

2 Interceptación de la precipitación en bosques secundarios de potreros abandonados en el noroeste de Costa Rica

Rainfall interception by secondary forests from abandoned pastures in northwestern Costa Rica

2.1 Resumen

Los bosques secundarios constituyen una parte importante de la cobertura forestal en los trópicos, pero su efecto sobre los procesos ecohidrológicos ha sido poco estudiado. Se utilizó el enfoque funcional para evaluar si el tipo florístico de bosque y las propiedades funcionales del dosel determinan la interceptación de precipitación y su variabilidad espacial. Se midieron las propiedades funcionales del dosel y el flujo del follaje en parcelas de 0,12 ha para dos distintos tipos florísticos de bosque secundario (n=18) en el noroeste de Costa Rica. Se midió el flujo de follaje en cada parcela utilizando 21 recolectores fijos espaciados cada 10 m en un patrón de muestreo sistemático cuadrado. Independientemente del tipo de bosque, la interceptación mediana fue del 15% de la precipitación bruta (rango 2-28%) para los 45 días de estudio. La mediana del coeficiente de variación (CV) de la interceptación, como medida de su variabilidad espacial dentro de la parcela, fue de 128% (39-1023%). Los resultados indican que la composición taxonómica y funcional de las especies dominantes del dosel puede diferir sin tener un efecto en la interceptación de la precipitación. A nivel de parcela, la interceptación de precipitación se relacionó positivamente con la media ponderada de la comunidad de grosor foliar, mientras que el CV de la interceptación estuvo asociado principalmente con la abundancia y distribución tridimensional de los elementos del dosel (número de tallos, variabilidad de altura del dosel y variabilidad del índice de área foliar). Los valores de interceptación encontrados para estos bosques restaurados por sucesión natural secundaria en potreros abandonados son menores a los reportados para otros bosques secundarios de bajuras tropicales en Costa Rica. Nuestros resultados sugieren que las medias ponderadas de rasgos foliares, particularmente aquellas asociadas con la resistencia estructural de las hojas, son tan importantes como los elementos estructurales del dosel en la partición de la precipitación por parte del dosel. Este estudio apoya la importancia de considerar las propiedades funcionales del dosel en la evaluación de procesos ecohidrológicos como la interceptación y desarrolla la posibilidad de utilizar el enfoque funcional para evaluar la provisión de servicios ecosistémicos hidrológicos.

Palabras clave: interceptación, flujo del follaje, bosque secundario, media ponderada de la comunidad.

2.2 Introducción

Como la forma predominante de cobertura forestal en los trópicos (FAO 2010; Chazdon 2014), los bosques secundarios juegan un papel importante en los procesos ecohidrológicos de la región, modificando la cantidad y distribución del flujo hídrico y, por lo tanto, la provisión de servicios ecosistémicos hidrológicos para el bienestar humano (Brauman *et al.*

2007). Cuando la precipitación entra en contacto con la vegetación, una porción de ella es interceptada y excluida del resto del ciclo hidrológico terrestre (Crockford y Richardson 2000; Carlyle-Moses y Gash 2011). Pero el estado de conocimiento de la interceptación de la precipitación por bosques tropicales secundarios a nivel de paisaje es escaso (Bruijnzeel 2004; Zimmermann *et al.* 2013; Chain-Guadarrama *et al.* 2014) y para predecir efectos hidrológicos de cambios de uso del suelo y el cambio climático en los paisajes tropicales existe una necesidad urgente por generar datos empíricos que alimenten los modelos hidrológicos (Nadkarni y Sumera 2004; Malmer *et al.* 2010).

La complejidad del dosel ha mantenido elusiva la comprensión del recorrido del agua de precipitación hacia el suelo (Pypker *et al.* 2011). En el esfuerzo por comprender el efecto de las características del dosel sobre el proceso de interceptación de la precipitación se ha propuesto la utilización del enfoque funcional (Fu *et al.* 2009; Aquino Yaringaño 2010; Miranda Gómez *et al.* 2013; Chain-Guadarrama *et al.* 2014). Varios autores consideran que los rasgos funcionales, comprendidos como características morfológicas o fisiológicas medibles a nivel individual (Cornelissen *et al.* 2003; Violle *et al.* 2007), pueden informar más sobre los efectos de una comunidad biológica en los ecosistemas, que su riqueza y diversidad taxonómica (Díaz y Cabido 2001; Casanoves *et al.* 2011a).

El presente estudio pretende contribuir al conocimiento de los procesos ecohidrológicos de los bosques regenerados por sucesión natural secundaria en potreros abandonados de un paisaje en el noroeste de Costa Rica. El propósito de la investigación fue determinar la influencia de las características taxonómicas y funcionales de los bosques sobre la cantidad de interceptación de la precipitación y su distribución espacial, utilizando el enfoque funcional a nivel de parcela y de recolector.

Con carácter exploratorio, se seleccionaron dos tipos de bosque con distintas especies dominantes y se recolectó flujo del follaje por un periodo de 45 días para responder las siguientes preguntas: 1) ¿Existen diferencias entre los dos tipos de bosque con respecto a las características de su dosel, la interceptación de la precipitación y su distribución espacial?, y 2) ¿Qué rasgos funcionales del dosel determinan la cantidad y distribución espacial de interceptación y cómo contribuyen a ello? De antemano, se propusieron las siguientes hipótesis: 1) Existen diferencias significativas en la cantidad de interceptación de la precipitación y su distribución espacial entre los distintos tipos de bosque, en función de sus distintas especies dominantes y características funcionales, y 2) Las medias ponderadas de área foliar, contenido foliar de materia seca, grosor foliar, densidad foliar, retención de agua foliar, cobertura de copas, índice de área foliar, altura y profundidad del dosel se relacionan positivamente con la interceptación, mientras que el área foliar específica se relaciona negativamente.

2.3 Metodología

2.3.1 Sitio.

El estudio se desarrolló en la península de Nicoya (85.0° – 85.5° W, 9.8° – 10.0° N), que limita al noreste con el golfo de Nicoya y al suroeste con el océano Pacífico. La mayor parte de la península se encuentra por debajo de los 500 msnm, pero en el centro es atravesada por una cordillera que alcanza poco más de 1,000 msnm. El sitio de estudio se caracteriza por una estacionalidad climática bien definida con ocho meses de periodo lluvioso (mayo a diciembre) y cuatro meses de periodo seco (enero a abril), presentando un promedio anual de 99 días con lluvia (Solano y Villalobos 2000). La precipitación media anual en las parcelas de estudio es de entre 1,710 mm a 2,458 mm y la temperatura media anual es de entre 22.6 a 26.6°C (Hijmans *et al.* 2005).

La península de Nicoya ha sufrido cambios antropogénicos dramáticos de cobertura vegetal. Inició una fase de deforestación a causa de prácticas intensivas y extensivas de ganadería entre 1960-1980, disminuyendo a un 21% de cobertura forestal; para luego recuperarse a un 44% de cobertura forestal en el 2005 y alcanzar 57% de cobertura forestal para el 2013 (Arroyo-Mora *et al.* 2005; Calvo-Alvarado *et al.* 2009; SINAC 2014). La zona de vida predominante es el bosque húmedo tropical (Holdridge 1978; ITCR 2014).

En el sitio de estudio, Granda Moser *et al.* (2015) identificaron tres distintos tipos de bosques regenerados por sucesión natural secundaria sobre potreros abandonados, denominados según sus especies dominantes como: (1) bosque *Schizolobium parahyba* y *Miconia argentea*, (2) bosque *Semialarum mexicanum* y *Lonchocarpus* spp. y (3) bosque *Guazuma ulmifolia*. Estos bosques no se diferencian por edad de abandono, densidad de árboles, área basal o estrato altitudinal, por lo que no representan una secuencia de etapas de sucesión, sino más bien una respuesta a los factores ambientales, espaciales y antropogénicos que caracterizan a la península de Nicoya (Granda Moser *et al.* 2015).

El presente estudio se enfoca en el bosque de *Schizolobium-Miconia* que se caracteriza por la presencia de especies con potencial valor comercial (p.e. *Schizolobium parahyba*, *Cordia alliodora*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Anacardium excelsum*), y el bosque de *Guazuma*, que no se diferencia del anterior en términos de riqueza y diversidad, pero se caracteriza por la abundancia de especies pioneras asociadas a potreros (p.e. *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba* y la misma *Cordia alliodora*) (Granda Moser *et al.* 2015).

2.3.2 Diseño del estudio y mediciones.

A lo largo del paisaje en estudio se seleccionaron 18 sitios de muestreo en los mismos parches de bosque de la red de parcelas temporales de Granda Moser *et al.* (2015) que fue evaluada en términos de composición florística, y posteriormente, Álvarez (2017) realizaron una caracterización funcional. Se establecieron nueve parcelas de 0.12 ha (20 x 60 m) en cada uno de los tipos de bosque. Se priorizaron parches de bosque con una estructura del dosel desarrollada, excluyendo valores extremos bajos y altos de área basal para evitar

estructuras atípicas del dosel producto de edades tempranas o presencia de árboles remanentes.

Se seleccionaron sitios con altitudes menores a 500 msnm, siendo representativo del 90% del área de estudio y evitando efectos de precipitación horizontal por niebla. Las parcelas se encontraban en pendientes de 8 a 75% (mediana 30%), con una edad de abandono de 15 a 35 años (mediana 21 años), área basal de 11.68 a 18.45 m² ha⁻¹ (mediana 15.43 m² ha⁻¹) y cantidad de tallos por hectárea de 358 a 817 (525).

A diferencia de Granda Moser et al. (2015), la selección de parcelas del presente estudio resultó en diferencias significativas para la altitud de las parcelas por tipo de bosque. En promedio, las parcelas del bosque *Schizolobium-Miconia* se encontraron a mayor altitud (248 msnm) que las parcelas de *Guazuma* (142 msnm). No existen diferencias entre los tipos de bosque para las demás propiedades.

2.3.2.1 Precipitación bruta y flujo del follaje

Las mediciones de precipitación bruta (P_g) y flujo del follaje (FF) se realizaron del 17 de junio al 9 de agosto del 2016, aproximadamente un mes después de haberse iniciado la época lluviosa. La distancia entre parcelas a lo largo del paisaje impidió obtener registros diarios por lo que se realizaron mediciones periódicas cada nueve días, agrupando parcelas cercanas en seis regiones de muestreo y alternando entre ellas, manteniendo una misma secuencia de medición entre periodos. Se obtuvieron registros para un periodo de 45 días consecutivos en cada parcela. Se registró la cantidad de P_g junto con la medición de FF en cada parcela.

Para la medición de FF, en cada parcela se establecieron 21 recolectores distribuidos sistemáticamente con 10 m de distancia entre ellos. Los recolectores de FF consistieron en embudos plásticos ($\emptyset \sim 0.19$ m) fijados a ~ 1 m sobre el suelo en una estaca de soporte y conectados a través de una manguera a recipientes plásticos de ~ 4 L de capacidad, resultando en una capacidad de captura máxima de FF de 141.8 mm. La altura del recolector evitó la influencia de la vegetación herbácea de los estratos inferiores del bosque y permitió concentrarse en el efecto del dosel dominante (Chain-Guadarrama et al. 2014).

Se instalaron recolectores de P_g idénticos a los recolectores de FF en áreas despejadas lo más cercano posible a cada una de las parcelas o grupo de parcelas (Zimmermann et al. 2013), que usualmente eran potreros. En promedio, los recolectores de P_g se encontraban a 482.1 m de las parcelas (rango 53-1539 m). Se adicionó una pelota de tenis de mesa dentro del embudo como válvula para reducir evaporación (Dietz et al. 2006; Chain-Guadarrama et al. 2014). La cantidad de P_g y FF se obtuvo mediante la decantación manual de los recipientes recolectores en probetas graduadas de 100 mL o 1.0 L con resolución de 1 mL y 20 mL, respectivamente. Además, se instalaron cuatro pluviómetros auto-vaciables con sus respectivos *data loggers* (Watchdog 1120, Spectrum Technologies, EU) colocadas en sitios cercanos a los grupos de parcelas. Se asumió la calibración previa por parte del proveedor.

