte Annette, Simmering Dietmar and Wolters Volkmar. 2007. Biodiversity at the landscape level: recent concepts and perspectives for multifunctional land use. *Volume 22, Number 5:639-642*.

Pliscoff, P. Tecklin, D. Farías, A. Sáez, J. 2005. Análisis de paisaje de conservación para la Cordillera de la Costa de la Región de los Lagos. WWF-Chile, Programa Ecorregión Valdiviana y Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA). Valdivia, Chile. 154 pp.

Portela, R. and I. Rademacher. 2001. A dynamic model of patterns of deforestation and their effect on the ability of the Brazilian Amazonia to provide ecosystem services. *Ecological Modelling* 143(1-2): 115-146.

Powell George V. N. and Bjork Robin D. 2004. Habitat Linkages and the Conservation of Tropical Biodiversity as Indicated by Seasonal Migrations of Three-Wattled Bellbirds. *Conservation Biology*, Volume 18, No. 2: 500–509. Disponible en [http://www.biosci.missouri.edu/avianecology/courses/avianecology/readings/Powell\\_JG\\_2004.pdf](http://www.biosci.missouri.edu/avianecology/courses/avianecology/readings/Powell_JG_2004.pdf)

Powers et al. 2009. Decomposition in tropical forests a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology* 2009, 97: 801 – 811. Disponible en <http://geo.cbs.umn.edu/PowersEtAl2009.pdf>

Pulliam, R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.

Quesada Monge, Ruperto. 2008. Manual para promover la regeneración natural en pastos degradados en el Pacífico Central y Norte de Costa Rica / Ruperto Quesada. – 1ª ed. – Corporación Garro y Moya., 2008. 63p.

Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18: 200–205.

Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8: 224–239.

Raman, T.R.S., Rawat, G.S., Johnsingh, A.J.T., 1998. Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. *J. Appl. Ecol.* 35: 214–231.

Reiners, W.A., Bouwman, A.F., Parsons, W.F.J., Keller, M., 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecol. Appl.* 4: 363–377.

Retana, J.; Solano, J. 2000. Relación entre las inundaciones en la cuenca del Tempisque el fenómeno de la Niña y los rendimientos de arroz de secano en Guanacaste. Instituto Meteorológico Nacional. Gestión de Desarrollo. San José, Costa Rica. 9p.

Riley J., DeGloria Stephen D. and Elliot Roberr. 1999. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermountain Journal of Sciences*. Vol. 5, No. 1-4: 23-27. Disponible en [http://download.osgeo.org/qgis/doc/reference-docs/Terrain\\_Ruggedness\\_Index.pdf](http://download.osgeo.org/qgis/doc/reference-docs/Terrain_Ruggedness_Index.pdf)  
Rodríguez C. Zonificación Agroecológica de Costa Rica, Regiones Huetar Norte, Huetar Atlántica y Brunca. 1996.

Roselló, R., Sánchez Palomares, O, G. Tella Ferreiro, Allué Andrade, J.L. y. 1990. Clasificación biogeoclimática territorial de España: definición de eco-regiones. *Ecología*, Fuera de serie 1:59-79.

Rosero-Bixby, Luis, Maldonado-Ulloa, Tirso y Bonilla-Carrion, Roger. 2002. Bosque y población en la Península de Osa, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* Vol.50, no.2, p.585-598.

Roselló R. 2003. Clasificación de los paisajes rurales españoles según su composición espacial. *Invest. Agrar: Sist. Recur. For.* 12(3), 5-17.

Ryan Michael G., Vose James M., Hanson Paul J., Iverson Louis R., Miniati Chelcy F., Luce Charles H., Band Lawrence E., Klein Steven L., McKenzie Don, and Wear David N.. Chapter 3 Forest Processes. In. Peterson, David L., Vose, James M., Patel-Weynand, Toral (Eds.). *Climate Change and United States Forests, Advances in Global Change Research* 57. Springer Science Business Media Dordrecht 2014. [http://www.fs.fed.us/rm/pubs\\_other/rmrs\\_2014\\_ryan\\_m003.pdf](http://www.fs.fed.us/rm/pubs_other/rmrs_2014_ryan_m003.pdf)

Sader y Joyce (1988 Sader, S. A y Joyce A. T. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica, 1940 to 1983. *Biotrópica* 20:11-19.

Salinas N., Malhi Y., Meir P., Silman M., Roman Cuesta R., Huaman J., Salinas D., Huaman V., Gibaja A., Mamani M. and Farfan F. 2011. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytologist* 189: 967–977.

Sánchez-Azofeifa, A; Calvo Alvarado, J; Chong, M; Castillo, M; Jiménez, V. 2006. Estudio de Monitoreo de Cobertura Forestal de Costa Rica 2005. I. Parte: Clasificación de la Cobertura Forestal con Imágenes Landsat ETM+ 2005. Proyecto ECOMERCADOS. 36 p.

Staudinger Michelle D., Grimm Nancy B., Staudt Amanda, Carter Shawn L., Stuart Chapin III F., Kareiva Peter, Ruckelshaus Mary, Stein Bruce A.. 2012. Impacts of Climate Change on Biodiversity, Ecosystems, and Ecosystem Services: Technical Input to the 2013 National Climate Assessment. Cooperative Report to the 2013 National Climate Assessment. 296 p. Disponible en <http://assessment.globalchange.gov>

Sandoval, L. y C. Sánchez. 2014. Lista de aves de Costa Rica: décima séptima actualización. Unión de Ornítólogos de Costa Rica. San José, Costa Rica.

