



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

Estudio dendroecológico de la dinámica forestal en un gradiente
altitudinal tropical

por

Manuel Bernal Escobar

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

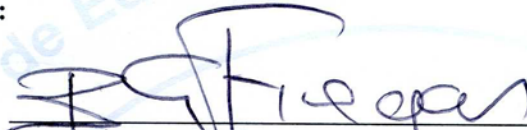
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2013

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


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

FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.

Director de tesis



Pablo Imbach, Ph.D.

Miembro Comité Consejero



Fernando Casanoves, Ph.D.

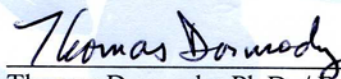
Miembro Comité Consejero

Guillermo Gea, Ph.D.

Miembro Comité Consejero

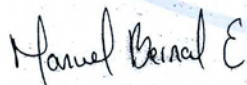
Jorge I. del Valle, Ph.D.

Miembro Comité Consejero



Thomas Dormody, Ph.D. / Francisco Jiménez, Dr. Sc.

Decano / Vicedecano de la Escuela de Posgrado



Manuel Bernal Escobar

Candidato

DEDICATORIA

A Cata

AGRADECIMIENTOS

Al Banco Interamericano de Desarrollo (BID) y al Centro Agronómico de Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) por el financiamiento a través del proyecto CLIMIFORAD.

A todos los miembros del Comité consejero por dedicarle tiempo a lectura del documento, por los comentarios y las correcciones; a Bryan por la confianza, a Fernando por la asesoría estadística, a Pablo por los datos climáticos, a Sven Guenter por sus comentarios y a Diego por la logística.

A las personas que nos ayudaron en el trabajo de campo: Arsenio, Vicente, Leo Coto, Leo Jiménez, la familia Mena y los funcionarios del SINAC.

Al ICE e IMN por los datos climáticos.

A Liliana, Juan Carlos, Lluís, Sergio y Eduardo por su ayuda en el trabajo de oficina

Al equipo gradiente (Cata, Fabi, José y Darío), fue muy enriquecedor trabajar con ustedes.

A Cata por ser mi compañía y por los mapas, a mi familia por el apoyo incondicional, a los viejos amigos y a los nuevos amigos, gracias por dejarme conocerlos y compartir cosas nuevas conmigo.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	V
ÍNDICE DE CUADROS.....	VII
ÍNDICE DE FIGURAS.....	VIII
ÍNDICE DE ANEXOS.....	XI
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	XIII
RESUMEN.....	XIV
SUMMARY	XVI
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivo general.....	2
1.2 Objetivos específicos	2
1.3 Hipótesis del estudio	2
2 Revisión de literatura	4
2.1 Dinámica forestal	4
2.2 Gradientes altitudinales.....	6
2.3 Cambio climático y servicios ecosistémicos.....	8
2.4 Dendrocronología.....	10
2.4.1 Principio de uniformidad.....	10
2.4.2 Principio de factores limitantes	11
2.4.3 Principio de amplitud ecológica.....	11
2.4.4 Principio de selección de sitio	12
2.4.5 Principio de sensibilidad	12
2.4.6 Principio de sincronización (Cross-dating).....	13
2.4.7 Principio de replicación.....	13
2.4.8 Principio de estandarización	14
2.4.9 Principio de relaciones medioambientales	14
2.4.10 Principio de calibración y verificación	16
2.4.11 Consideraciones de muestreo y análisis de datos.....	17
2.5 Especies usadas en esta investigación.....	21

2.5.1	<i>Carapa guianensis</i> Aubl.....	21
2.5.2	<i>Cedrela tonduzzi</i> C. DC.....	22
2.5.3	<i>Quercus costaricensis</i> Liebm.	23
3	Materiales y métodos	24
3.1	Localización del estudio.....	24
3.2	Los datos climáticos.....	28
3.3	Metodología	32
3.3.1	<i>Selección del sitio de muestreo dentro del gradiente</i>	32
3.3.2	<i>Selección de las especies</i>	32
3.3.3	<i>Selección de la muestra</i>	33
3.3.4	<i>Muestreo de árboles</i>	34
3.3.5	<i>Preparación de los núcleos y las secciones transversales</i>	35
3.3.6	<i>Medición</i>	37
3.3.7	<i>Sincronización y anualidad</i>	38
3.3.8	<i>Estandarización</i>	41
3.3.9	<i>Estimación de las cronologías</i>	42
3.3.10	<i>Evaluación de las cronologías y comparación con series climáticas</i>	42
4	RESULTADOS.....	44
4.1	Caracterización macroscópica de la madera y los anillos de crecimiento	44
4.2	Anualidad de los anillos de crecimiento	45
4.3	Relaciones entre el crecimiento de los árboles y el clima.....	50
4.3.1	<i>Carapa guianensis</i>	50
4.3.2	<i>Cedrela tonduzii</i>	52
4.3.3	<i>Quercus costaricensis</i>	53
4.4	Cambios en la dinámica de crecimiento de los arboles.....	54
5	DISCUSIÓN	57
5.1	Anualidad de los anillos de crecimiento	57
5.2	Relaciones entre el crecimiento de los árboles y el clima.....	58
5.3	Dinámica del crecimiento	60
6	CONCLUSIONES	62
7	BIBLIOGRAFÍA	63
8	ANEXOS	75

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Unidades de manejo del SINAC presentes dentro del gradiente altitudinal.	26
Cuadro 2. Estadísticas resumen de la precipitación de las estaciones climáticas seleccionadas para cada zona de vida donde se encuentran las especies.....	30
Cuadro 3. Variables climáticas evaluadas para explicar el crecimiento de los árboles. La fuente de los datos de precipitación mensual son el ICE e IMN, los de temperatura media mensual provienen del CFSR y los índices SOIstd son de la NOAA. Con base en estos datos y De acuerdo con Hijmans et al. (2005) se calcularon los restantes.....	31
Cuadro 4. Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de dos radios de un mismo árbol. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level), %CC (Coeficiente de correlación), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Overlap), TVBP (T-Value Baillie- Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Las dos series pertenecen al individuo 11 de <i>C. tonduzii</i> . Rinntech (2011).....	40
Cuadro 5. Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de una serie con el promedio de la cronología promedio de su parcela. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level), %CC (Coeficiente de correlación), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Overlap), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). La línea amarilla representa la serie de crecimiento del individuo 5QC7A y la línea roja representa la cronología promedio de la parcela baja de <i>Q. costaricensis</i> . Rinntech (2011).....	40
Cuadro 6. Cantidad de muestras analizadas por especie y parcela	45
Cuadro 7. Comparación de incremento medio anual entre especies con prueba LSD Fisher. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($\alpha > 0.05$).	48
Cuadro 8. Coeficientes de regresión y estadísticos asociados para el modelo ajustado entre IAA de <i>C. guianensis</i> y el conjunto de datos de la estación Hacienda el Carmen. Est: Valor estimado. E.E. Error estándar. LI: Límite inferior. LS: Límite superior. T: Valor T. VIF: Factor de inflación de la varianza.	51
Cuadro 9. Coeficientes de regresión y estadísticos asociados para el modelo ajustado entre IAA de <i>C. tonduzii</i> y el conjunto de datos climáticos de la estación San Rafael de Tapantí. Est: Valor estimado. E.E. Error estándar. LI: Límite inferior. LS: Límite superior. T: Valor T. VIF: Factor de inflación de la varianza.	53
Cuadro 10. Coeficientes de regresión y estadísticos asociados para el modelo ajustado entre IAA de <i>Q. costaricensis</i> y el conjunto de datos climáticos de la estación Cerro de la Muerte. Est: Valor estimado. E.E. Error estándar. LI: Límite inferior. LS: Límite superior. T: Valor T. VIF: Factor de inflación de la varianza.	54
Cuadro 11. Pruebas de hipótesis marginales del modelo lineal general y mixto ajustado para las cronologías de las parcelas en los últimos 80 años.	54

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Zonas de Vida del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (ITCR 2008). PNB: Parque Nacional Barbilla RFRM; Reserva Forestal Rio Macho PNTCMM: Parque Nacional Tapantí Cerro Macizo de la Muerte., bmh-MB: bosque muy húmedo Montano Bajo, bmh-P: bosque muy húmedo Premontano, bmh-P4: bosque muy húmedo Premontano transición a Pluvial, bmh-P6: bosque muy húmedo premontano transición a basal, bh-P: bosque húmedo Premontano, bh-T12: bosque húmedo Tropical transición Premontano, bp-M: bosque pluvial Montano, bp-MB: bosque pluvial Montano Bajo, bp-P: bosque pluvial Premontano, bmh-T: bosque muy húmedo Tropical y bmh-T12: bosque muy húmedo Tropical transición Premontano. 25
- Figura 2: Climadiagrama del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Construido con datos de Hijmans et al. (2005). El eje de la izquierda representa la temperatura media mensual en grados centígrados y está ilustrado por las tres líneas horizontales. El eje de la derecha representa la precipitación total mensual en milímetros y lo ilustran las barras verticales..... 29
- Figura 3: Diseño de muestreo. 34
- Figura 4: Posición sociológica y clases de iluminación (Dawkins 1958)..... 35
- Figura 5: Superior izquierda: Extracción de un núcleo en un individuo de *C. tonduzii*. Superior derecha: Corte de sección transversal de un individuo de *C. guianensis*. Centro izquierda y derecha: Soportes de madera para muestras de barreno de incremento. Inferior izquierda: Secciones transversales colectadas en la investigación, las dos más grandes al fondo son de *C. guianensis* y las restantes son de *Q. costaricensis*. Inferior derecha: Plataforma de medición Lintab 6..... 36
- Figura 6: Interface gráfica del módulo de sincronización en TSAP-Win. Ambas líneas (amarilla y blanca) representan dos series de ancho de anillos del mismo árbol (CT11A y CT11B). El eje X representa el tiempo en años y el Y el incremento anual (μm). En el Cuadro 4 se observan los estadísticos calculados después de esta sincronización. 38
- Figura 7: Skeleton plot construido para verificar el patrón de crecimiento del árbol en dos series de crecimiento. En la parte inferior esta un individuo y en la superior el otro (CT11A y CT11B respectivamente). En el eje X se representa el tiempo en años y en el eje Y las líneas verticales significan anillos marcadores o pequeños y entre más grande la línea más pequeño el anillo. 39
- Figura 8: Interface gráfica del módulo de sincronización en TSAP-Win. Las líneas amarilla y roja representan la serie de ancho de anillos sincronizada de una serie de *Q. costaricensis* (5QC7A) y la cronología maestra de la parcela (QCu) respectivamente. El eje X representa el tiempo en años y el Y el incremento anual (μm). Los coeficientes calculados para esa posición se observan en el Cuadro 5..... 41

Figura 9: Fotos macroscópicas (10X) de las muestras medidas. De Izquierda a derecha. Izquierda: <i>C. guianensis</i> , foto de una sección transversal, la línea horizontal gris fue la guía para la medición los anillos, las flechas azules señalan los anillos de crecimiento y debajo se observan los anillos formados por bandas de parénquima. Foto individuo 2CG46. Centro: <i>C. tonduzii</i> . Foto de un núcleo ubicado horizontalmente. Se alcanzan a ver los anillos de crecimiento delimitados con líneas verticales y blancas (células de parénquima). Los dos puntos plateados a la izquierda de la foto señalan una década, foto individuo 4CT18. Derecha: <i>Q. costaricensis</i> , foto del núcleo 6QC12. Las flechas azules y las líneas verticales grises señalan los anillos de crecimiento formados por diferencias en densidad de madera. Las mediciones se hicieron siempre paralelas a los radios.	45
Figura 10: IAA (Índice de ancho de anillos) de <i>C. guianensis</i> construido a partir del promedio de los índices calculados a todas las series de la especie después de estandarizar los residuos entre las series observadas y las estimadas.	46
Figura 11: IAA (Índice de ancho de anillos) de <i>C. tonduzii</i> construido a partir del promedio de los índices calculados a todas las series de la especie después de estandarizar los residuos entre las series observadas y las estimadas.	47
Figura 12: IAA (Índice de ancho de anillos) de <i>Q. costaricensis</i> construido a partir del promedio de los índices calculados a todas las series de la especie después de estandarizar los residuos entre las series observadas y las estimadas.	47
Figura 13: Longitud de las series cronológicas de <i>C. guianensis</i> . Izquierda: Series de la parcela baja. Derecha: Series de la parcela alta. En el eje Y se presentan todas las series de la parcela y en el eje X representa los años.	48
Figura 14: Longitud de las series cronológicas de <i>C. tonduzii</i> . Izquierda: Series de la parcela baja. Derecha: Series de la parcela alta. En el eje Y se presentan todas las series de la parcela y en el eje X representa los años.	49
Figura 15: Longitud de las series cronológicas de <i>Q. Costaricensis</i> . Izquierda: Series de la parcela baja. Derecha: Series de la parcela alta. En el eje Y se presentan todas las series de la parcela y en el eje X representa los años.	50
Figura 16: Análisis de correlación de Pearson entre el índice de ancho de anillos de <i>C. guianensis</i> y las variables climáticas. El eje Y indica el valor del coeficiente de correlación de Pearson y el eje X muestra por medio de barras verticales el valor de la correlación entre cada variable y el IAA. Las abreviaturas de las variables climáticas son iguales a las descritas en la tabla 3. Las líneas grises horizontales indican el valor a partir del cual los valores de la correlación se hacen significativos ($\alpha=0.05$).	51
Figura 17: Análisis de correlación de Pearson entre el índice de ancho de anillos de <i>C. tonduzii</i> y las variables climáticas. El eje Y indica el valor del coeficiente de correlación de Pearson y el eje X muestra por medio de barras verticales el valor de correlación entre cada variable y el IAA. Las abreviaturas de las variables climáticas son iguales a las descritas en la tabla 3. Las líneas grises horizontales indican el valor a partir del cual los valores de la correlación se hacen significativos ($\alpha=0.05$).	52

Figura 19: Análisis de correlación de Pearson entre el índice de ancho de anillos de <i>Q. costaricensis</i> y las variables climáticas. El eje Y indica el valor del coeficiente de correlación y el eje X muestra por medio de barras verticales el valor de correlación entre cada variable y el IAA. Las líneas grises horizontales indican el valor a partir del cual los valores de la correlación se hacen significativos ($\alpha=0.05$).	53
Figura 20: Incremento medio anual y tendencia de crecimiento de dos parcelas de <i>C. guianensis</i> . Con color rojo se representa la parcela cerca al límite superior de crecimiento (parcela alta) y con color azul la parcela cerca al límite inferior de crecimiento (parcela baja).	55
Figura 21: Incremento medio anual y tendencia de crecimiento de dos parcelas de <i>C. tonduzii</i> . Con color rojo se representa la parcela cerca al límite superior de crecimiento (parcela alta) y con color azul la parcela cerca al límite inferior de crecimiento (parcela baja).	56
Figura 22: Incremento medio anual y tendencia de crecimiento de dos parcelas de <i>Q. costaricensis</i> . Con color rojo se representa la parcela cerca al límite superior de crecimiento (parcela alta) y con color azul la parcela cerca al límite inferior de crecimiento (parcela baja).	56

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Formato de información de muestreo para colecciones de anillos de crecimiento. Adaptado de (Cook y Kairiukstis 1992).	75
Anexo 2: Temperaturas medias anuales obtenidas de CFSR para cada uno de los sitios en los que se muestrearon los individuos, entre parentesis se presentan las coordenadas X y Y para las que se interpoló la temperatura de cada sitio de muestreo: Barbilla (9.9490, -83.4390), Tapantí (9.7390,-83.8110) y Villa Mills (9.569,-83.7190).	76
Anexo 3: Precipitación anual de estaciones meteorológicas de la zona. Estación Hacienda El Carmen (10.2000, -83.4833, 15 msnm), estación San Rafael de Tapantí (9.7666, -83.8333, 1200 msnm) y estación Cerro de la Muerte (9.5666,-83.7500, 3100 msnm).	76
Anexo 4: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela baja de <i>C. guianensis</i> con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlación), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).	77
Anexo 5: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela alta de <i>C. guianensis</i> con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlación), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).	79
Anexo 6: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela baja de <i>C. tonduzii</i> con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlación), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).	81
Anexo 7: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela alta de <i>C. tonduzii</i> con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlación), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).	82
Anexo 8: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela baja de <i>Q. costaricensis</i> con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlación), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).	84

Anexo 9: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela alta de <i>Q. costaricensis</i> con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlacion), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).....	86
Anexo 10: Estadísticas resumen parcelas baja <i>C. guianensis</i>	88
Anexo 11: Estadísticas resumen parcelas alta <i>C. guianensis</i>	90
Anexo 12: Estadísticas resumen parcelas baja <i>C. tonduzii</i>	92
Anexo 13: Estadísticas resumen parcelas alta <i>C. tonduzii</i>	93
Anexo 14: Estadísticas resumen parcelas baja <i>Q. costaricensis</i>	94
Anexo 15: Estadísticas resumen parcelas alta <i>Q. costaricensis</i>	95
Anexo 16: Base de datos de campo. N. comun: Nombre común, N. Científico: Nombre científico. Coord N: Coordenada geográfica norte. Coord W: Coordenada geográfica oeste. Alt (msnm): Altitud (msnm). NP: Número de parcela. NA: Número de árbol. NC: número de núcleos colectados. ST: Sección transversal. PS: Posición sociológica. Alt (m): Altura de los árboles. Dap (cm): Diámetro a la altura del pecho. PMicro: Posición micrositio. FMicro: Forma micrositio.....	97

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

CLIMIFORAD: Climate change Iberoamerican Mountain Forests and Adaptation.

IAA: Índice de ancho de anillos

ACP: Análisis de componentes principales

CFSR: Climate Forecast System Reanalysis

ENSO: El Niño Southern Oscillation

NOAA: National Oceanic and Atmospheric Administration

SOI: Southern Oscillation Index

SLP: Sea Level Pressure

ONI: Oceanic Nino Index

IMN: Instituto Meteorológico Nacional

ICE: Instituto Costarricense de Electricidad

msnm: Metros sobre el nivel del mar

ha: Hectáreas

DAP: Diámetro a la altura del pecho

Rduo: Residuos descontado la tendencia estimada de crecimiento

Gt: Tendencia estimada de crecimiento

Rt: Serie de ancho de anillos observada

CICE: Capacidad de intercambio catiónico efectivo

C:N: Relación carbono nitrógeno

RESUMEN

Los bosques de montaña de la cordillera de Talamanca son un ecosistema estratégico para Costa Rica. Estos, son diferentes a los bosques basales, tienen alta diversidad de especies, son un sitio ideal para entender el cambio climático y proporcionan numerosos servicios ecosistémicos a la sociedad. En esta investigación se pretendió a través de la dendrocronología aportar al conocimiento sobre la dinámica de crecimiento de tres especies arbóreas [*Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Cedrela tonduzii* C. DC (Meliaceae) y *Quercus costaricensis* Liemb. (Fagaceae)] del gradiente altitudinal tropical “Caribe -Villa Mills” ubicado en el rango de altitud 300 msnm – 3000 msnm en la vertiente oriental de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Para realizar el muestreo se dividió el gradiente en tres partes y a cada parte se le asoció una especie de árbol dominante y frecuente; parte baja (Barbilla, *C. guianensis*), parte media (Tapantí, *C. tonduzii*) y parte alta (Villa Mills, *Q. costaricensis*). A su vez, cada una de estas partes se dividió en dos parcelas; una cerca al límite superior y otra cerca al límite inferior de su distribución. Dentro de estas parcelas se barrenaron árboles con $DAP \geq 10$ cm y se tomaron dos muestras por árbol en la medida de lo posible separados 90° . Cuando se encontraron árboles caídos de las especies seleccionadas se colectaron secciones transversales del tallo con motosierra. Las secciones transversales y los núcleos se secaron a la sombra y después se pulieron con papel de lija de diferentes granulados (40-1,000 granos/pulgada²). Se midieron anillos de crecimiento y se probó estadísticamente la anualidad de estos; a continuación, se construyó una cronología maestra estandarizada por especie y posteriormente se relacionaron los índices de ancho de anillos (IAA) para cada especie con variables climáticas [temperatura, precipitación e índices SOI (*Southern Oscillation Index*)] para determinar la función respuesta de cada especie; así mismo, se calcularon tasas de incrementos medios para cada especie y por último, se determinaron los factores que más influyen en la dinámica del crecimiento de cada parcela y especie en los últimos 80 años. Las tres especies presentaron anillos de crecimiento anuales. *C. tonduzii* tuvo la tasa media de crecimiento más alta (3.42 mm/año) y el individuo más joven (12 años), en tanto que *C. guianensis* la más baja (2.8 mm/año), a esta última especie también perteneció el individuo más longevo (216 años). En las tres especies se encontraron relaciones entre los IAA de cada especie y la precipitación de algún mes. Cuando se comparó el crecimiento entre las parcelas de la misma especie, se

encontró que al inicio del siglo XX los árboles cerca del límite inferior de crecimiento de la especie crecían en promedio menos que los ubicados cerca al límite superior, tendencia que se invirtió cerca de 1976 en *C. tonduzii* y *Q. costaricensis*. Esta información resulta fundamental para entender la dinámica de crecimiento de los bosques de montaña y conocer como la variación climática ha afectado a estas especies y así diseñar medidas de conservación y manejo que permitan a las especies tener suficiente rango de adaptación al cambio pero que a su vez permitan el uso sostenible del recurso a la población.

Palabras clave: dendroecología, dinámica forestal y gradiente altitudinal tropical.

SUMMARY

Mountain forests are a strategic ecosystem to Costa Rica. These are different from basal forests. They have high species diversity, are an ideal place to understand climate change and provide numerous ecosystem services to society. This research aimed to contribute, through dendrochronology, to the knowledge on the dynamics of growth of three tree species [*Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Cedrela tonduzii* C. DC (Meliaceae) and *Quercus costaricensis* Liemb. (Fagaceae)] across the tropical altitudinal gradient "Caribbean-Villa Mills" located in the 300 – 3000 m asl altitudinal range on the eastern slopes of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. For sampling the gradient was divided into 3 parts, and each of them was associated to a frequent and dominant tree species, thus; lower (Barbilla, *C. guianensis*), middle (Tapantí, *C. tonduzii*) and upper (Villa Mills, *Q. costaricensis*). In turn, each of these parts was divided in two plots; one near the upper limit and another near de lower limit of the species distribution. In these plots, 124 trees were bored ($dbh \geq 10$ cm) and two samples per tree as far apart as 90° were taken. When trees were fallen, stem cross sections were collected with chainsaw. The cores and cross sections were air dry and sanded with different sandpaper grain (40-1,000 grains/inch²). Growth rings were measured and statistically tested to prove their annual nature, and then a standardized master chronology by species was built. Subsequently, ring width index (RWI) values were related with weather variables [temperature, precipitation and SOI (Southern Oscillation Index)] to determine the response function of each species. Likewise, average growth rates were calculated for each species. Finally the factors that influence the dynamics of growth of each plot and species in the last 80 years were determined. The three species showed annual growth rings. *C. tonduzii* had the highest average growth rate (3.42 mm / year) and the youngest individual (12 years), while *C. guianensis* had the lowest average growth rate (2.8 mm / year) and the oldest individual (216 years). In all species relationships were found between RWI and the precipitation of some month. When comparing the growth between plots of the same species, it was found that, at the beginning of the twentieth century, the trees near the lower limit of growth of the species grew on average less than those located close to the upper limit; a trend that was reversed around 1976 on *C. tonduzii* and *Q. costaricensis*. This information is essential to understand the growth dynamics of mountain forests trees, to know how climate variability

has affected these species, and to design conservation and management actions that allow species to have enough range to adapt to change but at the time facilitate the sustainable use of the resource to the public.

Keywords: dendroecology, forest dynamics and tropical altitudinal gradient.

1 INTRODUCCIÓN

La dinámica forestal describe la interacción de factores físicos y biológicos que determinan cambios continuos en la estructura, composición y función de los bosques; y está compuesta principalmente por las perturbaciones y la sucesión (Ghazoul y Sheil 2010). El crecimiento de los árboles es una expresión del avance de la sucesión y a través de su estudio se puede conocer en cierto grado la dinámica forestal de un rodal. El crecimiento de los árboles está en función de la ontogenia, del clima, de las perturbaciones presentes en el rodal y de otros factores de sitio (Cook 1992). Por lo que en cada anillo de crecimiento, si su anualidad es demostrada, a través de sus características anatómicas quedarán registradas con resolución anual las condiciones ambientales existentes en el rodal.

La dendroecología es la determinación de la interacción año a año de las relaciones entre las condiciones climáticas del sitio y el crecimiento de los árboles para evaluar factores endógenos y exógenos que influyen en el crecimiento de una comunidad vegetal (Schweingruber 1992). Esta no ha sido ampliamente aplicada en los trópicos debido a la creencia de que los árboles tropicales no forman anillos de crecimiento anuales dada la homogeneidad climática (e.g. Lieberman et al. 1985).

Sin embargo, en los últimos años se ha encontrado que existen anillos de crecimiento en árboles tropicales en todos los sitios donde estos pueden crecer (e.g. Rozendaal y Zuidema 2011, Fichtler et al. 2003, Dunisch et al. 2002, Worbes 1999 y 1995). Por lo que la existencia de anillos de crecimiento es de origen genético, en tanto que las condiciones ambientales pueden influir en la intensidad de sus características (Giraldo y del Valle 2011, Worbes 1992). Sin embargo, Vaganov (1992) señala que las plantas leñosas que crecen bajo condiciones climáticas favorables son más sensibles a cambios ambientales. Así mismo, en los anillos de crecimiento de los árboles tropicales hay mucha información acumulada que es posible extraer tales como: tasas históricas de crecimiento, edad de los árboles y condiciones ambientales y ecológicas pasadas de los rodales (Worbes 1999, Fichtler et al. 2003).

Por lo anterior, resulta de gran interés profundizar en estudios dendroecológicos en gradientes altitudinales tropicales ya que según Lieberman et al. (1996) no ha sido posible describir con precisión la forma en la que las características de los bosques tropicales

cambian con la altitud y se desconoce cómo reaccionarán las especies ante el aumento de temperatura consecuencia del cambio climático. Además, como mencionan Malhi et al. (2010) y Colwell et al. (2008) los gradientes altitudinales podrían convertirse en refugios debido a la presión climática en tierras bajas, ya que la probabilidad de migración en el trópico es más alta en gradientes altitudinales que latitudinales.

Para entender mejor la relación entre el crecimiento de los árboles con el gradiente actual de condiciones ambientales y su relación con el cambio climático la presente investigación pretende contribuir por medio de la dendrocronología a entender el crecimiento de tres especies arbóreas presentes en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, analizando su respuesta al clima a través del gradiente altitudinal.

1.1 Objetivo general

Contribuir por medio de la dendrocronología a entender el crecimiento de tres especies arbóreas presentes en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, su cambio a través de él y sus relaciones con las variables ambientales.

1.2 Objetivos específicos

- Verificar la frecuencia de formación de los anillos de crecimiento en tres especies arbóreas del gradiente altitudinal y construir sendas cronologías estandarizadas.
- Relacionar el crecimiento de los árboles con variables climáticas (temperatura, precipitación e índices SOI) y determinar cuáles de estos factores tienen más efecto en el crecimiento de los árboles de cada uno de los tres sitios del gradiente altitudinal.
- Determinar los factores que pueden afectar la dinámica del crecimiento a largo plazo de estas especies.

1.3 Hipótesis del estudio

- Las especies seleccionadas tienen anillos de crecimientos anuales.

- Existen relaciones entre el ancho de los anillos de crecimiento y las variables climáticas y ambientales de la zona.
- La dinámica del crecimiento de las especies ha cambiado a través del tiempo.

2 REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Dinámica forestal

La dinámica forestal describe la interacción de factores físicos y biológicos que determinan cambios continuos en la estructura, composición y función de los bosques; sus principales componentes son el reclutamiento, la mortalidad, las perturbaciones y la sucesión (Ghazoul y Sheil 2010). Estos componentes son procesos almacenados a través del crecimiento en los anillos.

Los bosques están sujetos a cambios continuos, impulsados por interacciones entre individuos y especies dentro de una comunidad, así como también por perturbaciones externas. En una escala más amplia la dinámica forestal es también función de eventos aleatorios (Ghazoul y Sheil 2010). Es necesario conocer el crecimiento de los árboles para entender la dinámica de la población (Clark y Clark 1999), la interacción entre las especies (Swetnam y Lynch 1993), la captura de CO₂ (DeLucia et al. 1999), las respuestas del bosque al cambio climático (Cook 1987) y a procesos como la restauración (Pearson y Vitousek 2001).

El crecimiento de un árbol puede estimarse mediante medidas repetidas de diámetro, bandas dendrométricas o anillos de crecimiento, cada una con cierta incertidumbre. En las muestras de barreno de incremento para el análisis de anillos, la tasa de crecimiento es tomada de un radio por núcleo por lo que varios núcleos deben ser tomados por árbol, transformados en series de incrementos y analizados. El esfuerzo realizado significa que las muestras del barreno de crecimiento son generalmente obtenidas de individuos en el rodal y no de todo el rodal, por lo cual sus resultados no deben ser extrapolados a toda la población a menos que se muestreen parcelas completas en rodales (Clark et al. 2007).

Los efectos del cambio climático en los bosques húmedos tropicales y sus especies reflejarán la habilidad fisiológica de los organismos para sobrevivir y reproducirse bajo nuevas condiciones, para adaptarse a cambios en el contexto ecológico, de soportar impactos adicionales y ajustar sus distribuciones geográficas (Ghazoul y Sheil 2010). Poco

se comprenden las claves y los requisitos de los patrones de fenología de las plantas tropicales, pero parecen vulnerables a múltiples factores incluyendo temperatura, humedad, brillo solar y ciclos estacionales (Guenter et al. 2008).

En bosques tropicales basales de Costa Rica Clark et al. (2003) demostraron que el aumento de las temperaturas interfiere con la fotosíntesis y aumenta los costos de respiración; por tanto, durante altas temperaturas el bosque deja de crecer. Así, la dinámica forestal se puede ver afectada mediante los cambios en las tasas de crecimiento de los árboles. Otros modelos realizados en la cuenca del Amazonas señalan que el aumento en la concentración de CO₂ al inicio incrementará la acumulación de biomasa en las plantas, lo que conllevará un aumento en los depósitos de carbono del bosque, pero en cuanto las tasas de crecimiento se saturen este depósito se convertirá en fuente debido a altas tasas de respiración y mortalidad causadas por altas temperaturas (Phillips et al. 2008). Todavía es incierto cómo los diferentes tipos de bosques tropicales reaccionarán ante estos cambios pues aún la evidencia es escasa ya que no se cuentan con suficientes registros a largo plazo (Clark 2004).

Las especies arbóreas diferirán en el grado de sus respuestas a cambios en el clima. Por ejemplo, especies adquisitivas de rápido crecimiento y baja densidad de madera es probable que aprovechen fácilmente oportunidades brindadas por los cambios en temperatura, la liberación de nutrientes y el aumento de la concentración de CO₂, pero inversamente serán más vulnerables a las sequías (Ghazoul y Sheil 2010). Mientras que las especies conservativas de lento crecimiento y larga vida es probable que tengan más limitaciones para adaptarse a nuevas condiciones ambientales.

Se han realizado muchos estudios que relacionan índices de ancho de anillos con variables climáticas, los cuales demuestran que cambios en las tasas de crecimiento de los árboles están relacionados con cambios en las variables climáticas (e.g. Devall et al. 1995, Couralet et al. 2010). Existen diversos estudios mostrando cambios en la dinámica forestal siguiendo gradientes climáticos. Así, por ejemplo, Gea-Izquierdo et al. (2011) en un estudio realizado sobre un gradiente de temperatura en España con *Quercus ilex* encontraron que a raíz del aumento de temperaturas producto del cambio climático también ha aumentado el estrés hídrico lo que ha disminuido las tasas de crecimiento en los últimos años; por tanto

los árboles podrían verse afectados como consecuencia del cambio climático. Brienen et al. (2009) estimaron por medio de anillos de crecimiento de *Mimosa acantholoba* y con base en escenarios de emisiones como el cambio climático puede afectar las tasas de crecimiento y encontraron que las puede disminuir entre 12 y 21%. Schongart et al. (2006), a partir de cronologías de varias especies, reconstruyeron la precipitación de una región del oeste de África hasta 1840 y por medio de análisis de series temporales encontraron aumentos en las condiciones de aridez en los últimos 160 años.