2.3.2.2 Propiedades funcionales del dosel

Dentro de la parcela se registró la especie y el diámetro a la altura del pecho (dap), medido a ~ 1.3 m desde el nivel del suelo, de todos los individuos ≥ 10 cm dap. A nivel de

recolector, se consideraron a todos los individuos cuyas copas se encontraban en un radio de 1 m sobre la vertical de cada uno de los recolectores de FF, siguiendo la metodología propuesta por Chain-Guadarrama et al. (2014). De estos individuos se registraron: nombre común, especie, dap (cm), altura total (m), altura comercial (m), altura de la rama u hoja más baja (m), distancia al recolector (m) y presencia y abundancia de plantas trepadoras del dosel.

En el caso de las palmas que se encontraban sobre el recolector, pero no presentaban tallo, se midió el diámetro a la altura de la base (~ 0.2 m desde el nivel del suelo) de la aglomeración de peciolos de la planta. La presencia y abundancia de plantas trepadoras del dosel fue evaluada a escala de recolector incluyendo trepadoras leñosas, no leñosas y hemiepífitas, en conjunto.

Se registró la altura máxima de presencia de estas plantas (TH, m), la profundidad del dosel ocupado (TL, m) y su cobertura horizontal (TCH) y volumétrica (TCV). La cobertura de trepadoras fue evaluada utilizando la siguiente escala: $0 =$ ausencia, $1 = <20\%$, $2 = 20-40\%$, $3 = 40-60\%$, $4 = 60-80\%$, y $5 = >80\%$. A escala de parcela también se utilizó el porcentaje de recolectores de FF con presencia de plantas trepadoras. Para la identificación de las especies se contó con el acompañamiento de un parataxónomo experto en campo y la base de datos de Granda Moser et al. (2015).

Los rasgos funcionales seleccionados han sido propuestos y evaluados por otros estudios por su relación con el proceso de interceptación de la precipitación y provisión de servicios ecosistémicos hidrológicos (Park y Cameron 2008; Fu *et al.* 2009; Aquino Yaringaño 2010; Miranda Gómez *et al.* 2013; Chain-Guadarrama *et al.* 2014): AF (área foliar, mm^2), CFMS (contenido foliar de materia seca, mg g^{-1}), AFE (área foliar específica, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), RAF (retención de agua foliar, g m^{-2}), GF (grosor foliar, mm), DF (densidad foliar, mg mm^{-3}), AR (ángulo de ramas, categórico), CC (cobertura de copas, %), LAI (índice de área foliar, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$), CH (altura máxima del dosel, m) y CL (profundidad del dosel, m).

La recolección, manejo de muestras, medición y cálculo de rasgos funcionales se realizó con base en los protocolos desarrollados para el efecto (Cornelissen *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013) y fueron recolectados y medidos en conjunto con la investigación de Álvarez (2017) en el área de estudio. Para determinar RAF se sumergieron las muestras foliares en agua y se escurrieron brevemente para eliminar el exceso de agua y obtener el peso húmedo. Para la medición de GF se utilizó calibre vernier (Witkowski y Lamont 1991). El AR fue evaluado por observación utilizando una escala categórica ($1 <30^\circ$, 2 entre $30-60^\circ$ y $3 >60^\circ$). La estimación de CC se realizó con un densiómetro esférico, promediando cuatro mediciones en rumbos equidistantes sobre cada recolector de FF (Loescher *et al.* 2002).

Para la estimación de LAI se utilizó un ceptómetro (Accupar LP-80, Decagon Devices, EU) realizando mediciones ~ 1 m sobre el suelo en dos direcciones complementarias sobre cada recolector de FF. La vara de sensores del ceptómetro se colocó de tal manera que su punto medio se encontrara en el centro del recolector de FF. La distribución sistemática de mediciones debajo del dosel es apropiada para doseles cerrados y/o dispersos aleatoriamente (Bréda 2003).

Las mediciones se realizaron en condiciones de cielo nublado (sin sol directo) para evitar la sobreestimación de LAI. Las mediciones de referencia se realizaron en áreas abiertas desprovistas de vegetación cercanas a cada una de las parcelas (Bréda 2003; Kalácska *et al.* 2004). La medición de LAI se realizó durante el mismo periodo que la medición de P_g y FF. Se obtuvo el valor de LAI a través del procedimiento descrito por Decagon Devices (2015), asumiendo una distribución esférica de hojas ($\chi = 1$) sin obvias tendencias horizontales o verticales.

2.3.3 Cálculos.

2.3.3.1 Precipitación bruta e interceptación

El volumen de P_g y FF recolectado se transformó a flujo láminar (mm) dividiendo el volumen recolectado entre el área del embudo de recolección (Hornberger *et al.* 2014). Se utilizó el volumen de P_g de los recolectores establecidos en áreas abiertas para tomar en consideración las pérdidas periódicas por salpicaduras en los recolectores de FF y se asumió que los errores por diferencias en la energía cinética entre P_g y FF fueron mínimos.

No se contaba con los datos de 11 mediciones de P_g . La P_g superó la capacidad volumétrica del envase recolector en dos ocasiones. La ubicación de los recolectores de P_g en potreros y áreas despejadas visibles desde carreteras ocasionó la pérdida de los recolectores por ganado (3) e intervención humana (6). Se utilizaron modelos aditivos generalizados para realizar una interpolación de la precipitación bruta entre todos los recolectores ($R^2_{aj} = 0.85$).

La cantidad de pérdida por interceptación (I , mm) se estimó utilizando la ecuación de balance de masa de partición de la precipitación por el dosel del bosque propuesto por Crockford y Richardson (2000):

$$I = P_g - P_n$$

Donde P_g es la precipitación bruta o incidente, y P_n es la precipitación neta. Para los fines del presente estudio se consideró al FF como P_n (Chain-Guadarrama *et al.* 2014). Para el análisis de la interceptación (I) y su distribución espacial (DEI) a nivel de parcela se obtuvo la mediana y coeficiente de variación de la interceptación utilizando los datos de los 21 recolectores por parcela.

Por cada periodo de medición, entre el 12.4 y 36.2% de los recolectores se rebalsaron por exceso de la capacidad del recipiente. Cuando los recolectores de FF presentaron rebalse, pero su volumen máximo era superior a la precipitación bruta, se utilizó un dato estándar de FF equivalente a la capacidad máxima del envase recolector (141.8 mm) a manera de no sobreestimar la interceptación a nivel de parcela y subestimar su variabilidad a nivel de parcela. Se descartaron las mediciones de recolectores de FF que presentaron daños o rebalse (volumen máximo < P_g), correspondientes al 4% del total de mediciones.

2.3.3.2 Propiedades funcionales del dosel

La DF se obtuvo de la siguiente fórmula, adaptada de Witkowski (1991) y Onoda *et al.* (2011):

$$DF = \frac{1}{AFE \times GF}$$

Para describir las características funcionales del dosel a nivel de parcela se estimaron las medias ponderadas de la comunidad (CWM) (Violle *et al.* 2007). A nivel de parcela se utilizó el área basal (CWM_{AB}) y la cantidad de individuos (CWM_N) como medida de abundancia. A nivel de recolector se utilizó la adaptación propuesta por Chain-Guadarrama *et al.* (2014), estimando la media ponderada del recolector utilizando el área basal (CoWM_{AB}), cantidad de individuos (CoWM_N) o cantidad de ramas sobre el recolector (CoWM_R) como ponderadores de abundancia. Se propone que una medida de ocupación de copas en el plano vertical podría ser apropiada para evaluar a los rasgos funcionales de un dosel en relación con el proceso de interceptación de lluvia. La CWM y CoWM se calcularon a partir de la siguiente fórmula, adaptada de Casanoves *et al.* (2011a):

$$CWM \text{ ó } CoWM = \sum_{i=1}^S w_i x_i$$

Donde S es el número total de especies en la parcela (CWM) o sobre el recolector de FF (CoWM), w_i es la abundancia relativa de la i -ésima especie y x_i es el valor del rasgo en la i -ésima especie. Todas las medias ponderadas fueron estimadas utilizando el software FDiversity (Casanoves *et al.* 2011b). Para las variables CC, LAI, CH, CL, dR, TH, TL, TCH y TCV se escalan los resultados a nivel de parcela utilizando la mediana de los recolectores dentro de cada parcela.

2.3.4 Análisis estadístico.

Los análisis estadísticos se ejecutaron en el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011) bajo el enfoque de modelos lineales generales y mixtos. Se modelaron errores y heteroscedasticidad para el cumplimiento de los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad, verificando este último mediante la prueba de Shapiro-Wilks. Se buscó el modelo más parsimonioso con base en el criterio de información de Akaike (AIC) y el criterio de información bayesiano (BIC), y en caso de que no concordaran se realizó una prueba del cociente de máxima verosimilitud (LRT).

Se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para la comparación de medias de los rasgos funcionales del dosel a nivel de parcela. En el caso de encontrar efectos significativos, se utilizó LSD de Fisher para la comparación de medias ($p < 0.05$). El tipo de bosque fue el criterio de clasificación y se incluyó el efecto de la edad de abandono como covariable. Se complementó con un análisis de componentes principales (PCA) para describir las parcelas y tipos de bosque en función de los rasgos funcionales del dosel.

2.3.4.1 Análisis a nivel de parcela

Se utilizó un ANCOVA para la comparación de medias de los procesos de interceptación de precipitación del dosel para el periodo de estudio completo. En el caso de encontrar efectos significativos, se utilizó LSD de Fisher para la comparación de medias ($p < 0.05$). El tipo de bosque fue el criterio de clasificación y se incluyó como covariable a la mediana de

LAI para considerar las diferencias de estructura del dosel, salvo en el caso de la precipitación total.

Se realizó un ANCOVA para evaluar el efecto del tipo de bosque, P_g y su interacción en la interceptación periódica (periodos de nueve días) por parcela y su distribución espacial. El análisis de la distribución espacial de interceptación requirió la exclusión de tres parcelas atípicas (*outliers*) y transformación logarítmica (\log_{10}) de la variable respuesta para reducir heteroscedasticidad entre residuos.

Se realizó un análisis de regresión para evaluar el efecto de cada uno de los rasgos del dosel en la interceptación total y su distribución espacial a nivel de parcela. En el análisis de las medias ponderadas de la comunidad del ángulo de ramas (área basal y cantidad de individuos) se excluyó el efecto de una parcela atípica (*outlier*). El análisis de la distribución espacial de interceptación requirió la transformación logarítmica (\log_{10}) de la variable respuesta para reducir heteroscedasticidad entre residuos.

Para determinar la importancia relativa de los rasgos foliares y estructurales del dosel, las plantas trepadoras, factores espaciales y topográficos de la parcela, sobre la variación de la interceptación y su distribución espacial a nivel de parcela, se realizó un análisis de partición de la variación (Borcard *et al.* 1992). Se incorporaron las coordenadas geográficas como una matriz espacial producto de un análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM) con transformación logarítmica y distancia euclídea (Dray *et al.* 2006). Todas las matrices predictoras fueron estandarizadas previamente y sometidas a un procedimiento de selección hacia adelante (*forward selection*) para retener únicamente las variables con contribución significativa ($p < 0.05$) sobre la variabilidad de interceptación. Las variables categóricas fueron transformadas en variables auxiliares (*dummy*). Los análisis PCNM, *Forward Selection* y partición de la variación se realizaron mediante el software Qeco (Di Rienzo *et al.* 2010).

2.3.4.2 Análisis a nivel de recolector

Se evaluó el efecto de las características y propiedades funcionales del dosel sobre el recolector en la proporción de interceptación total. Se realizó análisis de regresión para evaluar el efecto de cada uno de los rasgos del dosel en la interceptación total a nivel de recolector. Se utilizaron aquellos recolectores con datos de interceptación para todos los periodos de medición ($n=314$). Para la estimación de las CoWM se utilizaron solamente los recolectores de flujo del follaje que contaban con un conjunto de datos completo de rasgos funcionales foliares para todas las especies presentes ($n=275$).