Savage Jay M. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas. 2002.

Sayer E. J. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biol Rev Camb Philos Soc.* 81(1): 1-31.

Sayre Roger, Comer Patrick, Warner Harumi, and Cress Jill. 2009. A New Map of Standardized Terrestrial Ecosystems of the Conterminous United States. U.S. Geological Survey Professional Paper 1768, 17 p. Disponible en <http://pubs.usgs.gov/pp/1768/pp1768.pdf>

Sayre, R., Dangermond J., Frye C., Vaughan R., Aniello P., Breyer S., Cribbs D., Hopkins D., Nauman R., Derrenbacher W., Wright D., Brown C., Convis C., Smith J., Benson L., Paco VanSistine D., Warner H., J. Cress H., Danielson J., Hamann S., Cecere T., Reddy A., Burton D., Grosse A., True D., Metzger M., Hartmann J., Moosdorf N., Dürr H., Paganini M., DeFourny P., Arino O., Maynard S., Anderson M., and Comer P. 2014. A New Map of Global Ecological Land Units - An Ecophysiographic Stratification Approach. Washington, DC: Association of American Geographers. 46 pages. Disponible en [http://www.aag.org/galleries/default-file/AAG\\_Global\\_Ecosyst\\_bklt300.pdf](http://www.aag.org/galleries/default-file/AAG_Global_Ecosyst_bklt300.pdf)

Sayre, R., J. Dangermond, C. Frye, R. Vaughan, P. Aniello, S. Breyer, D. Cribbs, D. Hopkins, R. Nauman, W. Derrenbacher, D. Wright, C. Brown, C. Convis, J. Smith, L. Benson, D. Paco VanSistine, H. Warner, J. Cress, J. Danielson, S. Hamann, T. Cecere, A. Reddy, D. Burton, A. Grosse, D. True, M. Metzger, J. Hartmann, N. Moosdorf, H. Dürr, M. Paganini, P. DeFourny, O. Arino, S. Maynard, M. Anderson, and P. Comer. 2014. A New Map of Global Ecological Land Units-An Ecophysiographic Stratification Approach. Washington, DC: Association of American Geographers. 46pages. Disponible en [http://www.aag.org/galleries/default-file/AAG\\_Global\\_Ecosyst\\_bklt72.pdf](http://www.aag.org/galleries/default-file/AAG_Global_Ecosyst_bklt72.pdf)

Schlopfer Felix and Schmid Bernhard. 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecological Applications*, 9(3): 893–912.

Schooley, R. L. 2006. Spatial Heterogeneity and Characteristic Scales of Species– Habitat Relationships. *BioScience* 56(6):533-537.

Schultz, J. The ecozones of the world: the ecological divisions of the geosphere. Heidelberg: Springer-Verlag. 1995. 456 pp. Disponible en <http://bookzz.org/dl/2140840/c2855a>

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

Scott, Norman J. Jr. 1976. The Abundance and Diversity of the Herpetofauna of Tropical Forest Litter. *Biotropica* Vol. 8(1): 41-58.

Silva León Gustavo A. 2002. Clasificaciones de pisos térmicos en Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana*, Vol. 43(2): 311-328.

Sinicrope, Talley Theresa. 2007. Which spatial heterogeneity framework? Consequences for conclusions about patchy population distributions. *Ecology* 88(6): 1476-1489

Sistema Nacional de Áreas de Conservación-SINAC del Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones MINAET. 2012. Plan de Acción 2013-2017, del Plan Estratégico Sistema Nacional de Áreas de Conservación-SINAC. San José CR 121 pp. Disponible en <http://www.sinac.go.cr/documentacion/Planificacin/Plan%20Acci%C3%B3n%20SINAC%202013-2017.pdf>

Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) del Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE). 2007. GRUAS II: Propuesta de Ordenamiento Territorial para la conservación de la biodiversidad de Costa Rica. Volumen 1: Análisis de Vacíos en la Representatividad e Integridad de la Biodiversidad Terrestre. San José, C.R. 100 pp. Disponible en: [http://www.gruas.go.cr/terrestre/docs/GRUAS\\_II\\_vol\\_I\\_Final.pdf](http://www.gruas.go.cr/terrestre/docs/GRUAS_II_vol_I_Final.pdf)

Soberón, Jorge y Peterson, A. 2005. Townsend. Interpretation of models of fundamental ecological Niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, pp. 1-10.

Sohl Terry L., Loveland Thomas R., Sleeter Benjamin M., Saylor Kristi L. and Barnes Christopher A. 2010. Addressing foundational elements of regional land-use change forecasting. Volume 25, Number 2: 233-247.

Solano Johnny y Villalobos Roberto. 2001. Regiones y subregiones climáticas de Costa Rica. Instituto Meteorológico Nacional. Gestión de Desarrollo. Disponible en [http://www.imn.ac.cr/publicaciones/estudios/Reg\\_climaCR.pdf](http://www.imn.ac.cr/publicaciones/estudios/Reg_climaCR.pdf)



Stiles, F. Gary and Skutch Alexander F. 1989. A Guide to the Birds of Costa Rica. Comstock publishing Associates. A Division of Cornell University Press.

Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307. Disponible en <http://karljaspers.org/files/tansley.pdf>

Terborgh J. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology* 52:23-40.