2.2 Gradientes altitudinales

El crecimiento y la productividad de los bosques nublados presentes en el gradiente altitudinal no son tan bajos como se cree, ya que la capacidad fotosintética de las hojas no es más baja que la de los bosques tropicales basales, aunque la fotosíntesis del dosel si lo sea debido a la casi permanente presencia de nubes que disminuye la radiación disponible y a un bajo índice de área foliar. A la vez que la fotosíntesis de los bosques basales se ve limitada por la alta intensidad lumínica propia de zonas bajas Clark (1990), la productividad va a estar probablemente limitada por una inversión sustancial de carbono en el crecimiento y funcionamiento de un sistema radical grande, el cual es una consecuencia de los suelos pobres sobre los que crecen (Bruijnzeel y Veneklaas 1998). Así mismo, Girardin et al. (2011) en un gradiente altitudinal tropical demostró que la productividad primaria neta y la biomasa aérea de estos bosques disminuye conforme aumenta la altitud, mientras que la cantidad de raíces finas aumenta con la altitud.

El uso de gradientes altitudinales en los trópicos es una herramienta particularmente poderosa para entender la influencia de la temperatura en la biodiversidad, ecología, funciones del ecosistema y la respuesta de los ecosistemas forestales al cambio climático (Malhi et al. 2010, Clark 2007). Ahora, somos conscientes de que los factores ambientales pueden cambiar a velocidades nunca antes vistas como consecuencia del cambio climático (Bush et al. 2004).

Malhi et al. (2010) destacan cinco aspectos por los cuales es importante investigar gradientes altitudinales. Primero, los ecosistemas forestales de montaña son interesantes, pues son evolutiva y ecológicamente distintos de los bosques basales tropicales. Segundo,

el recambio de especies a lo largo de los gradientes de elevación explica en gran parte la alta diversidad encontrada en muchos de los más importantes *hotspots* de la tierra, con aproximadamente 70,000 especies endémicas en once *hotspots* que se encuentran en ambientes tropicales de montaña. Tercero, los gradientes de elevación tropical son un excelente laboratorio natural para la comprensión de factores medio ambientales (e.g. temperatura) y su control en las funciones del ecosistema. Cuarto, las montañas tropicales son sitios excelentes para la comprensión del cambio climático (Hooghiemstra y Van der Hammen 2004) presentando fuertes gradientes y ecotonos relativamente fuertes que permiten a los registros paleoecológicos y paleoambientales ser muy sensibles, incluso a pequeños cambios en el clima. Quinto, con sus fuertes gradientes, pequeñas distancias y fuertes ecotonos, son sitios excelentes para monitorear los impactos futuros del cambio climático en los trópicos.

Una de las grandes incógnitas en nuestra comprensión de los impactos potenciales del cambio climático en la biodiversidad de los trópicos es si muchas especies tienen un nicho térmico estrecho y están cerca del límite térmico donde experimentarán disminución en sus funciones, o si la mayoría son capaces de aclimatarse y adaptarse al calentamiento actual y futuro. Por tanto, la presión climática en las tierras basales puede llevar a las montañas tropicales a convertirse en refugios (Malhi et al. 2010). Muchos estudios sugieren que el calentamiento global está impulsando los rangos de las especies hacia los polos y a elevaciones más altas en la zona templada, pero la evidencia es escasa en los trópicos, donde el gradiente latitudinal de temperatura hace que sean más probables los cambios altitudinales que latitudinales (Colwell et al. 2008).

En los trópicos las temperaturas en los ecosistemas de altura varían poco a través del año, por tanto, las especies se especializan en un rango de condiciones más estrechas, haciendo de la altitud una gran barrera para la dispersión biológica, lo que genera especies menos móviles (Ghazoul y Sheil 2010). Sin embargo, hay muchas especies con rangos altitudinales de 1000 m o más que pueden tolerar variaciones de temperatura de hasta 6°C (e.g. Lieberman et al. 1996). Esto puede promover distribuciones de especies más localizadas y mayor recambio de especies a través del gradiente (Janzen 1967).

2.3 Cambio climático y servicios ecosistémicos

La precipitación y la temperatura en Mesoamérica presentan patrones anuales bien definidos, modificados periódicamente por fluctuaciones en la temperatura de los océanos circundantes y por los ciclos del ENSO y la Oscilación Decadal del Pacífico. Así mismo, la interacción entre los vientos alisios provenientes del este y la complejidad orográfica de la región diferencian los patrones de precipitación de las vertientes del Caribe (barlovento) y del Pacífico (sotavento) de la región (Cifuentes 2009).

Las condiciones promedio de precipitación, temperatura, y viento constituyen el clima de una región. Se requieren al menos 30 años de datos para calcular un promedio climático confiable. Sin embargo, el clima de un lugar puede referirse a las condiciones presentes durante millones de años (Cifuentes 2009). El cambio climático denota un cambio en el estado del clima identificable (e. g. mediante análisis estadísticos) a raíz de un cambio en el valor medio y/o en la variabilidad de sus propiedades, y que persiste durante un período prolongado, tanto si se debe a la variabilidad natural como si es consecuencia de la actividad humana (IPCC 2007).

Mediciones tomadas desde 1850 muestran que las temperaturas de la superficie terrestre han aumentado, aproximadamente 1 °C globalmente, y se ha observado que la precipitación tiene un comportamiento similar pero estos cambios están acentuados en zonas templadas del norte (IPCC 2007). Las proyecciones del IPCC (2007) indican que el promedio mundial de aumento de temperatura observado entre 1990 y 2005 (0,3 °C por década) se conservará aproximadamente igual durante los siguientes 20 años. Todos los escenarios del IPCC (2007) estiman aumentos de temperatura que alcanzan hasta 6 °C en los casos más extremos.

De igual manera en el informe del IPCC (2007), se espera que la temperatura mundial promedio de la superficie del planeta aumente entre 1,4 y 5,8 °C hasta el 2100. Esto no excluye la región mesoamericana. En general se espera que aumente el número de días secos, y que aumente la incidencia de precipitaciones más intensas y de los eventos extremos como tormentas e inundaciones. Mesoamérica es un *hotspot* mundial de biodiversidad con alta variedad de condiciones topográficas y climáticas y se encuentra

entre las regiones tropicales con los mayores cambios esperados en precipitación y temperatura bajo escenarios climáticos futuros (Imbach et al. 2012).

Otro cambio que se ha evidenciado en ecosistemas de montaña es la altura de la capa de nubes durante la estación seca; ésta se ha elevado a una tasa de 2 m por año. Si este aumento continúa y la temperatura también aumenta 1 o 2 °C en los próximos 50 años, los bosques nubosos de altura se verán amenazados (Cifuentes 2009).

Además de los cambios en los factores climáticos los ecosistemas también presentarán cambios; según Imbach et al. (2012) características de los bosques como el índice de área foliar probablemente disminuirá hasta un 89% en la región centroamericana. Esto muestra que la vegetación potencial de la región probablemente cambiará de húmeda a seca, e impactará fuertemente a Costa Rica pues junto con Panamá son los países de Centroamérica con mayor proporción de bosques húmedos.

Según Root y Hughes (2005) los cambios fenológicos pueden ser la primera respuesta a corto plazo del cambio climático, inducidos por cambios en la precipitación, la temperatura y el fotoperiodo. Pero a largo plazo con los aumentos de temperatura y cambios en los patrones de precipitación muy probablemente empezará una sustitución gradual de los bosques tropicales por sabanas en el este de la Amazonia y en Centroamérica (IPCC 2007).

Otro aspecto importante del cambio climático en los ecosistemas son los posibles cambios en la productividad biológica. Estos cambios pueden afectar los bienes y servicios ecosistémicos esenciales para la humanidad. Según EEM (2003) los bosques de montaña producen servicios ecosistémicos de soporte tales como el ciclado de nutrientes, productividad primaria, formación de suelos, producción de oxígeno y mantenimiento de la biodiversidad. También servicios de regulación climática e hídrica, control de erosión y de enfermedades, polinización de plantas útiles. Servicios ecosistémicos de aprovisionamiento de alimentos, madera, combustibles, recursos genéticos, medicinas naturales, agua potable y agua para generación de electricidad. Así como servicios ecosistémicos culturales, como el valor estético, el espiritual, la recreación y el turismo (Polanía et al. 2011).

Un estudio de Bernard et al. (2009) determinó que los principales servicios ecosistémicos claves proveídos por el Parque Nacional Tapantí en Costa Rica son: provisión de agua potable y generación de energía hidroeléctrica, provisión de hábitat para conservar la biodiversidad y proveer espacio para la recreación y el turismo. Ellos estimaron los beneficios monetarios de los tres servicios combinados en US\$ 2,5 millones/año, equivalente a un promedio de US\$ 43 ha/año. En otra investigación Clark et al. (2003) señalaron que el incremento diamétrico de los bosques tropicales de tierras bajas en Costa Rica en un período de 16 años está inversamente relacionado con promedios anuales de temperatura mínima diaria lo que reduce la capacidad de los bosques de prestar servicios ecosistémicos de captura y almacenamiento de CO₂ en el futuro.

Según el IPCC (2007) la mayoría de las simulaciones proyectan que la cuenca del Amazonas se volverá más cálida y seca en el próximo siglo y que las montañas tropicales se calentarán aproximadamente 2-3 °C, mientras que estimaciones de las respuestas migratorias de las especies a tales cambios sugieren que las montañas tropicales serán uno de las regiones más sensibles a cambios a nivel de bioma (Bush et al. 2011).

2.4 Dendrocronología

La dendrocronología es una ciencia que usa los anillos de crecimiento para datar eventos, donde cada capa de crecimiento es asociada con un año calendario específico. Así, se puede asociar una serie de IAA con una serie de datos de variables ambientales (e.g. precipitación, temperatura, manchas solares, brillo solar, índices ENSO). La dendroecología se refiere a la aplicación de la dendrocronología para el estudio de la ecología de poblaciones vegetales y está basada en algunos principios que se describen a continuación (Fritts 1976).

2.4.1 Principio de uniformidad

Este principio indica que los procesos físicos y biológicos que influyen en el crecimiento de un árbol en la actualidad, también estuvieron presentes en el pasado (Fritts 1976). Este principio fue establecido por James Hutton en 1785, quien lo indica de la manera siguiente: “el presente es la clave del pasado”. Así, los tipos de variaciones climáticas y los patrones climáticos observados hoy en día deben haber ocurrido en el

pasado. Esto no implica que el paleoclima sea el mismo que el clima en la actualidad. Sin embargo, implica que el mismo tipo de condiciones de limitantes afectan el mismo tipo de procesos de la misma manera en el pasado como en el presente (Fritts 1976).

2.4.2 Principio de factores limitantes

El principio de los factores limitantes menciona que un proceso biológico, como el crecimiento, no puede ocurrir más rápido de lo que permite el factor más limitante. Los mismos factores pueden ser limitantes hasta cierto punto en todos los años, pero el grado y la duración de sus efectos limitantes varían de un año a otro. Si un factor cambia hasta el punto en que deja de ser limitante, la tasa de crecimiento de la planta aumentará hasta que algún otro factor se vuelva limitante (Fritts 1976).

Este principio es importante en la dendrocronología porque el ancho de los anillos puede ser sincrónico sólo si uno o más factores ambientales se vuelven críticamente limitantes, persisten lo suficiente y actúan sobre una área geográfica lo suficientemente amplia para que el ancho de anillos u otra característica varíe en la misma forma en muchos árboles (Fritts 1976).

Algunos de los factores que periódicamente limitan el crecimiento de los árboles tropicales son: épocas secas, la temperatura; especialmente en el límite superior e inferior de las distribuciones de la especie, inundaciones y estrés químico. Al igual que en las zonas templadas los factores climáticos pueden ser intensificados por condiciones locales (e.g. lluvias orográficas, drenajes en pendientes, inundaciones en tierras bajas) (Worbes 1992).

2.4.3 Principio de amplitud ecológica

Cada especie, dependiendo de su genotipo, el cual determina en combinación con los factores ambientales su fenotipo, puede crecer y reproducirse sobre cierto rango de hábitats. Este rango es conocido como amplitud ecológica (Fritts 1976) o nicho (Guisan y Zimmermann 2000).

Cerca del centro del rango de su óptimo ambiental, una especie es frecuentemente encontrada en una amplia variedad de sitios y los factores climáticos pueden ser rara vez limitantes para el crecimiento. Cerca del margen de su rango natural, una especie puede

ocurrir en una variedad relativamente pequeña de sitios y el clima frecuentemente se vuelve un factor altamente limitante en procesos fisiológicos, incluyendo al crecimiento (Fritts 1976).

2.4.4 Principio de selección de sitio

La dendrocronología requiere que sus muestras estén afectadas similarmente por un conjunto determinado de factores limitantes. Por tanto, el muestreo es deliberadamente estratificado para resaltar observaciones de esa población de ancho de anillos que contiene la información deseada, pero es restringida a una especie en particular para mantener la respuesta genética más o menos constante (Fritts 1976).

En dendrocronología se debe aplicar la ley de los factores limitantes y el concepto de amplitud ecológica con el fin de asegurar la selección de los árboles que proveerán la información que se desea. Así, en estudios de ancho de anillos y temperatura, el ancho de los anillos de los árboles que crecen cerca del límite superior latitudinal o altitudinal de la especie producirán la información más confiable en temperatura (Fritts 1976).

La selección del sitio y la especie es una extensión del principio de los factores limitantes, del concepto de amplitud ecológica y de replicación. Diferencias en los sitios conllevan diferencias en los factores limitantes; por tanto, es importante elegir un sitio y replicar dentro de él, para que todas las muestras tengan la misma señal o señales similares (LaMarche et al. 1982).

2.4.5 Principio de sensibilidad

Un árbol presentará más variaciones en el ancho de anillo a anillo cuanto más haya sido limitado por factores ambientales: A esto se le llama sensibilidad; la ausencia de esta variabilidad se llama complacencia. Estas variaciones se pueden calcular para cada individuo o especie a partir de mediciones y pueden ser expresadas como un estadístico llamado sensibilidad media (*mean sensitivity*), la cual es una medida de la diferencia relativa del ancho entre anillos adyacentes (Fritts 1976).

2.4.6 Principio de sincronización (*Cross-dating*)

El principio de sincronización es el más importante de la dendrocronología. Su aplicación provee un tipo de control en la experimentación porque asegura la correcta ubicación en el tiempo de cada anillo de crecimiento. El ancho de los anillos anuales tiene que ser sincronizado entre radios del mismo árbol y entre árboles de un mismo rodal. Las variaciones en las características del anillo, especialmente del ancho, se examinan y acoplan de forma sincrónica entre todas las muestras de una región determinada. Si hay suficiente covariación entre los anillos en diferentes árboles y la muestra es lo suficientemente grande, el año en que cada anillo se formó se puede determinar correctamente (Fritts 1976).

La sincronización es posible porque la misma o similares condiciones ambientales han limitado el crecimiento en una gran cantidad de árboles y las fluctuaciones anuales de factores ambientales similares a través de una región producen variaciones sincrónicas en la estructura de los anillos (Fritts 1976).

2.4.7 Principio de replicación

Una serie de varias muestras de un sitio en particular debe ser examinada y sincronizada para evitar la posibilidad de que a todos los especímenes colectados les pueda faltar un anillo de un año o que puedan tener una banda de crecimiento intra anual que parezca como un anillo anual real. La verificación adicional se obtiene cuando varias muestras independientes se comparan y no aparecen inconsistencias (Fritts 1976).

Además, el promedio de las mediciones replicadas de un gran número de árboles proporciona la mejor estimación del clima, porque la variación del crecimiento que se asocia con la variación climática, la cual es común a todos los árboles, se mantiene cuando estos promedios se hacen. Una gran parte de los efectos de los factores no climáticos que difieren entre los individuos y de un sitio a otro se reduce al mínimo en este proceso (Fritts 1976).

2.4.8 Principio de estandarización

El ancho de los anillos puede variar debido a fluctuaciones en condiciones ambientales y a cambios sistemáticos debido a la edad del árbol, altura en el tallo y condiciones de productividad en el sitio. En estudios dendroclimáticos es usualmente conveniente estimar los cambios sistemáticos en el ancho de anillos asociados con la edad y eliminarlos de las mediciones. A esta corrección se le conoce como estandarización y los valores transformados son llamados índices de ancho de anillos. Los índices estandarizados de árboles individuales son promediados para obtener la cronología media (Fritts 1976).

La estandarización de las mediciones de ancho de anillos transforma los anchos de anillos no estacionarios en una nueva serie estacionaria, estos índices por lo general no tienen tendencia y su valor medio es cero cuando se calculan como diferencias y uno si se calculan como cocientes. Esto se logra obteniendo la diferencia o cociente entre cada ancho de anillo medido (R_t) y su valor estimado (G_t) respectivamente y posteriormente estandarizando en el caso de los residuos (Cook et al. 1992).

2.4.9 Principio de relaciones medioambientales

Las inferencias acerca de ambientes y climas pasados se basan en algún modelo de como el ambiente afecta el crecimiento. El modelo puede ser una afirmación, ecuación o diagrama que representa un conjunto básico de factores y sus interrelaciones (Fritts 1976).

Cook et al. (1992) consideran una serie de anillos como un conjunto lineal de varias subseries no observadas, y las expresa como:

$$R_t = A_t + C_t + \delta D1_t + \delta D2_t + E_t$$

dónde:

R_t = La serie del ancho de los anillos de crecimiento observados

A_t = La tendencia en el ancho de los anillos de crecimiento relacionadas al tamaño y la edad de los árboles (Ontogenia)

C_t = La señal climática relacionada con el ambiente

$\delta D1t$ = Perturbaciones causadas por factores endógenos, a nivel local.

$\delta D2t$ = Perturbaciones causadas por factores exógenos a nivel de rodal; y

Et = El error aleatorio

δ : Es un indicador binario de la presencia ($\delta = 1$), o de la ausencia ($\delta = 0$) de la perturbación en algún momento t .

Este modelo está expresado en forma lineal para simplificar la discusión de los conceptos asociados con los componentes del mismo. Aunque se sabe que ciertas propiedades de los anchos de anillos son multiplicativas. Sin embargo, tales relaciones no lineales se pueden volver lineales transformando el ancho de anillos a logaritmos. Así At , Ct , y Et se asumen continuas, mientras $\delta D1t$, $\delta D2t$ pueden estar o no presentes dependiendo de si ha ocurrido alguna perturbación (Cook 1992).

At es un proceso no estacionario que refleja, entre otras cosas, el crecimiento del árbol a lo largo del tiempo. Este presenta una disminución exponencial en función del tiempo, una vez que el período juvenil, en el cual aumentan los incrementos radiales ha pasado. Esta tendencia es más común en árboles que crecen en ambientes abiertos con baja competencia y donde las perturbaciones son mínimas (Cook 1992).

Ct representa la influencia acumulada de todas las variables climáticas (precipitación, temperatura, radiación, entre otras) en el crecimiento de los árboles, a excepción de las asociadas con las perturbaciones del rodal. Estas variables se asumen a gran escala ya que todos los árboles presentes en esa área serán afectados en la misma proporción por las mismas variables (Cook 1992).

$\delta D1t$ representa la respuesta característica de un árbol a una perturbación local o endógena. Estas perturbaciones son consecuencia de procesos como aperturas del dosel en el bosque que no afectan a todos los árboles del rodal. Las prácticas silviculturales también están dentro de esta categoría, una propiedad importante de las perturbaciones endógenas es que estas son eventos aleatorios en el espacio y en el tiempo (Cook 1992).

$\delta D2t$ representa la respuesta de un árbol a una perturbación a nivel de rodal, e.g. incendios, deslizamientos, polución, plagas y enfermedades. Una característica importante de estas perturbaciones es la sincronía en el tiempo de este evento en todas las muestras del rodal (Cook 1992).

E_t representa el error; la varianza inexplicada en los anchos de anillos. Por ejemplo efectos del micrositio, gradientes de suelo o hidrología y errores de medición y muestreo. Este desglose asume que no hay covarianza entre ninguno de los componentes (Cook 1992).

Si A_t , C_t y E_t se asumen continuas y $\delta D1_t$, $\delta D2_t$ pueden estar o no presentes dependiendo de si ha ocurrido alguna perturbación (Cook 1992). El modelo se puede simplificar y estimar la tendencia del crecimiento para proceder a la estandarización en el análisis dendroclimático como un proceso estocástico mediante el siguiente modelo.

$$G_t = F(A_t + \delta D1_t + \delta D2_t)$$

dónde:

G_t = Tendencia estimada de crecimiento

A_t , $\delta D1_t$ y $\delta D2_t$ siguen la notación descrita anteriormente.

Esta definición de G_t sugiere que el componente climático común, C_t es la señal de interés, y que A , $\delta D1_t$ y $\delta D2_t$, son consideradas como varianza no climática y por tanto, ruido (Cook 1992).

2.4.10 Principio de calibración y verificación

La calibración se puede lograr mediante la construcción de un modelo estadístico que simule la situación actual. Para esto se establecen los valores de los coeficientes estadísticos del modelo, y luego se aplican los coeficientes a los IAA de los árboles para reconstruir el clima en períodos de tiempo anteriores, donde los IAA están disponibles, pero donde no existe registro del medio ambiente pasado (Fritts 1976).

La asociación estadística que da lugar a la calibración puede ser consecuencia de una relación de causa y efecto entre el crecimiento de los árboles y el clima o puede representar efectos puramente correlacionados. Dichas correlaciones son útiles para reconstruir las variaciones climáticas pasadas (Fritts 1976).

2.4.11 Consideraciones de muestreo y análisis de datos

Entre los sitios promisorios para la dendrocronología se encuentran las regiones montañosas, donde en pequeños territorios se pueden encontrar diferencias en el crecimiento de los árboles (Schweingruber et al. 1992). Los gradientes ambientales se pueden estudiar seleccionando sitios específicos dentro del mismo (Fritts et al. 1969) y construyendo cronologías robustas en cada sitio, para que cualquier diferencia encontrada entre estos pueda ser probada estadísticamente (Schweingruber et al. 1992).

La homogeneidad del sitio determina la calidad de la cronología, esta solo debería ser construida a partir de árboles provenientes de la misma clase de sitios. Sin embargo, por razones de logística frecuentemente es necesario agrupar árboles de diferentes lugares pero con condiciones de sitio similares (Schweingruber et al. 1992).

El sitio de muestreo debe ser climática y geobotánicamente homogéneo. Los árboles pueden ser seleccionados al azar en pequeñas parcelas de muestreo (0.5-1 ha) que son usualmente establecidas con propósitos forestales o puede realizarse seleccionando árboles del mismo tipo de sitio pero provenientes de un área mayor (Schweingruber et al. 1992). A través de la selección adecuada de individuos y de sitios se puede maximizar la señal del clima en una serie de anillos (Cook et al. 1992).

La selección de sitios se realizó basada en gradientes ecológicos de temperatura. Sin embargo, pueden existir problemas en el diseño del muestreo debidos a la sobreposición de gradientes de vegetación, clima y suelos lo que puede complicar los respectivos análisis. (Schweingruber et al. 1992).

Los árboles dominantes proveen la información climática más confiable y reflejan con mayor precisión la dinámica de crecimiento de todo el rodal (Dmitrieva 1959). Árboles de copa pequeña, con troncos grandes e irregulares, con pocas pero fuertes ramas y en

general con formas asimétricas son usualmente los individuos con la variabilidad interanual más fuerte, la cual está asociada con una señal climática más fuerte (Fritts 1976). Sin embargo, para evitar sesgos la muestra debe ser mayor de 12 individuos y no debe estar limitada a los individuos de mayor diámetro (Cherubini et al. 1998).

Los árboles resultan heridos después de barrenados aun cuando se tenga mucha precaución en la extracción de la muestra, pero estos tienen un sistema para limitar este daño llamado compartimentación (Shigo 1984, Smith 1988). El grado de sensibilidad a la extracción de muestras de árboles varía en función de la especie y el proceso de extracción (Norton 1988). Sin embargo, el impacto de la extracción de muestras es mayor cuando se usan barrenos sin filo (Smith 1988). Aunque algunos estudios han sugerido el uso de cicatrizantes para reducir las infecciones de hongos (Schweingruber et al. 1992), otros estudios sugieren que estos pueden obstaculizar el proceso de compartimentación (Smith 1988). Extraer las muestras durante la temporada de crecimiento también puede darle al árbol una mejor oportunidad de reaccionar a la lesión pues sus tejidos están activos (Norton 1988).

Las muestras con imperfecciones se pueden desechar cuando es posible detectar qué característica del sitio o del árbol causó la anormalidad. Sin embargo, se debe tener cuidado de no sesgar intencionalmente el muestreo (Schweingruber et al. 1992). Las imperfecciones que se pueden presentar en las muestras son: nudos, anillos muy estrechos, incompletos o ausentes que no son adecuados para la datación, con pudriciones, heridas, madera de compresión o tensión (English Heritage 1998).

Hay dos fuentes de precisión en la dendrocronología; primero está la precisión del registro anual. Un año de error en el registro de los anillos destruiría la sincronización e invalidaría el resultado. Por lo general errores de este tipo se identifican en la etapa de sincronización. Uno de los mejores controles para encontrar errores en la datación es asegurar que las muestras de sitios diferentes se procesen independientemente; así, las cronologías de otros sitios se pueden usar para comparar entre ellas. El segundo tipo de precisión se refiere a la calidad de las mediciones; en estudios climatológicos donde las mediciones son el producto principal este aspecto es fundamental (Pilcher 1992).

Para confirmar la anualidad de los anillos se deben usar métodos independientes; cuando el estudio se prolonga varios años el método más sencillo es marcar el cambium (Mariaux 1976), aunque también se puede usar datación por radiocarbono (C^{14}) (Worbes y Junk 1989). Sin embargo, la validación también se puede realizar por medio de: i. Estudios anatómicos que identifiquen estructuras de los anillos de crecimiento, ii. Exploración macroscópica de las muestras buscando patrones de crecimiento y iii. Sincronización (Worbes 1995).

La sincronización es el paso más importante en dendrocronología y el que diferencia esta última del conteo de anillos. La sincronización se puede realizar antes o después de medir los anillos de crecimiento. La clave de este método reside en la replicación. Incluso si una comparación de dos muestras de madera parece satisfactoria, solo será aceptable si es reproducible y comparable con otras muestras de la misma edad (Pilcher 1992).

Para sincronizar usando el método gráfico de (*skeleton plot*) el procedimiento habitual es dibujar en el eje X el tiempo, representando los años de crecimiento, y en el eje Y, ya sea en una escala lineal o logarítmica el ancho de cada anillo. La escala logarítmica se utiliza para resaltar la importancia de los anillos angostos (Pilcher 1992) y así encontrar anillos de crecimiento característicos.

Sin embargo, el *software* especializado es la principal herramienta para controlar la calidad de la sincronización gráfica; estos utilizan métodos de correlación, para lo cual primero se deben realizar las mediciones. Fritts (1963) menciona programas estadísticos útiles en la investigación dendrocronológica y muestra el uso de coeficientes de correlación para fechar series que no pueden ser fechadas con métodos gráficos. Así mismo, el coeficiente de coincidencia también es usado como estadístico para probar la sincronización (*Gleichläufigkeits-Koeffizient*), el cual es una prueba estadística no paramétrica simple y poderosa (Pilcher 1992). No hay una cantidad mínima de anillos que puede ser sincronizada, sin embargo la experiencia sugiere que sincronizaciones confiables deben tener más de 40 años (Pilcher 1992).

Aunque el uso de anillos de crecimiento para estudiar cambios ambientales es amplio, la extracción de la señal deseada del ruido indeseado puede ser difícil e incierta. La

señal se define como la información contenida en los anillos de crecimiento que es relevante y común para todos los árboles de un estudio en particular. En contraste, el ruido se define como la información que es irrelevante para el problema estudiado (Cook y Briffa 1992).

Se debe tener en cuenta que los modelos determinísticos producen curvas unimodales, las cuales ajustan mejor con incrementos de crecimiento radial juvenil. Este tipo de modelos son más apropiados para ajustar al crecimiento de árboles jóvenes que crecen en rodales abiertos y sin perturbaciones (Cook 1992). Sin embargo, en cronologías cortas, menores a 100 años, tendencias a largo plazo y patrones cambiantes lentos no pueden investigarse, por lo que generalmente modelos aditivos lineales se ajustan mejor (Devall et al. 1995). Dadas las limitaciones y problemas de los modelos determinísticos mencionados anteriormente para ajustar modelos de tendencia de crecimiento a frecuencias medias y bajas encontradas en series de ancho de anillos de árboles en bosques primarios, se han utilizado modelos estocásticos (Cook 1992)

A medida que el tamaño de la muestra disminuye hacia atrás en el tiempo debido a que los árboles jóvenes salen de la serie y la muestra cae por debajo de un límite entre 5 y 10 individuos, se percibe un incremento en la varianza. Este aumento de la varianza está en gran proporción en función del tamaño de la muestra (Shiyatov et al. 1992). Para evitar esta situación Schulman (1956) sugirió borrar las porciones tempranas y mal replicadas, con menos de 5 repeticiones, de las cronologías.

Tradicionalmente se ha usado el análisis de varianza para estimar la señal y el ruido entre grupos de cronologías estandarizadas, midiendo la variabilidad dentro y entre árboles (Briffa y Jones 1992). Una manera alternativa de estimar la señal y el ruido en una cronología se puede lograr calculando una matriz de correlaciones mostrando las relaciones entre todas las series de índices de las muestras individuales (Briffa y Jones 1992).

2.5 Especies usadas en esta investigación

2.5.1 *Carapa guianensis* Aubl.

Se distribuye desde las regiones subtropicales de Centro América, hasta el Amazonas. En Costa Rica crece a baja altitud (0-800 msnm) con climas húmedos o muy húmedos, en laderas o aluviones inundados de agua dulce, formando parte del dosel superior. (Carpio 2003, Cordero et al. 2003, Holdridge et al. 1997).

Es un árbol grande (hasta 60 m) perennifolio o facultativo según el sitio, con gambas gruesas, la corteza es grisácea y exfoliante en placas irregulares con líneas verticales de lenticelas. Las hojas son grandes, paripinnadas, alternas, sin glándulas y sin estipulas, con 4 a 8 pares de foliolos, coriáceas, oblongas, glabras y asimétricas y cuando jóvenes pardo-rojizas, con los peciolulos pequeños y gruesos. Las flores son panículas axilares de hasta 60 cm de largo de color blanco o crema y los frutos son una cápsula globosa de 6-10 cm de diámetro, dehiscente con cuatro semillas planas y convexas (Carpio 2003, Cordero et al. 2003, Holdridge et al. 1997). Lobo et al. (2008) encontró que esta especie en el Pacífico Sur de Costa Rica presenta floración en dos períodos al año. El primero, de diciembre a febrero y el segundo de junio a agosto. La fructificación también presentó dos períodos y se diferencia en que el primer período comienza en enero.

La madera presenta una marcada diferencia de color entre albura y duramen. La primera es de color gris parduzco y la segunda es pardo rojizo, el lustre es elevado con reflejos dorados en las superficies radiales, la densidad media es 0.47 g/cm^3 . La madera es apreciada para enchapes y ebanistería. Ha sido una especie muy explotada en Costa Rica (Carpio 2003, Holdridge et al. 1997).

Dünisch et al. (2002) y Vetter y Bottoso (1989) estudiaron los anillos de crecimiento de *C. guianensis* y encontraron que están delimitados por bandas de parénquima terminal, bandas de vasos, y bandas de canales de resina. Según Dünisch et al. (2002) períodos de clima extremadamente secos o húmedos inducen la formación de bandas de parénquima en *C. guianensis* lo que la hace una especie viable para los estudios dendroecológicos dentro del gradiente.