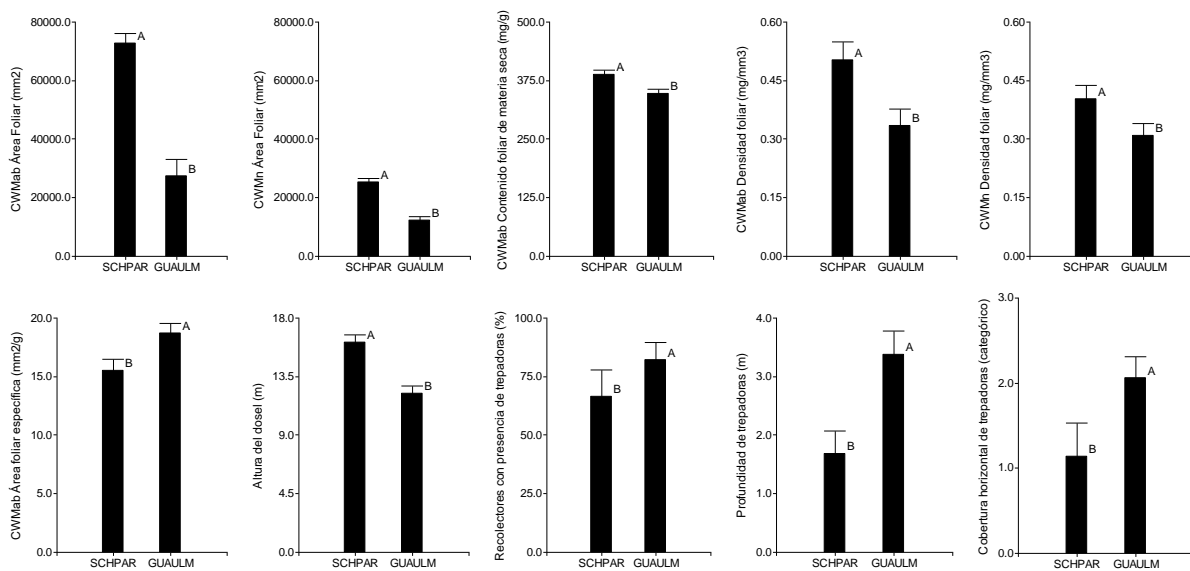
Para el análisis a nivel de recolector, se adaptó la metodología de partición de la variación para permitir la inclusión del efecto de la parcela como efecto aleatorio utilizando modelos lineales generales y mixtos en el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011). Se ejecutó un procedimiento de selección hacia atrás (*backward selection*) sin incluir variables categóricas en las matrices. Se realizaron análisis de regresión y correlaciones Pearson para determinar la contribución de las matrices a la variabilidad de la proporción de la interceptación a nivel de recolector.

2.4 Resultados

2.4.1 Comparación de propiedades funcionales del dosel.

Se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en el dosel de los tipos de bosque para CWM_{AB} AF, CWM_N AF, CWM_{AB} CFMS, CWM_{AB} AFE, CWM_{AB} DF, CWM_N DF, CH, %T, TL y CTH (Figura 2). Los resultados concuerdan con la caracterización funcional de estos bosques realizada por Álvarez (2017). El dosel del bosque *Schizolobium-Miconia* es más alto, con hojas más grandes, más densas y con mayor contenido de materia seca. El dosel del bosque *Guazuma* tiene hojas con mayor área específica foliar y mayor presencia y cobertura de plantas trepadoras.

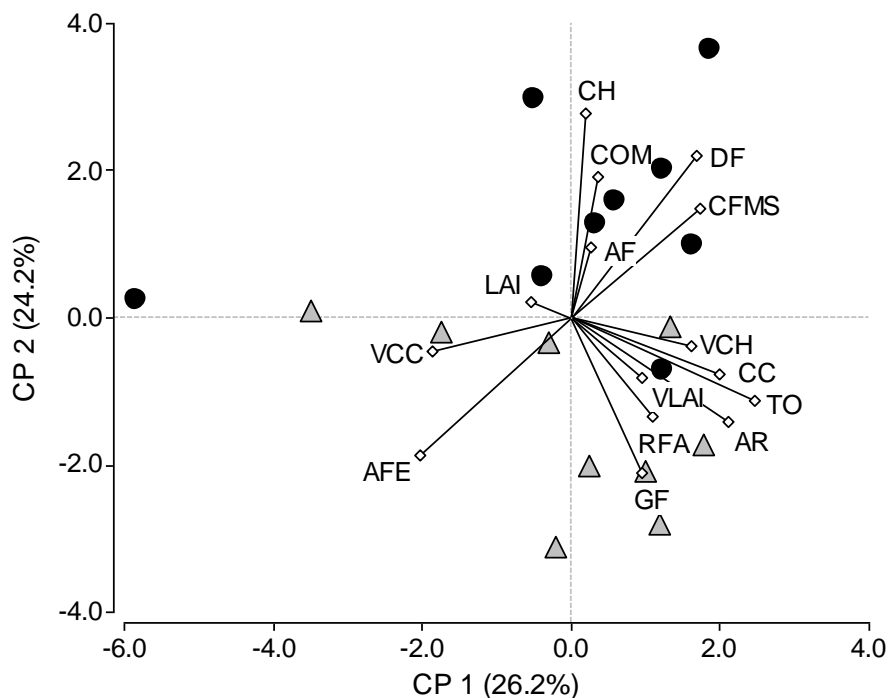
Figura 2 Diferencias significativas entre las propiedades funcionales del dosel de dos tipos de bosque (n=18).



Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$). SCHPAR = Bosque *Schizolobium-Miconia*, GUAULM = Bosque *Guazuma*. Fuente: elaboración propia, 2017.

El análisis de componentes principales explicó el 50% de la varianza de los datos en sus primeros dos ejes y muestra a las parcelas en función de las CWM_{AB} de los rasgos funcionales del dosel (Figura 3, **Tabla 9**). El primer eje (26.2%) muestra una gradiente para las parcelas de ambos tipos de bosque con valores positivos de presencia de plantas trepadoras (TO), ángulo de ramas (AR) y cobertura (CC), y valores negativos de área específica foliar (AFE). El segundo eje (24.2%) logra separar a los tipos de bosque en una gradiente de altura del dosel (CH), densidad foliar (DF) y contenido foliar de materia seca (CFMS) con valores positivos (bosque *Schizolobium-Miconia*), y grosor foliar (GF) y área específica foliar (AFE) con valores negativos (bosque *Guazuma*).

Figura 3 Análisis de componentes principales de las parcelas en función de las propiedades funcionales (CWM_{AB}).



Gallinazo-Miconia (círculo), Guácimo (triángulo). AF = Área foliar, CFMS = Contenido foliar de materia seca, AFE = Área foliar específica, RFA = Retención foliar de agua, GF = grosor foliar, DF = Densidad foliar, AR = Ángulo de ramas, COM = Ocupación del área basal por especies con hojas compuestas, CH = altura del dosel, VCH = variabilidad de la altura del dosel, CC = Cobertura, VCC = Variabilidad de cobertura, LAI = Índice de área foliar, VLA = Variabilidad del índice de área foliar, TO = Presencia de plantas trepadoras. Fuente: elaboración propia, 2017.

2.4.2 Efecto del tipo de bosque en la interceptación y su distribución espacial a nivel de parcela.

Para el periodo de estudio completo, la mediana (rango) de la proporción de interceptación por parcela fue de 15% (2-28% de la P_g). El coeficiente de variación de la interceptación (DEI) dentro de la parcela fue de 128% (39-1023%). Una correlación Pearson demuestra una relación negativa entre la proporción de I y DEI ($r = -0.61$, $p = 0.0069$). No se encontró diferencia por el efecto de los distintos tipos de bosque a nivel de parcela sobre el FF total, I total, proporción de I total o DEI. Tampoco se encontraron diferencias en la P_g que recibió el dosel de los dos tipos de bosque (Tabla 1).

Tabla 1 ANCOVA del proceso de interceptación del dosel de 18 parcelas. Letras distintas representan diferencias significativas LSD Fisher con alfa = 0.05. Var = variables

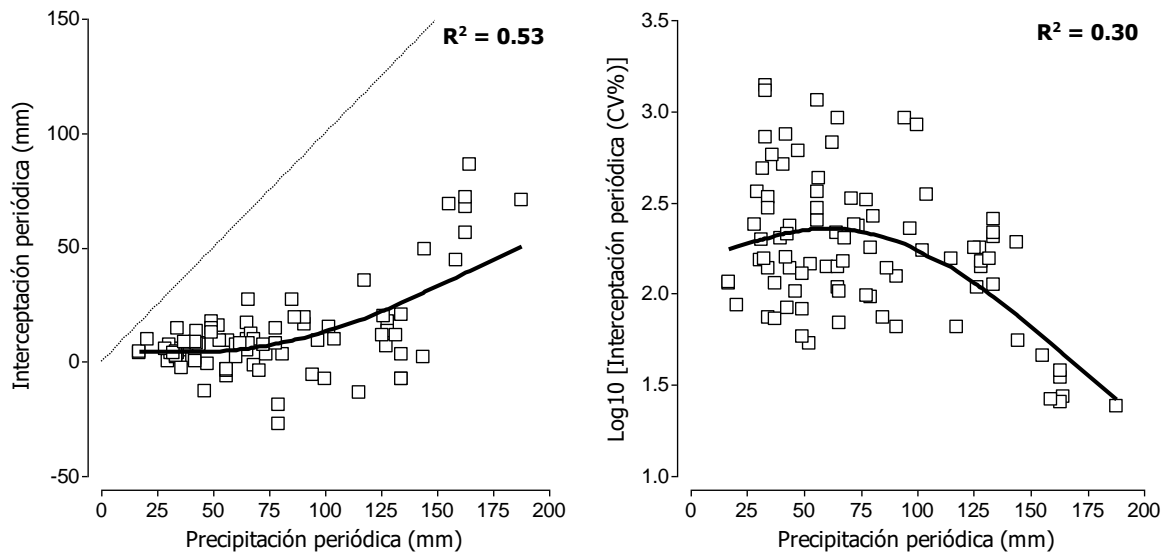
Proceso	<i>Schizolobium-Miconia</i>	<i>Guazuma</i>	Var	F	p
Precipitación total (mm)	378.08 ± 37.74 a	376.89 ± 36.96 a	Bosque	0.07	0.8002
Flujo del follaje total (mm)	327.16 ± 23.33 a	320.15 ± 23.21 a	Bosque LAI	0.46 7.59	0.5129 0.0203

Proceso	<i>Schizolobium-Miconia</i>	<i>Guazuma</i>	Var	F	p
Interceptación total (mm)	64.58 ± 16.12 a	50.34 ± 22.97 a	Bosque	0.61	0.4530
			LAI	1.49	0.2504
Proporción de interceptación total	0.16 ± 0.02 a	0.12 ± 0.02 a	Bosque	1.32	0.2690
			LAI	0.97	0.3412
CV% de interceptación	181.89 ± 62.76 a	255.37 ± 84.98 a	Bosque	0.87	0.3721
			LAI	9.79	0.0107

Fuente: elaboración propia, 2017.

Tampoco se encontró efecto del tipo de bosque en la I periódica (cada nueve días) y su distribución espacial (Figura 4). La I periódica responde a la precipitación con una tendencia cuadrática ($R^2 = 0.53$, $p = 0.0490$) sin existir interacción con el tipo de bosque. El grupo de mediciones que presentó mayor pérdida por I periódica coincide con los mayores registros de precipitación por periodo de medición y contribuye fuertemente al efecto de la precipitación con tendencia cuadrática. Excluyendo estas ocho mediciones no existe efecto de la precipitación en las pérdidas periódicas por I ($R^2 = 0.02$, $p = 0.6601$). La DEI periódica también responde a la precipitación ($R^2 = 0.30$, $p = 0.0264$), con una tendencia cuadrática ($p = 0.0003$), sin existir interacción con el tipo de bosque. El comportamiento cuadrático puede explicarse por la agrupación de dos o más eventos de lluvia en un mismo periodo de medición (Jackson 1971). El 18% de las mediciones periódicas de las parcelas presentaron I negativa ($P_n > P_g$).

Figura 4 Efecto de la precipitación en la interceptación periódica (n=90) y su distribución espacial (n=87).