Tesaico, H. 1967. Mapa ecológico de la República Dominicana. Unidad de Recursos Naturales de la Unión Panamericana.

Thuiller, Wilfried; Araújo, Miguel B.; Lavorel, Sandra; Kenkel, N. 2003. Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science* 14(5): 669-680.

Tilston Smith Brian and Klicka John. 2010. The profound influence of the Late Pliocene Panamanian uplift on the exchange, diversification, and distribution of New World birds. *Ecography*. Volume 33, Issue 2, April 2010, Pages: 333–342. Disponible en <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0587.2009.06335.x/pdf>

Tosi, J.A. 1969. Mapa ecológico, República de Costa Rica: según la clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Centro Científico Tropical. San José.

Tournon Jean y Alvarado Guillermo. 1977. Mapa Geológico de Costa Rica. Escala 1:500.000. Folleto explicativo. Editorial Tecnológica de Costa Rica.

Tricart, J. 1973. La géomorphologie dans les études intégrées d'aménagement du milieu naturel. *Annales de Géographie* 82: 421-453.

Turner M.G., 1991. Landscape changes in nine rural counties in Georgia. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 56: 379-386.

Turner, M. G., Gadner R. H. y O. Neill, R. V. 2001. *Landscape ecology in theory and practice*. Springer. New York, USA. 401p

Udvardy, M.D.F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. IUCN Occasional Paper No. 18. IUCN, Morges, Switzerland.

Uhl, C., Buschbacher R. and Serrão E.A. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663-681.

Uhl, C., Jordan, C.F., 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology* 65: 1476–1490

UNDP. 1970. Mapa ecológico de Panamá. Mapa 1: 5.000.000. Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo. Panamá.

Universidad de Costa Rica, Asociación Costarricense de las Ciencias del Suelo y el Instituto Nacional de Innovación y Transferencia en Tecnología Agropecuario del Ministerio de Agricultura y Ganadería. 2013. Órdenes y subórdenes de suelos de Costa Rica a una escala 1: 200.000. Versión digital. Disponible en [http://www.cia.ucr.ac.cr/?page\\_id=139](http://www.cia.ucr.ac.cr/?page_id=139)

USDA-NRCS (Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Servicio de Conservación de Recursos Naturales). Claves para la Taxonomía de Suelos. Undécima Edición. 2010. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. 365p. Disponible en [http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE\\_DOCUMENTS/nrcs142p2\\_051546.pdf](http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/nrcs142p2_051546.pdf)

- Van Cleve K, Chapin III F. S., Dyrness C. T. and Viereck L. A. 1991 Element Cycling in Taiga Forests: State-Factor Control. *BioScience*, Vol. 41, No. 2: pp. 78-88.
- Vargas, G. 1992. La vegetación de Costa Rica: su riqueza, diversidad y protección. San José, Costa Rica: Editorial Guayacán.
- Vázquez Morera Alexis. Descripción de los tipos de suelo según la clasificación de FAO. Preparado para la FAO. Hojas 1:200 000. Digitalizado por Centro Científico Tropical (CCT). 1989. Fuente versión digital del Atlas de Costa Rica. 2008. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Vreugdenhil, Daan, Jan Meerman, Alain Meyrat, Luis Diego Gómez, and Douglas J.Graham. 2002. Map of the Ecosystems of Central América: Final Report. World Bank, Washington, D.C.
- Walker, M., Johnsen, S., Rasmussen, S. O., Popp, T., Steffensen, J.-P., Gibbard, P., Hoek, W., Lowe, J., Andrews, J., Björck, S., Cwynar, L. C., Hughen, K., Kershaw, P., Kromer, B., Litt, T., Lowe, D. J., Nakagawa, T., Newnham, R., and Schwander, J. 2009. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records. *J. Quaternary Sci.*, Vol. 24 pp. 3–17.
- Watkins Jamese. Jr., Cardelús Catherine, Colwell Robert K. and Moran Robbin C. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93(1): 73–83. Disponible en <http://www.amjbot.org/content/93/1/73.full.pdf>
- Watkins Jamese. Jr., Cardelús Catherine, Colwell Robert K., and Moran Robbin C. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93(1): 73–83. Disponible en <http://www.amjbot.org/content/93/1/73.full.pdf>
- Watson V.; Jiménez V. 2001. Mapas Base de Planificación y Ordenamiento ambiental y territorial de las tierras forestales de Costa Rica. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica.
- Wertz, W.A. & Arnolz, J.F. 1972. Land system inventory. U.S. Department of Agriculture. Forest Service, UTA, 12 pp.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Widmer Y. 1998. Soil characteristics and *Chusquea* bamboos in the *Quercus* forests of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*. V64. pp. 3-14.
- Wiken E., Gauthier D., Marshall Ian, Lawton Ken and HirvonenHarry. 1996. A Perspective on Canada's Ecosystems - An Overview of the Terrestrial and Marine Ecozones. 95 pgs.
- Wiken, E.B. (compiler). 1986. Terrestrial Ecozones of Canada. Ecological Land Classification Series No. 19. Environment Canada, Hull, Que. 26 pp. and map.
- Wiken, E.B. and Ironside, G. 1977. The development of ecological (biophysical) land classification in Canada. *Landscape Planning* 4: 273-275.
- Will-Wolf, W; Geiser, Linda H.; Neitlich, Linda H.; Reis, V; McCune, B. 2006. Forest lichen communities and environment –How consistent are relationships across scales? *Journal of Vegetation Science* 17(2): 171-184
- Wood T.E., Lawrence D, Clark D.A., Chazdon R.L. 2009. Rain forest nutrient cycling and productivity in response to large-scale litter manipulation. *Ecology* 90 (1):109-21
- Young B. E, Derosier D. and Powell G.V.N. 1998. Diversity and conservation of understory birds in the Monteverde Mountains, Costa Rica. *Auk* 115: 998-1016.