2.5.2 *Cedrela tonduzii* C. DC

Es un árbol grande, caducifolio en enero y febrero (20-40 m) y más de 1.3 m de diámetro, de fuste recto, con gambas, copa densa, la corteza tiene fisuras verticales y presenta un patrón de exfoliación en placas. Las hojas son grandes alternas, paripinnadas, con 5-9 pares de folíolos opuestos, lanceolados y densamente tomentosos en el envés. Las flores son pequeñas, verde-amarillosas, dispuestas en panículas terminales hasta de 30 cm de largo y con olor a ajo. Los frutos son capsulas leñosas, péndulas, dehiscentes de 5-8 cm de largo. Las semillas son aladas y planas (Rojas y Torres 2008, Carpio 2003, Haber et al. 1996, Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003 y Holdridge et al. 1997).

Se distribuye desde México hasta Panamá, en elevaciones medias sobre 1,000–2,800 msnm en bosque premontanos y montanos bajos con climas húmedos y pluviales; con temperaturas entre 6-20 °C y 2,400-8,000 mm de precipitación anual. En Costa Rica se encuentra en las cordilleras de Guanacaste, Volcánica Central, Tilarán y Talamanca y es más frecuente en la vertiente Atlántica (Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003, Holdridge et al. 1997, Haber et al. 1996).

Hay una ligera diferencia de coloración entre albura y duramen. La albura es de color naranja grisáceo y el duramen es naranja, rojizo y brillante. La madera se clasifica como moderadamente liviana con densidad básica promedio de 0.36 g/cm³, los anillos de crecimiento son visibles a simple vista y están demarcados por bandas angostas regulares de color pardo formadas por parénquima (Carpio 2003, Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003).

Aunque la especie no ha sido usada en investigaciones dendrocronológicas, este género ha sido uno de los más estudiados en dendrocronología tropical. En un bosque nublado de Ecuador Brauning et al. (2009) encontraron anillos de crecimiento en *Cedrela montana* Moritz ex Turcz. Détienne (1989) encontró anillos de crecimiento anuales en individuos de *Cedrela odorata* L. en la Guyana Francesa, también Worbes (1995) y Vetter y Bottoso (1989) en la sabana venezolana. En la selva de Misiones de la Argentina, Boninsegna et al. (1989) analizaron los anillos de crecimiento de árboles de *Cedrela fissilis* Vell. y calcularon su edad y tasas de crecimiento. También los árboles de *Cedrela angustifolia* Sessé & Moc. ex DC. de bosques de baja latitud del norte de la Argentina y de

Bolivia mostraron el potencial para la dendroclimatología (Villalba et al. 1985). En los bosques del NW argentino se desarrollaron cronologías a través de los anillos de crecimiento de árboles de *Cedrela lilloi* C. DC. (Villalba et al. 1992, 1987).

2.5.3 *Quercus costaricensis* Liebm.

Son árboles de tamaño medio a grande, perennifolios, hasta 50 m de altura y 1.3 m de diámetro. Su ramificación es densa, agrupada en la copa y tiene forma redondeada. Las hojas son simples, alternas, la forma es elíptica, de textura coriácea, pubescente a glabra en la haz y pubescente en el envés de color café pardo. Con estípulas abundantes caedizas y yemas axilares prominentes (Kappelle 2008, Muller 1942).

De acuerdo con Camacho y Orozco (1998), quienes investigaron la fenología de varias especies del bosque montano de la cordillera de Talamanca esta especie presenta floración sincrónica y compacta durante la estación lluviosa y principio de la lluviosa. Las flores femeninas presentan un pico máximo de producción durante la estación seca, mientras que el pico de producción de flores masculinas se presenta al final de la estación lluviosa y al inicio de la seca. A su vez, la producción de brotes foliares también es un proceso sincrónico y asociado a la precipitación con un pico máximo durante los meses secos. De igual manera, la caída de hojas también presentó sincronía, relación con la precipitación y mayor intensidad en la época lluviosa.

Esta especie se encuentra desde Honduras hasta Panamá, pero se concentra en un área pequeña en Costa Rica, que va de la parte oeste del volcán Irazú hasta el cerro de Chirripó, pasando por la cordillera de Talamanca. Su distribución está restringida a las montañas altas en el bosque húmedo y pluvial, desde 2000 hasta 3300 msnm y comúnmente forma rodales homogéneos (Kappelle 2008, Kappelle 2001, Burger 1977).

La madera del *Q. costaricensis* es dura y pesada (0.61 g/cm^3), de color crema oscuro, que al exponerse al sol se torna rosada, con color y sabor característicos. Los anillos de crecimiento son visibles a simple vista (6 anillos en 2.5 cm) y marcados por una disminución en el número de vasos (Van der Slooten et al. 1969). De las especies de angiospermas, las más ampliamente usadas en dendrocronología en Europa y Norteamérica son los *Quercus* spp. (Schweingruber 1992).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Localización del estudio

El estudio se llevó a cabo en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills ubicado en las provincias de Limón y Cartago en el sur oriente de Costa Rica. Este gradiente está ubicado en la vertiente caribe de la cordillera de Talamanca y cubre desde 300 hasta 3,300 msnm. Tiene un área de 227,674 ha (Figura 1), y la elevación aumenta en dirección nororiental-suroccidental. Está delimitado por los ríos Reventazón al norte y Matina al sur, la cota 3,300 m en la parte superior y la cota 300 m en la parte inferior.

En la cordillera de Talamanca se encuentra el más grande de los nueve megabloques de cobertura forestal continua que tiene Costa Rica (Calvo 2008), y dentro de ella se encuentran ubicadas varias unidades de manejo pertenecientes al SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación) (Cuadro 1). En la parte baja del gradiente se eligió como núcleo el Parque Nacional Barbilla, en la parte media el Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte y en la parte alta la reserva forestal río Macho, donde se encuentra ubicada la estación forestal Villa Mills.

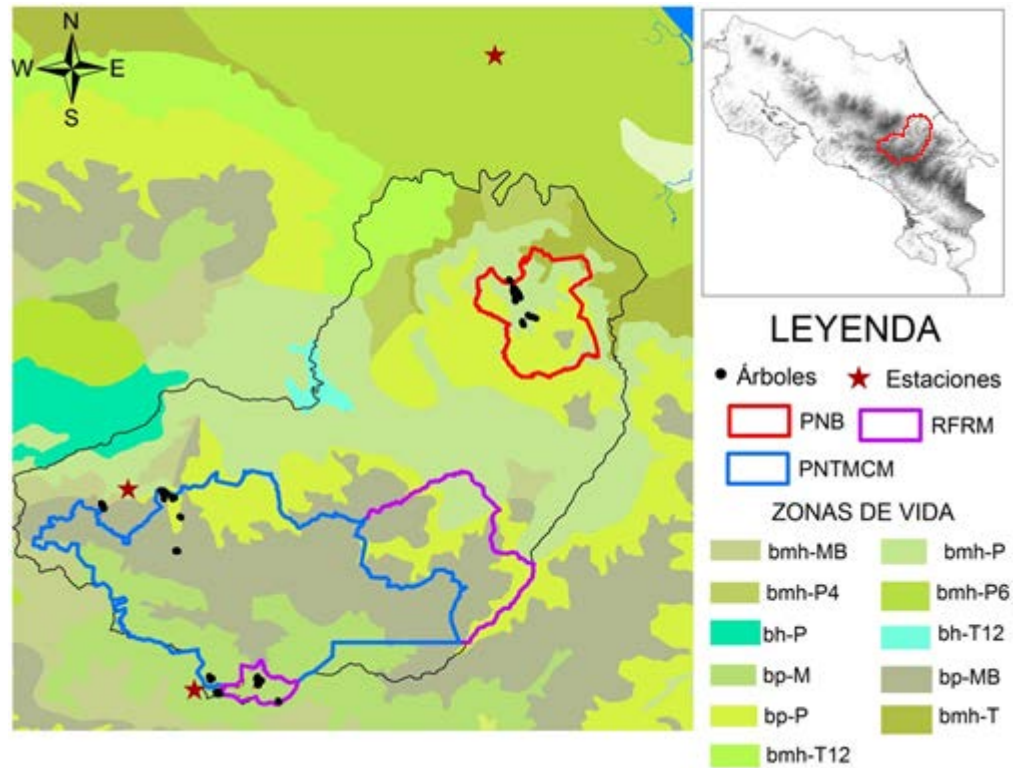


Figura 1: Zonas de Vida del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (ITCR 2008). PNB: Parque Nacional Barbillá RFRM; Reserva Forestal Río Macho PNTMCM: Parque Nacional Tapantí Cerro Macizo de la Muerte., bmh-MB: bosque muy húmedo Montano Bajo, bmh-P: bosque muy húmedo Premontano, bmh-P4: bosque muy húmedo Premontano transición a Pluvial, bmh-P6: bosque muy húmedo premontano transición a basal, bh-P: bosque húmedo Premontano, bh-T12: bosque húmedo Tropical transición Premontano, bp-M: bosque pluvial Montano, bp-MB: bosque pluvial Montano Bajo, bp-P: bosque pluvial Premontano, bmh-T: bosque muy húmedo Tropical y bmh-T12: bosque muy húmedo Tropical transición Premontano.

Según Chaverri y Herrera (1994) la Cordillera de Talamanca representa una de las cuatro áreas con mayor endemismo de especies en Costa Rica. Quizás el 30-40% de esta flora es endémica de la región (*Talamanca-Caribe Biological Corridor Commission* 1993).

La mayor proporción del gradiente está cubierto por zonas de vida clasificadas como bosque pluvial montano, bosque pluvial montano bajo, bosque muy húmedo montano bajo, bosque pluvial premontano y bosque muy húmedo premontano, todos los bosques ubicados en estas zonas de vida se consideran bosques nublados. Estos difieren de los basales tropicales en estructura (hojas más pequeñas y duras, menor altura, mayor cantidad de raíces finas y menor diversidad) y en funcionamiento (baja productividad, bajas tasas de ciclado de nutrientes) (Girardin et al. 2011 y Bruijnzeel y Veneklaas 1998). De acuerdo con Kappelle et al. (1995) y Gómez (1986) las montañas de Costa Rica albergan seis zonas

altitudinales de vegetación y en el gradiente se encuentran bosques muy húmedos y pluviales desde premontanos con transición a tropical en las zonas bajas hasta montanos en las altas (Kappelle 2001). Actualmente, el límite superior del bosque se encuentra a 3,300 msnm, lo cual corresponde aproximadamente a una temperatura promedio anual de unos 8°C en Costa Rica (Kappelle et al. 1995).

Cuadro 1. Unidades de manejo del SINAC presentes dentro del gradiente altitudinal.

Área de Conservación	Figura de Protección	Nombre
ACCVC (Área de Conservación Cordillera Volcánica Central)	Reserva indígena	Alto Chirripó Nairi Awari
	Zona de protección	Cuenca del Río Tuis
	Reserva de vida silvestre	La Marta
ACLA-C (Área de Conservación La Amistad Caribe)	Parque nacional	Barbilla
	Reserva forestal	Río Pacuare
	Reserva indígena	Bajo Chirripó
	Zona de protección	Cuenca Río Siquirres
ACLA-P (Área de Conservación La Amistad Pacífico)		Chirripó
	Parque nacional	Tapantí-Macizo Cerro de la Muerte
	Reserva forestal	Río Macho
	Reserva de vida silvestre	Joseph Steve Friedman
	Zona de protección	Río Navajo - Río Sombrero

Todas las áreas donde se colectaron las muestras pertenecen a zonas de vida muy húmedas o pluviales, la precipitación promedio anual varía dentro del gradiente y presenta

un rango entre 2,800 mm/año en Villa Mills hasta 7,000 mm/año en Tapantí, las precipitaciones más altas se presentaron en la parte media del gradiente. Sin embargo, la distribución sigue el mismo patrón y la precipitación tiene un comportamiento unimodal, con una estacionalidad marcada durante el primer trimestre del año y una ligera disminución o veranillo en los meses de julio y agosto (Figura 2).

A partir del análisis del climadiagrama (Walter & Lieth 1964) (Figura 2) se puede observar que en el bosque pluvial montano la precipitación disminuye por debajo de 100 mm/mes entre enero y abril, estos se consideran meses secos pero no de sequías puesto que la temperatura nunca estuvo por encima de la precipitación. Mientras que en el bosque pluvial montano bajo y premontano la estacionalidad es menos fuerte y en el mismo período presenta precipitaciones por debajo de 200 mm/mes; de igual manera en estos lugares tampoco se presentaron meses ecológicamente secos, ya que la temperatura nunca fue dos veces mayor que la precipitación. Sin embargo, Herrera (2005) a partir de balances hídricos con datos de estaciones climáticas encontró déficit de humedad en la parte alta del gradiente (Villa Mills, 3000 msnm) durante los primeros cuatro meses del año. En enero y febrero reporta una sequía condicional y en marzo y abril sequía absoluta.

En el gradiente las oscilaciones de los elementos del clima son más importantes durante el primer trimestre del año, especialmente en Villa Mills. Predominan los fuertes vientos alisios del norte y del nordeste, arrastrando ocasionalmente mantos nubosos, contribuyendo a bajar la humedad relativa, a disminuir las reservas de agua en los suelos e incluso originando descensos térmicos por debajo de 0 °C (Herrera 2005). En la época lluviosa, desde mayo hasta mediados de diciembre, el clima es frío más por efecto de la nubosidad que del viento, y se suceden los días con lluvia. Existen algunos enclaves pluviales, dado que la demandas evapotranspirativas por efecto de la altitud son consideradas más reducidas (Herrera 2005).

Geográficamente el gradiente presenta crestas estrechas, pendientes convexas muy empinadas con ángulos que varían entre 20-50 grados y valles profundos en forma de “V” (Kappelle 2001). En elevaciones altas y medias Vásquez (1983) encontró suelos desarrollados sobre cenizas volcánicas, oscuros, profundos y ricos en material orgánico,

con textura mediana, baja fertilidad y drenaje excesivo, simultáneamente en terreno montañoso y disectado se presentan suelos residuales arcillosos de color pardo y ácidos.

Veintimilla (2013) mediante un análisis de componentes principales (ACP) encontró una variación continua en dos ejes en los suelos del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. El primer eje fue un gradiente entre suelos de bajura con alta CICE (Capacidad de intercambio catiónico efectivo) a suelos de altura con mucha materia orgánica, alta C:N (Relación carbono nitrógeno) y baja CICE. Aunque el N varía poco, la relación C:N sí definió un gradiente y se ajustó a la predicción de que el N es limitante en las montañas altas, mientras el fosforo fue el limitante en zonas bajas. El segundo eje es un gradiente de pH y Ca (altos en la parte superior del eje que corresponden con la parte media del gradiente) con una relación inversa con acidez (menor en la zona baja del gradiente) y textura (suelos arenosos en zonas medias y arcillosos en zonas bajas y altas).

3.2 Los datos climáticos

Para realizar el presente estudio se usaron datos climáticos provenientes de varias fuentes. Los primeros provienen de *WorldClim* (Hijmans et al. 2005), ellos proveen con resolución espacial de 1 km² promedios de temperatura y precipitación de los últimos 30 años, interpolados a partir de una serie de estaciones climatológicas. Con estos datos espaciales y a través de *ARCGIS 10* se calcularon promedios mensuales de precipitación y temperatura para la zona de vida asociada a cada especie y se construyó un climadiagrama para cada una (Figura 2).

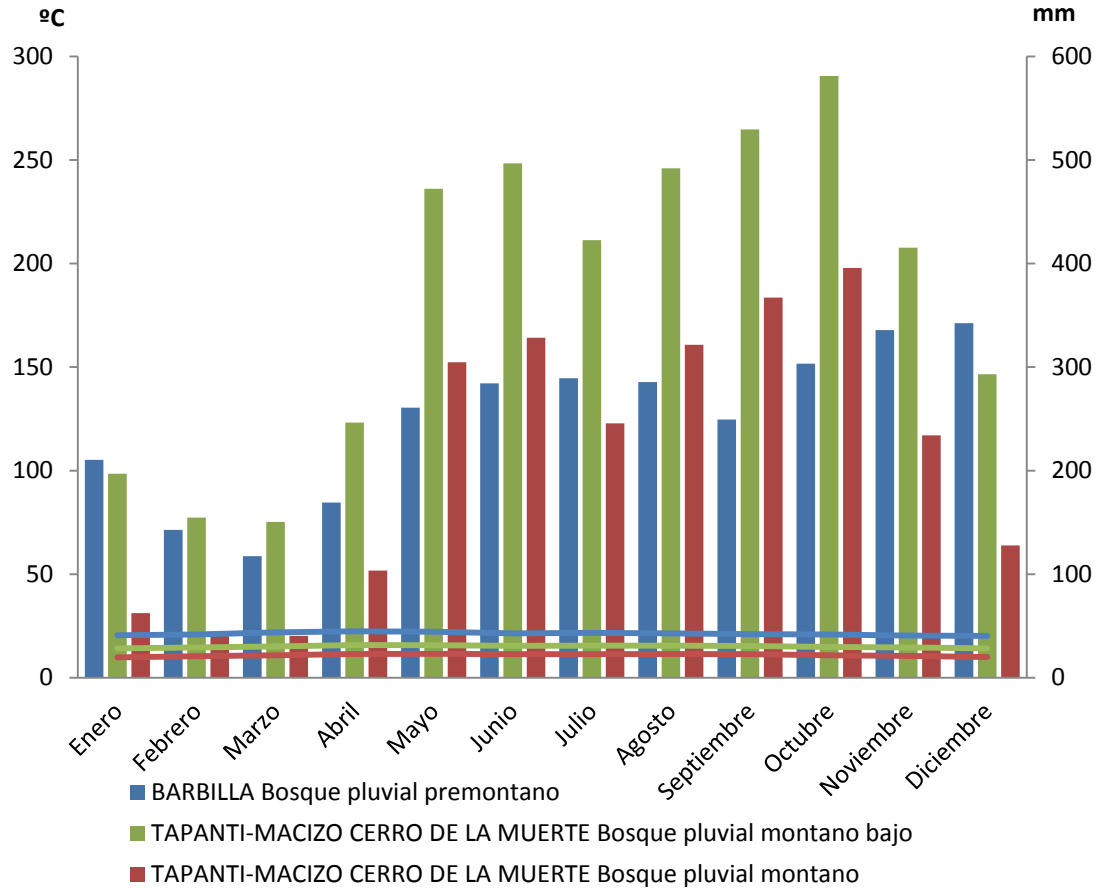


Figura 2: Climadiagrama del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Construido con datos de Hijmans et al. (2005). El eje de la izquierda representa la temperatura media mensual en grados centígrados y está ilustrado por las tres líneas horizontales. El eje de la derecha representa la precipitación total mensual en milímetros y lo ilustran las barras verticales.

Para los análisis estadísticos se utilizaron datos de precipitación mensual de la estación climatológica del Instituto Meteorológico Nacional (IMN) Hacienda el Carmen (2011-1972). Del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) se utilizaron datos de precipitación mensual de dos estaciones, Cerro de la Muerte y San Rafael de Tapantí, entre 1961-2010, de forma que cada especie (Sección 2.5) tuviera una estación climática asociada.

La estación climática de Hacienda el Carmen se usó para analizar el crecimiento *C. guianensis*, *C. tonduzii* se analizó con base en los datos climáticos de la estación San Rafael de Tapantí y *Q. costaricensis* se analizó con base en el clima registrado por la estación Cerro de la Muerte (Cuadro 2).

Cuadro 2. Estadísticas resumen de la precipitación de las estaciones climáticas seleccionadas para cada zona de vida donde se encuentran las especies.

Especie	Estación	Media (mm/año)	Desviación estándar	Mínimo (mm/año)	Máximo (mm/año)
<i>Carapa guianensis</i>	Hacienda El Carmen	3840	619.49	2557	5472
<i>Cedrela Tonduzii</i>	San Rafael de Tapantí	3109	479.93	1999	4017
<i>Quercus costaricensis</i>	Cerro de la Muerte	2647	552.32	1950	3974

La temperatura media anual se obtuvo del CFSR (*Climate Forecast System Reanalysis*). Esto permitió extraer por medio de una interpolación bilineal datos para una coordenada asociada con cada especie (resolución espacial de 30 km). Así mismo, para determinar la influencia del ENSO se obtuvieron índices mensuales de las variaciones de este, calculados por la NOAA (2013) y disponibles en internet *i.e.* SOI. El SOI está calculado con base en diferencias normalizadas de la presión a nivel del mar entre Darwin (Australia) y Tahití. Los valores negativos del SOI se asocian con las condiciones de El Niño, caracterizados por presentar períodos más calientes y secos que el promedio, mientras que los valores positivos se asocian con La Niña, la cual se destaca por presentar períodos más fríos y húmedos que el promedio.

En el Anexo 2 se puede observar una figura con los datos de temperatura media anual extraídos del CFSR entre 1979 y 2010 y su tendencia lineal en el mismo período. De igual manera, en el Anexo 3 se observa la precipitación total anual de las estaciones seleccionadas para el análisis estadístico con sus respectivas tendencias en el tiempo. Se puede observar que ambas variables presentan incrementos positivos en el periodo de tiempo analizado.

Con los datos de temperatura y precipitación mensual recopilados se calcularon otras variables ambientales de importancia ecológica. En el Cuadro 3, se incluyen todas las variables usadas durante el análisis estadístico.

Cuadro 3. Variables climáticas evaluadas para explicar el crecimiento de los árboles. La fuente de los datos de precipitación mensual son el ICE e IMN, los de temperatura media mensual provienen del CFSR y los índices SOIstd son de la NOAA. Con base en estos datos y De acuerdo con Hijmans et al. (2005) se calcularon los restantes.

P1	Precipitación enero	T1	Temperatura enero
P2	Precipitación febrero	T2	Temperatura febrero
P3	Precipitación marzo	T3	Temperatura marzo
P4	Precipitación abril	T4	Temperatura abril
P5	Precipitación mayo	T5	Temperatura mayo
P6	Precipitación junio	T6	Temperatura junio
P7	Precipitación julio	T7	Temperatura julio
P8	Precipitación agosto	T8	Temperatura agosto
P9	Precipitación septiembre	T9	Temperatura septiembre
P10	Precipitación octubre	T10	Temperatura octubre
P11	Precipitación noviembre	T11	Temperatura noviembre
P12	Precipitación diciembre	T12	Temperatura diciembre
Pa	Precipitación anual	Tma	Temperatura media anual
P1t	Precipitación primer trimestre	T1t	Temperatura primer trimestre
P2t	Precipitación segundo trimestre	T2t	Temperatura segundo trimestre
P3t	Precipitación tercer trimestre	T3t	Temperatura tercer trimestre
P4t	Precipitación cuarto trimestre	T4t	Temperatura cuarto trimestre
Pe	Precipitación estacional (desviación estándar)	Te	Temperatura Estacional (desviación estándar)
Phm	Precipitación del mes más húmedo	Tmht	Temperatura media del trimestre más húmedo
Psm	Precipitación del mes más seco	Tmst	Temperatura media del trimestre más seco
Pct	Precipitación del trimestre más cálido	Tmct	Temperatura media del trimestre más cálido
Pft	Precipitación del trimestre más frío	Tmft	Temperatura media del trimestre más frío
Pht	Precipitación del trimestre más húmedo		
Pst	Precipitación del trimestre más seco		
SOIstd1	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado enero	SOIstd7	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado julio
SOIstd2	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado febrero	SOIstd8	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado agosto
SOIstd3	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado marzo	SOIstd9	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado septiembre
SOIstd4	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado abril	SOIstd10	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado octubre
SOIstd5	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado mayo	SOIstd11	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado noviembre
SOIstd6	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado junio	SOIstd12	<i>Southern Oscillation Index</i> estandarizado diciembre

3.3 Metodología

3.3.1 Selección del sitio de muestreo dentro del gradiente

El gradiente se dividió en tres partes. Cada una de estas partes estuvo asociada con una zona de vida (Holdridge 2000), a un área protegida, a áreas boscosas aledañas, y a una especie que es frecuente. En el presente trabajo se investigó un gradiente altitudinal, donde la principal variable fue la temperatura *i.e.* altas temperaturas en la parte baja y bajas temperaturas en la parte alta. Se procuró por otra parte, reducir la variabilidad del régimen de precipitación, trabajando en zonas de vida pluviales o al menos, muy húmedas.

Dentro del gradiente altitudinal se buscaron, de acuerdo con lo indicado por la literatura y los datos de las demás investigaciones del proyecto, los límites ecológicos de las tres especies, y en esos lugares se realizaron dos puntos de muestreo o parcelas para cada especie; uno cerca del límite inferior y otro cerca del límite superior de su distribución para así cumplir con el principio de amplitud ecológica (Figura 3). Así mismo, para minimizar los efectos de las perturbaciones endógenas y exógenas se intentó muestrear siempre que fuera posible en bosques primarios poco disturbados (Schweingruber et al. 1992).

3.3.2 Selección de las especies

Para realizar la selección de las especies se consultaron listas de especies investigadas por otros autores (e.g. Alves y Angyalosy-Alonso 2000, Worbes 1995, 1985 Fahn et al. 1981) y se centró la atención en géneros o familias frecuentes en dichas listas, también se examinaron las especies deciduas del rodal. Así mismo, se buscó que las especies estuvieran presentes en diferentes rangos altitudinales dentro del gradiente, que fueran árboles dominantes y frecuentes (Schweingruber et al. 1992, Worbes 1992).

Las especies seleccionadas para realizar la investigación en el gradiente altitudinal fueron: *Carapa guianensis* Aubl., en la parte baja; *Cedrela tonduzii* C. DC, en la media, ambas de la familia Meliaceae y en la alta *Quercus costaricensis* Liemb de la familia Fagaceae. A pesar de que una investigación previa no encontró anillos de crecimiento en *Q. costaricensis* (Blaser 1990, Worbes 1989). Esta especie se incluyó en la investigación ya que pertenece a uno de los géneros más usados en dendrocronología en latitudes altas

(Schweingruber 1992) y porque en los últimos años se han desarrollado muchas investigaciones en dendrocronología tropical donde se evidencia que los anillos de crecimiento son una característica genética y que las condiciones ambientales influyen en la intensidad de sus características (Giraldo y Del Valle 2011). Para la identificación en campo de las especies siempre se contó con un parataxónomo.

3.3.3 Selección de la muestra

Dada la naturaleza y objetivos de esta investigación se seleccionaron árboles del mismo tipo de sitio pero provenientes de un área mayor; para contribuir a la independencia de las unidades muestrales dentro de cada parcela se eligieron árboles que estuvieran distanciados por lo menos 50 m entre ellos. Los árboles muestreados estaban por fuera de las parcelas permanentes de medición establecidas por el CATIE pero en lugares cercanos y cubiertos por bosques poco perturbados.

Dentro de cada parcela se barrenaron (Barreno de incremento, marca Suunto de 5.15 mm de diámetro \times 30.8 cm de largo y de dos filos) aproximadamente 20 árboles. Así mismo, cuando se encontraban árboles caídos se cortaron con motosierra secciones transversales en el lugar donde estuviera menos deteriorado el tallo. En la Figura 3 se puede observar un diseño gráfico del experimento.

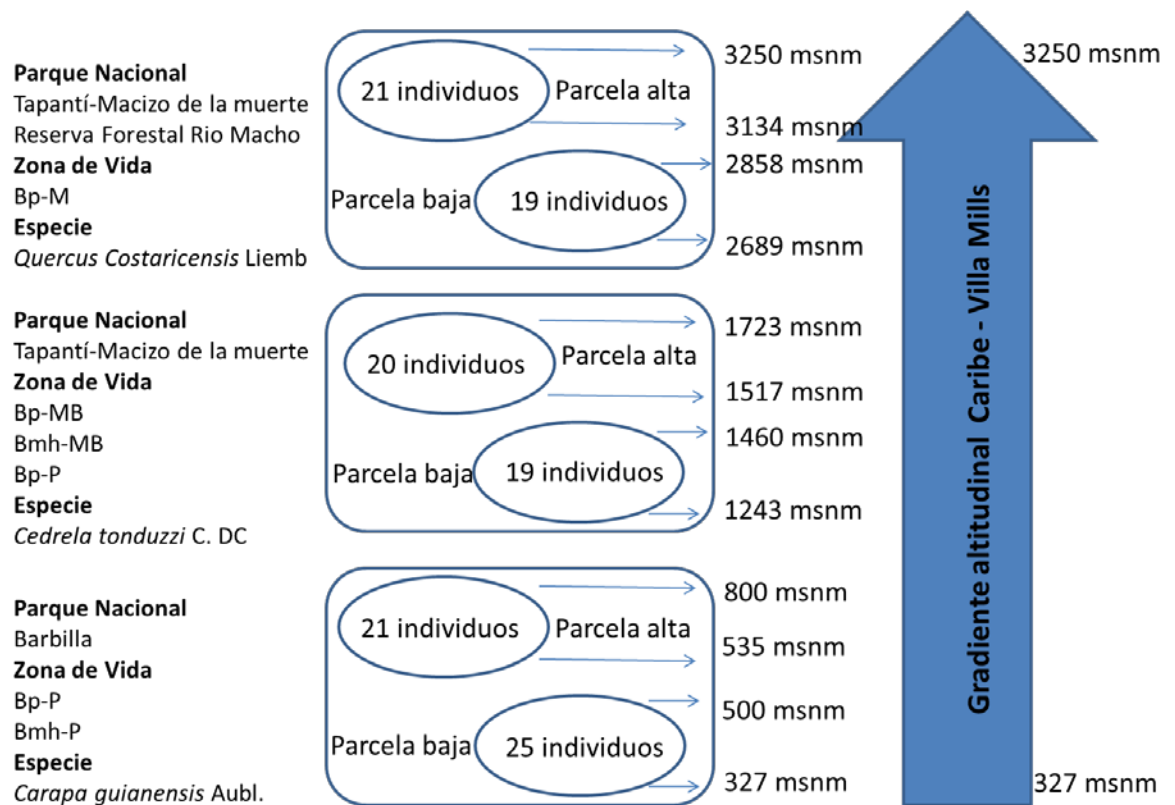


Figura 3: Diseño de muestreo.

3.3.4 Muestreo de árboles

A los árboles seleccionados en campo se les extrajo dos núcleos “cores”. Los núcleos se guardaron en bolsas plásticas con su respectivo código. Las muestras se tomaron a la altura del pecho evitando irregularidades en el tronco (e.g. gambas, madera de compresión, madera de tensión, heridas y cambios abruptos en la forma del tallo) en sentido radial, desde la corteza y en dirección a la médula y separados como mínimo 90 grados uno del otro (English Heritage 1998).

Para minimizar los daños producto de la extracción de los núcleos se usó un barreno afilado y limpio. Al momento de extraer la muestra se inclinó el barreno ligeramente hacia arriba para asegurar que el agua y la suciedad no se introdujeran en el agujero. No se aplicó ningún cicatrizante, solo se cubrió la perforación con cera de abejas.

A los árboles seleccionados en campo se les evaluaron las siguientes covariables asociadas: Diámetro a la altura del pecho DAP (altura = 1.3 m), se les midió la altura con

clinómetro y se les tomó las coordenada con GPS (Garmin Oregon 300, con error de tres metros). Así mismo, se midió la posición del micrositio (parte alta, media o baja de la ladera), la forma del micrositio (plana, cóncava o convexa) y la posición sociológica (Figura 4) según Dawkins (1958). Esta información se registró en campo usando un formulario (Anexo 1).