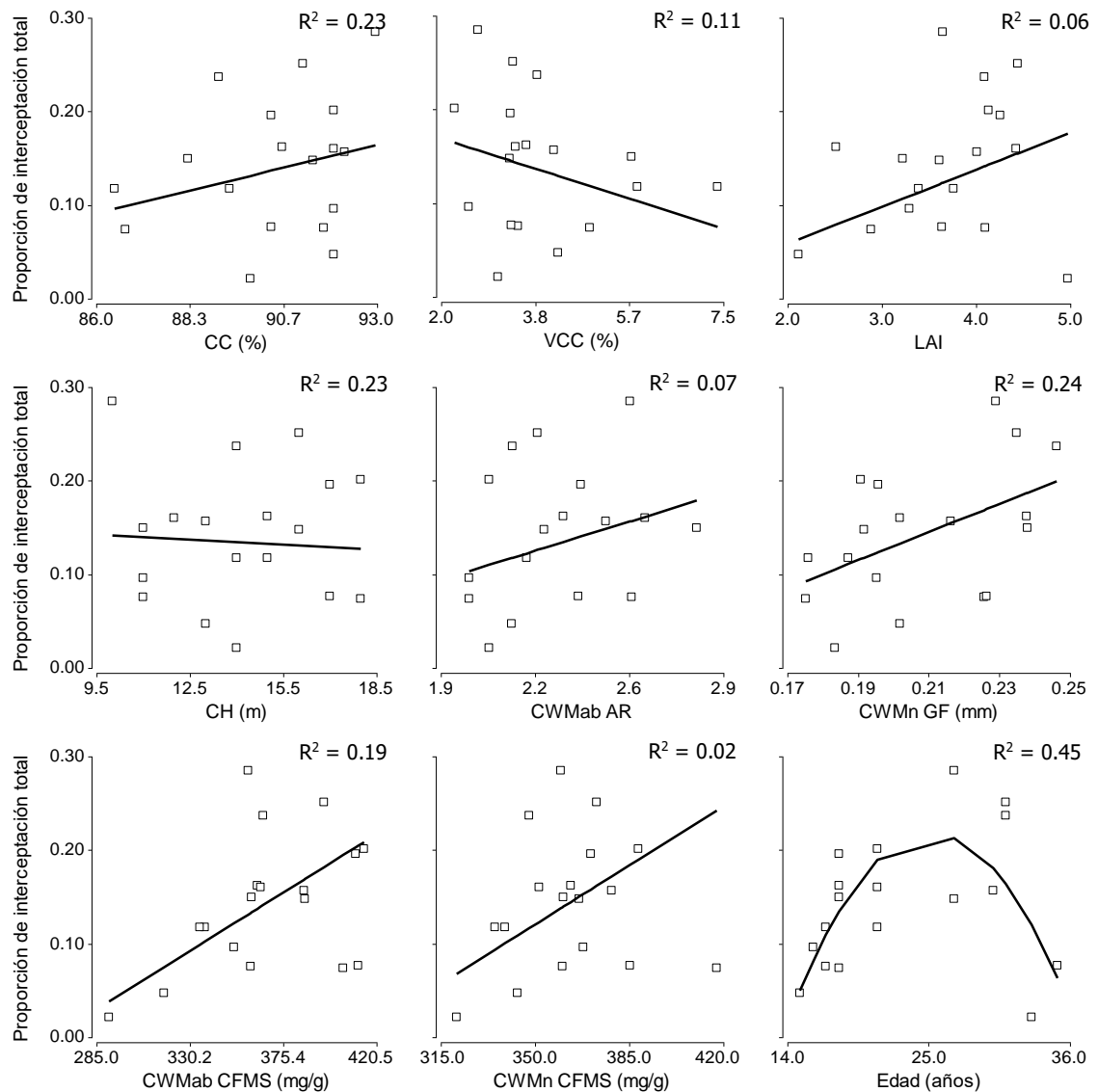


Cada punto corresponde a la medición periódica de una parcela, cada nueve días. La línea punteada representa relación 1:1. Fuente: elaboración propia, 2017.

2.4.3 Efecto de las propiedades funcionales del dosel en la proporción de interceptación total a nivel de parcela.

En el análisis de regresión del efecto de las propiedades funcionales del dosel en la proporción de interceptación total a nivel de parcela, esta se relacionó positivamente con CC y CWM_N GF, y negativamente con la CH (Figura 5). La proporción de interceptación total a nivel de parcela responde a la edad de abandono ($R^2 = 0.45$, $p = 0.0011$) con tendencia cuadrática ($p = 0.0012$), siendo importante la contribución de las dos parcelas con mayor edad de abandono reportada y con baja interceptación.

Figura 5 Efecto de las propiedades funcionales del dosel en la proporción de interceptación total a nivel de parcela.



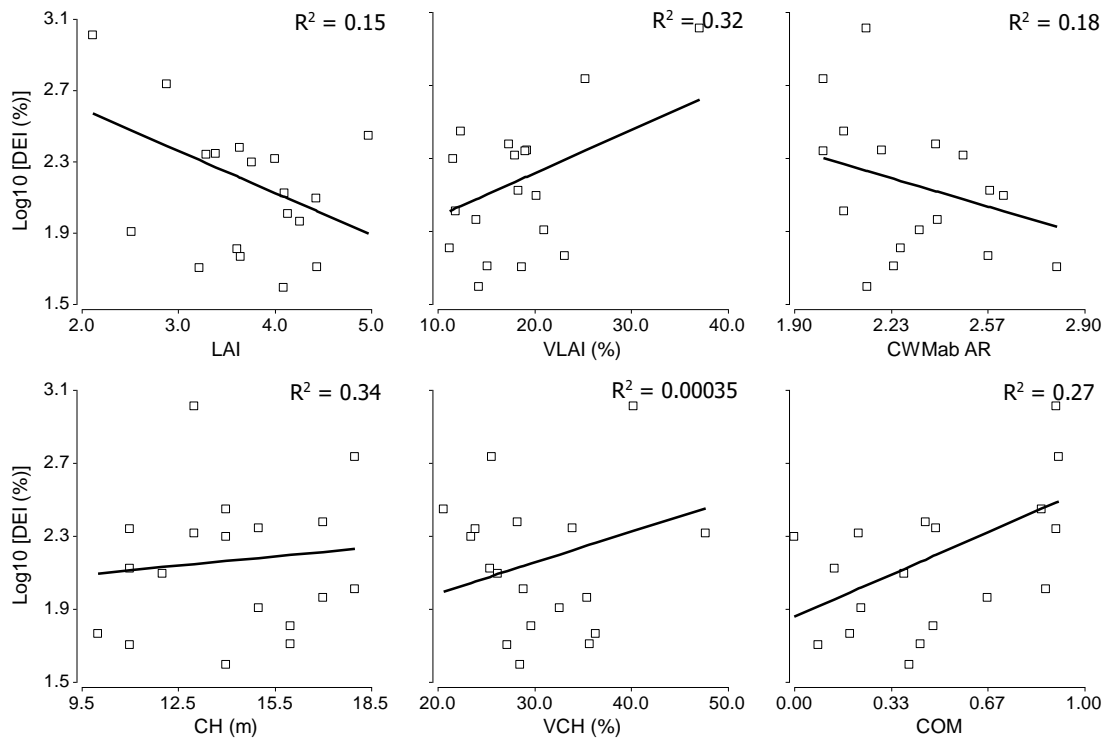
CWM = Media ponderada de la comunidad, ab = Área basal, n = Cantidad de individuos, CC = Cobertura de copas, LAI = Índice de área foliar, AR = Ángulo de ramas, CFMS = Contenido foliar de materia seca, GF = Grosor foliar, VECC = Variabilidad espacial de cobertura de copas, CH = Altura del dosel. Fuente: elaboración propia, 2017.

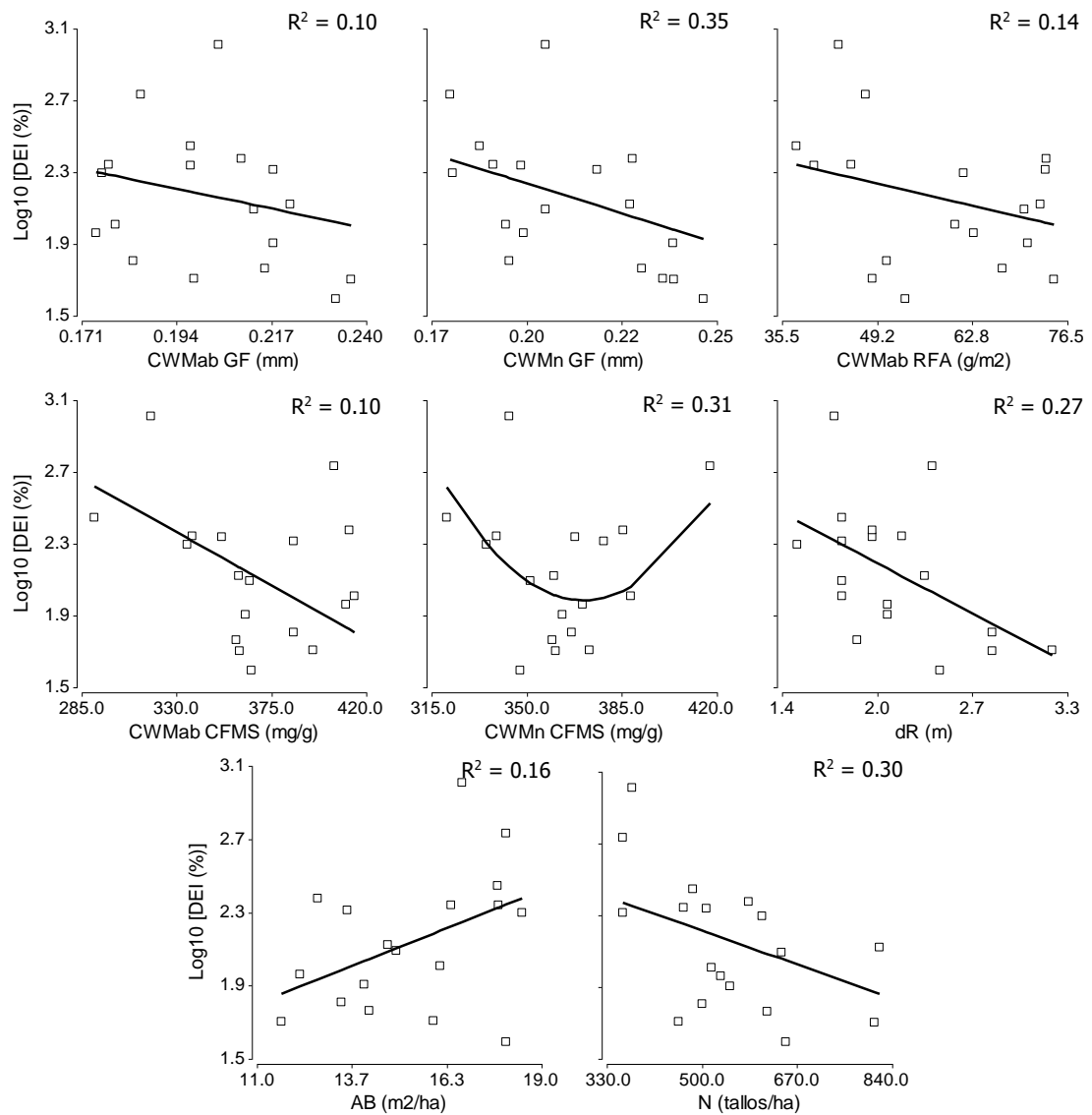
También se encontraron relaciones débiles positivas con LAI, CWM_{AB} AR, CWM_{AB} CFMS y CWM_N CFMS, y negativa con VCC ($R^2 \leq 0.20$). No se encontró relación de la interceptación con el área basal por hectárea, la cantidad de tallos por hectárea, distancia promedio de fustes al recolector o pendiente de la parcela. Los mejores modelos para CWM_{AB} CFMS, CWM_N CFMS, CWM_{AB} AR y Edad, consideraron varianzas heterogéneas en función exponencial.

2.4.4 Efecto de los rasgos funcionales del dosel en la distribución espacial de la interceptación total a nivel de parcela.