Zacharias, Mark A. and Roff, John C. 2000. A Hierarchical Ecological Approach to Conserving Marine Biodiversity. *Conservation Biology*, Vol. 14, No. 5:1327-1334.

Zamora Nelson. 2008. Unidades fitogeográficas para la clasificación de ecosistemas terrestres en Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente/no.54*: 14-20. Disponible en <http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A3049E/A3049E.PDF>

## Anexo 1: Sistema de clasificación fisionómica-ecológica de las formaciones vegetales de la Tierra (Sistema UNESCO)

El sistema de clasificación de la vegetación utilizado en el mapa de Ecosistemas de Centro América es una adaptación el sistema original de la UNESCO y es el producto del trabajo conjunto de un equipo de especialistas de la Región Centroamérica (Vreugdenhil, et. al., 2002). El sistema adoptado es jerárquico y consta de los siguientes niveles:

Nivel	Código
Clase de formación	I, II, III, ... VIII
Subclase	A, B, C, ....
Grupo	1, 2, 3, ....
Formación	a, b, c, d, ....
Subformación	(1), (2), (3), ....
Sub Sub-formación	(a), (b), (c), ....

La definición y reconocimiento en el campo de las cuatro primeras subdivisiones del sistema UNESCO es fácil y reproducible en cualquier parte del mundo; sin embargo las sub formaciones y las divisiones de las sub formaciones son muy particulares y dependen del tipo de hábitat bajo estudio o del criterio del analista. En términos generales, el Sistema UNESCO reconoce que los ecosistemas son “unidades” complejas y muy variadas y que por tanto el procedimiento utilizado para su clasificación debe ser por un lado suficientemente claro y con límites visibles; pero por otro no puede basarse en normas rígidas y respuestas uniformes de la vegetación ante uno u otro factor.

### Clase de formación o clase fisonómica

EL primer nivel de la clasificación, la *clase de formación* o *clase fisonómica*, está basada en la apariencia o fisonomía de la vegetación dominante (Vreugdenhil Daan, et. al., 2002).

- I. *Bosque denso o cerrado*. Ecosistema constituido por árboles con una altura total superior o igual a 5 metros, con copas que se tocan entre sí y con una cobertura de copas superior al 60%. En el presente estudio no se consideró la cobertura de copas ya que no se realizó trabajo de campo. La definición de bosque corresponde a la utilizada en “Mapa de Cobertura de la Tierra” elaborado por el SINAC-MINAE (2000).
- II. *Bosque ralo*. Ecosistema constituido por árboles con una altura total superior o igual a 5 metros pero con copas que en su mayoría no se tocan entre sí y con una cobertura de copas superior o igual al 35%. Este es un bosque abierto. En el presente estudio no se consideró esta clase fisonómica.
- III. *Arbustales*. Ecosistema constituido por árboles y arbustos leñosos con una altura total entre 0.5 a 5 metros; con bejucos y/o enredaderas y con copas que pueden o no tocarse entre sí y con una cobertura de copas superior o igual al 30%. Esta clase *no incluye* el bosque en una etapa de sucesión temprana (Ej. Charral en Costa Rica).
- IV. *Brezales y formaciones arbustivas similares (arbustos enanos <50cm)*. Ecosistema formado por arbustos y matorrales que muy raramente exceden 50 cm de alto. Esta clase no existe en el “Mapa de Cobertura de la Tierra” elaborado por el SINAC-MINAE (2000).
- V. *Herbazales (Pastizales, llanuras y formaciones similares)*. Ecosistema dominado por pastos, graminoides y otras plantas herbáceas. Plantas leñosas (árboles y arbustos) pueden estar

presenten pero su cobertura de copas no debe exceder un 30% (Ej. sabanas en diversas condiciones geomorfológicas). Esta clase corresponde a algunas áreas clasificadas como pastos y humedales en el “Mapa de Cobertura de la Tierra” elaborado por el SINAC-MINAE (2000). Ejemplos: sabanas, pantanos y marismas.

- VI. *Desiertos y otras áreas sin o con escasa cobertura vegetal.* Suelo o roca expuesta con escasa o nula cobertura vegetal. No considera áreas agrícolas (terrenos en barbecho). Esta clase corresponde a algunas áreas clasificadas como “sin cobertura vegetal” en el “Mapa de Cobertura de la Tierra” elaborado por el SINAC-MINAE (2000).
- VII. *Formaciones acuáticas de agua dulce.* Ecosistemas acuáticos de agua dulce, formado tanto por plantas flotantes como fijas que requieren de una tabla de agua sobre el suelo para sobrevivir durante todo o la mayor parte del año (áreas inundadas). No incluye vegetación leñosa ni arbórea. Esta clase no existe en el mapa de uso-cobertura del SINAC-MINAE (2000); sin embargo su vegetación espacial se aproximó utilizando el mapa de Ecosistemas de Costa Rica y el mapa de Humedales de Costa Rica (Bravo y Ocampo, 1993). La vegetación dominante está conformada por tifa, gramíneas altas y otra vegetación similar.