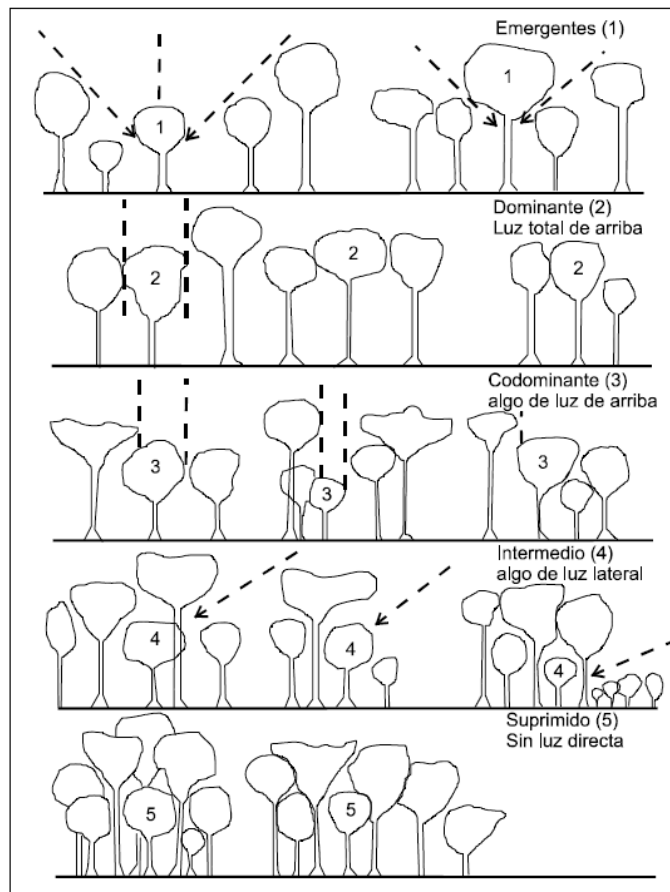


Figura 4: Posición sociológica y clases de iluminación (Dawkins 1958).

3.3.5 Preparación de los núcleos y las secciones transversales

Las muestras con imperfecciones como nudos, anillos muy estrechos, pudriciones, heridas, madera de compresión o tensión, no adecuados para la datación, se desecharon. Después de dejar secar al aire en el laboratorio se procedió a ubicar las muestras en los soportes de madera, verificando que el alineamiento de las células fuera el correcto (Figura 5). Una vez las muestras estuvieron en los soportes de madera se fijaron con pegamento soluble en agua por si se debía corregir su posición.



Figura 5: Superior izquierda: Extracción de un núcleo en un individuo de *C. tonduzii*. Superior derecha: Corte de sección transversal de un individuo de *C. guianensis*. Centro izquierda y derecha: Soportes de madera para muestras de barreno de incremento. Inferior izquierda: Secciones transversales colectadas en la investigación, las dos más grandes al fondo son de *C. guianensis* y las restantes son de *Q. costaricensis*. Inferior derecha: Plataforma de medición Lintab 6.

Posteriormente se lijaron las muestras manualmente si provenían de barrenos de incremento y con pulidoras mecánicas si eran secciones transversales, teniendo precaución de no quemar la madera. Para esto se usaron lijas de diferentes granulados (40-1,000 granos/pulgada²) con el fin de aumentar el contraste de los elementos anatómicos. De igual manera, se utilizó agua y tiza para llenar espacios vacíos y hacerlos más claros y aumentar

el contraste de la superficie. Otra técnica usada para resaltar los anillos fue realizar cortes oblicuos a la sección transversal, ya que en muchas maderas tropicales los límites entre los anillos son frecuentemente marcados con bandas de parénquima, y así se logra resaltar estas células (Pilcher 1992).

A continuación, los núcleos seleccionados se examinaron en busca de patrones o características anatómicas fáciles de identificar a simple vista o con el microscopio (e.g. anillos muy anchos, estrechos, patrones de distribución de poros, bandas de color, entre otras). La caracterización de los anillos de crecimiento se hizo de acuerdo con IAWA (1989) y Worbes (1995) en cuatro tipos diferentes: (1) variaciones de densidad (DV), (2) bandas de parénquima terminal (TP), (3) la repetición de un patrón de alternancia de fibras y bandas de parénquima (AP); y (4) variación en la distribución de los vasos y/o tamaño de los mismos (VD, VS, VSD).

3.3.6 Medición

Para realizar las mediciones dendrocronológicas se usó una plataforma Lintab 6 y su respectivo *software* (TSAP-Win), con resolución de 0.001 mm, acoplada a un estéreo-microscopio con zoom hasta de 60x y con brazo extensible que permite un recorrido de 560 mm. Además de cámara fotográfica adaptada al objetivo del microscopio (Rinntech 2011).

Inicialmente se marcaron los anillos de crecimiento en la sección transversal de las muestras, posteriormente se determinó el ancho mediante la utilización de una plataforma Lintab 6 y TSAP-Win, este programa genera un archivo de datos con una extensión RWL o TXT que permite exportar datos en este caso series cronológicas a otros programas de análisis estadístico usados en dendrocronología. Los valores del ancho en los anillos de cada núcleo fueron considerados como una serie cronológica.

La muestra no se sostuvo rígida durante las mediciones porque fue necesario moverla durante el proceso para mantener la línea de medición paralela a los radios. Se usó como sistema de marcación de años una marca simple cada década, una marca doble para cada 20 años, y tres marcas para cada 30 años y así sucesivamente (Pilcher 1992).

Después de realizadas las mediciones las muestras se almacenaron en los soportes con sus respectivos códigos en un ambiente a temperatura y humedad constantes para evitar la aparición de hongos. Los datos obtenidos de las mediciones se almacenaron en forma digital.

3.3.7 Sincronización y anualidad

Para sincronizar las mediciones de los núcleos y establecer fechas calendario a las series cronológicas se usó el programa TSAP-Win (Rinntech 2011) el cual tiene un módulo de sincronización que permite sincronizar visualmente y al mismo tiempo calcular varios estadísticos p.e. coeficiente de correlación, valores t, grado de significancia y el coeficiente de coincidencia (*Gleichläufigkeits-Koeffizient*) el cual es una prueba estadística no paramétrica simple y poderosa (Pilcher 1992). Así mismo, como ayuda para encontrar el patrón de crecimiento a las series cronológicas medidas se realizaron gráficos *skeleton plots* mediante la librería dplR (Bunn 2008) del programa estadístico R (R Core Team 2012). Figura 6, Figura 7 y Cuadro 4.

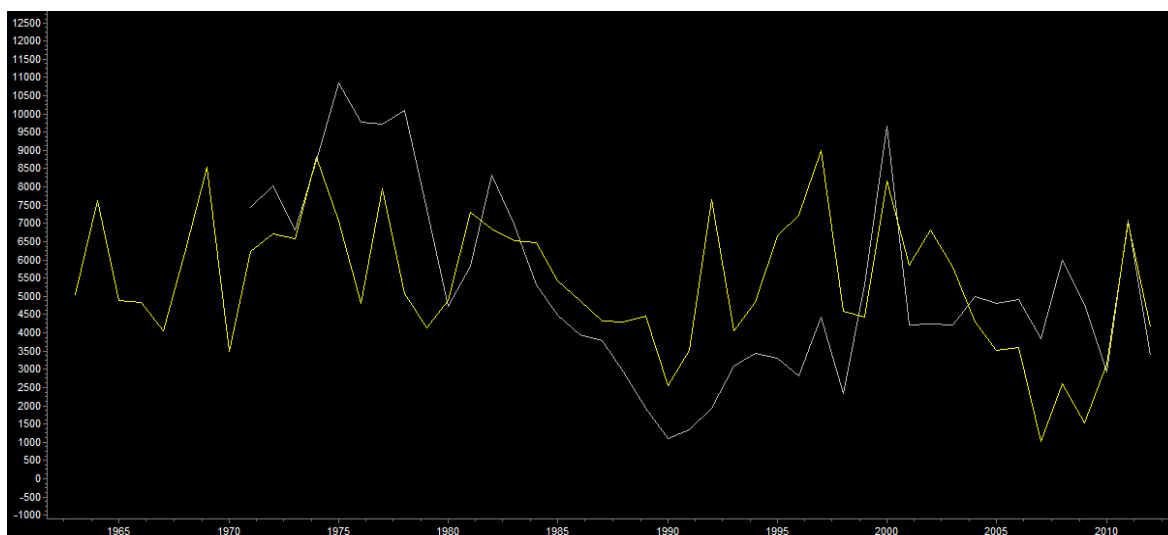


Figura 6: Interface gráfica del módulo de sincronización en TSAP-Win. Ambas líneas (amarilla y blanca) representan dos series de ancho de anillos del mismo árbol (CT11A y CT11B). El eje X representa el tiempo en años y el Y el incremento anual (μm). En el Cuadro 4 se observan los estadísticos calculados después de esta sincronización.

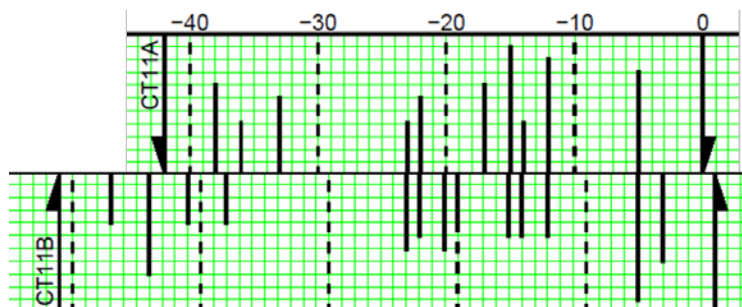


Figura 7: Skeleton plot construido para verificar el patrón de crecimiento del árbol en dos series de crecimiento. En la parte inferior esta un individuo y en la superior el otro (CT11A y CT11B respectivamente). En el eje X se representa el tiempo en años y en el eje Y las líneas verticales significan anillos marcadores o pequeños y entre más grande la línea más pequeño el anillo.

Primero se sincronizaron las mediciones de los dos núcleos del mismo árbol y después se sincronizaron las mediciones de todos los núcleos de la parcela, obteniendo alrededor de 40 series cronológicas sincronizadas en cada una de las seis parcelas con su respectiva salida de *software*, en donde están los estadísticos calculados para cada sincronización.

El control de calidad de la sincronización dentro y entre árboles se realizó primero visualmente y luego se verificó en *TSAP-Win* (Rinntech 2011) por medio de varias pruebas estadísticas (Cuadro 4). El programa calcula coeficientes estadísticos para cada par de series comenzando en diferentes posiciones y selecciona las mejores. Por lo tanto, se puede observar que la primera sincronización de series, la cual es la única significativa de todas las seleccionadas, es precisamente la que inicia en el año 2012, esto confirma la presencia de anillos de crecimiento dentro de un individuo (e.g. 4CT11A y 4CT11B). En la Figura 6, se observan las series gráficas.

Cuadro 4. Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de dos radios de un mismo árbol. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level), %CC (Coeficiente de correlacion), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Overlap), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Las dos series pertenecen al individuo 11 de *C. tonduzii*

. Rinntech (2011).

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
4CT11A	4CT11B	71	**	43	3,0	22	42	2,6	3,5	1971	2012
4CT11A	4CT11B	51		15	1,0	12	42	2,8	2,0	1963	2004
4CT11B	4CT11A	51		15	1,0	12	42	2,8	2,0	1971	2020
4CT11A	4CT11B	60		6	0,3	10	31	2,2	1,6	1952	1993

La sincronización a nivel de parcela se realizó comparando todas las series de la parcela con una cronología maestra promedio construida con series ya sincronizadas. A modo de ejemplo en el Cuadro 5 y Figura 8 se observan los coeficientes estadísticos calculados durante el control de calidad de la serie (5QC7A, de *Q. costaricensis*) con la cronología maestra (QCu) de su parcela. De igual manera, se puede ver que la primera sincronización es significativa, es la que posee los coeficientes más altos y su inicio corresponde con el año 2012, lo que indica que los anillos de crecimiento contenidos en las series son anuales.

Cuadro 5. Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de una serie con el promedio de la cronología promedio de su parcela. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level), %CC (Coeficiente de correlacion), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Overlap), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). La línea amarilla representa la serie de crecimiento del individuo 5QC7A y la línea roja representa la cronología promedio de la parcela baja de *Q. costaricensis*. Rinntech (2011).

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
5QC7A	QCu	74	***	63	9,3	64	136	8,1	7,1	1877	2012
QCu	5QC7A	37		30	3,6	17	135	4,6	4,3	1878	2013
5QC7A	QCu	37		30	3,6	14	135	4,6	4,3	1876	2011
5QC7A	QCu	58	*	49	6,3	9	126	2,4	0,6	1887	2022

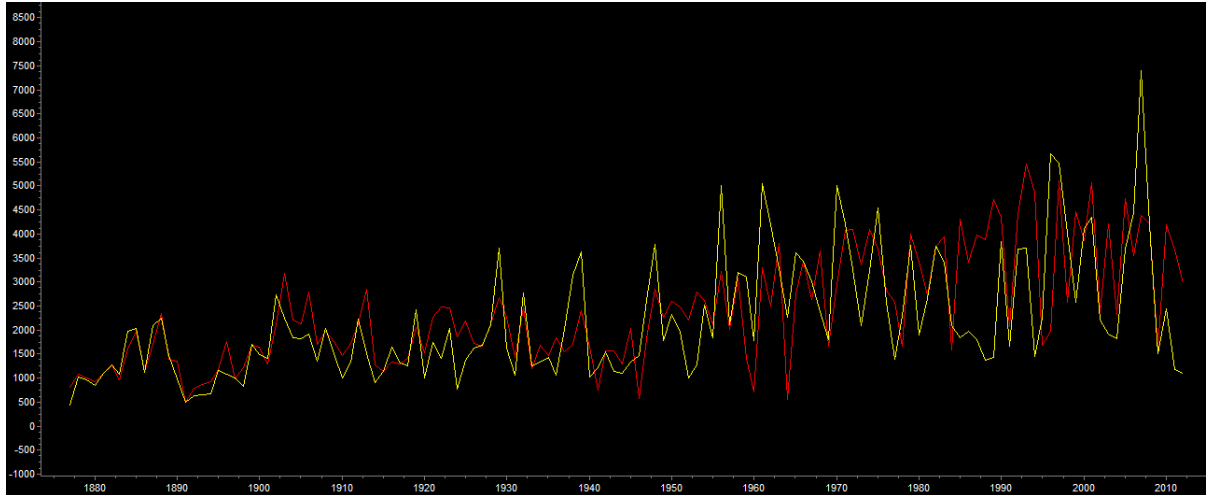


Figura 8: Interface gráfica del módulo de sincronización en TSAP-Win. Las líneas amarilla y roja representan la serie de ancho de anillos sincronizada de una serie de *Q. costaricensis* (5QC7A) y la cronología maestra de la parcela (QCu) respectivamente. El eje X representa el tiempo en años y el Y el incremento anual (μm). Los coeficientes calculados para esa posición se observan en el Cuadro 5.

3.3.8 Estandarización

Como se describió anteriormente, la estimación y remoción de G_t (sección 2.4.9) de una serie de anillos ha sido un procedimiento tradicional en dendrocronología y se conoce como estandarización. Para estimar la tendencia de crecimiento biológica (ontogenia) y las perturbaciones endógenas y exógenas se ajustó a cada serie cronológica sincronizada un modelo tipo LOWESS (*Locally weighted regression and smoothing scatterplots*) con parámetro de suavizado 0.25 de acuerdo con lo sugerido por Di Rienzo et al. (2013). Una vez calculado G_t se obtuvieron los residuos mediante la diferencia entre el valor observado y el estimado y posteriormente se estandarizaron. La autocorrelación temporal implícita en las series cronológicas se eliminó por medio de series de tiempo autoregresivas de orden uno.

$$Rduo_t = R_t - G_t$$

$$IAA_t = \frac{Rduo_t - u Rduo_t}{S Rduo_t}$$

dónde:

R_t y G_t siguen la notación descrita anteriormente (Sección 2.4.9)

$Rduo_t$ = Residuos estimados mediante la diferencia entre R_t y G_t .

$uRduo_t$ = Promedio de los residuos

$SRduo_t$ = Desviación estándar de los residuos

Este proceso transformó los anchos de anillos no estacionarios en una nueva serie estacionaria, de índices relativos que tienen una media igual a uno y una varianza relativa y constante. Los índices se producen de esta manera porque los anchos de anillos son heterocedásticos y este procedimiento ayuda a disminuir esta característica (Cook et al. 1992) además ayuda a cumplir los supuestos estadísticos de los modelos usados.

3.3.9 Estimación de las cronologías

Para estimar la señal común de las cronologías se realizó un promedio por parcela y especie en InfoStat (Di Rienzo et al. 2013). Este método estima la señal común promediando los índices estandarizados de todas las series para cada año (Fritts 1976) y produce una función con valores medios que concentra la señal común y promedia el ruido.

Todas las mediciones del mismo año en cada parcela se promediaron para obtener una sola secuencia que contenga la información climática que estuvo presente durante los años en que se formaron esos anillos. Estas mediciones proveerán información ecológica y climatológica de la especie en un lugar particular. Además se eliminaron los promedios en años que hubiera menos de cinco series cronológicas.

3.3.10 Evaluación de las cronologías y comparación con series climáticas

Con el fin de encontrar la relación entre los anillos de crecimiento con las variables climáticas se definió como señal buscada la información ambiental relacionada con el clima. Para esto se obtuvieron dos promedios para cada especie; un promedio anual de incrementos por parcela y otro promedio anual de IAA por especie, integrando los datos de cada una de las parcelas.

Las cronologías promedio de las especies y las series climáticas se analizaron por medio de correlaciones y ajustando modelos de regresión lineal con grupos de series climáticas como variables independientes en función de los IAA calculados para cada

especie (Devall et al. 1995). El método de selección de las variables fue *Stepwise* y el valor *p* utilizado para entrar y retener las variables dentro del modelo fue 0.1. También se realizó el análisis de correlación de Pearson en InfoStat para ver el efecto de cada variable por separado (Di Rienzo et al. 2013). Con esto se determinó cuáles variables ambientales tienen más efecto en el crecimiento de las especies y se construyó la función de respuesta de cada especie. Como variables climáticas se usaron las series de clima (Sección 3.2) construidas con las mediciones mensuales de precipitación (36 años), estimaciones de temperaturas media (32 años) y grupos de meses e índices ENSO (62 años) (Cuadro 3) (Fritts 1976)

Se realizó un análisis de varianza factorial a través de un modelo lineal general y mixto en InfoStat (Di Rienzo et al. 2013) en donde la variable independiente fue el incremento anual de las cronologías promedio de las parcelas. Se determinó la estructura de autocorrelación por medio de una función autoregresiva de orden uno y la estructura de varianza por medio de una función de varianzas diferentes para cada tratamiento reagrupadas en cuatro grupos, a cada grupo se le realizó su respectiva estimación y se compararon entre sí con el fin de evaluar diferentes efectos en el crecimiento. Para esto se incluyó en el modelo el incremento anual de las tres especies con sus respectivas parcelas y se establecieron como efectos fijos la especie, la posición altitudinal, el año, las interacciones especie-año y especie-posición altitudinal. La ecuación que representa el modelo se puede ver a continuación.

$$Y_{i,j,k,l} = \mu_{i,j,k,l} + Esp_{i,j,k,l} + P_{i,j,k,l} + A_{i,j,k,l} + Esp:A_{i,j,k,l} + Esp:P_{i,j,k,l} + E_{i,j,k,l}$$

dónde:

Esp: Especie

P: Posición altitudinal

A: Año

Esp:A: interacción entre especie y año

Esp:P: interacción entre especie y posición altitudinal

E: Error aleatorio.

Se usó la prueba LSD de Fisher como prueba de comparación múltiple para evaluar los incrementos medios de las especies. También, se comparó cada par de parcelas en las que se repite la especie y se examinaron las tendencias de crecimiento en el tiempo y sus alteraciones asociadas al cambio climático.

4 RESULTADOS

4.1 Caracterización macroscópica de la madera y los anillos de crecimiento

Las especies investigadas presentaron anillos de crecimiento marcados por diferentes características anatómicas. Estas, se describen a continuación de acuerdo con la clasificación de IAWA (1989) y Worbes (1995) (Figura 9).

C. guianensis y *C. tonduzii* presentaron anillos de crecimiento definidos por bandas de parénquima terminal, además dentro de cada anillo de crecimiento se observan cambios de color debido a fibras transversales más oscuras precedidas por una disminución de la frecuencia de vasos, las cuales permiten identificar el leño temprano y tardío. Los poros se pueden observar a simple vista, son difusos, predominantemente solitarios o en pares y ocasionalmente obstruidos por gomas de coloración amarilla-rojiza. El parénquima visible bajo el microscopio es marginal y paratraqueal vasicéntrico. Los radios son delgados en la sección transversal y se observan a simple vista.

El *Q. costaricensis* tiene anillos de crecimiento definidos por zonas fibrosas transversales más oscuras (variaciones en la densidad de madera) y precedidas por disminución del número de vasos. Los poros son múltiples radiales y se pueden observar a simple vista, ocasionalmente obstruidos por gomas o tálides. El parénquima longitudinal se puede observar en microscopio formando bandas delgadas y los radios en la sección transversal son grandes y visibles.

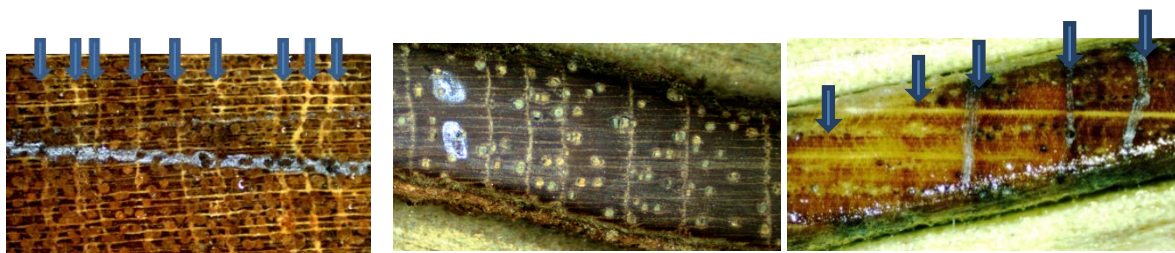


Figura 9: Fotos macroscópicas (10X) de las muestras medidas. De Izquierda a derecha. Izquierda: *C. guianensis*, foto de una sección transversal, la línea horizontal gris fue la guía para la medición los anillos, las flechas azules señalan los anillos de crecimiento y debajo se observan los anillos formados por bandas de parénquima. Foto individuo 2CG46. Centro: *C. tonduzii*. Foto de un núcleo ubicado horizontalmente. Se alcanzan a ver los anillos de crecimiento delimitados con líneas verticales y blancas (células de parénquima). Los dos puntos plateados a la izquierda de la foto señalan una década, foto individuo 4CT18. Derecha: *Q. costaricensis*, foto del núcleo 6QC12. Las flechas azules y las líneas verticales grises señalan los anillos de crecimiento formados por diferencias en densidad de madera. Las mediciones se hicieron siempre paralelas a los radios.

4.2 Anualidad de los anillos de crecimiento

En total se midieron 248 núcleos provenientes de 124 árboles; 46 de *C. guianensis*, 38 de *C. tonduzii* y 40 de *Q. costaricensis*. Los árboles de cada especie se dividieron en dos parcelas, una cercana al límite superior de la especie y el otro cercana al límite inferior (Cuadro 6).

Cuadro 6. Cantidad de muestras analizadas por especie y parcela

Especie	Parcela	Núcleos	Árboles
<i>Carapa guianensis</i>	Baja	50	25
	Alta	42	21
<i>Cedrela tonduzii</i>	Baja	36	18
	Alta	40	20
<i>Quercus costaricensis</i>	Baja	38	19
	Alta	42	21
Total		248	124

Para verificar las sincronizaciones visuales (Figura 8) se calcularon para cada una de las series de cada parcela los estadísticos mencionados en la sección 3.3.7 (Anexo 4, 5, 6, 7, 8, 9). En estos, se puede observar que la mayoría de las sincronizaciones de las series son significativas, lo cual indica la presencia de anillos de crecimiento anuales en las tres especies.

Así mismo, los estadísticos calculados a las series de cada parcela tales como: media, mediana, desviación estándar, asimetría, sensibilidad media y autocorrelación de primer orden a través de la librería dplR (Bunn 2008) de R (R Core Team 2012) se presentan en el Anexo 10 y 11 para las parcelas baja y alta de *C. guianensis* respectivamente, en el Anexo 12 y 13 se presentan para las dos parcelas de *C. tonduzii* y el Anexo 14 y 15 están los correspondientes a las dos parcelas de *Q. costaricensis*. A continuación, se pueden observar los IAA construidos para las tres especies, es bueno destacar que la longitud de estos, 80 años, es comparable con los de otras investigaciones realizadas en el trópico (Enquist y Leffer 2001).

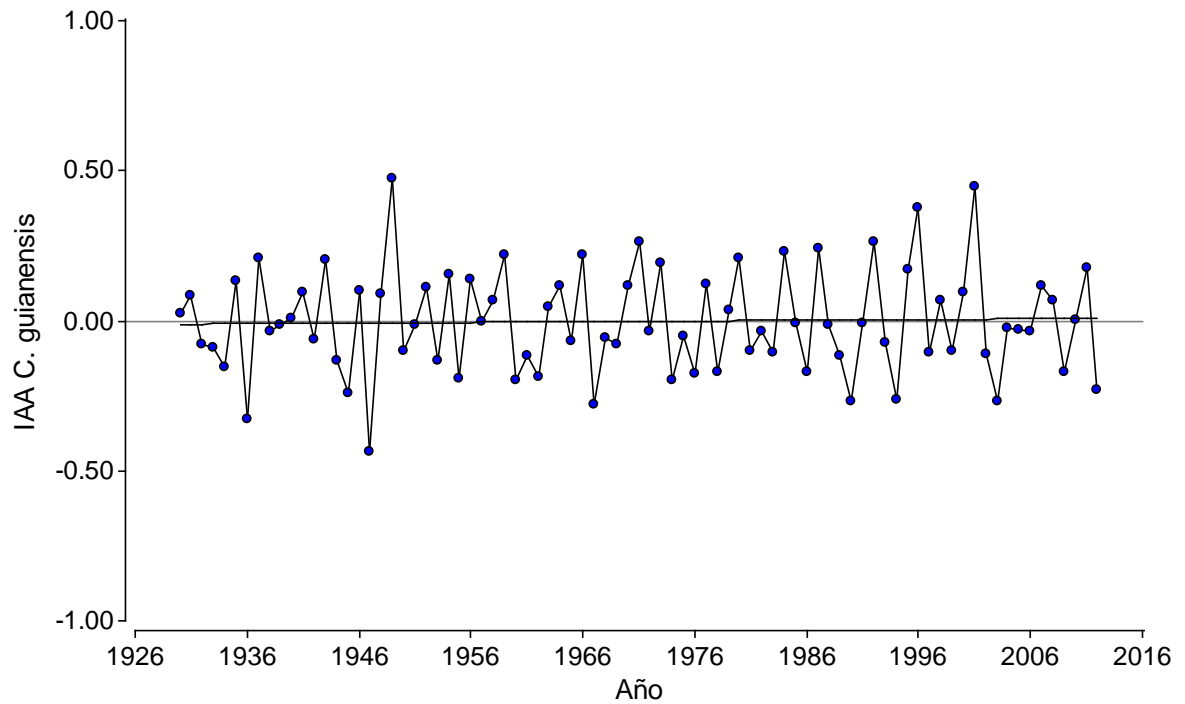


Figura 10: IAA (Índice de ancho de anillos) de *C. guianensis* construido a partir del promedio de los índices calculados a todas las series de la especie después de estandarizar los residuos entre las series observadas y las estimadas.

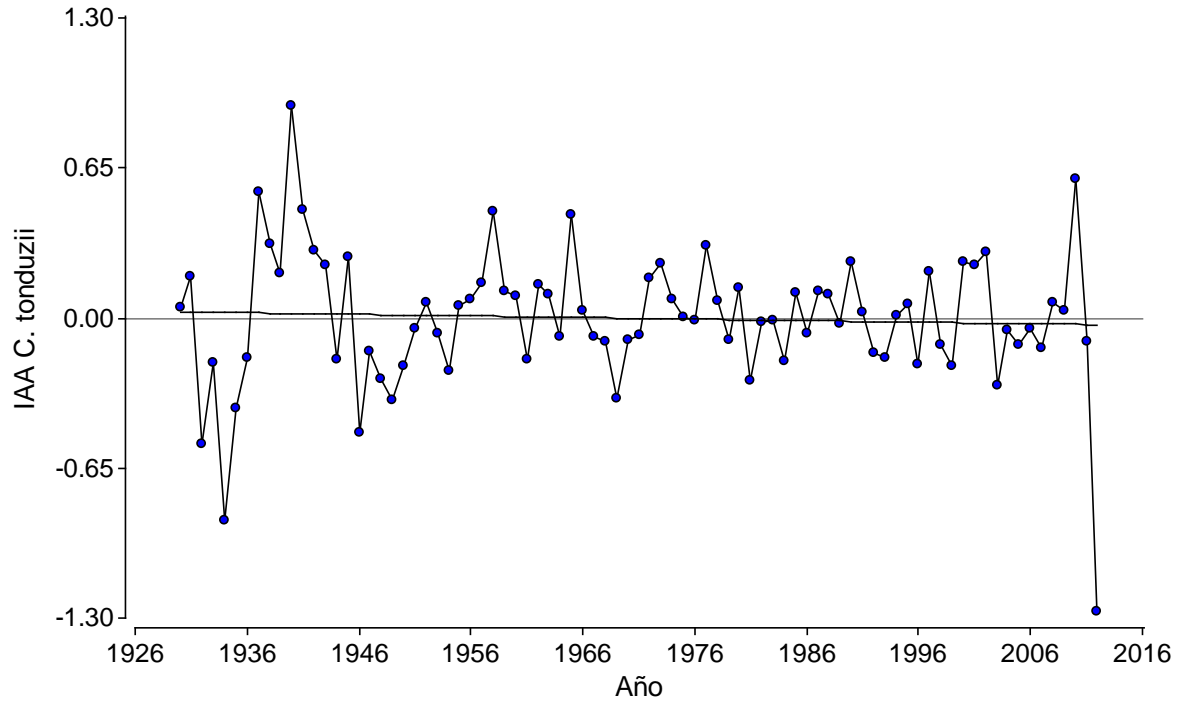


Figura 11: IAA (Índice de ancho de anillos) de *C. tonduzii* construido a partir del promedio de los índices calculados a todas las series de la especie después de estandarizar los residuos entre las series observadas y las estimadas.

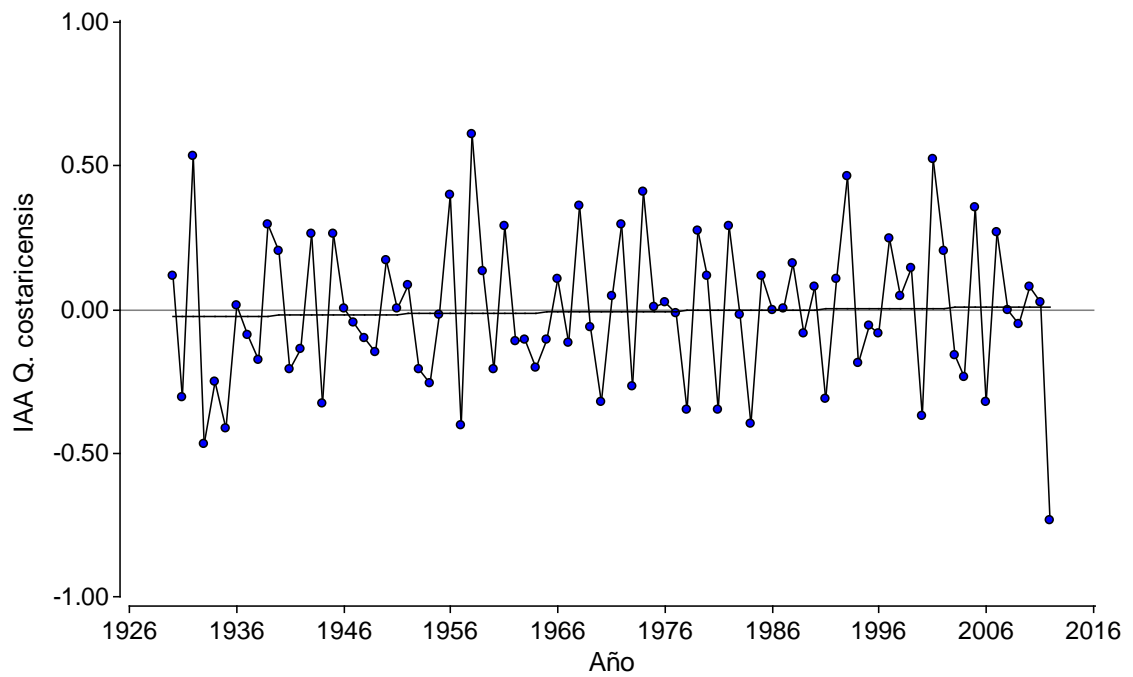


Figura 12: IAA (Índice de ancho de anillos) de *Q. costaricensis* construido a partir del promedio de los índices calculados a todas las series de la especie después de estandarizar los residuos entre las series observadas y las estimadas.