En el análisis de regresión del efecto de los rasgos funcionales del dosel en la distribución espacial de la interceptación a nivel de parcela, la transformación logarítmica con base 10 del coeficiente de variación de la interceptación total ($\text{Log}_{10}DEI$) se relacionó positivamente con CH, VLAI y COM y negativamente con CWM_N GF, N y dR (Figura 6). También respondió a CWM_N CFMS ($R^2 = 0.31$, $p = 0.0013$) con tendencia cuadrática ($p = 0.0011$). Se encontraron relaciones débiles positivas con VCH y AB, y negativas con LAI, CWM_{AB} CFMS, CWM_{AB} GF, CWM_{AB} AR y CWM_{AB} RFA ($R^2 \leq 0.20$). No se encontró relación con la pendiente de la parcela. Los mejores modelos para CWM_N RFA y N consideraron varianzas heterogéneas en función potencia, y para CWM_N CFMS en función del tipo de bosque.

Figura 6 Efecto de las propiedades funcionales del dosel en la distribución espacial de interceptación total.



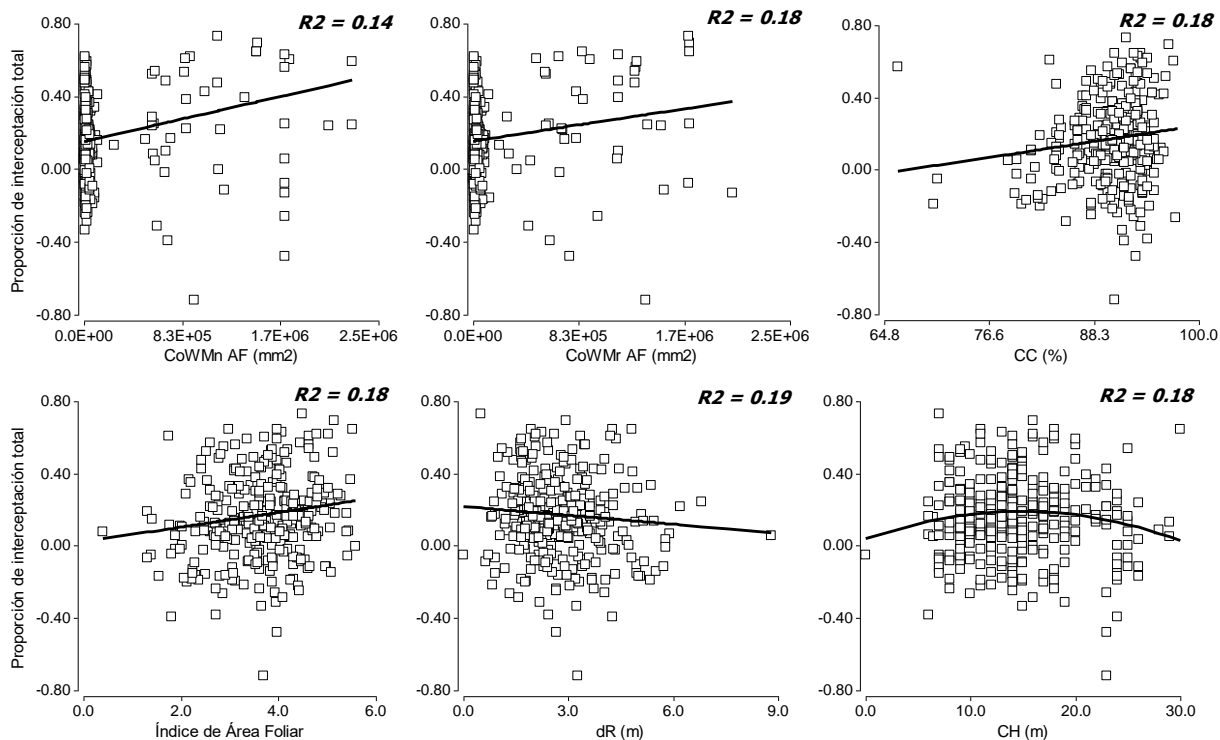


CWM = Media ponderada de la comunidad, AB = Área basal, N = Cantidad de individuos, CH = Altura del dosel, VCH = Variabilidad espacial de altura del dosel, AR = Ángulo de ramas, LAI = Índice de área foliar, VLAI = Variabilidad espacial de LAI, Com = Proporción de ocupación por especies de hojas compuestas, CFMS = Contenido foliar de materia seca, RFA = Retención foliar de agua, GF = Grosor foliar. dR = distancia promedio de los fustes al recolector. Fuente: elaboración propia, 2017.

2.4.5 Efecto de los rasgos funcionales del dosel en la proporción de interceptación total a nivel de recolector.

En el análisis de regresión del efecto de los rasgos funcionales del dosel a nivel de recolector, solamente se encontraron relaciones débiles ($R^2 \leq 0.20$). La proporción de interceptación total se relacionó positivamente con CWM_N AF, CWM_R AF, CC y LAI, y negativamente con dR (Figura 7). La proporción de interceptación total a nivel de recolector responde a CH con tendencia cuadrática ($R^2 = 0.18$, $p = 0.0427$). No se encontró relación con el área basal, número de ejes o ramas sobre el recolector. El mejor modelo para CWM_N AF consideró varianzas heterogéneas en función de la parcela.

Figura 7 Efecto de las propiedades funcionales del dosel en la proporción de interceptación total a nivel de recolector.



CoWM = Media ponderada del recolector, N = Cantidad de individuos, R = Cantidad de ramas, AF = Área foliar, CC = Cobertura de copas, dR = distancia promedio de fustes al recolector, CH = Altura del dosel. Fuente: elaboración propia, 2017.

2.4.6 Efecto de las plantas trepadoras del dosel en la proporción de interceptación total y su distribución espacial.

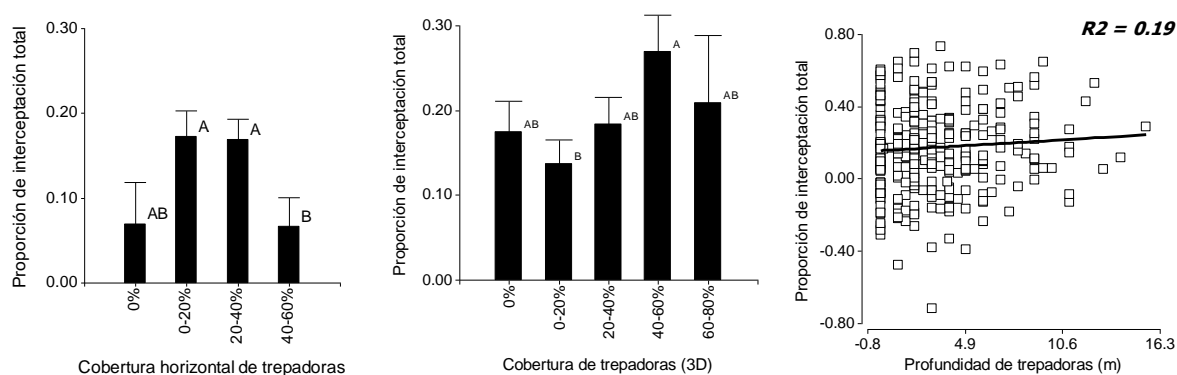
En promedio, el 78% (rango 19-100%) de los recolectores de FF de cada parcela tenían presencia de plantas trepadoras del dosel (leñosas y no leñosas). En el análisis del efecto de las plantas trepadoras del dosel a nivel de parcela se encuentran diferencias en la interceptación total para la cobertura horizontal de trepadoras ($F = 3.87$, $p = 0.0353$). Se encontró mayor proporción de interceptación en doseles con una mediana de cobertura horizontal de trepadoras de 0-40%, que en doseles con cobertura de trepadoras entre 40-60%.

El dosel con ausencia de cobertura de trepadoras no se diferenció del dosel con presencia de cobertura de trepadoras. No se encontraron relaciones entre la transformación logarítmica de la distribución espacial de interceptación total (DEI) y la presencia, abundancia y cobertura de plantas trepadoras del dosel. En el análisis del efecto de las plantas trepadoras del dosel a nivel de recolector, la proporción de interceptación total se relacionó positivamente con TL ($R^2 = 0.19$, $p = 0.0276$) y se encontraron diferencias en la interceptación para la cobertura volumétrica de trepadoras ($F = 2.49$, $p = 0.0435$).

Se encontró mayor proporción de interceptación en doseles con cobertura volumétrica de trepadoras de 40-60%, que en doseles con cobertura volumétrica de trepadoras entre 0-

20%. A nivel de recolector, el dosel con ausencia de cobertura de trepadoras tampoco se diferenció del dosel con presencia de cobertura de trepadoras.

Figura 8 Análisis del efecto de las plantas trepadoras en la proporción de interceptación total a nivel de parcela (arriba izq.) y a nivel de recolector (arriba der. y abajo).



Fuente: elaboración propia, 2017.

2.4.7 Análisis de partición de la varianza.

Para el análisis de la proporción de interceptación total a nivel de parcela, el procedimiento de *forward selection* ($p < 0.05$) seleccionó lo siguiente: una variable para la matriz de topografía (variable auxiliar de topografía de la parcela *ondulada*) y una variable para la matriz de rasgos foliares del dosel (CWM_N GF). Con el criterio de selección utilizado no se eligieron variables de la matriz espacial, de plantas trepadoras o de rasgos estructurales del dosel.

El modelo no fue significativo (**Tabla 2**). Solamente la matriz de rasgos foliares del dosel, con una sola variable (CWM_N GF), fue significativa en el modelo y continuó siendo significativa después de controlar el efecto de la matriz de topografía de la parcela. Es probable que el impedimento a la incorporación de efectos aleatorios, correlación espacial y relaciones cuadráticas en el análisis resultó en la exclusión de otras variables relacionadas (p.e. CWM CFMS, CC, CH, Edad de abandono).

Tabla 2 Análisis de partición de la variación que relaciona dos matrices (Topografía y rasgos foliares del dosel) con la variación en la proporción de interceptación total a nivel de parcela.

	Matriz predictora	g.l.	R2 aj	F	Pr(>F)
Efecto general	Topografía	1	-0.06	0.05	0.8370
	Rasgos foliares del dosel	1	0.19	4.93	0.0400
Modelo	Todas	2	0.14	2.34	0.1170
Efecto puro	Topografía	1	-0.05	0.04	0.8530
	Rasgos foliares del dosel	1	0.20	4.62	0.0490

Fuente: elaboración propia, 2017.

Para al análisis de DEI a nivel de parcela, el procedimiento de *forward selection* ($p < 0.05$) seleccionó lo siguiente: el segundo PCNM para la matriz espacial, una variable de la matriz de topografía (variable auxiliar de posición del bosque en ladera) y tres variables para

la matriz de rasgos estructurales del dosel (N, VCH, VLAI). Con el criterio utilizado no se seleccionaron variables de la matriz de plantas trepadoras o rasgos foliares del dosel. Tampoco se evidenció relación entre DEI y la edad de abandono.

El análisis explicó un 74% de la variación total de DEI (**Tabla 3**). Todas las matrices fueron significativas en el modelo. La matriz de rasgos estructurales del dosel (N, VCH, VLAI) fue la que tuvo mayor influencia sobre la distribución espacial de interceptación y la única que presentó un efecto puro, permaneciendo significativa al controlar las demás matrices.

Tabla 3 Análisis de partición de la variación que relaciona tres matrices (Espacial, topografía y rasgos estructurales del dosel) con la variación en la distribución espacial de la interceptación total a nivel de parcela.

	Matriz predictora	g.l.	R² aj	F	Pr(>F)
Efecto general	Espacial	1	0.18	4.82	0.0470
	Topografía	1	0.25	6.62	0.0010
	Rasgos estructurales del dosel	3	0.79	17.06	0.0010
Modelo	Todas	5	0.74	10.71	0.0010
Efecto puro	Espacial	1	-0.0019	0.91	0.3610
	Topografía	1	0.0042	1.21	0.2760
	Rasgos estructurales del dosel	3	0.38	8.28	0.0040

Fuente: elaboración propia, 2017.