La clasificación original de UNESCO no considera sistemas acuáticos sin vegetación (v.g. lagos, embalses; lechos de ríos) ni sistemas antropogénicos (sistemas agros productivos) y por tanto fue necesario adicionar las siguientes clases:

VIII *Lagunas, estuario y otros cuerpos de agua terrestres.* Esta categoría incluye todos los cuerpos de agua no considerados en la clase VII tales como lechos de ríos, lagos y lagunas. No incluye elementos antrópicos tales como embalses.

IX *Sistemas productivos terrestres.* Incluye áreas dedicadas a actividades pecuarias y agrícolas; así como los embalses y canales artificiales.

X. *Sistemas de acuicultura y maricultura.* Incluye áreas dedicadas a la vegetación de peces de agua dulce (acuicultura) y las camaroneras.

XI. *Sistemas urbanos.* Áreas urbanas

**Anexo 2: Clasificaciones eco-fisionómico-estructurales Costa Rica (1863-1945)**

Autor	Clasificación	Observaciones
Wagner, 1863. Costa Rica.	Región de bosques siempre verdes	0-600 msnm. Temperatura media de 24 - 26 °C. Palmas, Musáceas, Aráceas
	Región de los helechos arborescentes y orquídeas	600-1300 msnm, temperatura media 18°C.
	Región de las rosáceas, senecioideas (compositae) y bambúes, con Agave americana	1300-1750 msnm
	Región de las cupulíferas y Betuláceas ( <i>Quercus</i> y <i>Alnus</i> )	1750-3000 msnm
	Tierras altas de los volcanes	3300 msnm
Hoffman, 1865. Costa Rica	Regiones costeras	No indica elevación
	Región de los bosques húmedos y sabanas	0-1000 msnm
	Región de las tierras altas	1000 a 1600 msnm
	Región montano tropical	1650-230 msnm
	Región de los robles ( <i>Quercus</i> )	2300-3000 msnm
	Región de la vegetación arbustiva	3000-3300 msnm
Región de la vegetación subalpina	3000 msnm	
Polakowsky, 1879.	Terrenos cultivados	Escala 1:2.250.000
	Bosques vírgenes	Es la primera mención que se hace de la vegetación de sabana en Costa Rica. Oersted (1863) la denominó "catinga".
	Bosques alterados	
	Sabanas	
Wercklé, 1909. La subregión fitogeográfica costarricense	Región caliente	0-800 msnm
	Región templada	800-1600msnm
	Región fría	+1600msnm
L. Weibel, 1939. Costa Rica.	Bosque lluvioso tropical siempre verde, sabanas y bosques deciduos.	Escala 1: 3.350.000
P. E. James, 1942. Nicaragua, Costa Rica y Panamá.	Sabanas; matorrales; bosques tropicales; y bosques de coníferas.	Escala 1: 2.200.000
Servicio Forestal de los Estados Unidos de América 1943. Costa Rica	Bosques vírgenes (bosque tropical siempre verde); bosques alterados (bosque tropical siempre verde); bosques en crecimiento secundario (bosque tropical siempre verde); bosque nuboso (bosque tropical siempre verde); palmar anegado; matorral de altura; sabanas y tierras agrícolas.	Escala 1:1.500.000

### Anexo 3: Factores de control e impulsores de cambio en la ecorregión y el ecosistema

Factor	Ecorregión	Ecosistema
Clima	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Dinámica de procesos meteorológicos globales y de mesoescala (v.g. Desplazamiento de la Zona de Convergencia Intertropical-ZCI, patrón anual de vientos alisios del NE y SW; empujes fríos, tormentas tropicales, ENSO).</li> <li>• Circulación de agua y nutrientes a escala de vertiente hidrográfica.</li> <li>• Dinámica regional de eventos que alteran el “Gran Ecosistema” (v.g. patrones regionales de incendios, sequías, inundaciones).</li> <li>• Restringe/favorece grandes patrones de uso de la tierra.</li> <li>• Restringe/favorece enfermedades.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Dinámica de procesos meteorológicos subregionales (v.g. procesos orográficos, brisas de valle-montaña, procesos convectivos en tierras bajas, condensación de humedad en tierras altas).</li> <li>• Circulación de agua y nutrientes a nivel de subcuenca hidrográfica (i.e. principales tributarios de una cuenca mayor).</li> <li>• Dinámica local de impulsores de cambio (v.g. incendios, inundaciones, deslizamientos asociados a grandes terremotos).</li> <li>• Restringe/favorece patrones locales de uso de la tierra.</li> </ul>
Relieve, geología y suelo	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Dinámica geológica y edafológica regional (v.g., cronología, génesis, órdenes de suelos).</li> <li>• Patrones de erosión/deposición regionales (v.g. vertientes).</li> <li>• Define pisos o regiones térmicas.</li> <li>• Modifica condiciones climáticas regionales (v.g. sotavento y barlovento).</li> <li>• Define patrones regionales de suelo, el cual es controlado por: material parental, clima, topografía, seres vivos (incluido el ser humano) y tiempo.</li> <li>• Incide en el uso de la tierra, riesgos naturales.</li> <li>• Recursos geológicos.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Dinámica morfotectónica subregional (v.g. litologías, ordenes, grades grupos).</li> <li>• Patrones de erosión/deposición locales (v.g. Montañas Vs Valles Vs llanuras)</li> <li>• Modifica condiciones climáticas locales (v.g. vientos, distribución espacial de lluvia).</li> <li>• Patrones subregionales de disponibilidad de humedad, nutrientes, densidad aparente y textura según su origen climático-geológico y relieve.</li> <li>• Presencia de algún factor dominante en el suelo (v.g. áreas anegadas, suelos orgánicos).</li> <li>• Incide en el uso de la tierra, riesgos naturales.</li> </ul>