La comparación múltiple de medias entre los incrementos de las tres especies se puede observar en el Cuadro 7. El análisis se realizó por medio de una prueba LSD Fisher ($\alpha=0.05$) a partir de un ANOVA y muestra que las tres especies tienen medias de crecimiento estadísticamente diferentes que varían entre 2.80 mm en *C. guianensis* y 3.42 mm en *C. tonduzii*.

Cuadro 7. Comparación de incremento medio anual entre especies con prueba LSD Fisher. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($\alpha>0.05$).

Especie	Medias (mm)	Error estándar.	
<i>Cedrela tonduzii</i>	3.42	0.05	A
<i>Quercus costaricensis</i>	3.18	0.05	B
<i>Carapa guianensis</i>	2.80	0.05	C

La Figura 13 y los Anexos 10 y 11 muestran una gráfica de la longitud de las series medidas en los núcleos colectados en las dos parcelas de *C. guianensis* y las estadísticas resumen calculadas para cada una de las series en estas parcelas respectivamente. Es importante destacar que la serie más larga en esta especie abarcó desde 2012 hasta 1797 *i.e.* 216 años, mientras que la más corta solo comprendió 15 años.

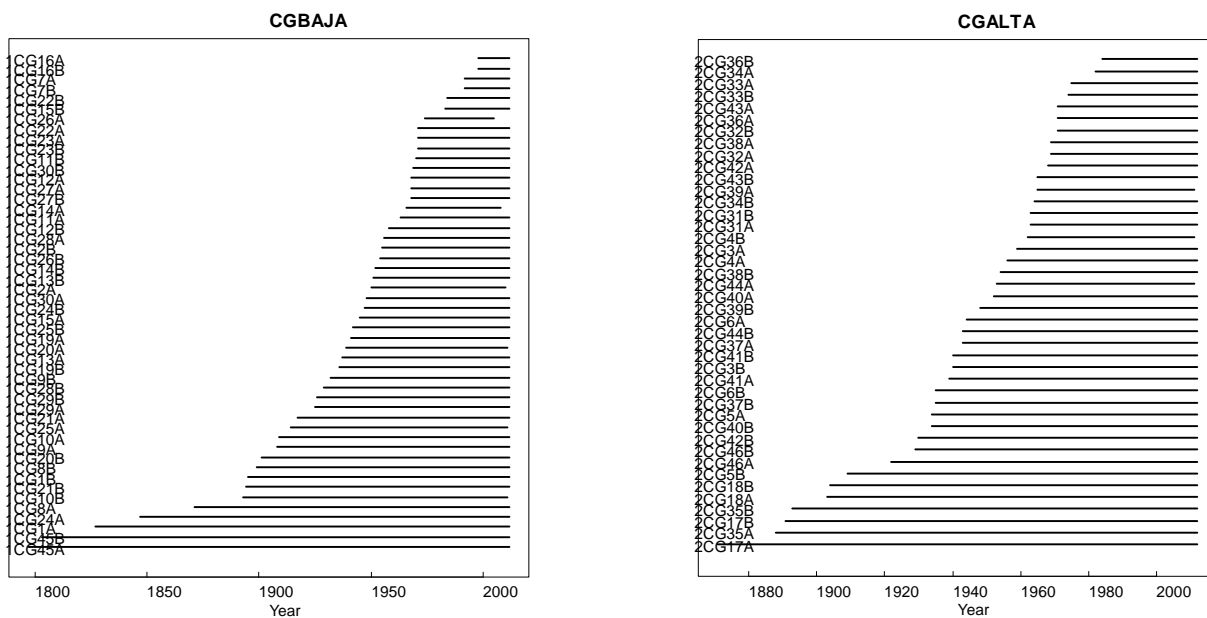


Figura 13: Longitud de las series cronológicas de *C. guianensis*. Izquierda: Series de la parcela baja. Derecha: Series de la parcela alta. En el eje Y se presentan todas las series de la parcela y en el eje X representa los años.

De *C. tonduzii* se obtuvieron series más cortas en comparación con *C. guianensis*, muy probablemente debido a que de esta especie no se encontraron individuos caídos en el bosque a los que se les pudiera cortar una sección transversal. Sin embargo, la serie más larga llegó hasta 1881 y la más corta hasta 2000 *i.e.* 132 y 12 años respectivamente; así mismo se calcularon los estadísticos a cada serie (Figura 14 y Anexos 12 y 13).

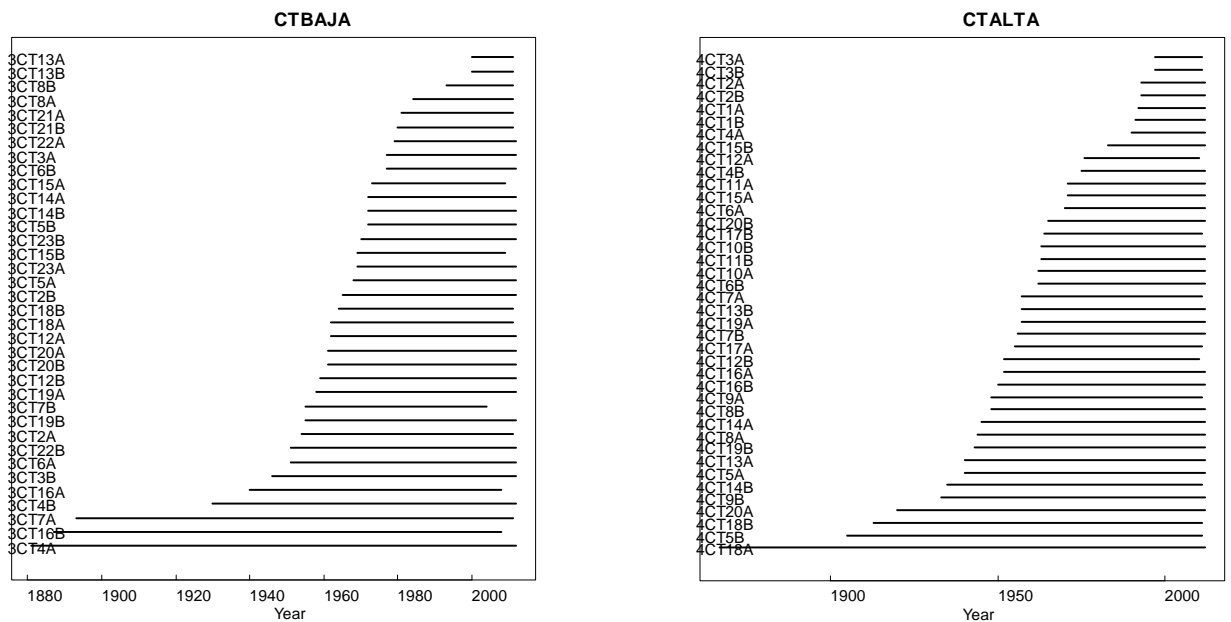


Figura 14: Longitud de las series cronológicas de *C. tonduzii*. Izquierda: Series de la parcela baja. Derecha: Series de la parcela alta. En el eje Y se presentan todas las series de la parcela y en el eje X representa los años.

Q. costaricensis fue más longevo que *C. tonduzii* pero menos que *C. guianensis* considerando que de esta especie se colectaron cinco secciones transversales, lo que permitió hacer mediciones hasta la medula y tener una mejor aproximación a las edades de los árboles. El árbol más viejo tuvo 136 años y el más joven 25 años, de igual manera se calcularon los estadísticos resumen para cada serie (Figura 15 y Anexo 14 y 15).

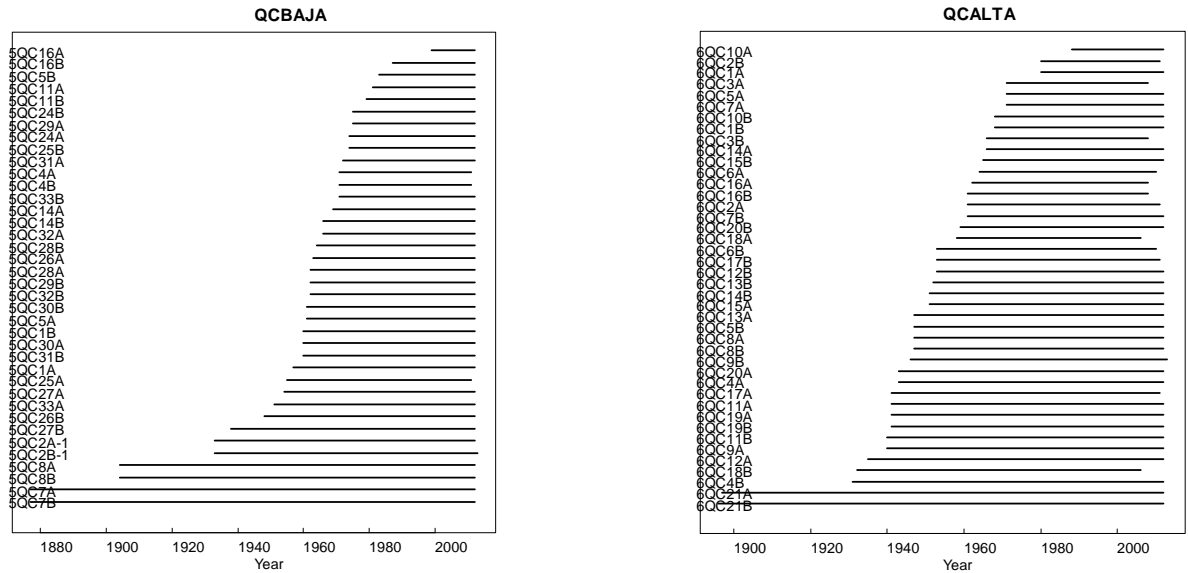


Figura 15: Longitud de las series cronológicas de *Q. Costaricensis*. Izquierda: Series de la parcela baja. Derecha: Series de la parcela alta. En el eje Y se presentan todas las series de la parcela y en el eje X representa los años.

4.3 Relaciones entre el crecimiento de los árboles y el clima

4.3.1 *Carapa guianensis*

Para verificar las variables climáticas más determinantes en el crecimiento de los árboles se realizaron análisis de correlación y de regresión entre los índices calculados para cada especie y las variables climáticas asociadas con cada una. Se encontraron coeficientes de correlación significativos entre el crecimiento de *C. guianensis* y variables de precipitación de la estación Hacienda El Carmen, pero no hubo correlaciones estadísticamente significativas con la temperatura ni con el índice SOIstd, aunque de este último se ve una influencia fuerte en los últimos cuatro meses del año (Fig. 16). Por otro lado, el IAA y las variables de precipitación de la estación asociada con esta especie se correlacionaron así: Precipitación marzo (CC = -0.33 y p = 0.0353), Precipitación tercer trimestre (CC = -0.35 y p = 0,0314).

4.3.2 *Cedrela tonduzii*

El análisis de correlación entre el IAA de *C. tonduzii* y sus variables ambientales asociadas no mostraron relaciones estadísticamente significativas. Aunque, la temperatura de agosto (T8), la temperatura del tercer trimestre (T3t) y la precipitación de agosto (P8) de la estación San Rafael de Tapantí estuvieron cerca de serlo.

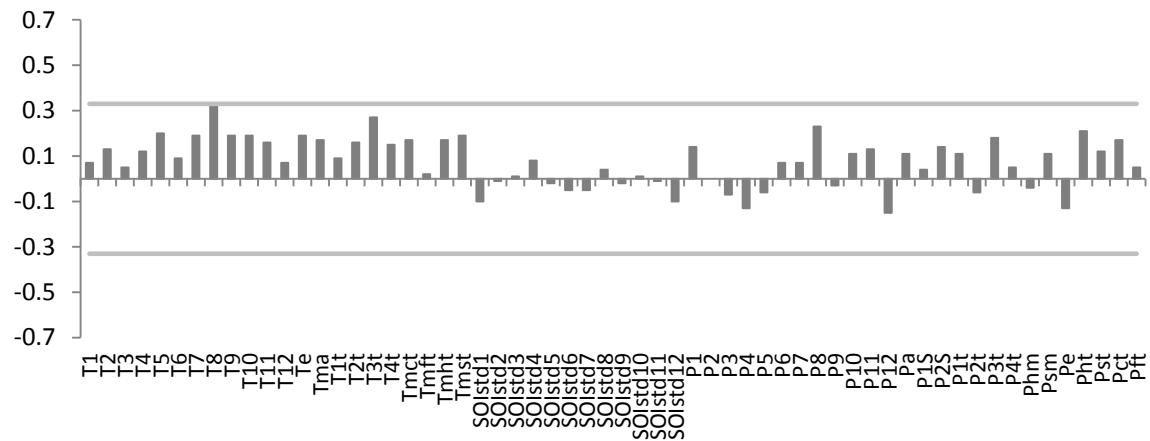


Figura 17: Análisis de correlación de Pearson entre el índice de ancho de anillos de *C. tonduzii* y las variables climáticas. El eje Y indica el valor del coeficiente de correlación de Pearson y el eje X muestra por medio de barras verticales el valor de correlación entre cada variable y el IAA. Las abreviaturas de las variables climáticas son iguales a las descritas en la tabla 3. Las líneas grises horizontales indican el valor a partir del cual los valores de la correlación se hacen significativos ($\alpha=0.05$).

El modelo obtenido para *C. tonduzii* a partir de las variables climáticas de la estación San Rafael de Tapantí explicó un 10% de la variabilidad total de los datos y solo retuvo una variable, la precipitación de agosto (Cuadro 9). El modelo es el siguiente:

$$IAA = -0.32 + 0.00085(1P8)$$

Cuadro 9. Coeficientes de regresión y estadísticos asociados para el modelo ajustado entre IAA de *C. tonduzii* y el conjunto de datos climáticos de la estación San Rafael de Tapantí. Est: Valor estimado. E.E. Error estándar. LI: Límite inferior. LS: Límite superior. T: Valor T. VIF: Factor de inflación de la varianza.

Coeficiente	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF
Constante	-0.32	0.17	-0.67	0.02	-1.93	0.0635		
P8	8.50E-04	4.20E-04	-1.30E-05	1.70E-03	2.02	0.0534	4.96	1.03

4.3.3 *Quercus costaricensis*

El análisis de correlación entre el IAA de *Q. costaricensis* y las variables ambientales asociadas a la especie no mostraron relaciones estadísticamente significativas. Se destaca la temperatura de julio (T7) y precipitación de enero (P1) como las variables con mayor valor de correlación.

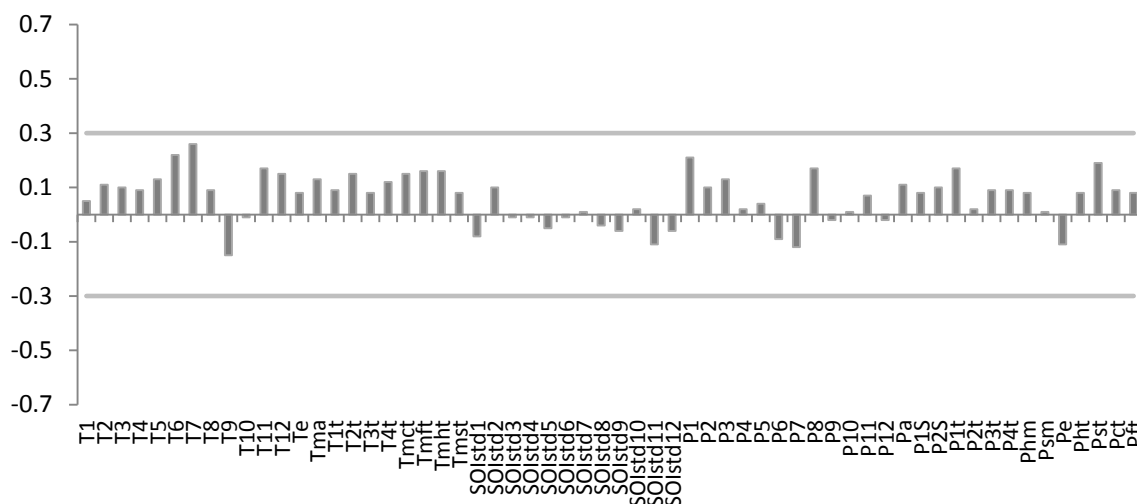


Figura 18: Análisis de correlación de Pearson entre el índice de ancho de anillos de *Q. costaricensis* y las variables climáticas. El eje Y indica el valor del coeficiente de correlación y el eje X muestra por medio de barras verticales el valor de correlación entre cada variable y el IAA. Las líneas grises horizontales indican el valor a partir del cual los valores de la correlación se hacen significativos ($\alpha=0.05$).

Las regresiones ajustadas entre el índice de ancho de anillos de *Q. costaricensis* y las variables climáticas de la estación Cerro de la Muerte arrojaron un modelo que explicó

el 20% de la variabilidad del IAA y retuvo solo una variable, la precipitación de enero (P1) (Cuadro 10). El modelo es el siguiente:

$$IAA = -0.13 + 0.0027(P1)$$

Cuadro 10. Coeficientes de regresión y estadísticos asociados para el modelo ajustado entre IAA de *Q. costaricensis* y el conjunto de datos climáticos de la estación Cerro de la Muerte. Est: Valor estimado. E.E. Error estándar. LI: Límite inferior. LS: Límite superior. T: Valor T. VIF: Factor de inflación de la varianza.

Coeficiente	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF
Constante	-0.13	0.07	-0.27	0.02	-1.8	0.084		
P1	2.70E-03	1.00E-03	6.50E-04	4.80E-03	2.7	0.0122	8.07	1.01

4.4 Cambios en la dinámica de crecimiento de los arboles

En el Cuadro 11 se presentan los valores de probabilidad de cada uno de los efectos, todos como fijos, incluidos en el modelo. Se observa cómo el efecto de la posición altitudinal en el modelo mixto es marginal ($p = 0.06$) mientras que el efecto del año, la especie y su interacción son significativos ($p < 0.05$). Sin embargo, no hay interacción Posición altitudinal-Año ($p = 0.12$). Esto indica que el valor medio de crecimiento varía con el año, con la especie, con la interacción especie:año y parcialmente con la posición altitudinal, a raíz de la interacción que se presenta entre esta variable y el año, esto se puede ver más claramente en la Figura 21 y Figura 22, en donde las líneas de tendencia media de crecimiento de *C. tonduzii* y *Q. costaricensis*, respectivamente, se interceptan alrededor de 1976. La función de autocorrelación fue significativa y presentó un valor de $\phi=0.12$.

Cuadro 11. Pruebas de hipótesis marginales del modelo lineal general y mixto ajustado para las cronologías de las parcelas en los últimos 80 años.

	GL	F-value	Valor p
Intercepto	1	8445.08	<0.0001
Especie	2	28.41	<0.0001
Posición altitudinal	1	3.39	0.0674
Año	82	5.23	<0.0001
Especie: Año	164	1.3	0.0451
Posición altitudinal: Año	82	1.24	0.1254

En la Figura 20, Figura 21 y Figura 22 se presentan los incrementos medios anuales de las tres especies *C. guianensis*, *C. tonduzii* y *Q. costaricensis* respectivamente. Además a cada serie de crecimiento se le ajustó un modelo lineal para indicar la tendencia del crecimiento.

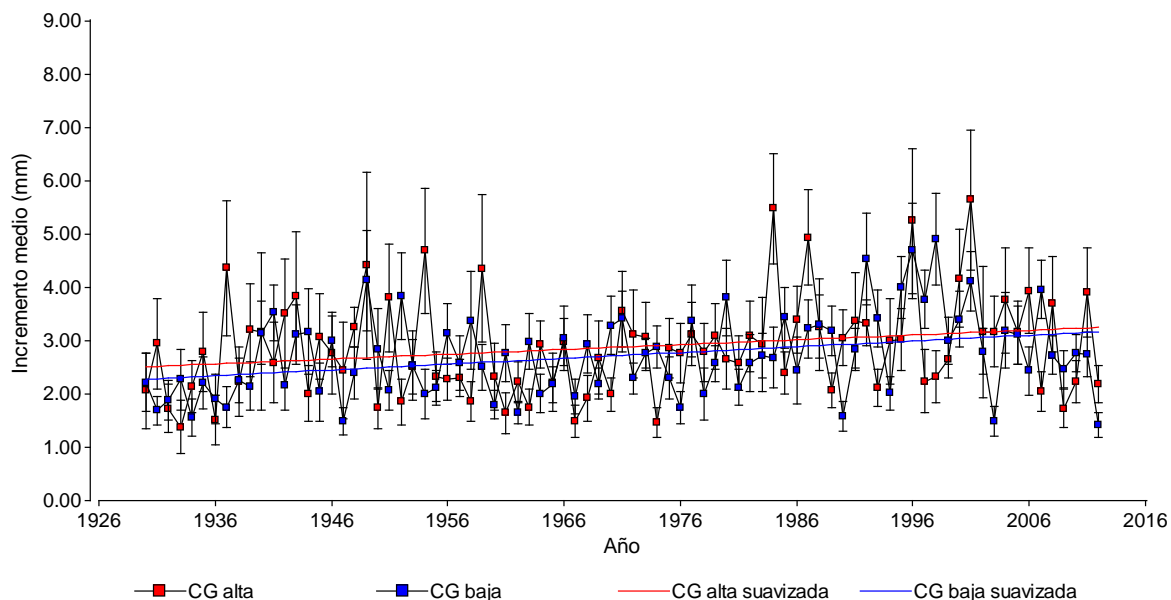


Figura 19: Incremento medio anual y tendencia de crecimiento de dos parcelas de *C. guianensis*. Con color rojo se representa la parcela cerca al límite superior de crecimiento (parcela alta) y con color azul la parcela cerca al límite inferior de crecimiento (parcela baja).

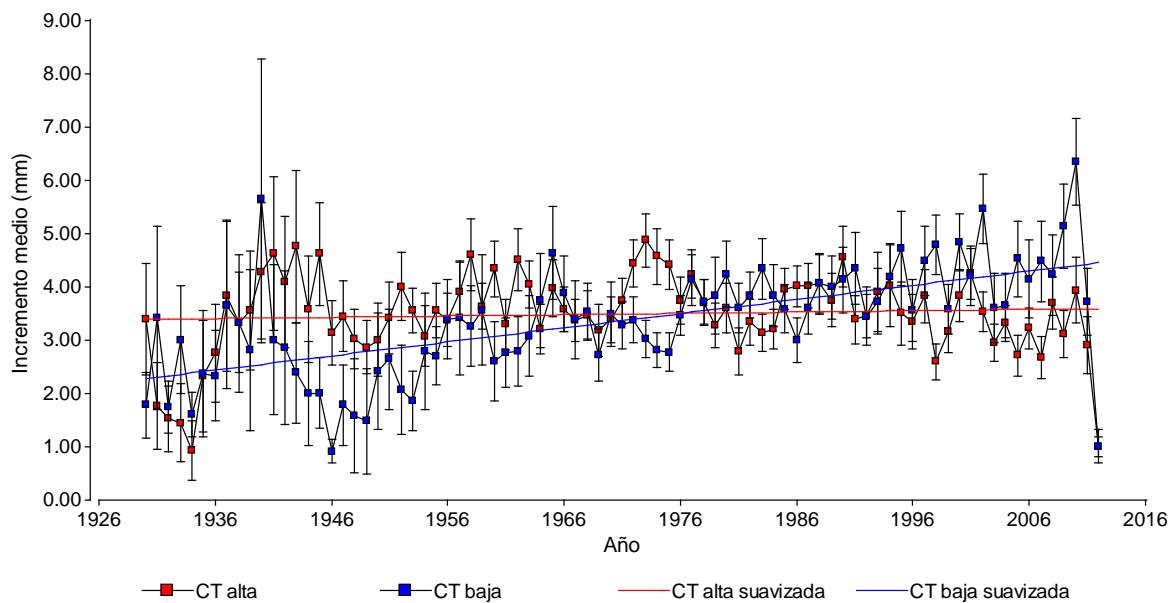


Figura 20: Incremento medio anual y tendencia de crecimiento de dos parcelas de *C. tonduzii*. Con color rojo se representa la parcela cerca al límite superior de crecimiento (parcela alta) y con color azul la parcela cerca al límite inferior de crecimiento (parcela baja).

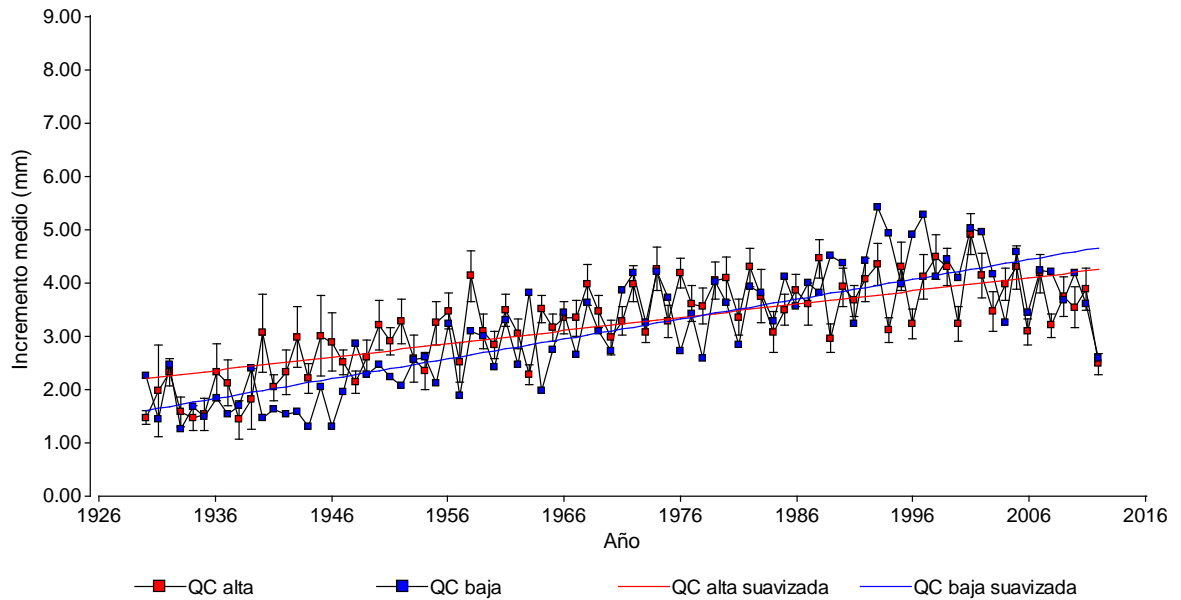


Figura 21: Incremento medio anual y tendencia de crecimiento de dos parcelas de *Q. costaricensis*. Con color rojo se representa la parcela cerca al límite superior de crecimiento (parcela alta) y con color azul la parcela cerca al límite inferior de crecimiento (parcela baja).

5 DISCUSIÓN

5.1 Anualidad de los anillos de crecimiento

Los resultados indican que las tres especies tienen anillos de crecimiento anuales y confirma lo encontrado por Dünisch et al. (2002) y Vetter y Bottoso (1989) en *C. guianensis*, pero contradice lo encontrado en *Q. costaricensis* por Blaser (1990) y Worbes (1989). Esto puede deberse a que ellos no tenían a su disposición la tecnología actual, lo que les impidió hacer correctamente el conteo y medición de los anillos para sus análisis de C^{14} y por ende subestimar la edad de los árboles por la mitad. Es decir, que los árboles no formaban un anillo por año sino un anillo cada dos años. Estos autores concluyeron que aparentemente solo se formaban anillos de crecimiento cuando hay períodos secos fuertes, con 4-5 meses y menos de 60 mm de precipitación y que dichos períodos solo ocurrían cada 2 años. A su vez, confirma la presencia de anillos de crecimiento anuales en una nueva especie del género *Cedrela* (Brauning et al. 2009, Détienne 1989, Vetter y Bottoso 1989, Boninsegna et al. 1989, Villalba et al. 1985, Villalba et al. 1992 y 1987).

Las medias anuales de crecimiento encontradas en *C. guianensis* son similares a las encontradas por otros autores en la misma especie. Finegan et al. (1999) reportan que las medianas de los incrementos diamétricos anuales calculados a partir de mediciones periódicas en parcelas permanentes en un bosque basal de Costa Rica eran 2-3 mm anuales, dependiendo del grado de intervención del bosque. Además, si se calculara una tasa de incremento promedio con el cociente entre el diámetro y la edad de un individuo determinado e.g. ICG45, que tuvo 216 años y 151 cm de diámetro, esta sería igual a 3.49 mm/año (Anexo 10 y 16), lo cual también se encuentra cerca del promedio reportado anteriormente.

Así mismo, la tasa de incremento medio reportada en este trabajo para *Q. costaricensis* (3.18 mm) es similar a lo encontrado por Berner (1992) y Van der Slooten et al. (1969). El primero, reporta incrementos diamétricos medios anuales entre 1.4-2.8 mm calculados a partir de remediciones periódicas de parcelas permanentes. El segundo, en una investigación de anatomía de maderas tropicales, reporta 6 anillos en cada 2.5 cm de sección transversal, lo que significa que cada anillo en promedio medía 4 mm.

C. tonduzii también presenta una tasa de crecimiento medio parecida a las reportadas para otra especie del género; Brauning et al. (2009) reporta para *C. montana* incrementos medios anuales entre 3.8 y 5.5 mm. Tal como se esperaba, *C. tonduzii* fue la especie con el incremento medio anual más alto, lo cual refleja la condición ecológica de la especie en cuanto a su estrategia de adquisición de luz y nutrientes.

5.2 Relaciones entre el crecimiento de los árboles y el clima

Los análisis realizados muestran que en el bosque basal el crecimiento de *C. guianensis* está influenciado por dos variables. La precipitación de marzo (P3), (CC = -0.33 y $p = 0.0353$), la cual hace parte de la época de menor precipitación al inicio del año y sugiere que la disminución en la precipitación al inicio del año afecta el crecimiento de la especie, y la precipitación del tercer trimestre (P3t) Precipitación tercer trimestre (CC = -0.35 y $p = 0.0314$) de la estación Hacienda El Carmen, la cual muestra la influencia del veranillo de mediados de año en el crecimiento de la especie. Ambas variables presentaron relaciones negativas, lo cual insinúa que con el aumento de la precipitación sugerido en el Anexo 3 y en el informe del IPCC (2007) el crecimiento de la especie puede disminuir, afectando servicios ecosistémicos como la fijación de carbono.

Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Lobo et al. (2008), quienes mencionan que los períodos de floración y fructificación en esta especie son anuales al igual que el crecimiento y se llevan a cabo de diciembre a enero y de junio a agosto. Es interesante que haya tantas especies en bosques poco estacionales que no obstante tienen fenología anual. Sugiere que el árbol responde fisiológicamente a los factores ambientales, entonces por qué no hacerlo a nivel de crecimiento diamétrico y es acorde a lo que sugieren Giraldo y Del Valle (2011). Esto significa que varios procesos del árbol *i.e.* crecimiento, floración y fructificación están relacionados con cambios en la precipitación del primer y tercer trimestre del año. Así, el cambio climático además de afectar el crecimiento afectará procesos reproductivos, lo cual podría hacer más vulnerable la especie al momento de adaptarse para enfrentar el cambio climático.