Para al análisis de la proporción de interceptación total a nivel de recolector, el procedimiento de *backward selection* ($p < 0.15$), controlando a parcela como efecto aleatorio, seleccionó lo siguiente: tres variables de la matriz de rasgos foliares del dosel ponderados por área basal (CoWM_{AB} DF, CoWM_{AB} AR, %_{OAB} Com), dos variables de la matriz de rasgos foliares del dosel ponderados por cantidad de individuos (CoWM_N AF, CoWM_N AFE), dos variables de rasgos foliares del dosel ponderados por cantidad de ramas (CoWM_R AF, CoWM_R AFE), dos variables de la matriz de rasgos estructurales del dosel (LAI, dR) y una variable de la matriz de trepadoras (TL).

Los análisis de partición de la variación explicaron entre 21-22% de la variación total de I a nivel de recolector (**Tabla 4, Tabla 5 y Tabla 6**). Todas las matrices fueron significativas en el modelo, pero solamente los rasgos funcionales del dosel, tanto foliares como estructurales, continuaron siendo significativos al controlar por las demás variables (efecto puro). No existen diferenciarse con respecto a la utilización de área basal, cantidad de individuos o ramas como ponderador de medias de la comunidad para la variabilidad de proporción de interceptación a nivel de recolector.

Tabla 4 Análisis de partición de la variación que relaciona tres matrices (Rasgos foliares del dosel ponderados por área basal, rasgos estructurales del dosel y plantas trepadoras del dosel) con la variación en la interceptación total a nivel de recolector.

	Matriz predictora	g.l.	Pearson	(Pearson)²	p
Efecto general	Rasgos foliares del dosel _{AB}	3	0.45	0.20	<0.0001
	Rasgos estructurales del dosel	2	0.44	0.19	<0.0001
	Trepadoras	1	0.43	0.18	<0.0001
Modelo	Todas	6	0.47	0.22	<0.0001
Efecto puro	Rasgos foliares del dosel _{AB}	3	0.12	0.01	0.0390
	Rasgos estructurales del dosel	2	0.14	0.02	0.0213
	Trepadoras	1	0.08	0.01	0.1695

Fuente: elaboración propia, 2017.

Tabla 5 Análisis de partición de la variación que relaciona tres matrices (Rasgos foliares del dosel ponderados por cantidad de individuos, rasgos estructurales del dosel y plantas trepadoras del dosel) con la variación en la interceptación total a nivel de recolector.

	Matriz predictora	g.l.	Pearson	(Pearson)²	p
Efecto general	Rasgos foliares del dosel _N	2	0.43	0.18	<0.0001
	Rasgos estructurales del dosel	2	0.44	0.19	<0.0001
	Trepadoras	1	0.43	0.18	<0.0001
Modelo	Todas	5	0.46	0.21	<0.0001
Efecto puro	Rasgos foliares del dosel _N	2	0.13	0.02	0.0297
	Rasgos estructurales del dosel	2	0.13	0.02	0.0364
	Trepadoras	1	0.10	0.01	0.0960

Fuente: elaboración propia, 2017.

Tabla 6 Análisis de partición de la variación que relaciona tres matrices (Rasgos foliares del dosel ponderados por cantidad de ramas, rasgos estructurales del dosel y plantas trepadoras del dosel) con la variación en la interceptación total a nivel de recolector.

	Matriz predictora	g.l.	Pearson	(Pearson)²	p
Efecto general	Rasgos foliares del dosel _R	2	0.44	0.19	<0.0001
	Rasgos estructurales del dosel	2	0.44	0.19	<0.0001
	Trepadoras	1	0.43	0.18	<0.0001
Modelo	Todas	5	0.47	0.22	<0.0001
Efecto puro	Rasgos foliares del dosel _R	2	0.13	0.02	0.0270
	Rasgos estructurales del dosel	2	0.12	0.01	0.0490
	Trepadoras	1	0.10	0.01	0.0972

Fuente: elaboración propia, 2017.

2.5 Discusión

La interceptación promedio de los bosques secundarios estudiados (15%, rango 2-28%) se encuentra en los valores intermedios de los rangos publicados por Bruijnzeel (1990) para bosques húmedos tropicales de bajuras (13%, 4.5-22%) y por Cavelier y Vargas (2002) para bosques neotropicales (14.8%, 5-26.6%). Aunque la interceptación puede variar entre distintos periodos de un mismo año y entre distintos años (Cuartas *et al.* 2007; Macinnis-Ng *et al.* 2014), los resultados de este estudio se encuentran por debajo de los promedios

reportados por otros estudios para bosques tropicales húmedos de bajuras en el noreste de Costa Rica.

Calvo-Alvarado et al. (2009a) registraron interceptación de 24.1% en un rodal de bosque secundario de entre 25-30 años de abandono, y Chain-Guadarrama et al. (2014) reportaron 31.4% para bosques maduros y secundarios de entre 16-49 años, sin encontrar diferencias entre los dos tipos de bosque. Además, es importante considerar que los datos de interceptación del presente estudio están sobreestimados. A pesar de la ubicación del sitio de estudio, no se observó el efecto "marítimo" de alta interceptación en bosques tropicales de bordes continentales e islas que reportan otros estudios (Schellekens *et al.* 1999; Bruijnzeel 2004; Wallace y Mcjannet 2006).

Aunque el dosel de los bosques secundarios tropicales húmedos estacionalmente secos del paisaje estudiado difiere en cuanto a sus especies dominantes (Granda Moser *et al.* 2015) y características funcionales (Álvarez 2017), no se encontraron diferencias en el efecto que tienen sobre la interceptación de precipitación y su distribución espacial para el periodo estudiado. Estudios en árboles dispersos o doseles mono-específicos de plantaciones forestales en los trópicos han encontrado diferencias entre especies en función de los rasgos contrastantes de sus copas o dosel, con valores de interceptación que van desde 8% a 37% (Park y Cameron 2008; Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado 2012; Miranda Gómez *et al.* 2013), pero, a nuestro entender, este es el primer estudio que compara la interceptación de precipitación entre distintos tipos florísticos de bosques secundarios en un paisaje de bajuras tropicales húmedas estacionalmente secas.

En áreas templadas subtropicales, Pérez-Suárez et al. (2014) encontraron que no existieron diferencias de interceptación del dosel en parches de distintos tipos de bosque (*Pinus sp.*, *Quercus sp.*, y Mixto *Pinus-Quercus*), aunque sí encontraron para FF. Estudios en otros paisajes tropicales montanos también han obtenido resultados similares (León Peláez *et al.* 2010; Macinnis-Ng *et al.* 2014). La alta variabilidad en la proporción de interceptación entre parcelas (CV 50.58%) pudo haber contribuido a la imposibilidad de identificar diferencias entre los tipos florísticos de bosque.

La relación positiva entre la interceptación y la abundancia de elementos vegetales en el dosel (p.e. CC y LAI) encontrada en el presente estudio es esperada y ha sido evaluada por otros estudios (Crockford y Richardson 2000; Loescher *et al.* 2002; Fleischbein *et al.* 2005; Dietz *et al.* 2006; Park y Cameron 2008; Chain-Guadarrama *et al.* 2014). En estos bosques secundarios se encontró mayor interceptación en doseles con mayor CC y mayor LAI, aunque con relación débil.

La variabilidad temporal de LAI es reconocida (Wirth *et al.* 2001; Asner *et al.* 2003; Bréda 2003; Weiss *et al.* 2004) y es probable que su variación durante el periodo de medición (45 días) pudo haber afectado los resultados. Es recomendable evaluar su relación con el proceso de interceptación a lo largo del ciclo fenológico de la vegetación, especialmente en bosques deciduos como los del presente estudio.

La relación negativa de la interceptación con la variabilidad espacial de CC, aunque débil, probablemente está asociada a la presencia de aperturas en el dosel del bosque que

ofrecerían menor resistencia al paso del agua de lluvia (Crockford y Richardson 2000). Aunado a esto, a nivel de recolector, se encontró un efecto de la distancia promedio de fustes al recolector de FF, con mayor interceptación en puntos del dosel con menor distancia entre individuos (Johnson 1990; aunque ver Beier *et al.* 1993; y Loescher *et al.* 2002). Se esperaba que un dosel dominado por ramas inclinadas presentara mayor capacidad de interceptación de la precipitación (Herwitz 1987), pero se encontró una relación débil con el porcentaje del área basal ocupada por especies con ángulo de ramas cercano a 90°.

La relación negativa de la interceptación con CH a nivel de parcela y la tendencia cuadrática de su efecto a nivel de recolector son resultados inesperados, ya que CH ha sido relacionado positivamente con I (Dietz *et al.* 2006). Estos resultados podrían estar relacionados con la presencia ocasional de las copas emergentes de árboles de crecimiento rápido y altura máxima grande y árboles remanentes producto del origen de estos bosques, que están más expuestos a la evaporación y pérdida de agua interceptada a causa del viento (Crockford y Richardson 2000).

El comportamiento del viento no formó parte del análisis del presente estudio. Un aumento de la interceptación con la edad es esperado, probablemente relacionándose con el aumento de distribución vertical del follaje y ramas (p.e. LAI, $r = 0.54$, $p = 0.0219$) (Pypker *et al.* 2011), y fue reportado en un estudio de una cronosecuencia de bosques húmedos secundarios en Panamá (Zimmermann *et al.* 2013). En el presente estudio se encontró una tendencia cuadrática en el efecto de la edad de abandono, con una fuerte influencia de las dos parcelas con mayor edad reportada y poca interceptación observada.

La relación entre plantas trepadoras del dosel y los procesos de interceptación no ha sido reportada previamente. Solamente la profundidad de presencia de plantas trepadoras en el dosel tuvo una relación positiva débil con la interceptación a nivel de recolector, mientras que el análisis de las coberturas nunca diferenció la interceptación entre recolectores con ausencia de trepadoras y aquellos con presencia de estas. Es probable que las interacciones entre las plantas trepadoras del dosel y las ramas y follaje de los árboles hayan evitado poder separar el efecto individual de ellas dentro del complejo de cobertura vegetal del dosel.

El efecto de rasgos funcionales foliares del dosel ponderados a nivel de comunidad en la interceptación ha sido evaluado por pocos estudios, sin encontrar resultados significativos (Fu *et al.* 2009; Chain-Guadarrama *et al.* 2014). Se observó mayor interceptación en doseles con mayor proporción de individuos de especies con GF alto y área basal dominada por especies con alto CFMS. El GF y CFMS han sido relacionados con la resistencia estructural de las hojas por la formación de paredes celulares gruesas y rígidas (Markesteyn *et al.* 2011; Onoda *et al.* 2011), y su papel en la interceptación de precipitación podría estar relacionada con la hipótesis de interceptación por la evaporación de gotas de lluvia producto de su rompimiento y segregación (Dunin *et al.* 1988; Murakami 2006; Dunkerley 2009).

Estos resultados sugieren mayor interceptación en doseles dominados por especies con rasgos foliares con tendencia más conservativa en el paisaje de estudio (Díaz *et al.* 2004; Wright *et al.* 2004). Aunque se encontraron diferencias entre los tipos de bosque para CWM_{AB} CFMS, CH y TCH, y relaciones significativas entre estos rasgos y la interceptación a nivel de

parcela, es probable que la baja variabilidad explicada por estos rasgos individualmente, no permitió encontrar diferencias entre tipos de bosque, sumado a la alta variabilidad de interceptación entre parcelas mencionada anteriormente.

A nivel de recolector se observó mayor interceptación en puntos del dosel con mayor proporción de individuos y ramas de especies con hojas grandes. Este efecto positivo de AF en la interceptación ha sido reconocido en estudios bajo condiciones de laboratorio (Keim *et al.* 2006), en árboles dispersos en potreros (Miranda Gómez *et al.* 2013) y a nivel de recolector, mediante el papel que juegan las palmas, como indicativo de un área foliar extrema, interactuando con la CC y CoWM_{AB} AFE (Chain-Guadarrama *et al.* 2014).

Los resultados de la partición de varianza a nivel de recolector sugieren que las matrices multivariantes de rasgos funcionales foliares y estructurales están relacionados con la proporción de interceptación, pero en general, no lograron explicar mayor variabilidad que las relaciones bivariadas. Cabe resaltar que el procedimiento de selección hacia atrás, *backward selection*, incluyó el efecto de CoWM AFE, ausente de las relaciones bivariadas, junto con CoWM AF, cuando los ponderadores fueron por cantidad de individuos y ramas. La incorporación de abundancia de plantas trepadoras del dosel en el modelo resultó como un débil predictor de I. Para todos los ponderadores utilizados a nivel de recolector, los análisis de partición de la variación explicaron entre 21-22% de la variación total de I. Este resultado sugiere que un 78-79% de la variabilidad en la proporción de interceptación de precipitación por estos bosques depende de otros factores no incluidos en el modelo (p.e. frecuencia, intensidad y ángulo de la precipitación, viento).