Bióticos	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Afinidad zoogeográfica y fitogeográfica de fauna y flora.</li> <li>• Patrones regionales de uso-cobertura de la tierra (v.g. zonas agrícolas, ganaderas, forestales).</li> <li>• Extinción, invasión de especies a nivel regional.</li> <li>• Cultivos y plantaciones de gran escala.</li> <li>• Transformaciones regionales del paisaje.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• La vegetación natural y la fauna muestran una afinidad a nivel de familias y géneros así como en formas de vida (v.g. árboles, arbustos, herbazales, palmas, lianas-bejucos).</li> <li>• Definen fisonomía y composición del ecosistema (v.g. cultivo de banano, café, palma africana, pastos de altura, bosque).</li> </ul>
Económicos	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Inciden en el modelo de desarrollo económico de la ecorregión.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Impulsores de cambio que se expresan como uso del territorio local.</li> </ul>
Sociales	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Actores sociales que interactúan a escala regional.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Impulsores de cambio que imprimen una dinámica particular a nivel local.</li> </ul>
Culturales	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Expresiones materiales, tradiciones o espirituales características de la región</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Impulsores de cambio que motivan un uso particular a nivel local.</li> </ul>



#### Anexo 4: Región biogeográfica Neotropical (Morrone 2014).



Morrone (2014) basado en el análisis biogeográfico de taxones de plantas y animales terrestres, propone dividir biogeográficamente la región Neotropical en tres sub-regiones (Antillana, Brasileña y Chaco), dos zonas de transición (México y América del Sur), siete dominios (Mesoamericano, Pacífico, Boreal brasileño, sudoeste de Amazonía, el sureste de Amazonía, Chaco y Paraná) y 53 provincias.

## **Anexo 5: Definición de bosque utilizado en el mapa de ecosistemas terrestres**

### **Mapa de tipos de bosques de Costa Rica**

“Bosque es un área de tierra con un tamaño mínimo de 1,0 hectárea, con una cobertura de dosel (copa) de más de 30%, con árboles con un potencial para alcanzar una altura mínima de 5 metros a su madurez in situ. Un bosque puede consistir de formaciones cerradas donde los árboles de varios estratos y sotobosque cubren una alta proporción del terreno, o de formaciones abiertas con cobertura del dosel (copa) de más de 30%. Rodales naturales jóvenes, y todas las plantaciones que no hayan alcanzado todavía una cobertura de dosel del 30%, o una altura de 5 metros son considerados bosques”. El bosque incluye Bosque maduro, bosque bajo manejo forestal, bosques naturales secundarios, plantaciones forestales, bosques intervenidos, manglares, bosque de palmas Ortiz (2014).

### **Mapa de cobertura forestal del 2005**

La definición de bosque incluye bosque maduro siempre verde con una cobertura de copa superior al 80%, bosque secundario tardío, intermedio y temprano así como bosque caducifolio (Sánchez-Azofeifa et al. 2006).

### **Mapa de cobertura forestal de 1997**

El término bosque incluye bosque maduro, secundario, mangle y palma (*Raphia taedigera*). El bosque se define como una “masa forestal madura o secundaria con una altura superior a los 6 m y con una densidad de vegetación arbórea y arbustiva suficientemente alta de tal forma que no exista pasto en el sotobosque. Para el bosque seco esto significa la presencia de un estrato bajo de 2-3m formado por arbustos y enredaderas.” (CCT-CIEDES, 1988)

## Anexo 6: Lista de ecosistemas naturales y antropogénicos

Ecosistemas naturales: 93 clases

Bosque maduro 17

Bosque nuboso 19

Bosque seco 18

Bosque caducifolio 5

Bosque secundario 17

Bosque mangle 7

Bosque de palma 5

Humedal 3

Paramo 2

ECOSISTEMA	AREAHA
Bosque nuboso maduro Talamanca Caribe	307153
Bosque maduro Talamanca Caribe	169567
Bosque maduro Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	161754
Bosque seco caducifolio Península de Nicoya Pacifico Noroeste	138259
Bosque secundario Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	132219
Bosque maduro Llanuras Caribe Norte	112723
Bosque maduro Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	111466
Bosque maduro Caribe Sur	104306
Bosque maduro Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	99262
Bosque nuboso maduro Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	88644
Bosque maduro Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	83907
Bosque nuboso maduro Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	79534
Bosque seco secundario Península de Nicoya Pacifico Noroeste	76664
Bosque maduro Piedemonte Oriental Tilaran-V. Arenal Zona Norte	72082
Bosque maduro Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	52096
Bosque maduro Herradura-Turrubares Pacifico Central-Sur	50903
Bosque maduro Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	49864
Bosque seco secundario Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	47532
Bosque maduro Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	47510
Bosque secundario Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	45737
Bosque seco caducifolio Cuenca baja rios Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste	44370
Bosque seco maduro Península de Nicoya Pacifico Noroeste	41712
Bosque secundario Herradura-Turrubares Pacifico Central-Sur	38090
Bosque secundario Llanuras Caribe Norte	38078
Bosque seco secundario Cuenca baja rios Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste	37032
Bosque secundario Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacifico Central-Sur	35407
Bosque seco maduro Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	32443
Bosque secundario Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	32097
Bosque palma Llanuras Caribe Norte	31935
Bosque maduro Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	30685
Bosque maduro Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacifico Central-Sur	28494