C. tonduzii presentó relaciones significativas y positivas con la precipitación de agosto de la estación San Rafael de Tapantí (P8), ($R^2_{aj} = 0.1$, $p = 0.0534$). Esta variable es

importante porque en este momento del año aumenta la precipitación después de la disminución que hay durante el verano (Biasutti et al. 2012, Rauscher 2008), lo que le da un nuevo impulso de crecimiento a la especie. Sin embargo, no se encontraron relaciones significativas entre alguna variable climática del primer trimestre del año que es cuando se presentan las menores precipitaciones en el área de estudio y que corresponden al periodo en que la especie está defoliada (Rojas y Torres 2008). Esto indica que la precipitación influye de manera diferencial en dos procesos distintos de la planta como el crecimiento y la defoliación.

Hay que considerar que en Tapantí, las medias mensuales de lluvia son >150 mm. Por lo que puede ser otro el factor que limite el crecimiento, y que no se haya medido e.g. el largo del día (*day length*), la nubosidad, la humedad relativa, etc. Cabe resaltar que *C. montana* en Ecuador tiene el mismo patrón fenológico de hojas (Brauning et al. 2009). Dada la relación positiva entre el IAA y la precipitación, esta especie a diferencia de la anterior, aumentará su incremento medio anual a medida que aumente la precipitación de agosto.

De la misma manera, se puede decir que el IAA de *Q. costaricensis* está fuertemente relacionado con la precipitación de enero (P1) de la estación Cerro de la Muerte, ($R^2_{aj} = 0.20$, $p = 0.0122$) la cual tuvo una relación positiva con el IAA y representa el factor limitante para esta especie, ya que en este mes inicia la sequía y la disponibilidad de agua en el suelo empieza a disminuir (Herrera 2005).

Los resultados encontrados en *Q. costaricensis* son consistentes a los encontrados por Camacho y Orozco (1998) quienes encontraron que la floración, la producción de brotes foliares y la caída de las hojas están relacionadas con la precipitación. La primera, presentó su pico máximo al final de la estación lluviosa e inicios de la seca, diciembre y enero respectivamente. La segunda, estuvo asociada a la precipitación de la estación seca y la última a la precipitación de la estación lluviosa. Esto señala que para esta especie es determinante la presencia de la estación seca de inicios del año y que cambios en su duración o intensidad pueden afectar la conservación de esta especie.

5.3 Dinámica del crecimiento

Las tres especies presentaron siempre en ambas parcelas aumentos del incremento medio a lo largo del tiempo, aunque *C. tonduzii* en la parte alta el incremento fue casi cero. También se observó que a principios del siglo XX para cada especie los árboles de las parcelas altas crecían más que los árboles de las parcelas bajas. Sin embargo, en *C. tonduzii* y *Q. costaricensis* se observa que alrededor de 1976 esta tendencia se invierte, *i.e.* los árboles de las parcelas bajas empezaron a crecer más que los árboles de las parcelas altas. Aunque en *C. guianensis* no se ha presentado este fenómeno parece que pronto puede ocurrir, pues la pendiente de la parcela baja es mayor que la pendiente de la parcela alta.

Esto puede deberse a que se evaluaron los incrementos netos de los anillos y los árboles de la parcela baja en promedio eran más jóvenes que los de la parcela alta. Por lo tanto, el crecimiento relacionado con la ontogenia influyó de manera positiva en que su valor fuera menor, pero una vez los árboles de la parcela baja fueron más vigorosos que los de la parcela alta los superaron. Así mismo, otro efecto que pudo influir en la inversión de la tendencia de crecimiento puede estar relacionado con lo encontrado por PAGES 2k Consortium (2013) quienes mencionan que durante el periodo entre 1971 y 2000 la tierra se calentó más que en cualquier otro intervalo de 30 años en los últimos 1400 años y que durante este año se pasó de un periodo de enfriamiento a uno de calentamiento. Así, al inicio del siglo XX los árboles de las parcelas altas se beneficiaban con el enfriamiento mientras que al final del siglo se beneficiaron los árboles de las parcelas bajas con el calentamiento.

Rapp et al. (2012) en un gradiente altitudinal de Los Andes peruanos encontraron que entre individuos de la misma especie, los ubicados en elevaciones más altas tenían tasas de crecimiento menores en comparación a aquellos de elevaciones menores y sugieren que el recambio de especies es en gran parte responsable de la correlación positiva entre la productividad y la temperatura en los bosques tropicales. Sin embargo, como esta investigación fue realizada a partir de remediciones de parcelas y solo evaluaron el crecimiento entre 2003 y 2009, se desconocen los cambios a largo plazo en la dinámica del crecimiento que ocurrieron antes del año de inicio del muestreo. Además, la respuesta de las especies a las variables climáticas son singulares como han demostrado Couralet et al. (2010), Enquist y Leffer (2001), Devall et al. (1995), entre otros.

En cuanto a las pendientes positivas, aunque en los trópicos no se conocen muchas investigaciones a través de gradientes de temperatura. Estudios en latitudes mayores muestran incrementos en las tasas de crecimiento dentro de las especies con la temperatura a través de gradientes altitudinales y latitudinales (Purves 2009, Coomes and Allen 2007).

Esto sugiere cómo estas tres especies se han adaptado a los cambios que se han presentado en sus respectivos ecosistemas, desplazando sus lugares de óptimo crecimiento y ajustando sus distribuciones geográficas dentro del gradiente altitudinal (Ghazoul y Sheil 2010, Colwell et al. 2008), coincide con lo expresado por Bush et al. (2011), quienes mencionan que las respuestas de las especies a cambios sugieren que las montañas tropicales serán uno de las regiones más sensibles a cambios a nivel de bioma y concuerda con lo encontrado en un estudio palinológico realizado en la cordillera de Talamanca Costa Rica en donde mencionan que el recambio de especies en este sitio se vio más afectado por cambios en los regímenes de humedad que por cambios en temperatura. Además, se demuestra como las especies están en constante adaptación a las condiciones ambientales presentes (Islebe y Hooghiemstra 1997).

6 CONCLUSIONES

Las tres especies investigadas presentaron anillos de crecimiento anuales delimitados por diferentes características anatómicas, los cuales fueron sincronizados exitosamente dentro y entre árboles para formar cronologías medias que contienen información climática y ecológica de que factores afectan el crecimiento de cada especie.

La variabilidad interanual de los anillos de crecimiento de las tres especies está relacionada con diferentes variables climáticas tanto a nivel local como global *i.e.* *C. guianensis* fue sensible a la precipitación de marzo y del tercer trimestre, *C. tonduzii* presentó relaciones importantes con la precipitación de agosto *Q. costaricensis* mostró relaciones con la precipitación de enero. Estos resultados indican fuertemente que incluso en bosques pluviales o muy húmedos como los presentes en el gradiente altitudinal investigado, donde casi nunca hay déficit hídrico, los árboles son sensibles a las fluctuaciones mensuales en la cantidad de precipitación.

A largo plazo el crecimiento medio de las tres especies tanto en la parcela cerca al límite superior su distribución como en la parcela cerca al límite inferior de la distribución de las especies presentaron pendientes que oscilaban entre 0 y 20 grados, lo que sugiere que a excepción del rodal de *C. tonduzii* cercano al límite superior de su distribución (pendiente 0°), los rodales restantes contienen poblaciones jóvenes y vigorosas. Sin embargo, se nota que a través de los años el óptimo de crecimiento de las especies se desplazó de los lugares más altos a los más bajos.

Estos resultados son importantes a la hora de tomar decisiones acerca de las áreas donde se encuentran estas especies, ya que permiten evaluar medidas de conservación implementadas. Así mismo, permite un aprovechamiento sostenible de las especies investigadas, pues permite hacer un cálculo exacto del volumen de madera a aprovechar sin afectar la sobrevivencia de la población. Estos resultados invitan a seguir estudiando la dinámica del crecimiento de diferentes especies que todavía no se han analizado y a evaluar su vulnerabilidad al cambio climático.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Alves ES; Angyalosy-Alonso V. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species, I. Growth rings and vessels. IAWA J. 21: 3-30.
- Biasutti, B., A. H. Sobel, S. J. Camargo, and T. T. Creyts, 2012: Projected Changes in the Physical Climate of the Gulf Coast and Caribbean. *Climatic Change*, 112, 819-845.
- Blaser J. 1990. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque nublado de robles (*Quercus* sp.) del piso montano en Costa Rica. Proyecto CATIE-COSUDE. Silvicultura de bosques naturales. Turrialba. Costa Rica. 241p.
- Berner POB. 1992. Effects of Slope on the Dynamics of a Tropical Montane Oak-Bamboo Forest in Costa Rica. Ph.D Thesis. Gainesville, Florida, University of Florida. 121 p.
- Boninsegna JA; Villalba R; Amarilla L; Ocampo J. 1989. Studies on tree rings, growth-rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina. IAWA Bulletin 10: 161-169p.
- Brauning A; Volland-Voigt F; Burchardt I; Ganzhi O, Nauss T; Peters T. 2009. Climatic control of radial growth of *Cedrela montana* in a humid mountain rainforest in southern Ecuador. *Erdkunde* 63(4): 337-345p.
- Brienen R; Zuidema P. 2006. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: A test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146: 1–12.
- Brienen RJW; Lebrija-Trejos E; Michiel Van B; Eduardo AP-G; Frans B; Jorge AM; Miguel M-R. 2009. The potential of tree rings for the study of forest succession in Southern Mexico. *Biotropica* 41: 186–195.
- Brienen RJW; Lebrija-Trejos E; Zuidema PA; Martinez-Ramos M. 2009. Climate-growth analysis for a Mexican dry forest tree shows strong impact of sea surface temperatures and predicts future growth declines. *Global Change Biology* 16: 2001-2012p.
- Briffa KR. 1984. Tree-ring climate relationships and dendroclimatological reconstruction in the British Isles. Ph. D. dissertation, University of East Anglia, Norwich, England, UK.
- Briffa K; Jones PD. 1992. Basic chronology statistics and assessment. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. *Methods of Dendrochronology. Applications in the*

- environmental sciences. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Bruijnzeel LA; Veneklaas EJ. 1998. Climatic Conditions and Tropical Montane Forest Productivity: The Fog Has Not Lifted Yet. *Ecology* 79(1): 3-9p.
- Bunn AG. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26: 115–124.
- Burger W. 1977. *Flora costarricensis*. Chicago Field Museum of Natural History. 291p.
- Bush MB; Silman MR; Urrego DH. 2004. 48,000 years of climate and forest change in a biodiversity hotspot. *Science*, 303, 827–829.
- Bush MB; Hanselman JA; Hooghiemstra H. 2011. Andean montane forests and climate change. In: Bush MB; Flenley JR; Gosling WD (Eds). 2011. *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. 2nd edition. Chichester, UK. Praxis Publishing. 489p.
- Calvo J. 2008. Decimoquinto informe estado de la nación en desarrollo humano sostenible. Informe final. Bosques, cobertura y recursos forestales. Consultado en: 19 de enero de 2012. Disponible en: http://www.sirefor.go.cr/Documentos/Bosques/Calvo_Estado_Nacion_Bosques_2008.pdf
- Camacho M; Orozco L. 1998. Patrones fenológicos de doce especies arbóreas del bosque montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46(3):533-542.
- Campos LE. 2009. Dendrocronología en árboles de Tornillo, *Cedrelinga cateniformis* Ducke (Fabaceae), del Centro de Investigaciones Jenaro Herrera en el noreste de la Amazonia, Región Loreto – Perú. Tesis para optar el Grado de Magister Scientiae en bosques y gestión de recursos forestales. Lima, Perú. 129p. Consultado en: 19 de enero. Disponible en: <http://www.iiap.org.pe/Upload/Publicacion/PUBL493.pdf>
- Carpio MIM. 2003. *Maderas de Costa Rica: 150 especies forestales*. 2 ed. San José. Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica. 340p.
- Chaverri A; Herrera B. 1994. La Amistad Biosphere Reserve, Costa Rica-Panamá. In: Davis et al. (Eds.). *Centers of Plant Diversity: A Guide and Strategy for their Conservation*. Washington DC. World Conservation Union (UICN) y Smithsonian Institution. 209-214p.

- Chazdon RL; Letcher SG; Van Breugel M; Martínez-Ramos M; Bongers F; Finegan B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society. London. B.* 362: 273–289.
- Cifuentes-Jara M. 2009. ABC del cambio climático en Mesoamérica. Grupo Cambio Climático, CATIE. Turrialba, CR. 57 p.
- Clark, DB. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forest. In Bawa, KS; Hadley, M. eds. *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. London (Gran Bretaña). p. 291-312. (Man and the Biosphere Series. Vol 7.UNESCO).
- Clark DA; Clark DB. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9: 981-997.
- Clark DA; Piper SC; Keeling CD; Clark DB. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. USA* 100: 5852–5857.
- Clark DA. 2004. Tropical forest and global warming: slowing it down or speeding it up? *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 73-80.
- Clark JS; Wolosin M; Dietze M; Ibáñez I; LaDeau S; Welsh M; Kloeppel B. 2007. Tree growth inference and prediction from diameter censuses and ring widths. *Ecological Applications*. 17(7): 1942-1953.
- Clark DA. 2007b. Detecting tropical forests' responses to global climatic and atmospheric change: Current challenges and a way forward. *Biotropica* 39(1): 4–19.
- Cherubini P; Dobbertin M; Innes JL. 1998. Potential sampling bias in long-term forest growth trends reconstructed from tree rings: A case study from the Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 109: 103-118.
- Colwell RK; Brehm G, Cardelús CL; Gilman AC; Longino JT. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322: 258-261.
- Cook ER. 1985. A time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph.D. Dissertation. University of Arizona, Tucson, AZ. USA.
- Cook ER. 1987. The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-Ring Bulletin* 47:37-59.

- Cook ER. 1992. A conceptual linear aggregate model for tree rings. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. *Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Cook ER; Briffa K. 1992. Introduction to data analysis. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. *Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Cook ER; Briffa K; Shiyatov S; Mazepa V. 1992. Tree-ring standardization and growth-trend estimation. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. *Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Cook ER; Shiyatov S; Mazepa V. 1992. Estimation of the mean chronology. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. *Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Coomes DA; Allen. RB. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* 95:1084–1097.
- Cordero J; Mesen F; Montero M; Steward J; Boshier D; Chamberlain J; Pennington T; Hands M; Hughes C; Detlefsen G. 2003. Descripciones de especies de árboles nativos de América Central. In Cordero J. y Boshier D. (Ed.) *Árboles de Centroamerica*. OFI/CATIE. Costa Rica. 1079p.
- Couralet, C. 2010. Community dynamics, phenology and growth of tropical trees in the rain forest Reserve of Luki, Democratic Republic of Congo. PhD thesis. Faculty of Bioscience Engineering, Ghent University, Belgium. 173 pp.
- Dawkins HC. 1958. The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda. Imperial Forest Institute (G.B.) Paper no. 34. 155p.
- De Lucia EH; Hamilton JG; Naidu SL; Thomas RB; Andrews JA; Finzi A; Lavine M, Matamala R; Mohan JE; Hendrey GR; Schlesinger WH. 1999. Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂ enrichment. *Science* 284:1177-1179.
- Détienne P. 1989. Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. *IAWA Bulletin* 10(2): 123-132p.

- Détienne P y Barbier C. 1988. Rythmes de croissance de quelques essences de Guyane française. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*. 217: 63–76.
- Devall MS; Parresol BR; Wright SJ. 1995. Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in central Panama. *IAWA Journal*. 16 (4): 411-424.
- Di Rienzo JA; Casanoves F; Balzarini MG; Gonzalez; Tablada M; Robledo CW. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dmitrieva ED. 1959. The experience of analysis of climate influence on tree growth at different sites in the Karelian neck. *Botanical journal*. Vol. 44 (2): 162-176.
- Dunisch O; Bauch J; Gasparotto L. 2002. Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* and *Cedrela odorata* (Meliaceae). *IAWA Journal*. 23: 101-119.
- Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (EEM). 2003. Ecosistemas y Bienestar Humano: Marco para la Evaluación. World Resources Institute, Washington, DC. 31p.
- English Heritage. 1998. Dendrochronology. Guidelines on producing and interpreting dendrochronological dates. England. 39p. Consultado en: 20 noviembre de 2011. Disponible en: <http://www.english-heritage.org.uk/publications/dendrochronology-guidelines/>
- Enquist BJ y Leffer J. 2001. Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology* 17: 42-60.
- Fichtler E; Clark DA; Worbes M. 2003. Age and Long-term Growth of Trees in an Old-growth Tropical Rain Forest, Based on Analyses of Tree Rings and ¹⁴C. *Biotropica* 35(3): 306-317.
- Fichtler E; Trouet V; Beeckman H; Coppin P; Worbes M. 2004. Climatic signals in tree rings of *Burkea africana* and *Pterocarpus angolensis* from semiarid forests in Namibia. *Trees* 18:442–451.
- Finegan B; Camacho M; Zamora N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:159-176.

- Flores EM. 2002. *Guarea glabra* Vahl. In: Vozzo JA (Ed.) Tropical Tree Seed Manual. USDA Forest Service. Washington DC. Agriculture Handbook 721. pp 489-492.
Consultado en: 19 de enero. Disponible en:
- Flores-Vindas E; Obando-Vargas G. 2003. Árboles del trópico húmedo. Importancia socioeconómica. Cartago. Costa Rica. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 922p.
- Fritts HC. 1963. Computer programs for tree-ring research. *Tree-rings Bulletin* 25 (3-4): 2-7.
- Fritts HC; Mosimann JE; Bottorff CP. 1969. A revised computer program for standardizing tree-ring series. *Tree-Ring Bulletin* 29: 15-20.
- Fritts HC. 1976. *Tree rings and climate*. 2nd edition. USA. The Blackburn Press. 567p.
- Ghazoul J; Sheil D. 2010. *Tropical rain forest ecology, diversity and conservation*. Many rain forest: formations and ecotones. Oxford, US. Oxford University Press. 516p.
- Ghalambor CK; Huey BR; Martin PR; Tewksbury JJ; Wang G. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46: 5-17p.
- Giraldo JA; Del Valle JI. 2011. Estudio del crecimiento de *Prioria copaifera* (Caesalpinaceae) mediante técnicas dendrocronológicas. *Revista de Biología Tropical*. Vol 59(4): 1813-1831.
- Girardin CAJ; Malhi Y; Aragão LEOC; Mamani M; Huaraca Huasco W; Durand L; Feeley KJ; Rapp J; Silva-Espejo JE; Silman M; Salinas N; Whittaker RJ. 2011. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology* 16: 3176-3192p.
- Grissino-Mayer H. 2001. Evaluating crossdating accuracy: manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree Ring Research*, 57: 205-221p.
- Guenter S; Stimm B; Cabrera M; Diaz ML; Lojan M; Ordonez E; Richter M; Weber M. 2008. Tree phenology in montane forest of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology* 24: 247-258.
- Haber WA; Zuchowski W; Bello E. 1996. *An introduction to cloud forest trees: Monteverde, Costa Rica*. San José. Costa Rica. La Nación. 204p.
- Herrera W. 1986. *Clima de Costa Rica*. In Gómez LD. (ed.) *Vegetación y climas de Costa Rica*. Vol 2. San Jose. EUNED. 118p.

- Herrera W. 2005. El clima de los páramos de Costa Rica. In: Kappelle M. & Horn SP. (Eds.) Paramos de Costa Rica. Santo Domingo de Heredia. Costa Rica. INBio.
- Hijmans RJ; Cameron SE; Parra JL; Jones PG; Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Holdridge LR; Poveda LJ; Jimenez Q. 1997. Árboles de Costa Rica. Vol 1. Palmas y otras monocotiledóneas arbóreas y árboles con hojas compuestas o lobuladas. 2 ed. San Jose. Costa Rica. Centro Científico Tropical. 544p.
- Holdridge LR. 2000. Ecología basada en zonas de vida. San Jose, C.R. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. 216p.
- Hooghiemstra H, Van Der Hammen T (2004) Quaternary ice-age in the Colombian Andes: developing and understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 359, 173–181.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Journal* 10(3): 219-332.
- Imbach P; Molina L; Locatelli B; Roupsard O; Mahé G; Neilson R; Corrales L, Scholze M, Ciais P. 2012. Modeling potential equilibrium states of vegetation and terrestrial water cycle of Mesoamerica under climate change scenarios. *Journal of Hydrometeorology*. 13(2): 665-680.
- IPCC (Intergubernamental Panel Climate Change). 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104p.
- Janzen DH. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* 101: 233-249p.
- Kappelle M. 2001. Costa Rica. In Kappelle M y Brown AD. (ed.) Bosques nublados del neotrópico. Santo Domingo de Heredia. Costa Rica. INBio.
- Kappelle M; van Uffelen JG; Cleef AM. 1995. Altitudinal zonation of montane *Quercus* forest along two transects in the Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* 119: 119-153p.

- Kappelle M. 2008. Biodiversidad de los bosques de roble (encino) de la América tropical. Santo Domingo de Heredia. Costa Rica. INBio.336p.
- Kappelle M; Zamora N. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamancan montane *Quercus* forest, Costa Rica. In: Churchill SP; Balslev H; Forero E; Luteyn JL (Eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest, New York Botanical Garden. 135-148p.
- Kiladis GN & Diaz HF. 1989. Global climatic anomalies with extremes in the Southern Oscillation. *Journal of Climate* 2:1069-1090.
- Kolishchuk 1992. Sample selection. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). *Methods of Dendrochronology. 1992. Applications in the environmental sciences. 2nd edition.* Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- LaMarche Jr. VC; Cook ER; Baillie MGL. 1982. Sampling strategies. In: Hughes MK; Kelly PM; Pilcher JR; LaMarche Jr. VC. (Eds.) *Climate from tree rings.* Cambridge University Press. Cambridge. UK. 223p.
- Lieberman D; Lieberman M; Hartshorn GS; Peralta R. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology.* 11:97–109.
- Lieberman D; Lieberman M; Peralta R; Hartshorn G. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology.* 84: 137-152.
- Lobo J; Aguilar R; Chacón E; Fuchs E. 2008. Phenology of tree species of the Osa Peninsula and Golfo Dulce region Costa Rica. *Stapfia* 88. *Zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen. Neue Serie* 80: 547-555.
- Malhi Y; Silman M; Salinas N; Bush M; Meir P; Saatchi S. 2010. Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16: 3171–3175.
- Mariaux A. 1976. Nature et périodicité des cernes dans le bois de Samba. *Bois et Forêt des Tropiques.* No 1569: 29-35.
- Mueller CH. 1942. The Central American species of *Quercus*. Miscellaneous publication No. 477. U.S. Department of Agriculture. Washington. United States of America. United States printing office. 216p.

- NOAA. 2013. Índices ENSO. Consultado en: 4 marzo de 2013. Disponible en: <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/>
- Norton DA. 1998. Impacts of tree coring on indigenous trees. Conservation Advisory Science Notes No. 186. Department of Conservation, Wellington. New Zealand. 8p.
- Ohsawa M. 1993. Latitudinal pattern of mountain vegetation zonation in southern and eastern Asia. *Journal of Vegetation Science* 4: 13-18p.
- PAGES 2k Consortium. 2013. Continental-scale temperature variability during the last two millennia. *Nature Geoscience* 6: 339-346.
- Pearson HL; Vitousek PM. 2001. Stand dynamics, nitrogen accumulation, and symbiotic nitrogen fixation in regenerating stands of *Acacia koa*. *Ecological Applications* 11:1381-1394.
- Phillips OL; Lewis SL; Baker TR; Chao KJ; Higuchi N. The changing Amazon forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 1819-1827.
- Pilcher JR. 1992. Sample preparation, Cross-dating and measurement. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. *Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Polania C; Pla L; Casanoves F. 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos. In: Casanoves F; Pla L; Di Rienzo JA (Eds). 2011. *Validación y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 84p.
- Purves DW. 2009. The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 1477–1484.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Consultado en: 2 marzo de 2013. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.
- Ramirez JA; Del Valle JI. 2011. Paleoclima de La Guajira, Colombia; según anillos de crecimiento de *Capparis odoratissima* (Capparidaceae). *International Journal of Tropical Biology* 59(3): 1389-1405.
- Rapp JM; Silman MR; Clark JS; Girardin CAJ; Galiano D; Tito R. 2012. Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology* 93(9): 2061-2072.

- Rauscher SA; Giorgi F; Diffenbaugh NS; Seth A. 2008: Extension and Intensification of the Meso-American Mid-Summer Drought in the Twenty-First Century. *Clim. Dyn.*, 31, 551-571.
- Rinntech. 2011. TSAP-Win. Time Series Analysis and Presentation for Dendrochronology and Related Applications. Version 4.64 for Microsoft Windows. User Reference. Consultado en: 10 enero de 2012. Disponible en: <http://www.rinntech.de/content/view/17/48/lang,english/>
- Rogers J. 1988. Precipitation variability over the Caribbean and Tropical Americas associated with the Southern Oscillation. *Journal of Climate* 1: 172-182.
- Root TL; Hughes L. 2005. Present and future phenological changes in wild plants and animals. In: Lovejoy TE; Hannah L. 2005. *Climate change and biodiversity*. Michigan. United States of America. Yale University Press. 418p.
- Rojas F; Torres G. 2008. Árboles del Valle Central de Costa Rica: Reproducción Cedro Dulce. *Kuru: Revista Forestal* 5 (13).
- Rozendaal DMA; Zuidema PA. 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees*. 25:3–16.
- Saldarriaga JG; West DC; Tharp ML; Uhl C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper RioNegro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*. 76: 938–958.
- Schongart J; Wolfgang JJ; Piedade MTF; Ayres JM; Huttermann A; Worbes M. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* 10: 683-692.
- Schongart J; Orthmann B; Hennenberg KJ; Porembski S; Worbes M. 2006. Climate-growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. *Global Change Biology* 12, 1139–1150.
- Stalhe DW; Cleveland MK. 1993. Southern Oscillation extremes reconstructed from tree rings of the Sierra Madre Occidental and Southern Great Plains. *Journal of climate* 6: 129-140.
- Stahle DW; Mushovem PT; Cleaveland MK; Roig F; Haynes G.A. 1999. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *Forest Ecology and Management*. 124: 217-229.

- Schulman E. 1956. Dendroclimatic changes in semiarid America. University of Arizona Press. Tucson, AZ, USA.
- Schweingruber FH; Kairiukstis L; Shiyatov S. 1992. Sample selection. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Shigo A.L. 1984. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. Annual Review of Phytopathology 22: 189-214.
- Shiyatov S; Mazepa V; Cook E. 1992. Correcting for trend in variance due to changing sample size. . In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Smith K.T. 1988. Wounding, compartmentalization, and treatment tradeoffs. Journal of Arboriculture 14(9): 226-229.
- Speer JH. 2010. Fundamentals of tree ring research. US. The University of Arizona Press. 333p.
- Swetnam TW; Lynch AM. 1993. Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm out-breaks. Ecological Monographs 63:399-424.
- Vaganov EA. 1992. The traqueidogram method in tree-ring analysis and its application. In: Cook ER; Kairiukstis LA. (Eds). 1992. Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Van der Slooten HJ; Acosta-Contreras I; Aas PS. 1969. Maderas latinoamericanas II. *Quercus aaata*, *Q. costaricensis* y *Q. eugeniaefolia*. Turrialba 19(3) 412-419.
- Vásquez A. 1983. Soils. In: Janzen DH. (Ed.) Costa Rican Natural History. Chicago. University of Chicago Press. P 63-65.
- Vetter RE; Bottoso PC. 1989. Remarks on age and growth rate determination of Amazonian trees. IAWA Bulletin 10(2): 133-145p.
- Villalba R; Boninsegna JA; Holmes RL. 1985. *Cedrela angustifolia* and *Juglans australis*: two new tropical species useful in dendrochronology. Tree-Ring Bulletin 45: 25-35p.

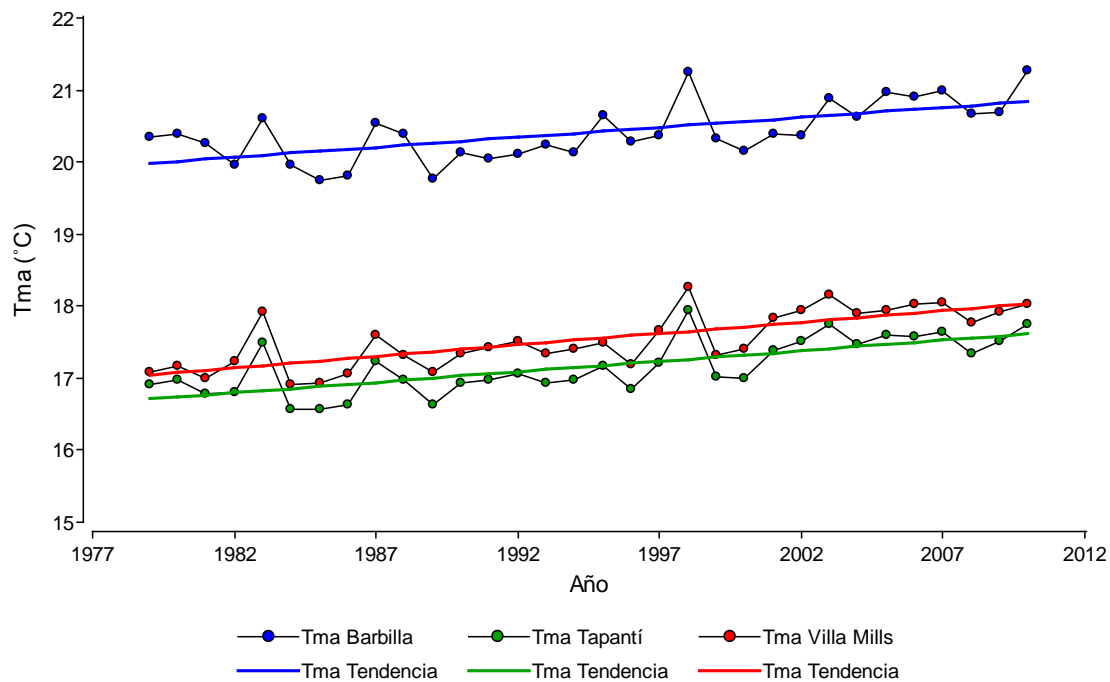
- Villalba R; Boninsegna JA; Ripalta A. 1987. Climate, site conditions and tree-growth in subtropical northwestern Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 17 (12): 1527-1544p.
- Villalba R; Colmes RL; Boninsegna JA. 1992. Spatial patterns of climate and tree-growth anomalies in subtropical Northwestern Argentina. *Journal of Biogeography* 19: 631-649p.
- Veintimilla , D. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso “Caribe-Villa Mills”. Turrialba: Tesis M. Sc. CATIE
- Walter H; Lieth H. 1964. *Klimadiagramm-Weltatlas*. Fischer, Jena, Alemania.
- Wenny DG. 1999. Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 15:481-496.
- Wigley TML; Briffa KR; Jones PD. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of climate and applied meteorology* 23: 210-213.
- Worbes M; Junk WJ. 1989. Dating tropical trees by means of ^{14}C from bomb tests. *Ecology*. 70(2). 503-507.
- Worbes M. 1992. Site and sample selection in tropical forest. In: Cook ER; Kairiukstis LA (Eds). 1992. *Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. 2nd edition. Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 394p.
- Worbes M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees: A review. *IAWA Journal*. 16: 337–351.
- Worbes M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology*. 87: 391-403.
- Worbes M. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics. A brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia*. 20 (1-2): 217-231.
- Zamora N; Jiménez Q; Poveda LJ. 2000. *Árboles de Costa Rica*. Vol II. Santo Domingo de Heredia. Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. 350p.