En términos de la distribución espacial de la interceptación (DEI), se espera que la heterogeneidad del dosel resulte en heterogeneidad de la interceptación de la precipitación a nivel de parcela, en función de la presencia de árboles con copas grandes y claros en el dosel (Crockford y Richardson 2000; Loescher *et al.* 2002). En armonía con esta expectativa, se encontró mayor heterogeneidad de la interceptación en doseles con menor cantidad de individuos, menor distancia entre ellos, menor LAI y mayor heterogeneidad de LAI. Estos resultados concuerdan con lo observado a nivel de recolector y están asociados a la distribución de individuos dentro de la parcela y la heterogeneidad tridimensional del dosel resultante.

Se esperaba una relación positiva de DEI con CH y VCH (Crockford y Richardson 2000) y de nuevo esta expectativa se cumplió. Este resultado podría estar en función de la presencia ocasional de copas emergentes de árboles de crecimiento rápido y altura máxima grande (p.e. *Schizolobium parahyba*) de la regeneración secundaria, y, asociado al origen de estos bosques, con árboles remanentes en los potreros abandonados (p.e. *Guazuma ulmifolia*, *Cordia alliodora*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Bombacopsis quinata*).

Los resultados de la partición de la varianza demuestran la importancia de la matriz de rasgos estructurales del dosel (N, VCH, VLAI) en la DEI, siendo la que tuvo mayor influencia sobre ella y la única que presentó un efecto puro, permaneciendo significativa al controlar las demás matrices. Estos resultados resaltan los efectos de la presencia inicial de árboles al momento del abandono de estos potreros y el reclutamiento de especies de crecimiento

rápido y altura máxima grande, generando doseles heterogéneos que resultan en mayor heterogeneidad de interceptación, y por lo tanto de FF, asociado a la provisión de servicios ecosistémicos hidrológicos a través de los procesos de percolación profunda a ciertas profundidades del suelo (Klos *et al.* 2014).

Se encontró una relación positiva entre DEI y el área basal. Estudios de intervenciones silviculturales han demostrado que una reducción en el área basal reduce la heterogeneidad espacial de *I* (Nanko *et al.* 2016) probablemente asociada a la reducción de follaje y ramas y el aumento de la apertura del dosel, pero los datos encontrados en el presente estudio no demuestran correlación entre el área basal y la CC, VCC, LAI o VLAI.

El efecto de los rasgos funcionales del dosel en la heterogeneidad de la interceptación ha sido poco estudiado (Chain-Guadarrama *et al.* 2014). Se encontró mayor heterogeneidad espacial de interceptación en bosques cuya área basal es dominada por especies con ángulo de ramas cercano a la horizontal. Aunque débil, la translocación horizontal de FF entre ramas del dosel como una causa de heterogeneidad ha sido sugerida por Beier *et al.* (1993).

Los resultados muestran que los bosques con mayor heterogeneidad de *I* presentaron mayor proporción de individuos de especies con menor GF y menor CFMS, reflejando los resultados positivos en la proporción de interceptación encontrados a nivel de parcela. Una correlación Pearson demuestra una relación negativa entre la proporción de interceptación y DEI ($r = -0.61$, $p = 0.0069$). La relación positiva con la dominancia por especies con hojas compuestas y la relación negativa de DEI con CWM_{AB} RFA son inesperadas.

El presente estudio reitera la aplicabilidad del enfoque funcional para evaluar el proceso de interceptación de la precipitación (Aquino Yaringaño 2010), inclusive a distintos niveles de escala espacial (Chain-Guadarrama *et al.* 2014). La utilización del área basal como ponderador de medias de la comunidad es común en estudios de ecología funcional, en función de la hipótesis de razón de biomasa (Grime 1998), pero el papel que juegan los árboles más pequeños ($d_{ap} < 5$ cm) en la interceptación de la precipitación es importante (Zimmermann *et al.* 2013) y su incorporación a estudios de procesos ecohidrológicos con enfoque funcional debe ser abordada en futuros estudios.

En los resultados del presente estudio se encontraron relaciones con los dos ponderadores utilizados a nivel de parcela (área basal y cantidad de individuos) y con dos de los tres ponderadores utilizados a nivel de recolector (cantidad de individuos y cantidad de ramas). Se esperaba una correlación entre LAI y AF, pero solamente se encontró una correlación débil con $CoWM_N$ AF (Pearson = 0.11, $p=0.0428$). Los resultados de este estudio también ponen en evidencia la importancia del nivel de escala espacial en el análisis de los efectos del dosel en la interceptación. A nivel de paisaje, la variabilidad de interceptación entre las parcelas fue alto (CV 50.58%) y, resaltando aún más la importancia de la escala espacial, los efectos de las propiedades funcionales del dosel en la interceptación a nivel de parcela difieren de los encontrados a nivel de recolector.

Desde una perspectiva de restauración, se ha planteado la hipótesis que luego de 5-20 años los bosques secundarios presentan niveles de interceptación parecidos a los de bosques maduros (Guariguata y Ostertag 2001; Zimmermann *et al.* 2013). La transición forestal

ocurrida en el sitio de estudio resultó en poca presencia de bosques maduros que imposibilitaron dicha comparación.

Es notable la baja presencia de epífitas en estos bosques (observación personal), que juegan un papel importante en la capacidad de retención de lluvia por el dosel (Hölscher *et al.* 2004). Aunque en los parches de bosque se observaron algunas epífitas, en las parcelas de estudio solamente se observó la presencia de hemiepífitas que fueron consideradas dentro de las plantas trepadoras del dosel. De ser un objeto de restauración deseable, la reintroducción exitosa de epífitas ha sido reportada (Fernandez Barrancos *et al.* 2016) y aumentaría la interceptación de lluvia por parte de estos bosques. Desde la perspectiva de un potencial manejo sostenible de estos bosques propuesto por Granda Moser *et al.* (2015) es importante considerar que la extracción selectiva de diámetros mayores podría temporalmente reducir la interceptación y su heterogeneidad (Dietz *et al.* 2006; Nanko *et al.* 2016), y un potencial enriquecimiento mediante plantaciones en franjas demandaría la evaluación de su impacto en los procesos ecohidrológicos (Zhou *et al.* 2002).

2.6 Conclusiones

La restauración por sucesión natural secundaria de potreros abandonados en el noroeste de Costa Rica generó distintos tipos de bosques secundarios como producto de los factores ambientales, espaciales y antropogénicos del paisaje de la península de Nicoya. Sin embargo, los resultados indican que la composición taxonómica y funcional de las especies dominantes del dosel puede diferir entre los distintos tipos de bosque sin tener un efecto en la interceptación de la precipitación.

La interceptación de la precipitación estuvo asociada a las propiedades funcionales de estos bosques cuando estas se relacionaban con la abundancia de material vegetal en el dosel (CC) y en cierta medida, cuando se relacionaban con la resistencia estructural de las hojas (GF) y su tamaño (AF). Mientras que la distribución espacial de la interceptación estuvo asociada principalmente a una matriz de las propiedades de abundancia y distribución vertical del material vegetal en el dosel (N, VCH, VLAI).

Aunque la aplicación del enfoque funcional permitió explorar el efecto de las características del dosel de estos bosques en el proceso de interceptación de la precipitación, se encontraron resultados diferentes en los distintos niveles evaluados.

2.7 Agradecimientos

Agradecemos a todos los propietarios que permitieron el acceso a sus terrenos para la instalación de los recolectores y estaciones automatizadas; al Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Universidad Nacional de Educación a Distancia y al Centro Agrícola Cantonal de Hojanca por su colaboración en logística, préstamo de equipo, instalaciones y servicios. Agradecemos especialmente a Ademar Molina, Andrea Paiz y Xochilt Pocasangre por el apoyo durante la fase de campo de esta investigación y al personal de la Cátedra de Ecología del CATIE; a la familia Gutiérrez de Dorati Lodge por facilitar el establecimiento temporal del

laboratorio de medición de rasgos funcionales; a Adina Chain por su asesoramiento en la planificación del estudio y Sergio Vilchez por su asesoramiento en el análisis estadístico de resultados.

El estudio contó con el apoyo financiero del Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) a través de una beca de estudios; de la Cooperación Suiza para el Desarrollo a través de la Cátedra Latinoamericana de Ecología en Manejo de Bosques Tropicales y Biodiversidad, para la adquisición de equipo y servicios; y del CATIE, para la adquisición de equipo. El estudio contó con permiso de investigación científica emitido por el SINAC.

2.8 Literatura citada

Álvarez, F. 2017. Caracterización de propiedades funcionales de bosques secundarios restaurados en potreros abandonados de la península de Nicoya, Costa Rica. M.Sc. Turrialba, CR, CATIE.

Aquino Yaringaño, S. 2010. Impactos humanos en la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos: un enfoque de ecología funcional. Turrialba (Costa Rica), 20 ilus. 17 tab. Bib. p. 76-91; Tesis (Mag. Sc.). Disponible en http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/11554/5221/1/Impactos_humanos.pdf

Arroyo-Mora, JP; Sánchez-Azofeifa, GA; Rivard, B; Calvo, JC; Janzen, DH. 2005. Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106 (1):27-39.

Asner, GP; Scurlock, JMO; Hicke, JA. 2003. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography* 12 (3):191-205.

Beier, C; Hansen, K; Gundersen, P. 1993. Spatial variability of throughfall fluxes in a spruce forest. *Environmental Pollution* 81 (3):257-267. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0269749193902086>

Borcard, D; Legendre, P; Drapeau, P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73 (3):1045-1055. Disponible en <http://dx.doi.org/10.2307/1940179>

Brauman, KA; Daily, GC; Duarte, TKe; Mooney, HA. 2007. The nature and value of ecosystem services: an overview highlighting hydrologic services. *Annual Review of Environment and Resources* 2007 (32):67-98.

Bréda, NJJ. 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany* 54 (392):2403-2417.

Bruijnzeel, LA. 1990. Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. París, Francia, Unesco International Hydrological Programme. 224 p.

- _____. 2004. Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 104 (1):185-228.
- Calvo-Alvarado, J; McLennan, B; Sánchez-Azofeifa, A; Garvin, T. 2009. Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management* 258 (6):931-940.
- Carlyle-Moses, D; Gash, JC. 2011. Rainfall Interception Loss by Forest Canopies. *In* DF Levia; D Carlyle-Moses; T Tanaka. *Forest Hydrology and Biogeochemistry*. Springer Netherlands. p.407-423. (Ecological Studies). Disponible en http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-1363-5_20
- Carvajal-Vanegas, D; Calvo-Alvarado, J. 2012. Intercepción de precipitación en dos especies forestales nativas: *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm. y *Vochysia ferruginea* Mart. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 9 (22):32-39.
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, JA. 2011a. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Turrialba, CR, CATIE. 105 p. (Informe Técnico No. 384). Disponible en <http://www.nucleodiversus.org/uploads/file/Casanoves%20et%20al%202011%20Serie%20Tecnica%20CATIE.pdf>
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, JA; Diaz, S. 2011b. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* s.n. (2):233-237. Disponible en <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x/pdf>
- Cavelier, J; Vargas, G. 2002. Procesos hidrológicos. *In* MR Guariguata; GH Kattan; Eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR, Libro Universitario Regional. p. 145-166.
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurrich, D; Reich, P; Ter Steege, H; Morgan, H; Van Der Heijden, M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51 (4):335-380.
- Crockford, R; Richardson, D. 2000. Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow and interception: effect of forest type, ground cover and climate. *Hydrological Processes* 14 (16-17):2903-2920.
- Cuatas, LA; Tomasella, J; Nobre, AD; Hodnett, MG; Waterloo, MJ; Múnera, JC. 2007. Interception water-partitioning dynamics for a pristine rainforest in Central Amazonia: Marked differences between normal and dry years. *Agricultural and Forest Meteorology* 145 (1-2):69-83. Disponible en [//www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192307001037](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192307001037)
- Chain-Guadarrama, A; Klos, PZ; Casanoves, F; Finegan, B; Vierling, LA; Chazdon, RL; Link, TE. 2014. The functional and structural characteristics of forest canopies drive distinctive throughfall patterns between old-growth and second-growth neotropical rain forests. Ph.D. Turrialba, CR, CATIE. 80-123 p.