Bosque seco maduro Cuenca baja rios Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste	23391
Bosque secundario Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	22755
Bosque seco secundario Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	20626
Bosque seco caducifolio Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste	19696
Bosque nuboso secundario Talamanca Caribe	19164
Bosque secundario Caribe Sur	18885
Bosque secundario Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	18686
Bosque nuboso maduro Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	18409
Bosque secundario Talamanca Caribe	17751
Bosque mangle Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	17245
Bosque seco caducifolio P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacifico Noroeste	15890
Bosque seco maduro P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacifico Noroeste	13778
Bosque secundario Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	13770
Bosque seco secundario Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste	13024
Bosque nuboso secundario Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	12959
Bosque seco secundario P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacifico Noroeste	12923
Bosque secundario Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	12790
Bosque nuboso maduro Piedemonte Tilarán-V. Arenal Zona Norte	12530
Bosque secundario Península de Nicoya Pacifico Noroeste	11303
Bosque secundario Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	11030
Bosque seco maduro Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	10023
Bosque secundario Piedemonte Oriental Tilarán-V. Arenal Zona Norte	9635
Bosque nuboso maduro Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	8390
Bosque mangle Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste	7829
Bosque nuboso secundario Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	7823
Bosque secundario Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	7659
Bosque palma Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	7586
Bosque mangle Cuenca baja rios Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste	6975
Paramo Talamanca Caribe	6791
Bosque maduro Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	6572
Bosque nuboso maduro Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	5746
Bosque seco caducifolio Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	5681
Humedal Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	5487
Bosque caducifolio Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	5292
Bosque palma Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	5184
Bosque seco maduro Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste	5104
Bosque seco caducifolio Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	5019
Bosque caducifolio Herradura-Turrubares Pacifico Central-Sur	5011
Paramo Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	4748
Bosque mangle Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	4672

Bosque palma Caribe Sur	3763
Bosque secundario Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	3610
Bosque nuboso maduro Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	3578
Bosque maduro Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	3524
Bosque nuboso maduro Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	2728
Bosque caducifolio Península de Nicoya Pacifico Noroeste	2199
Bosque mangle Península de Nicoya Pacifico Noroeste	1928
Bosque nuboso secundario Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	1737
Bosque maduro Península de Nicoya Pacifico Noroeste	741
Bosque nuboso secundario Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	674
Bosque nuboso secundario Piedemonte Tilarán-V. Arenal Zona Norte	571
Humedal Llanuras Caribe Norte	350
Bosque mangle P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacifico Noroeste	327
Bosque nuboso secundario Valle Central, Caribe	307
Bosque palma Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	244
Bosque nuboso secundario Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	237
Bosque nuboso secundario Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	83
Humedal Piedemonte Oriental Tilarán-V. Arenal Zona Norte	52
Bosque mangle Caribe Sur	43
Bosque caducifolio Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	29
Bosque caducifolio Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	22
Bosque nuboso secundario Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	16

**Ecosistemas antrópicos: 159 clases**

27 agrícolas  
 33 pasto  
 32 no forestal  
 23 urbano  
 27 Plantación forestal  
 16 agua  
 Nubes 1

ECO_ANTROP	AREAHA
Pasto Llanuras Caribe Norte	143646
Pasto Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	116803
Pasto Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	102712
Pasto Península de Nicoya Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	99694
Pasto Cuenca baja ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	91813
No forestal Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	67015
No forestal Cuenca baja ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	66873
Agrícola Llanuras Caribe Norte	64400
Pasto Piedemonte Oriental Tilarán-V. Arenal Zona Norte	57624
Pasto Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	51808
Pasto Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	49991
nubes	49745
Pasto Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	47707
No forestal Llanuras Caribe Norte	44783
No forestal Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	44552
Pasto Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	43489
Pasto Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacifico Central-Sur	42767
Pasto Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	41459
Agrícola Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	39013
Agrícola Cuenca baja ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	38678
Pasto Herradura-Turrubares Pacifico Central-Sur	36878
Agrícola Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	36774
Pasto Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	35511
Pasto Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	33387
Pasto Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	33360
No forestal Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	30764
Agrícola Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	28896
Pasto Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	27145
P. forestal Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	24567
Pasto Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte tierras nubladas	24055

Agrícola Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacifico Central-Sur	23189
Agrícola Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	23033
No forestal Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	21797
No forestal Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	19037
Pasto Talamanca Caribe	18648
Agrícola Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	17519
No forestal Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	17366
Pasto Caribe Sur	17099
No forestal Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacifico Central-Sur	16138
No forestal Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	15237
Urbano Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	15216
Agrícola Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	15129
P. forestal Península de Nicoya Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	15117
No forestal Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte tierras nubladas	14891
No forestal Piedemonte Oriental Tilarán-V. Arenal Zona Norte	14546
Agrícola Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	13641
Pasto Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico	12885
Pasto Península de Nicoya Pacifico Noroeste	12870
Pasto P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	11486
Agrícola Caribe Sur	11151
No forestal Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	10398
No forestal Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	10353
Pasto Talamanca Caribe tierras nubladas	10341
Agrícola Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	10237
Pasto Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	9833
P. forestal Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	9759
P. forestal Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	9272
Agrícola Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	9010
Agua Piedemonte Oriental Tilarán-V. Arenal Zona Norte	8971
Agrícola Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte tierras nubladas	8006
Pasto Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur tierras nubladas	7357
No forestal Península de Nicoya Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	7166
Agrícola Talamanca Caribe	7109
Agrícola Piedemonte Oriental Tilarán-V. Arenal Zona Norte	6711
No forestal Talamanca Caribe	6159
P. forestal Llanuras Caribe Norte	5973
P. forestal Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	5725
No forestal Caribe Sur	5651
No forestal Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	5414