8 ANEXOS

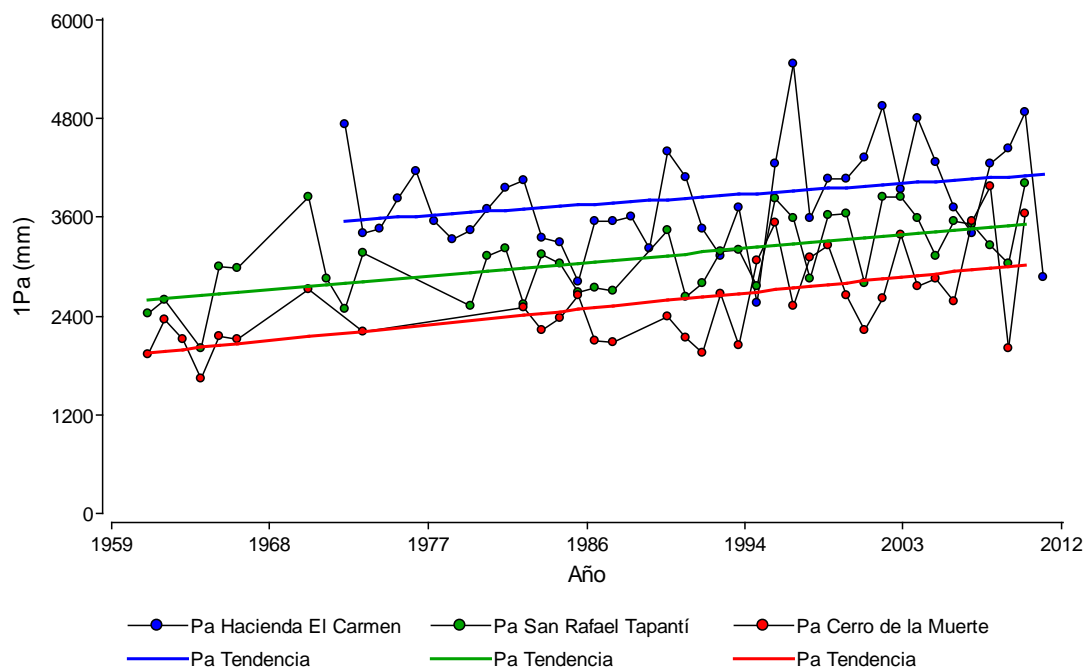
Anexo 1: Formato de información de muestreo para colecciones de anillos de crecimiento. Adaptado de (Cook y Kairiukstis 1992).

Información de sitio			
Nombre del sitio		Fecha de colección	
Nombre de la especie	Común		
	Científico		
Código			
Locación	País		
	Provincia		
	Cantón		
Coordenadas	N		
	W		
Elevación (msnm)			
Parcela		Número	
Radio		Posición sociológica	
Altura estimada		Diámetro	
Posición del micrositio	(alta, media o baja)		
Forma del micrositio	(plana, cóncava o convexa)		

Anexo 2: Temperaturas medias anuales obtenidas de CFSR para cada uno de los sitios en los que se muestrearon los individuos, entre parentesis se presentan las coordenadas X y Y para las que se interpoló la temperatura de cada sitio de muestreo: Barbilla (9.9490, -83.4390), Tapantí (9.7390,-83.8110) y Villa Mills (9.569,-83.7190).



Anexo 3: Precipitación anual de estaciones meteorologicas de la zona. Estación Hacienda El Carmen (10.2000, -83.4833, 15 msnm), estación San Rafael de Tapantí (9.7666, -83.8333, 1200 msnm) y estación Cerro de la Muerte (9.5666,-83.7500, 3100 msnm).



Anexo 4: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela baja de *C. guianensis* con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlacion), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
1CG1A	CGu	58	*	23	3,2	17	186	1,8	2,9	1827	2012
1CG1B	CGu	68	***	13	1,4	19	118	2,4	3,2	1895	2012
1CG2A	CGu	61	*	20	1,5	8	61	0,9	1,8	1950	2010
1CG2B	CGu	69	**	21	1,6	16	58	1,7	2,9	1955	2012
1CG7A	CGu	70	*	50	2,5	21	21	3,0	2,9	1992	2012
1CG7B	CGu	55		40	1,9	10	21	2,0	1,7	1992	2012
1CG8A	CGu	66	***	33	4,1	29	142	3,8	4,0	1871	2012
1CG8B	CGu	63	**	20	2,2	10	114	0,9	2,3	1899	2012
1CG9A	CGu	52		8	0,8	9	105	1,4	2,0	1908	2012
1CG9B	CGu	59		21	1,9	14	81	2,8	2,0	1932	2012
1CG10A	CGu	56		4	0,4	4	104	0,4	1,0	1909	2012
1CG10B	CGu	54		26	2,9	19	119	3,5	2,9	1893	2011
1CG11A	CGu	76	***	16	1,2	22	50	2,8	3,1	1963	2012
1CG11B	CGu	57		4	0,3	4	43	0,4	0,8	1970	2012
1CG12A	CGu	73	**	25	1,7	30	45	3,4	4,9	1968	2012
1CG12B	CGu	69	**	21	1,6	19	55	2,8	2,7	1958	2012
1CG13A	CGu	61	*	9	0,8	16	76	2,9	2,3	1937	2012
1CG13B	CGu	62	*	1	0,0	7	62	1,7	0,6	1951	2012
1CG14A	CGu	69	**	39	2,7	25	43	3,4	3,8	1966	2008
1CG14B	CGu	70	***	15	1,2	14	61	2,2	1,9	1952	2012
1CG15A	CGu	58		18	1,5	3	68	0,5	0,4	1945	2012
1CG15B	CGu	76	**	34	1,9	13	30	1,4	2,1	1983	2012
1CG16A	CGu	71	*	31	1,2	6	15	0,6	1,2	1998	2012
1CG16B	CGu	86	**	43	1,7	16	15	2,1	1,6	1998	2012
1CG19A	CGu	61	*	32	2,8	13	72	1,5	2,9	1941	2012
1CG19B	CGu	68	***	20	1,8	22	77	2,2	4,2	1936	2012
1CG20A	CGu	63	*	17	1,4	15	73	2,6	2,1	1939	2011
1CG20B	CGu	60	*	15	1,6	16	112	3,4	1,7	1901	2012
1CG21A	CGu	60	*	25	2,5	14	96	2,6	2,2	1917	2012
1CG21B	CGu	53		26	2,9	6	119	0,4	1,4	1894	2012
1CG22A	CGu	83	***	32	2,1	29	42	3,6	3,3	1971	2012
1CG22B	CGu	75	**	33	1,8	20	29	1,9	3,3	1984	2012
1CG23A	CGu	66	*	6	0,4	14	42	2,2	2,1	1971	2012
1CG23B	CGu	68	**	15	1,0	19	42	3,0	2,5	1971	2012
1CG24A	CGu	64	***	32	4,3	30	166	4,0	4,4	1847	2012

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
1CG24B	CGu	56		7	0,6	6	66	1,1	0,9	1947	2012
1CG25A	CGu	67	***	21	2,1	28	98	4,0	4,3	1914	2011
1CG25B	CGu	66	**	10	0,8	19	71	2,8	2,8	1942	2012
1CG26A	CGu	58		23	1,3	10	32	1,5	2,0	1974	2005
1CG26B	CGu	69	**	5	0,4	9	59	1,0	1,8	1954	2012
1CG27A	CGu	61		-6	0,4	13	45	1,4	2,9	1968	2012
1CG27B	CGu	55		11	0,7	6	45	0,8	1,2	1968	2012
1CG28A	CGu	61		13	1,0	12	57	1,8	2,2	1956	2012
1CG28B	CGu	60	*	14	1,3	9	84	1,2	2,0	1929	2012
1CG29A	CGu	71	***	6	0,6	23	88	3,0	3,6	1925	2012
1CG29B	CGu	66	**	5	0,5	18	87	2,0	3,3	1926	2012
1CG30A	CGu	56		6	0,5	5	65	0,2	1,7	1948	2012
1CG30B	CGu	49		5	0,3	3	44	0,2	1,0	1969	2012
1CG45A	CGu	68	***	30	4,7	33	216	3,8	5,0	1797	2012
1CG45B	CGu	72	***	58	10,4	65	210	8,3	7,8	1803	2012

Anexo 5: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela alta de *C. guianensis* con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlación), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
2CG3A	CGu	53		-2	0,1	3	54	0,1	1,0	1959	2012
2CG3B	CGu	64	**	16	1,3	18	73	2,4	3,1	1940	2012
2CG4A	CGu	63	*	-12	0,9	7	57	0,6	1,7	1956	2012
2CG4B	CGu	66	*	27	2,0	36	50	4,7	6,1	1962	2011
2CG5A	CGu	65	**	12	1,1	5	79	0,4	1,0	1934	2012
2CG5B	CGu	55		10	1,0	5	104	0,8	0,5	1909	2012
2CG6A	CGu	68	**	19	1,6	15	69	2,4	2,2	1944	2012
2CG6B	CGu	58		28	2,6	20	78	4,0	2,9	1935	2012
2CG17A	CGu	61	**	18	2,1	30	142	4,3	3,8	1871	2012
2CG17B	CGu	55		17	1,9	13	122	2,1	1,6	1891	2012
2CG18A	CGu	61	*	2	0,2	12	110	2,1	1,2	1903	2012
2CG18B	CGu	64	**	-7	0,7	6	109	1,0	0,8	1904	2012
2CG31A	CGu	63	*	18	1,3	9	50	1,0	2,0	1963	2012
2CG31B	CGu	69	**	26	1,9	20	50	2,3	3,3	1963	2012
2CG32A	CGu	74	***	8	0,5	23	44	3,2	3,0	1969	2012
2CG32B	CGu	73	**	23	1,5	11	42	2,0	1,0	1971	2012
2CG33A	CGu	76	***	15	0,9	19	38	1,9	3,2	1975	2012
2CG33B	CGu	74	**	30	1,9	25	39	3,2	3,4	1974	2012
2CG34A	CGu	83	***	44	2,6	20	31	2,1	2,7	1982	2012
2CG34B	CGu	65	*	11	0,7	11	49	1,3	1,9	1964	2012
2CG35A	CGu	62	**	26	3,0	23	125	3,2	3,3	1888	2012
2CG35B	CGu	65	***	44	5,3	38	120	5,5	4,2	1893	2012
2CG36A	CGu	66	*	38	2,6	17	42	3,2	2,0	1971	2012
2CG36B	CGu	75	**	33	1,8	16	29	2,2	2,0	1984	2012
2CG37A	CGu	51		22	1,8	5	70	1,3	0,5	1943	2012
2CG37B	CGu	60	*	29	2,6	13	78	2,7	1,5	1935	2012
2CG38A	CGu	70	**	49	3,6	39	44	5,8	5,5	1969	2012
2CG38B	CGu	57		30	2,4	11	59	2,1	1,7	1954	2012
2CG39A	CGu	74	***	26	1,8	18	47	1,6	3,2	1965	2011
2CG39B	CGu	80	***	27	2,2	34	65	3,4	5,2	1948	2012
2CG40A	CGu	63	*	31	2,5	22	61	3,1	3,7	1952	2012
2CG40B	CGu	60	*	7	0,6	17	79	1,9	3,7	1934	2012
2CG41A	CGu	69	***	25	2,2	20	74	2,7	3,0	1939	2012
2CG41B	CGu	75	***	1	0,1	17	73	2,5	2,1	1940	2012
2CG42A	CGu	58		12	0,8	8	45	1,0	1,7	1968	2012

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
2CG42B	CGu	62	*	23	2,1	11	83	2,3	1,2	1930	2012
2CG43A	CGu	71	**	18	1,2	11	42	1,2	1,8	1971	2012
2CG43B	CGu	51		4	0,3	2	48	0,1	0,7	1965	2012
2CG44A	CGu	66	**	29	2,3	13	59	2,2	1,8	1953	2011
2CG44B	CGu	65	**	29	2,5	15	70	2,2	2,5	1943	2012
2CG46A	CGu	49		6	0,6	4	91	0,9	0,9	1922	2012
2CG46B	CGu	54		15	1,4	10	84	2,5	1,3	1929	2012

Anexo 6: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela baja de *C. tonduzii* con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlacion), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
3CT2A	CTu	70	**	12	0,9	12	58	1,6	1,9	1954	2011
3CT2B	CTu	60		22	1,5	19	48	3,0	3,4	1965	2012
3CT3A	CTu	54		18	1,1	9	36	2,3	0,9	1977	2012
3CT3B	CTu	57		0	0,0	4	67	1,7	0,3	1946	2012
3CT4A	CTu	66	**	33	3,2	13	83	2,0	1,4	1881	2012
3CT4B	CTu	59		45	4,6	15	83	2,4	2,3	1930	2012
3CT5A	CTu	63	*	28	1,9	8	45	1,3	1,1	1968	2012
3CT5B	CTu	58		19	1,2	3	41	0,7	0,5	1972	2012
3CT6A	CTu	51		23	1,8	5	62	1,4	0,5	1951	2012
3CT6B	CTu	59		25	1,5	4	36	1,3	0,1	1977	2012
3CT7A	CTu	48		14	1,3	8	82	1,4	1,8	1893	2011
3CT7B	CTu	45		-12	0,8	3	50	0,5	0,7	1955	2004
3CT8A	CTu	67	*	47	2,7	17	28	2,8	2,3	1984	2011
3CT8B	CTu	67		72	4,2	19	19	3,5	2,3	1993	2011
3CT12A	CTu	74	***	26	1,9	18	51	2,8	2,2	1962	2012
3CT12B	CTu	60		23	1,7	11	54	2,1	1,4	1959	2012
3CT13A	CTu	73		12	0,4	6	12	1,1	0,5	2000	2011
3CT13B	CTu	73		10	0,3	5	12	0,9	0,5	2000	2011
3CT14A	CTu	70	**	17	1,1	15	41	2,9	1,5	1972	2012
3CT14B	CTu	65	*	15	0,9	13	41	2,3	1,6	1972	2012
3CT15A	CTu	69	**	24	1,5	12	37	1,8	1,7	1973	2009
3CT15B	CTu	63		15	0,9	22	41	3,3	3,7	1969	2009
3CT16A	CTu	75	***	14	1,1	37	69	5,6	4,0	1940	2008
3CT16B	CTu	66	**	33	3,0	31	79	4,2	4,1	1887	2008
3CT18A	CTu	57		-1	0,1	16	50	3,6	1,9	1962	2011
3CT18B	CTu	60		-5	0,3	3	48	0,7	0,4	1964	2011
3CT19A	CTu	55		33	2,5	6	55	1,7	0,6	1958	2012
3CT19B	CTu	51		38	3,0	3	58	0,9	0,3	1955	2012
3CT20A	CTu	63	*	20	1,5	14	52	2,5	1,9	1961	2012
3CT20B	CTu	51		-10	0,7	5	52	1,4	0,6	1961	2012
3CT21A	CTu	50		-15	0,8	3	31	0,9	0,4	1981	2011
3CT21B	CTu	68	*	40	2,4	19	32	2,1	3,5	1980	2011
3CT22A	CTu	64		24	1,4	7	34	1,2	0,9	1979	2012
3CT22B	CTu	53		-24	1,9	5	62	1,6	0,3	1951	2012
3CT23A	CTu	70	**	16	1,1	6	44	1,2	0,4	1969	2012
3CT23B	CTu	64	*	17	1,1	2	43	0,3	0,3	1970	2012

Anexo 7: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela alta de *C. tonduzii* con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlacion), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
4CT1A	CTu	75	*	17	0,8	11	21	1,5	1,6	1992	2012
4CT1B	CTu	81	**	34	1,6	18	22	2,8	1,7	1991	2012
4CT2A	CTu	84	**	67	3,9	39	20	4,8	4,5	1993	2012
4CT2B	CTu	68	*	46	2,2	22	20	2,1	4,2	1993	2012
4CT3A	CTu	86	**	66	3,2	46	15	4,1	6,7	1997	2011
4CT3B	CTu	86	**	66	3,2	35	15	2,5	5,6	1997	2011
4CT4A	CTu	64		30	1,5	18	23	2,6	3,1	1990	2012
4CT4B	CTu	55		32	2,0	19	38	3,0	3,9	1975	2012
4CT5A	CTu	49		32	2,9	13	73	1,9	3,2	1940	2012
4CT5B	CTu	55		6	0,6	1	107	0,1	0,1	1905	2011
4CT6A	CTu	67	*	48	3,5	23	43	3,1	3,8	1970	2012
4CT6B	CTu	71	**	40	3,1	31	51	3,8	5,0	1962	2012
4CT7A	CTu	48		40	3,1	7	55	1,6	1,5	1957	2011
4CT7B	CTu	62	*	33	2,6	27	57	3,6	5,2	1956	2012
4CT8A	CTu	71	***	42	3,8	20	69	2,7	2,9	1944	2012
4CT8B	CTu	61	*	17	1,4	4	65	0,0	1,4	1948	2012
4CT9A	CTu	60	*	27	2,2	12	64	1,4	2,7	1948	2011
4CT9B	CTu	57		6	0,5	14	80	1,9	3,0	1933	2012
4CT10A	CTu	71	**	36	2,7	15	51	1,6	2,5	1962	2012
4CT10B	CTu	73	***	30	2,2	18	50	1,5	3,5	1963	2012
4CT11A	CTu	69	**	17	1,1	10	43	0,8	2,0	1970	2012
4CT11B	CTu	53		14	1,0	4	50	0,2	1,5	1963	2012
4CT12A	CTu	59		-4	0,2	11	35	1,5	2,4	1976	2010
4CT12B	CTu	63	*	19	1,5	17	59	3,3	2,0	1952	2010
4CT13A	CTu	56		0	0,0	7	73	1,8	0,9	1940	2012
4CT13B	CTu	73	***	32	2,5	24	56	2,7	4,0	1957	2012
4CT14A	CTu	64	**	32	2,8	7	68	1,1	1,0	1945	2012
4CT14B	CTu	66	**	-1	0,1	1	77	0,3	0,1	1935	2011
4CT15A	CTu	63	*	37	2,5	23	42	3,3	3,9	1971	2012
4CT15B	CTu	69	*	36	2,0	15	30	1,7	2,5	1983	2012
4CT16A	CTu	57		24	1,9	10	61	1,2	2,4	1952	2012
4CT16B	CTu	60		28	2,3	12	63	1,7	2,2	1950	2012
4CT17A	CTu	66	**	21	1,6	7	57	0,8	1,2	1955	2011
4CT17B	CTu	66	*	-18	1,2	4	48	1,3	0,0	1964	2011
4CT18A	CTu	64	**	6	0,6	9	124	1,7	1,2	1867	2012
4CT18B	CTu	62	**	27	2,7	3	99	0,0	1,1	1913	2011

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
4CT19A	CTu	64	*	42	3,4	7	56	0,2	2,0	1957	2012
4CT19B	CTu	58		6	0,5	5	70	1,3	0,3	1943	2012
4CT20A	CTu	66	***	-6	0,5	21	93	3,2	3,1	1920	2012
4CT20B	CTu	54		5	0,3	4	48	0,0	1,3	1965	2012

Anexo 8: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela baja de *Q. costaricensis* con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlacion), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
5QC1A	QCu	58		36	2,8	13	56	2,3	2,3	1957	2012
5QC1B	QCu	62	*	42	3,3	25	53	3,2	4,9	1960	2012
5QC2A-1	QCu	70	***	50	5,1	17	80	1,9	2,0	1933	2012
5QC2B-1	QCu	65	**	40	3,9	19	80	2,1	2,9	1933	2013
5QC4A	QCu	55		9	0,6	3	41	0,5	0,5	1971	2011
5QC4B	QCu	73	**	19	1,2	23	41	2,6	3,9	1971	2011
5QC5A	QCu	65	*	31	2,3	17	52	2,7	2,6	1961	2012
5QC5B	QCu	62		26	1,4	12	30	1,7	2,2	1983	2012
5QC7A	QCu	74	***	63	9,3	64	136	8,1	7,1	1877	2012
5QC7B	QCu	71	***	26	3,2	32	136	4,3	4,0	1877	2012
5QC8A	QCu	65	***	37	4,1	16	109	2,2	2,1	1904	2012
5QC8B	QCu	66	***	25	2,6	23	109	3,0	3,3	1904	2012
5QC11A	QCu	71	**	19	1,0	5	32	0,6	0,9	1981	2012
5QC11B	QCu	73	**	7	0,4	6	34	0,5	1,1	1979	2012
5QC14A	QCu	74	***	18	1,2	13	44	1,6	2,0	1969	2012
5QC14B	QCu	70	**	4	0,3	11	47	1,5	1,7	1966	2012
5QC16A	QCu	69		5	0,2	3	14	0,2	0,8	1999	2012
5QC16B	QCu	68	*	5	0,2	13	26	2,1	1,8	1987	2012
5QC24A	QCu	63		20	1,2	7	39	1,6	0,7	1974	2012
5QC24B	QCu	68	*	36	2,3	18	38	2,9	2,4	1975	2012
5QC25A	QCu	64	*	18	1,3	9	57	1,3	1,5	1955	2011
5QC25B	QCu	68	*	37	2,4	22	39	3,5	2,8	1974	2012
5QC26A	QCu	67	**	14	1,0	12	50	1,7	2,0	1963	2012
5QC26B	QCu	66	**	9	0,7	17	65	1,8	3,4	1948	2012
5QC27A	QCu	61	*	45	3,8	21	59	3,0	3,8	1954	2012
5QC27B	QCu	70	***	46	4,4	23	75	2,9	4,1	1938	2012
5QC28A	QCu	70	**	38	2,9	25	51	3,2	3,8	1962	2012
5QC28B	QCu	56		35	2,5	9	49	1,2	1,8	1964	2012
5QC29A	QCu	68	*	34	2,2	15	38	1,6	2,7	1975	2012
5QC29B	QCu	72	***	26	1,9	23	51	3,0	3,3	1962	2012
5QC30A	QCu	63	*	18	1,3	18	53	2,4	3,3	1960	2012
5QC30B	QCu	79	***	52	4,3	38	52	4,8	4,9	1961	2012
5QC31A	QCu	63		26	1,7	14	41	2,7	1,8	1972	2012
5QC31B	QCu	73	***	13	0,9	24	53	3,3	3,3	1960	2012
5QC32A	QCu	70	**	43	3,2	20	47	2,8	2,8	1966	2012

Núcleo	Referencia	GIk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
5QC32B	QCu	62	*	34	2,5	15	51	2,8	2,0	1962	2012
5QC33A	QCu	67	**	19	1,5	16	62	2,4	2,2	1951	2012
5QC33B	QCu	63	*	17	1,1	5	42	0,7	0,8	1971	2012

Anexo 9: Coeficientes estadísticos calculados por TSAP-Win después de la sincronización de cada serie de la parcela alta de *Q. costaricensis* con su cronología promedio. Glk (Gleichläufigkeits-Koeffizient), GSL (Gleichläufigkeits-Koeffizient Significance Level) * 95%, ** 99%, *** 99.9%, %CC (Coeficiente de correlacion), TV (T-Value), CDI (Cross Date Index), OVL (Traslape), TVBP (T-Value Baillie-Pilcher), TVH (T-Value Hollstein). Rinntech (2011).

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
6QC1A	QCu	72	**	24	1,4	24	33	3,4	3,3	1980	2012
6QC1B	QCu	80	***	44	3,2	34	45	4,2	4,5	1968	2012
6QC2A	QCu	72	***	34	2,5	30	51	4,4	4,0	1961	2011
6QC2B	QCu	68	*	55	3,6	25	32	3,2	4,1	1980	2011
6QC3A	QCu	65	*	-8	0,5	2	38	0,2	0,6	1971	2008
6QC3B	QCu	69	**	38	2,7	17	43	1,9	3,1	1966	2008
6QC4A	QCu	68	**	-13	1,1	10	70	2,2	0,8	1943	2012
6QC4B	QCu	72	***	6	0,5	31	82	4,7	4,1	1931	2012
6QC5A	QCu	59		16	1,0	11	42	1,1	2,6	1971	2012
6QC5B	QCu	72	***	39	3,4	34	66	4,4	5,0	1947	2012
6QC6A	QCu	87	***	30	2,1	32	47	3,3	4,1	1964	2010
6QC6B	QCu	82	***	35	2,8	37	58	4,3	4,7	1953	2010
6QC7A	QCu	68	**	24	1,6	10	42	1,6	1,4	1971	2012
6QC7B	QCu	78	***	52	4,3	42	52	5,0	5,6	1961	2012
6QC8A	QCu	66	**	39	3,4	26	66	4,0	3,9	1947	2012
6QC8B	QCu	74	***	33	2,8	23	66	3,6	2,6	1947	2012
6QC9A	QCu	44		12	1,0	6	73	0,9	2,0	1940	2012
6QC9B	QCu	48		4	0,3	3	67	0,7	0,5	1946	2013
6QC10A	QCu	63		9	0,4	4	25	0,8	0,4	1988	2012
6QC10B	QCu	68	**	21	1,4	8	45	0,6	1,8	1968	2012
6QC11A	QCu	61	*	23	2,0	9	72	1,5	1,6	1941	2012
6QC11B	QCu	63	*	29	2,6	4	73	0,8	0,3	1940	2012
6QC12A	QCu	74	***	41	3,9	27	78	3,5	3,7	1935	2012
6QC12B	QCu	64	*	31	2,4	21	60	3,2	3,4	1953	2012
6QC13A	QCu	68	**	30	2,5	23	66	3,1	3,6	1947	2012
6QC13B	QCu	60		31	2,5	11	61	1,6	2,1	1952	2012
6QC14A	QCu	63	*	0	0,0	2	47	0,3	0,4	1966	2012
6QC14B	QCu	57		15	1,1	8	62	1,3	1,5	1951	2012
6QC15A	QCu	72	***	39	3,3	25	62	2,9	4,0	1951	2012
6QC15B	QCu	79	***	28	2,0	24	48	3,0	3,0	1965	2012
6QC16A	QCu	57		7	0,5	3	47	0,4	0,8	1962	2008
6QC16B	QCu	66	*	20	1,4	19	48	2,1	3,6	1961	2008
6QC17A	QCu	61	*	15	1,3	10	71	2,1	1,3	1941	2011
6QC17B	QCu	64	*	16	1,2	8	59	0,8	1,7	1953	2011
6QC18A	QCu	50		16	1,1	2	49	0,5	0,4	1958	2006
6QC18B	QCu	66	**	47	4,5	16	75	3,0	1,9	1932	2006

Núcleo	Referencia	Glk	GSL	%CC	TV	CDI	OVL	TVBP	TVH	Fecha inicio	Fecha final
6QC19A	QCu	52		28	2,5	7	72	1,1	1,4	1941	2012
6QC19B	QCu	52		13	1,1	3	72	0,6	0,6	1941	2012
6QC20A	QCu	62	*	21	1,8	2	70	0,5	0,1	1943	2012
6QC20B	QCu	60		21	1,5	5	54	1,2	0,6	1959	2012
6QC21A	QCu	66	***	20	2,2	29	116	3,6	5,0	1897	2012
6QC21B	QCu	64	**	30	3,4	42	117	6,9	6,2	1896	2012

Anexo 10: Estadísticas resumen parcelas baja *C. guianensis*.

Serie	Primer año	Último año	Años	Media	Mediana	Desv. Est	Asimetría	Sens. Media 1	Sens. Media 2	Coef. Gini	AR O1
1CG45A	1797	2012	216	1.66	1.16	1.53	2.73	0.51	0.56	0.42	0.52
1CG45B	1803	2012	210	2.18	1.58	2.15	3.24	0.58	0.66	0.43	0.37
1CG1A	1827	2012	186	1.41	0.96	1.34	2.61	0.58	0.61	0.44	0.41
1CG24A	1847	2012	166	1.25	0.81	1.4	2.84	0.74	0.93	0.49	0
1CG8A	1871	2012	142	1.61	1.02	1.86	5.36	0.63	0.71	0.44	0.29
1CG21B	1894	2012	119	1.97	1.31	1.84	2.04	0.58	0.62	0.45	0.4
1CG10B	1893	2011	119	1.8	1.31	1.83	2.89	0.62	0.77	0.43	0.12
1CG1B	1895	2012	118	1.55	0.95	1.82	3.68	0.67	0.81	0.48	0.25
1CG8B	1899	2012	114	2.12	1.18	2.56	2.9	0.83	1.09	0.52	-0.05
1CG20B	1901	2012	112	2.4	2.08	1.68	1.71	0.66	0.64	0.36	0.29
1CG9A	1908	2012	105	1.52	1.22	1.23	2.02	0.61	0.64	0.4	0.3
1CG10A	1909	2012	104	2.34	1.78	2	2.1	0.68	0.7	0.42	0.29
1CG25A	1914	2011	98	2.54	1.23	2.84	2.08	0.67	0.78	0.52	0.33
1CG21A	1917	2012	96	2.16	1.29	2.07	1.68	0.71	0.78	0.48	0.21
1CG29A	1925	2012	88	3.05	1.81	3.1	1.84	0.74	0.74	0.5	0.45
1CG29B	1926	2012	87	2.95	1.82	2.87	1.74	0.68	0.71	0.47	0.35
1CG28B	1929	2012	84	3.13	2.08	3.42	2.49	0.77	0.87	0.5	0.15
1CG9B	1932	2012	81	2.9	1.89	3.19	2.28	0.71	0.9	0.51	0.09
1CG19B	1936	2012	77	2.7	1.8	2.72	1.95	0.79	0.87	0.49	0.05
1CG13A	1937	2012	76	2.25	1.53	2.75	4.32	0.71	0.86	0.46	0.1
1CG20A	1939	2011	73	3.25	2.65	2.76	1.32	0.71	0.73	0.44	0.28
1CG19A	1941	2012	72	3.14	2.44	2.83	1.79	0.73	0.75	0.44	0.27
1CG25B	1942	2012	71	2.66	2.02	2.64	2.13	0.7	0.75	0.46	0.38
1CG15A	1945	2012	68	3.12	2.27	2.39	1.48	0.62	0.65	0.4	0.18
1CG24B	1947	2012	66	0.23	0.1	0.4	3.91	0.75	1.13	0.6	0.02
1CG30A	1948	2012	65	3.6	2.87	3.16	1.89	0.79	0.75	0.43	0.24
1CG13B	1951	2012	62	2.88	1.27	4.35	2.9	0.84	1.15	0.59	0.03
1CG2A	1950	2010	61	3.83	1.83	5.63	3.02	0.91	1.13	0.6	0.09
1CG14B	1952	2012	61	3.3	2.31	2.56	1.59	0.62	0.63	0.4	0.27
1CG26B	1954	2012	59	3.32	1.79	3.88	2.63	0.71	0.76	0.52	0.42
1CG2B	1955	2012	58	4.85	2.68	5.64	1.85	0.98	1.09	0.56	0.03
1CG28A	1956	2012	57	4.62	2.95	4.72	2.59	0.86	0.98	0.45	-0.07
1CG12B	1958	2012	55	2.39	1.21	3.58	3.13	0.62	0.78	0.57	0.31
1CG11A	1963	2012	50	3.77	2.52	3.66	1.63	0.84	0.83	0.48	0.28
1CG27B	1968	2012	45	2.38	2.51	1.55	0.25	0.58	0.5	0.37	0.53
1CG27A	1968	2012	45	2.81	0.73	4.53	2.23	0.66	0.86	0.67	0.43
1CG12A	1968	2012	45	4.66	3.49	4.07	1.39	0.66	0.72	0.45	0.27
1CG30B	1969	2012	44	4.92	4.62	3.06	0.59	0.63	0.64	0.34	0.14
1CG14A	1966	2008	43	4.71	3.85	3.54	0.93	0.69	0.65	0.41	0.36

Serie	Primer año	Último año	Años	Media	Mediana	Desv. Est	Asimetría	Sens. Media 1	Sens. Media 2	Coef. Gini	AR O1
1CG11B	1970	2012	43	3.54	2.55	3.54	2.58	0.7	0.88	0.44	-0.09
1CG23B	1971	2012	42	2.79	0.91	5.07	4.62	0.76	1.08	0.61	0.17
1CG23A	1971	2012	42	2.96	1.61	3.67	2.54	0.66	0.72	0.53	0.54
1CG22A	1971	2012	42	4.54	2.47	5.45	2.26	0.85	0.97	0.53	0.14
1CG26A	1974	2005	32	4.39	3.6	3.35	1.81	0.65	0.66	0.38	0.15
1CG15B	1983	2012	30	6.18	5.63	3.75	0.41	0.76	0.72	0.34	-0.09
1CG22B	1984	2012	29	3.78	2.56	3.69	1.64	0.81	0.85	0.47	0.21
1CG7B	1992	2012	21	11.48	10.09	6.74	0.76	0.65	0.64	0.31	0.09
1CG7A	1992	2012	21	7.21	3.49	8.6	1.8	0.66	0.75	0.53	0.23
1CG16B	1998	2012	15	6.71	6.83	4.2	0.59	0.72	0.61	0.33	0.3
1CG16A	1998	2012	15	4.82	3.1	4.52	0.54	0.87	0.72	0.5	0.37

Anexo 11: Estadísticas resumen parcelas alta *C. guianensis*.