- Chazdon, RL. 2014. *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago,US. Londres, RU, The University of Chicago Press. 449 p.
- Decagon Devices. 2015. *Accupar par/lai ceptometer model LP-80 operator's manual*. 78 p.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Pla, L; Vílchez, S; Di Rienzo, MJ. 2010. Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach. *Revista Latinoamericana de Conservación* 1 (1):73-75.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Balzarini, MG; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, CW. 2011. *InfoStat*. (programa de cómputo). versión 24-03-2011 ed. Córdoba, Argentina, Universidad Nacional de Córdoba. Consultado 21 may. 2015. Disponible en <http://www.infostat.com.ar/>.
- Diaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11):646-655.
- Díaz, S; Hodgson, JG; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Martí, G; Grime, JP; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, MC; Shirvany, A; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; de Torres-Espuny, L; Falczuk, V; Guerrero-Campo, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kazemi-Saeed, F; Maestro-Martínez, M; Romo-Díez, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar-Salvador, P; Zak, MR; Rapson, G. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15 (3):295-304. Consultado 2017/01/23. Disponible en [http://dx.doi.org/10.1658/1100-9233\(2004\)015\[0295:TPTTDE\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1658/1100-9233(2004)015[0295:TPTTDE]2.0.CO;2)
- Dietz, J; Hölscher, D; Leuschner, C; Hendrayanto. 2006. Rainfall partitioning in relation to forest structure in differently managed montane forest stands in Central Sulawesi, Indonesia. *Forest Ecology and Management* 237 (1-3):170-178.
- Dray, S; Legendre, P; Peres-Neto, PR. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196 (3-4):483-493. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380006000925>
- Dunin, FX; O'Loughlin, EM; Reyenga, W. 1988. Interception loss from eucalypt forest: Lysimeter determination of hourly rates for long term evaluation. *Hydrological Processes* 2 (4):315-329. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1002/hyp.3360020403>
- Dunkerley, DL. 2009. Evaporation of impact water droplets in interception processes: Historical precedence of the hypothesis and a brief literature overview. *Journal of Hydrology* 376 (3-4):599-604. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169409004764>
- FAO. 2010. *Global forest resources assessment 2010: Main report*. Roma, IT, 340 p. (FAO Forestry Paper 163).

- Fernandez Barrancos, EP; Reid, JL; Aronson, J. 2016. Tank bromeliad transplants as an enrichment strategy in southern Costa Rica. *Restoration Ecology* Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/rec.12463>
- Fleischbein, K; Wilcke, W; Goller, R; Boy, J; Valarezo, C; Zech, W; Knoblich, K. 2005. Rainfall interception in a lower montane forest in Ecuador: effects of canopy properties. *Hydrological Processes* 19 (7):1355-1371.
- Fu, D; Duan, C; Hou, X; Xia, T; Gao, K. 2009. Patterns and relationships of plant traits, community structural attributes, and eco-hydrological functions during a subtropical secondary succession in central Yunnan, Southwest China. *Archives of Biological Sciences* 61 (4):741-749.
- Granda Moser, V; Finegan, B; Ramos Bendaña, ZS; Detlefsen, G; Molina, A. 2015. Potencial de manejo de bosques restaurados por sucesión natural secundaria en Guanacaste , Costa Rica: composición, diversidad y especies maderables. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 56 p. (Serie Técnica. Boletín Técnico no. 78).
- Grime, JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86 (6):902-910. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Guariguata, MR; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148 (2001):185-206.
- Herwitz, SR. 1987. Raindrop impact and water flow on the vegetative surfaces of trees and the effects on stemflow and throughfall generation. *Earth Surface Processes and Landforms* 12 (4):425-432. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1002/esp.3290120408>
- Hijmans, R; Cameron, S; Parra, J; Jones, P; Jarvis, A; Richardson, K. 2005. Worldclim: Global climate data. Disponible en <http://www.worldclim.org>
- Holdridge, LR. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. San José (Costa Rica), (Libros y Materiales Educativos (IICA)). Ilus. 109 ref. Trad. del inglés por H. Jiménez-Saa.
- Hölscher, D; Köhler, L; van Dijk, AIJM; Bruijnzeel, LA. 2004. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology* 292 (1-4):308-322.
- Hornberger, GM; Wiberg, PL; Raffensperger, JP; D'Odorico, P. 2014. *Elements of physical hydrology*. Baltimore, Johns Hopkins University Press.
- ITCR. 2014. *Atlas digital de Costa Rica*. Cartago, CR, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica. Esc. varia.
- Jackson, IJ. 1971. Problems of throughfall and interception assessment under tropical forest. *Journal of Hydrology* 12 (3):234-254. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0022169471900084>
- Johnson, RC. 1990. The interception, throughfall and stemflow in a forest in Highland Scotland and the comparison with other upland forests in the U.K. *Journal of Hydrology*

- Kalácska, M; Sánchez Azofeifa, GA; Rivard, B; Calvo Alvarado, J; Journet, ARP; Arroyo Mora, JP; Ortiz Ortiz, D. 2004. Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment* 91 (2):134-152.
- Keim, RF; Skaugset, AE; Weiler, M. 2006. Storage of water on vegetation under simulated rainfall of varying intensity. *Advances in Water Resources* 29 (7):974-986. Disponible en [//www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0309170805002125](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0309170805002125)
- Klos, PZ; Chain-Guadarrama, A; Link, TE; Finegan, B; Vierling, LA; Chazdon, R. 2014. Throughfall heterogeneity in tropical forested landscapes as a focal mechanism for deep percolation. *Journal of Hydrology* 519 (2014):2180-2188.
- León Peláez, JD; González Hernández, MI; Gallardo Lancho, JF. 2010. Distribución del agua lluvia en tres bosques altoandinos de la cordillera central de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín* 63 (1):5319-5336. Disponible en http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0304-28472010000100010&nrm=iso
- Loescher, HW; Powers, JS; Oberbauer, SF. 2002. Spatial variation of throughfall volume in an old-growth tropical wet forest, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 18 (03):397-407.
- Macinnis-Ng, CMO; Flores, EE; Müller, H; Schwendenmann, L. 2014. Throughfall and stemflow vary seasonally in different land-use types in a lower montane tropical region of Panama. *Hydrological Processes* 28 (4):2174-2184.
- Malmer, A; Murdiyarto, D; Bruijnzeel, LA; Ilstedt, U. 2010. Carbon sequestration in tropical forests and water: a critical look at the basis for commonly used generalizations. *Global Change Biology* 16 (2):599-604. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01984.x>
- Markesteyn, L; Poorter, L; Paz, H; Sack, L; Bongers, F. 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment* 34 (1):137-148. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x>
- Miranda Gómez, J; Rusch, GM; Casals, P; Declerck, F; Ibrahim, M; Casanoves, F; Jiménez, F. 2013. Efecto de los rasgos morfológicos y ecofisiológicos de árboles neotropicales en la transferencia de agua y nutrientes al suelo. *Agroforestería en las Américas* 2013 (50):69-75.
- Murakami, S. 2006. A proposal for a new forest canopy interception mechanism: Splash droplet evaporation. *Journal of Hydrology* 319 (1–4):72-82. Disponible en [//www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169405003203](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169405003203)
- Nadkarni, NM; Sumera, MM. 2004. Old-growth forest canopy structure and its relationship to throughfall interception. *Forest Science* 50 (3):290-298.

- Nanko, K; Onda, Y; Kato, H; Gomi, T. 2016. Immediate change in throughfall spatial distribution and canopy water balance after heavy thinning in a dense mature Japanese cypress plantation. *Ecohydrology* 9 (2):300-314. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1002/eco.1636>
- Onoda, Y; Westoby, M; Adler, PB; Choong, AMF; Clissold, FJ; Cornelissen, JHC; Díaz, S; Dominy, NJ; Elgart, A; Enrico, L; Fine, PVA; Howard, JJ; Jalili, A; Kitajima, K; Kurokawa, H; McArthur, C; Lucas, PW; Markesteijn, L; Pérez-Harguindeguy, N; Poorter, L; Richards, L; Santiago, LS; Sosinski, EE; Van Bael, SA; Warton, DI; Wright, IJ; Joseph Wright, S; Yamashita, N. 2011. Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters* 14 (3):301-312.
- Park, A; Cameron, JL. 2008. The influence of canopy traits on throughfall and stemflow in five tropical trees growing in a Panamanian plantation. *Forest Ecology and Management* 255 (5-6):1915-1925.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; van der Heijden, MGA; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, MV; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61 (3):167-234. Disponible en <http://www.publish.csiro.au/paper/BT12225>
- Pérez-Suárez, M; Arredondo-Moreno, JT; Huber-Sannwald, E; Serna-Pérez, A. 2014. Forest structure, species traits and rain characteristics influences on horizontal and vertical rainfall partitioning in a semiarid pine-oak forest from Central Mexico. *Ecohydrology* 7 (2):532-543.
- Pypker, T; Levia, D; Staelens, J; Van Stan, J, II. 2011. Canopy Structure in Relation to Hydrological and Biogeochemical Fluxes. *In* DF Levia; D Carlyle-Moses; T Tanaka. Springer Netherlands. p. 371-388. Disponible en http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-1363-5_18
- Schellekens, J; Scatena, FN; Bruijnzeel, LA; Wickel, AJ. 1999. Modelling rainfall interception by a lowland tropical rain forest in northeastern Puerto Rico. *Journal of Hydrology* 225 (3-4):168-184. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169499001572>
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación. 2014. Mapa de tipos de bosque de Costa Rica 2013. San José, CR, Gerencia de Manejo de Recursos Naturales, SINAC. FONAFIFO, GIZ, MINAE. Esc. (Inventario Nacional Forestal).
- Solano, J; Villalobos, R. 2000. Regiones y subregiones climáticas de Costa Rica. (en línea). San José, CR, Gestión de Desarrollo. Instituto Meteorológico Nacional, CR. 32 p. Consultado 29 oct. 2015. Disponible en http://www.imn.ac.cr/publicaciones/estudios/Reg_climaCR.pdf
- Violle, C; Navas, M-L; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116 (5):882-892.

- Wallace, J; McJannet, D. 2006. On interception modelling of a lowland coastal rainforest in northern Queensland, Australia. *Journal of Hydrology* 329 (3–4):477-488. Disponible en [//www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169406001284](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169406001284)
- Weiss, M; Baret, F; Smith, GJ; Jonckheere, I; Coppin, P. 2004. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination. *Agricultural and Forest Meteorology* 121 (1-2):37-53.
- Wirth, R; Weber, B; Ryel, RJ. 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 2001 (22):1-10.
- Witkowski, ETF; Lamont, BB. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 1991 (88):486-493.
- Wright, IJ; Reich, PB; Westoby, M; Ackerly, DD; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, JH; Diemer, M; Flexas, J; Garnier, E; Groom, PK; Gulias, J; Hikosaka, K; Lamont, BB; Lee, T; Lee, W; Lusk, C; Midgley, JJ; Navas, ML; Niinemets, U; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Poot, P; Prior, L; Pyankov, VI; Roumet, C; Thomas, SC; Tjoelker, MG; Veneklaas, EJ; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428 (6985):821-827. Disponible en <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15103368>
- Zhou, GY; Morris, JD; Yan, JH; Yu, ZY; Peng, SL. 2002. Hydrological impacts of reafforestation with eucalypts and indigenous species: a case study in southern China. *Forest Ecology and Management* 167 (1–3):209-222. Disponible en [//www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112701006946](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112701006946)
- Zimmermann, B; Zimmermann, A; Scheckenbach, HL; Schmid, T; Hall, JS; van Breugel, M. 2013. Changes in rainfall interception along a secondary forest succession gradient in lowland Panama. *Hydrology and Earth System Sciences* 17 (11):4659-4670.