No forestal Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	4867
Agua Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	3991
No forestal Herradura-Turrubares Pacifico Central-Sur	3843
No forestal Talamanca Caribe tierras nubladas	3653
Agua Cuenca baja ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	3148
P. forestal Herradura-Turrubares Pacifico Central-Sur	3140
No forestal Valle Central, Caribe tierras nubladas	2599
Agrícola Herradura-Turrubares Pacifico Central-Sur	2451
P. forestal Cuenca baja ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	2439
Agua Llanuras Caribe Norte	2376
Pasto Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico tierras nubladas	2328
Agrícola Talamanca Caribe tierras nubladas	2121
Agua Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	2099
P. forestal Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacifico Central-Sur	2039
Agrícola Valle Central, Caribe tierras nubladas	1978
No forestal Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur tierras nubladas	1956
P. forestal Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	1879
Urbano Llanuras Caribe Norte	1860
No forestal Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	1768
Urbano Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacifico Central-Sur	1686
P. forestal Caribe Sur	1636
Urbano Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	1630
P. forestal Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	1492
Urbano Cuenca baja ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	1433
Urbano Valle Central, Caribe tierras nubladas	1377
P. forestal Talamanca Caribe	1361
No forestal Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacifico tierras nubladas	1355
Urbano Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste	1355
Urbano Caribe Sur	1318
P. forestal Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur	1281
Agrícola Península de Nicoya Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	1234
Agua Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur	1224
P. forestal P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	1214
Agua Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	1105
Urbano Osa-Burica-Coto Colorado Pacifico Central-Sur	1090
P. forestal Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	1011



P. forestal Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	978
P. forestal Península de Nicoya Pacífico Noroeste	973
Agrícola Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacífico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	968
No forestal P. Santa Elena-Descartes, La Cruz Pacífico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	961
P. forestal Piedemonte Oriental Tilarán-V. Arenal Zona Norte	932
Urbano Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacífico Central-Sur	929
Agua Caribe Sur	925
No forestal Península de Nicoya Pacífico Noroeste	924
Urbano Península de Nicoya Pacífico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	916
P. forestal Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacífico	907
Agua Cerros Cerca de Piedra, Congo, Piedras Negras, Barranca, Esparza y Orotina Pacífico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	872
Agrícola Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte	850
Agua Talamanca Caribe	790
Pasto Piedemonte Tilarán-V. Arenal Zona Norte tierras nubladas	689
P. forestal Talamanca Caribe tierras nubladas	657
Agrícola Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacífico Central-Sur tierras nubladas	652
No forestal Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte tierras nubladas	636
No forestal Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacífico Noroeste	630
P. forestal Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacífico Noroeste	623
Urbano Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacífico Central-Sur	591
Pasto Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacífico Noroeste tierras nubladas	581
P. forestal Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacífico tierras nubladas	530
P. forestal Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte tierras nubladas	527
Pasto Valle Central, Caribe tierras nubladas	523
P. forestal Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacífico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	499
Urbano Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	400
Urbano Talamanca Caribe	377
Urbano Fortuna-Llanura de San Carlos Zona Norte	352
Pasto Sta. Cecilia-Cord. Guanacaste Zona Norte tierras nubladas	350
No forestal Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacífico Noroeste tierras nubladas	337
P. forestal Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacífico Central-Sur tierras nubladas	273
Agrícola Península de Nicoya Pacífico Noroeste	258
Agrícola Cuenca alta río Tárcoles-Valle Central, Pacífico tierras nubladas	216
Urbano Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte tierras nubladas	216
Agua Valles General-Coto Brus-Meseta San Vito Pacífico Central-Sur	208
Pasto Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacífico Noroeste tierras nubladas	160
Urbano Herradura-Turubares Pacífico Central-Sur	146
Agua Península de Nicoya Pacífico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	139
Agua Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte	125
Urbano Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacífico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	101

Urbano Piedemonte Oriental Tilarán-V. Arenal Zona Norte	94
Urbano Llanuras Guatusos-San Carlos Zona Norte	82
P. forestal Valle Central, Caribe tierras nubladas	67
Urbano Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	43
Urbano Península de Nicoya Pacifico Noroeste	36
Agrícola Cord. Tilarán-Montes del Aguacate Pacifico Noroeste tierras secas y de fuerte estacionalidad	33
Agua Talamanca Caribe tierras nubladas	29
No forestal Piedemonte Tilarán-V. Arenal Zona Norte tierras nubladas	28
Agrícola Alto Fupinas-Cord. Guanacaste Pacifico Noroeste	28
Pasto Fila Costeña o Brunkeña Valle Parrita Pacifico Central-Sur tierras nubladas	28
Agua Península de Nicoya Pacifico Noroeste	10
Agua Piedemonte Oriental Cordillera Volcánica Central Zona Norte tierras nubladas	8
No forestal Cuenca baja ríos Cañas-Tempisque-Bebedero-Meseta Santa Rosa Pacifico Noroeste	8
Urbano Diamante-Cedral-Carpintera-Talamanca Pacifico Central-Sur tierras nubladas	1