Serie	Primer año	Último año	Años	Media	Mediana	Desv. Est	Asimetría	Sens. Media 1	Sens. Media 2	Coef. Gini	AR O1
2CG17A	1871	2012	142	1.67	0.95	1.83	2.4	0.78	0.97	0.5	0.03
2CG35A	1888	2012	125	2.11	1.46	2.03	1.85	0.71	0.71	0.47	0.43
2CG17B	1891	2012	122	1.52	0.96	1.56	1.93	0.7	0.8	0.48	0.26
2CG35B	1893	2012	120	2.27	1.79	2.06	2.23	0.7	0.74	0.44	0.17
2CG18A	1903	2012	110	1.14	0.68	1.23	2.61	0.69	0.8	0.47	0.3
2CG18B	1904	2012	109	0.88	0.6	0.78	1.77	0.64	0.76	0.43	0.2
2CG5B	1909	2012	104	1.26	0.68	1.61	2.6	0.81	0.94	0.54	0.04
2CG46A	1922	2012	91	2.98	2.66	1.86	0.99	0.54	0.54	0.34	0.36
2CG46B	1929	2012	84	3.11	2.96	2.1	1.17	0.59	0.58	0.36	0.3
2CG42B	1930	2012	83	2.14	1.28	2.62	2.77	0.56	0.7	0.51	0.48
2CG40B	1934	2012	79	2.55	1.91	2.22	1.48	0.76	0.84	0.44	0.07
2CG5A	1934	2012	79	1.5	0.83	1.86	3.3	0.79	0.84	0.53	0.38
2CG37B	1935	2012	78	2.51	1.24	2.94	2.12	0.95	1.16	0.54	-0.08
2CG6B	1935	2012	78	2.66	1.5	2.74	1.68	0.76	0.83	0.51	0.26
2CG41A	1939	2012	74	3.71	1.11	6.89	3.5	0.82	1.14	0.68	0.11
2CG3B	1940	2012	73	1.96	1.14	2.34	2.94	0.49	0.5	0.49	0.75
2CG41B	1940	2012	73	2.55	0.76	4.73	3.11	0.6	0.81	0.67	0.36
2CG37A	1943	2012	70	3.16	1.64	3.86	1.95	0.79	1	0.57	0.11
2CG44B	1943	2012	70	2.85	2.2	2.32	1.38	0.6	0.65	0.42	0.27
2CG6A	1944	2012	69	3.06	1.37	4.22	2.59	0.75	0.97	0.58	0.14
2CG39B	1948	2012	65	4.49	2.45	5.29	2.35	0.78	0.85	0.55	0.22
2CG40A	1952	2012	61	4.43	2.21	5.93	3.59	0.97	1.08	0.56	0.14
2CG38B	1954	2012	59	2.55	1.22	2.63	1.19	0.79	0.88	0.53	0.14
2CG44A	1953	2011	59	4.38	2.43	5.52	3.38	0.85	1	0.52	0.14
2CG4A	1956	2012	57	1.22	0.88	1.29	2.73	0.64	0.61	0.46	0.56
2CG3A	1959	2012	54	2.3	1.83	1.7	1.78	0.66	0.71	0.37	0.09
2CG31A	1963	2012	50	2.13	0.8	3.88	4.34	0.85	1.18	0.62	0.09
2CG31B	1963	2012	50	2.64	1.55	2.96	2.89	0.67	0.83	0.49	0.17
2CG4B	1962	2011	50	1.45	0.95	1.59	2.36	0.76	0.93	0.5	0.03
2CG34B	1964	2012	49	3.73	2.21	3.8	1.88	0.77	0.75	0.48	0.41
2CG43B	1965	2012	48	3.33	2	3.98	3.12	0.88	1.02	0.51	-0.04
2CG39A	1965	2011	47	5.7	2.68	8	2.33	0.96	1.11	0.62	0.17
2CG42A	1968	2012	45	4.62	2.63	5.6	1.89	0.57	0.69	0.57	0.5
2CG32A	1969	2012	44	6.15	2.66	9.59	2.73	0.82	0.87	0.65	0.51
2CG38A	1969	2012	44	5.26	2.33	6.95	2.34	0.89	1	0.58	0.07
2CG32B	1971	2012	42	4.27	2.27	4.79	1.56	0.82	0.86	0.55	0.28
2CG36A	1971	2012	42	6.32	4.23	6.8	1.97	0.86	0.87	0.52	0.09
2CG43A	1971	2012	42	5.2	3.22	5.39	1.37	0.94	0.89	0.53	0.25
2CG33B	1974	2012	39	4.63	2.22	5.26	2.02	0.77	0.79	0.54	0.29
2CG33A	1975	2012	38	6.48	2.71	8.15	2	0.96	1.13	0.58	0.07

Serie	Primer año	Último año	Años	Media	Mediana	Desv. Est	Asimetría	Sens. Media 1	Sens. Media 2	Coef. Gini	AR O1
2CG34A	1982	2012	31	6.21	5.31	5.95	2.42	0.94	0.87	0.44	0.1
2CG36B	1984	2012	29	8.56	7.47	7.84	1.2	0.94	0.88	0.47	0.02

Anexo 12: Estadísticas resumen parcelas baja *C. tonduzii*.

Serie	Primer año	Último año	Años	Media	Mediana	Desv. Est.	Asimetría	Sens. Media 1	Sens. Media 2	Coef. Gini	AR O1
3CT4A	1881	2012	132	1.68	1.18	1.56	1.61	0.61	0.57	0.48	0.59
3CT16B	1887	2008	122	1.02	0.73	0.94	2.42	0.52	0.57	0.42	0.47
3CT7A	1893	2011	119	2.28	1.91	1.36	0.74	0.31	0.28	0.33	0.81
3CT4B	1930	2012	83	2.04	1.4	1.9	1.39	0.53	0.48	0.48	0.66
3CT16A	1940	2008	69	3.86	2.38	3.78	0.98	0.76	0.57	0.52	0.63
3CT3B	1946	2012	67	4.06	4.16	2.17	-0.01	0.43	0.37	0.3	0.57
3CT6A	1951	2012	62	3.81	3.46	1.89	0.96	0.35	0.34	0.27	0.55
3CT22B	1951	2012	62	2.62	1.5	2.55	1.24	0.5	0.52	0.5	0.62
3CT2A	1954	2011	58	4.67	4.42	2.42	0.41	0.52	0.46	0.29	0.29
3CT19B	1955	2012	58	4.6	4.09	3.83	0.41	0.52	0.47	0.47	0.61
3CT19A	1958	2012	55	4.12	3.03	3.82	0.83	0.5	0.46	0.5	0.69
3CT12B	1959	2012	54	3.67	2.98	2.38	0.83	0.52	0.49	0.35	0.47
3CT20B	1961	2012	52	2.41	1.72	1.85	0.73	0.49	0.41	0.42	0.68
3CT20A	1961	2012	52	2.51	2.13	1.85	0.78	0.47	0.41	0.4	0.68
3CT12A	1962	2012	51	3.42	3.04	2.31	1.41	0.53	0.5	0.35	0.5
3CT7B	1955	2004	50	3.2	3.47	1.92	-0.01	0.37	0.34	0.34	0.71
3CT18A	1962	2011	50	3.14	2.73	2.57	0.63	0.57	0.47	0.45	0.67
3CT2B	1965	2012	48	3.79	3.37	2.54	0.85	0.54	0.42	0.36	0.59
3CT18B	1964	2011	48	2.61	1.57	3.08	1.77	0.53	0.38	0.54	0.77
3CT5A	1968	2012	45	4.92	4.64	3.07	0.54	0.54	0.47	0.35	0.5
3CT23A	1969	2012	44	5.6	5.43	2.56	-0.11	0.33	0.27	0.26	0.71
3CT23B	1970	2012	43	5.62	5.32	2.53	0.21	0.33	0.3	0.25	0.55
3CT5B	1972	2012	41	5.63	6.31	3.46	0.1	0.56	0.46	0.35	0.47
3CT15B	1969	2009	41	2.55	2	1.76	1.05	0.62	0.56	0.37	0.48
3CT14B	1972	2012	41	2.25	1.57	2.01	2.3	0.64	0.69	0.42	0.3
3CT14A	1972	2012	41	2.82	2.08	2.44	2.47	0.55	0.56	0.39	0.47
3CT15A	1973	2009	37	3.12	2.95	2.12	0.77	0.62	0.56	0.37	0.41
3CT6B	1977	2012	36	4.65	4.16	2.07	0.57	0.28	0.28	0.24	0.48
3CT3A	1977	2012	36	7.4	7.55	2.7	-0.11	0.38	0.34	0.19	0.36
3CT22A	1979	2012	34	6.99	6.34	5.65	0.54	0.68	0.51	0.45	0.53
3CT21B	1980	2011	32	6.4	5.73	4.14	0.39	0.64	0.52	0.36	0.45
3CT21A	1981	2011	31	5.54	4.31	4.33	0.94	0.7	0.66	0.42	0.31
3CT8A	1984	2011	28	9.03	9.57	3.33	-0.45	0.35	0.31	0.2	0.27
3CT8B	1993	2011	19	13.43	13.39	5.71	-0.45	0.36	0.31	0.23	0.32
3CT13B	2000	2011	12	5.13	4.87	3.42	0.29	0.8	0.64	0.36	0.1
3CT13A	2000	2011	12	4.32	4.67	2.35	-0.21	0.89	0.7	0.29	0.08

Anexo 13: Estadísticas resumen parcelas alta *C. tonduzii*.

Serie	Primer año	Último año	Años	Media	Mediana	Desv. Est.	Asimetría	Sens. Media 1	Sens. Media 2	Coef. Gini	AR O1
4CT18A	1867	2012	146	1.82	0.91	2.08	2	0.5	0.45	0.55	0.79
4CT5B	1905	2011	107	2.13	1.34	2.16	1.83	0.54	0.56	0.5	0.57
4CT18B	1913	2011	99	2.54	1.86	2.29	1.38	0.55	0.48	0.47	0.68
4CT20A	1920	2012	93	2.05	1.22	2.13	1.7	0.46	0.4	0.52	0.76
4CT9B	1933	2012	80	3.21	3.13	2	0.5	0.5	0.47	0.35	0.49
4CT14B	1935	2011	77	3.22	2.53	2.31	0.46	0.44	0.33	0.4	0.81
4CT5A	1940	2012	73	2.6	2.31	2.13	1.57	0.36	0.38	0.42	0.7
4CT13A	1940	2012	73	3.69	3.8	2.55	0.3	0.53	0.42	0.39	0.61
4CT19B	1943	2012	70	3.56	2.61	3.29	1	0.66	0.61	0.49	0.54
4CT8A	1944	2012	69	4.48	4.61	2.6	0.67	0.52	0.42	0.32	0.55
4CT14A	1945	2012	68	3.94	3.87	2.01	0.26	0.41	0.37	0.29	0.46
4CT8B	1948	2012	65	3.17	2.95	1.74	1.07	0.44	0.43	0.29	0.46
4CT9A	1948	2011	64	4.17	3.88	1.5	0.56	0.37	0.37	0.2	0.13
4CT16B	1950	2012	63	3.97	3.8	2.14	0.29	0.28	0.25	0.3	0.79
4CT16A	1952	2012	61	3.34	3.29	2	0.07	0.38	0.3	0.34	0.76
4CT12B	1952	2010	59	3.04	2.07	2.68	1.07	0.56	0.46	0.47	0.61
4CT7B	1956	2012	57	4.27	4.67	2.02	-0.61	0.33	0.28	0.26	0.63
4CT17A	1955	2011	57	4.88	4.46	2.61	0.52	0.34	0.3	0.3	0.68
4CT19A	1957	2012	56	3.74	3.15	3.02	1.06	0.46	0.41	0.43	0.65
4CT13B	1957	2012	56	2.86	1.88	2.55	0.97	0.52	0.43	0.47	0.72
4CT7A	1957	2011	55	2.33	2.27	1.64	0.5	0.31	0.26	0.39	0.82
4CT6B	1962	2012	51	4.37	4.08	1.78	0.54	0.31	0.3	0.23	0.45
4CT10A	1962	2012	51	1.78	1.39	1.19	0.95	0.59	0.52	0.36	0.48
4CT11B	1963	2012	50	5.39	4.97	1.85	-0.07	0.33	0.31	0.19	0.34
4CT10B	1963	2012	50	1.64	1.41	1.17	0.76	0.67	0.61	0.39	0.33
4CT20B	1965	2012	48	1.92	0.92	2.22	2.53	0.47	0.45	0.53	0.51
4CT17B	1964	2011	48	5.21	5.29	2.1	0.07	0.33	0.28	0.23	0.57
4CT6A	1970	2012	43	4.04	3.79	2.83	1.01	0.41	0.36	0.37	0.73
4CT15A	1971	2012	42	4.42	4.51	2.17	0.04	0.36	0.3	0.28	0.63
4CT11A	1971	2012	42	5.27	4.76	2.56	0.51	0.29	0.27	0.27	0.71
4CT4B	1975	2012	38	6.64	5.96	4.39	0.32	0.51	0.45	0.37	0.51
4CT12A	1976	2010	35	7.41	7.75	2.99	-0.45	0.35	0.25	0.22	0.61
4CT15B	1983	2012	30	4.1	4	2.65	0.46	0.41	0.31	0.36	0.78
4CT4A	1990	2012	23	8.57	6.43	7.57	1.1	0.7	0.61	0.46	0.46
4CT1B	1991	2012	22	2.29	2.06	1.65	0.69	0.74	0.66	0.39	0.31
4CT1A	1992	2012	21	4.26	4.18	2.17	0.45	0.48	0.46	0.28	0.25
4CT2B	1993	2012	20	5.76	5.42	2.73	0.46	0.5	0.48	0.25	0.14
4CT2A	1993	2012	20	3.43	2.94	1.47	0.2	0.41	0.4	0.24	0.27
4CT3B	1997	2011	15	4.08	4.32	2.12	-0.08	0.64	0.55	0.28	-0.07
4CT3A	1997	2011	15	5.89	5.54	2.57	0.66	0.41	0.46	0.22	-0.32

Anexo 14: Estadísticas resumen parcelas baja *Q. costaricensis*.

Serie	Primer año	Último año	Años	Mediana	Mediana	Desv. Est.	Asimetría	Sens. Mediana 1	Sens. Mediana 2	Coef. Gini	AR O1
5QC7B	1877	2012	136	2.04	1.76	1.08	1.51	0.39	0.44	0.27	0.26
5QC7A	1877	2012	136	2.19	1.84	1.24	1.25	0.38	0.4	0.3	0.52
5QC8B	1904	2012	109	2.08	1.76	1.16	1.48	0.39	0.41	0.29	0.47
5QC8A	1904	2012	109	2.37	2.06	1.13	0.99	0.34	0.35	0.26	0.51
5QC2B-1	1933	2013	81	3	2.42	2.44	1.95	0.41	0.48	0.4	0.45
5QC2A-1	1933	2012	80	3.45	2.84	2.49	1.74	0.47	0.47	0.37	0.46
5QC27B	1938	2012	75	3.27	2.91	1.56	0.6	0.36	0.36	0.27	0.49
5QC26B	1948	2012	65	3.67	3.18	1.69	0.7	0.52	0.53	0.26	-0.1
5QC33A	1951	2012	62	3.75	3.34	1.61	0.89	0.37	0.35	0.23	0.48
5QC27A	1954	2012	59	3.69	3.77	1.74	0.1	0.35	0.33	0.27	0.59
5QC25A	1955	2011	57	3.62	3.21	1.81	0.92	0.46	0.48	0.27	0.15
5QC1A	1957	2012	56	2.45	2.17	1.5	0.9	0.44	0.43	0.33	0.56
5QC31B	1960	2012	53	4.99	5	2.35	0.62	0.4	0.39	0.26	0.4
5QC30A	1960	2012	53	4.83	4.71	2.1	0.22	0.42	0.39	0.24	0.24
5QC1B	1960	2012	53	3.18	2.51	2.09	0.8	0.49	0.46	0.36	0.52
5QC5A	1961	2012	52	3.62	3.17	2.62	0.85	0.31	0.29	0.4	0.82
5QC30B	1961	2012	52	4.44	3.75	2.41	0.88	0.47	0.46	0.3	0.32
5QC32B	1962	2012	51	3.09	3.17	1.72	0.61	0.45	0.46	0.31	0.3
5QC29B	1962	2012	51	3.88	3.35	2.15	1.3	0.46	0.43	0.29	0.44
5QC28A	1962	2012	51	3.92	3.86	1.41	0.21	0.41	0.39	0.2	0.08
5QC26A	1963	2012	50	3.94	3.77	1.53	0.88	0.41	0.42	0.21	0.03
5QC28B	1964	2012	49	3.48	3.37	1.51	0.92	0.37	0.39	0.24	0.31
5QC32A	1966	2012	47	3.34	3	1.51	0.63	0.4	0.39	0.25	0.38
5QC14B	1966	2012	47	3.98	3.79	1.52	0.67	0.31	0.31	0.21	0.33
5QC14A	1969	2012	44	4.21	3.67	1.94	1.03	0.44	0.47	0.24	0.07
5QC33B	1971	2012	42	3	2.8	1.35	0.82	0.41	0.43	0.24	0.17
5QC4B	1971	2011	41	3.9	3.25	2.09	1.41	0.47	0.48	0.28	0.27
5QC4A	1971	2011	41	4.3	3.71	2.23	1.9	0.35	0.4	0.25	0.34
5QC31A	1972	2012	41	5.86	5.5	2.67	0.65	0.48	0.45	0.25	0.07
5QC25B	1974	2012	39	5.58	5.04	2.81	0.78	0.5	0.51	0.27	0.21
5QC24A	1974	2012	39	3.6	2.89	2.32	1.22	0.45	0.46	0.34	0.52
5QC29A	1975	2012	38	3.83	3.62	1.5	0.35	0.4	0.4	0.22	0.15
5QC24B	1975	2012	38	4.18	3.29	2.39	1.65	0.33	0.35	0.28	0.54
5QC11B	1979	2012	34	5.32	5.53	2.2	0.02	0.46	0.41	0.23	0.26
5QC11A	1981	2012	32	4.64	4.21	2.32	0.41	0.45	0.4	0.28	0.45
5QC5B	1983	2012	30	4.22	3.00	3.38	1.34	0.71	0.71	0.41	0.25
5QC16B	1987	2012	26	5.57	5.28	3.01	0.80	0.40	0.37	0.29	0.57
5QC16A	1999	2012	14	5.67	5.34	1.87	0.28	0.45	0.44	0.18	-0.15

Anexo 15: Estadísticas resumen parcelas alta *Q. costaricensis*.

Serie	Primer año	Último año	Años	Media	Mediana	Desv. Est.	Asimetría	Sens. Media 1	Sens. Media 2	Coef. Gini	AR O1
6QC21B	1896	2012	117	1.71	1.54	0.94	1.71	0.42	0.45	0.28	0.29
6QC21A	1897	2012	116	1.61	1.39	0.92	1.18	0.43	0.45	0.3	0.34
6QC4B	1931	2012	82	3.19	2.47	1.96	0.87	0.4	0.39	0.34	0.61
6QC12A	1935	2012	78	3.53	2.51	2.54	1.44	0.53	0.53	0.36	0.44
6QC18B	1932	2006	75	2.73	2.47	1.38	0.6	0.4	0.38	0.28	0.51
6QC9A	1940	2012	73	3.87	3.56	1.75	0.91	0.48	0.48	0.25	0.17
6QC11B	1940	2012	73	2.72	2.62	1.05	0.67	0.33	0.32	0.21	0.37
6QC19B	1941	2012	72	1.94	1.66	0.9	1.32	0.41	0.45	0.24	0.15
6QC19A	1941	2012	72	2.03	1.79	0.98	1.08	0.4	0.43	0.26	0.29
6QC11A	1941	2012	72	3.54	3.38	1.57	0.76	0.48	0.47	0.24	0.07
6QC17A	1941	2011	71	3.11	2.97	1.51	1.16	0.42	0.42	0.26	0.32
6QC4A	1943	2012	70	3.92	2.92	2.5	1.47	0.41	0.47	0.32	0.44
6QC20A	1943	2012	70	3.51	3.31	1.41	0.42	0.36	0.36	0.22	0.29
6QC9B	1946	2013	68	2.25	2.25	1.24	0.85	0.5	0.5	0.3	0.27
6QC8B	1947	2012	66	3.46	2.67	2.13	1.72	0.54	0.61	0.31	-0.1
6QC8A	1947	2012	66	3.25	2.83	1.55	1.17	0.47	0.49	0.25	0.08
6QC5B	1947	2012	66	4.47	3.83	2.42	0.83	0.54	0.56	0.3	0.15
6QC13A	1947	2012	66	4.03	2.98	2.97	1.21	0.53	0.59	0.38	0.33
6QC15A	1951	2012	62	3.53	3.17	1.52	1.35	0.34	0.38	0.22	0.19
6QC14B	1951	2012	62	4.59	4.03	2.43	0.53	0.45	0.43	0.3	0.4
6QC13B	1952	2012	61	4.21	4	1.84	0.84	0.38	0.41	0.24	0.2
6QC12B	1953	2012	60	2.55	2.2	1.34	1.2	0.51	0.53	0.28	0.07
6QC17B	1953	2011	59	3.4	3.12	1.36	1.18	0.43	0.45	0.21	-0.09
6QC6B	1953	2010	58	3.01	2.74	1.46	1.71	0.42	0.42	0.25	0.3
6QC20B	1959	2012	54	3.91	3.57	1.75	1.08	0.4	0.42	0.24	0.18
6QC7B	1961	2012	52	3.56	3.58	1.5	-0.05	0.52	0.47	0.24	0.06
6QC2A	1961	2011	51	4.52	4.43	2.22	0.99	0.48	0.48	0.26	0.08
6QC18A	1958	2006	49	4.62	4.29	2.04	1.07	0.45	0.47	0.23	0.07
6QC16B	1961	2008	48	3.92	3.51	1.72	0.83	0.38	0.41	0.24	0.18
6QC15B	1965	2012	48	4.28	3.36	2.46	1.24	0.48	0.48	0.3	0.34
6QC6A	1964	2010	47	3.57	2.95	2.14	2.06	0.47	0.56	0.28	0.03
6QC16A	1962	2008	47	3.77	3.39	1.65	0.9	0.56	0.57	0.24	-0.25
6QC14A	1966	2012	47	4.06	3.77	1.8	0.56	0.42	0.45	0.24	0.04
6QC1B	1968	2012	45	4.4	4.1	1.76	0.42	0.46	0.44	0.22	0
6QC10B	1968	2012	45	3.42	2.86	2.22	1.75	0.49	0.54	0.31	0.24
6QC3B	1966	2008	43	5.21	4.53	3.19	0.85	0.45	0.47	0.33	0.53
6QC7A	1971	2012	42	3.77	3.76	1.81	0.36	0.53	0.53	0.27	0.03
6QC5A	1971	2012	42	4.6	4.17	2.79	0.83	0.69	0.7	0.33	-0.12
6QC3A	1971	2008	38	5.39	4.59	3.67	1.88	0.52	0.53	0.34	0.42
6QC1A	1980	2012	33	6.37	5.63	3.05	0.54	0.43	0.39	0.26	0.42

Serie	Primer año	Último año	Años	Media	Mediana	Desv. Est.	Asimetría	Sens. Media 1	Sens. Media 2	Coef. Gini	AR O1
6QC2B	1980	2011	32	5.05	5.14	2.51	0.17	0.46	0.45	0.28	0.25
6QC10A	1988	2012	25	5.69	5.35	2.86	0.87	0.47	0.51	0.27	0.02

Anexo 16: Base de datos de campo. N. común: Nombre común, N. Científico: Nombre científico. Coord N: Coordenada geográfica norte. Coord W: Coordenada geográfica oeste. Alt (msnm): Altitud (msnm). NP: Número de parcela. NA: Número de árbol. NC: número de núcleos colectados. ST: Sección transversal. PS: Posición sociológica. Alt (m): Altura de los árboles. Dap (cm): Diámetro a la altura del pecho. PMicro: Posición micrositio. FMicro: Forma micrositio.

N. Común	N. Científico	Coord. N	Coord. W	Alt. (msnm)	NP	NA	NC	PS	Alt (m)	dap (cm)	PMicro	FMicro
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.960	83.447	476	1	1	2	1	40	84.5	Alta	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.960	83.446	500	1	2	2	1	38	60.8	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.968	83.448	337	1	7	2	1	30	87.9	Baja	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.967	83.448	347	1	8	2	2	25	86.3	Baja	Cóncava
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.967	83.447	353	1	9	2	2	20	62.5	Baja	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.967	83.446	355	1	10	2	1	30	93.3	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.966	83.446	352	1	11	2	2	25	38.6	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.966	83.446	366	1	12	2	2	23	47.7	Media	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.965	83.446	365	1	13	2	2	30	62.2	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.964	83.445	378	1	14	2	2	25	49	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.964	83.444	415	1	15	2	1	40	140	Media	Convexa
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.963	83.444	442	1	16	2	2	20	38.2	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.961	83.442	487	1	19	2	1	40	66.6	Media	Convexa
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.974	83.451	327	1	20	2	1	45	110	Media	Convexa
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.975	83.452	418	1	21	2	1	28	62.2	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.976	83.452	422	1	22	2	1	35	69.3	Alta	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.966	83.447	400	1	23	2	2	25	31.1	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.965	83.447	400	1	24	2	2	30	59	Media	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.964	83.448	404	1	25	2	1	35	67.3	Alta	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.965	83.448	411	1	26	2	1	30	66	Alta	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.963	83.448	415	1	27	2	2	20	34	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.963	83.447	415	1	28	2	1	45	57	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.962	83.447	422	1	29	2	1	35	76.8	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.961	83.447	446	1	30	2	1	30	77.2	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.975	83.452	408	1	45	ST	1	40	79.3	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.959	83.446	535	2	3	2	1	45	151.5	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.957	83.445	562	2	4	2	3	20	27.3	Alta	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.956	83.446	538	2	5	2	2	25	28.4	Alta	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.954	83.446	548	2	6	2	1	35	51.7	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.958	83.445	561	2	17	2	1	40	65	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.958	83.441	540	2	18	2	3	20	28.2	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.930	83.438	800	2	31	2	2	25	26.2	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.931	83.438	788	2	32	2	1	30	50.8	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.931	83.438	776	2	33	2	1	50	64.7	Media	Plana inclinada

N. Común	N. Científico	Coord. N	Coord. W	Alt. (msnm)	NP	NA	NC	PS	Alt (m)	dap (cm)	PMicro	FMicro
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.932	83.439	738	2	34	2	2	40	48.2	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.933	83.439	693	2	35	2	1	50	119.6	Media	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.934	83.439	675	2	36	2	2	35	68	Media	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.934	83.439	668	2	37	2	2	35	62	Alta	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.937	83.425	782	2	38	2	2	30	50.3	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.938	83.427	747	2	39	2	2	38	66.7	Alta	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.938	83.428	716	2	40	2	2	30	64.6	Media	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.939	83.430	668	2	41	2	1	40	103.5	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.939	83.432	649	2	42	2	1	45	105.2	Alta	Plana
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.940	83.432	630	2	43	2	2	28	43.5	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.941	83.433	596	2	44	2	2	30	57	Media	Plana inclinada
Caobilla	<i>C. guianensis</i>	9.955	83.447	544	2	46	ST	1	40	56.5	Alta	Plana
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.763	83.799	1444	3	1	2	1	35	40	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.762	83.798	1443	3	2	2	1	40	71	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.762	83.796	1460	3	3	2	1	38	83	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.761	83.794	1414	3	4	2	2	28	44	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.761	83.794	1399	3	5	2	1	30	67.8	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.762	83.794	1373	3	6	2	1	35	45	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.764	83.797	1382	3	7	2	1	45	200	Baja	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.739	83.781	1355	3	8	2	1	35	75	Baja	Plana
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.758	83.786	1243	3	12	2	2	28	78.3	Baja	Plana
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.757	83.787	1320	3	13	2	3	15	19	Media	Convexa
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.758	83.787	1307	3	14	2	3	18	25.2	Media	Convexa
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.757	83.788	1331	3	15	2	3	20	25.4	Media	Plana
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.757	83.789	1374	3	16	2	1	40	200	Media	Convexa
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.758	83.789	1374	3	18	2	2	25	36.1	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.758	83.789	1321	3	19	2	2	30	79.4	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.765	83.801	1317	3	20	2	1	35	167	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.765	83.800	1360	3	21	2	2	35	76	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.765	83.798	1377	3	22	2	2	38	67.5	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.738	83.780	1400	3	23	2	2	28	71.3	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.747	83.857	1719	4	1	2	2	15	19.7	Alta	Cóncava
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.747	83.857	1705	4	2	2	3	18	24.3	Alta	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.746	83.857	1723	4	3	2	2	20	25.8	Baja	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.750	83.858	1583	4	4	2	1	27	57.6	Alta	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.749	83.858	1611	4	5	2	1	45	140	Baja	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.752	83.860	1576	4	6	2	1	32	51	Baja	Convexa
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.704	83.783	1525	4	7	2	2	35	55.9	Media	Convexa
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.761	83.798	1517	4	8	2	2	30	52.9	Media	Plana
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.760	83.796	1581	4	9	2	1	40	75.1	Media	Plana
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.757	83.797	1651	4	10	2	3	21	20.8	Alta	Convexa

N. Común	N. Científico	Coord. N	Coord. W	Alt. (msnm)	NP	NA	NC	PS	Alt (m)	dap (cm)	PMicro	FMicro
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.757	83.797	1657	4	11	2	1	50	200	Alta	Concava
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.751	83.858	1568	4	12	2	1	33	125	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.705	83.784	1606	4	13	2	1	40	143	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.705	83.786	1659	4	14	2	1	38	104.5	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.704	83.786	1659	4	15	2	2	25	41.5	Media	Convexa
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.704	83.785	1644	4	16	2	1	30	78.5	Baja	Convexa
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.704	83.785	1657	4	17	2	2	30	57.1	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.705	83.785	1648	4	18	2	1	35	114.2	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.705	83.785	1626	4	19	2	1	38	126.9	Media	Plana inclinada
Cedro	<i>C. tonduzii</i>	9.705	83.785	1626	4	20	2	1	40	142.2	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.575	83.703	2763	5	1	ST	2	28	34.05	Alta	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.572	83.703	2851	5	2	ST	1	40	57.3	Alta	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.575	83.699	2760	5	4	2	1	47	83.5	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.575	83.700	2689	5	5	2	2	35	51	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.555	83.683	2785	5	7	ST	1	47	74.6	Media	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.554	83.682	2808	5	8	ST	1	40	60.8	Media	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.577	83.704	2797	5	11	2	2	35	78.4	Media	Cóncava
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.574	83.703	2854	5	14	2	1	45	95.9	Alta	Convexa
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.571	83.703	2858	5	16	2	1	40	57.5	Alta	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.571	83.703	2845	5	24	2	2	30	41.4	Alta	Cóncava
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.571	83.704	2817	5	25	2	1	40	71.5	Media	Convexa
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.573	83.704	2845	5	26	2	2	45	82.6	Alta	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.574	83.703	2842	5	27	2	2	45	54.4	Alta	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.574	83.703	2843	5	28	2	3	35	47.7	Alta	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.574	83.702	2818	5	29	2	3	35	44.9	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.574	83.701	2800	5	30	2	2	50	77.9	Media	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.575	83.700	2790	5	31	2	2	45	106.7	Media	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.575	83.700	2782	5	32	2	2	40	41	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.575	83.699	2757	5	33	2	2	38	55.4	Media	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.562	83.741	3134	6	1	2	2	20	101.3	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.563	83.741	3145	6	2	2	2	25	48.8	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.563	83.742	3165	6	3	2	2	28	48.9	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.563	83.742	3164	6	4	2	2	30	69.5	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.564	83.742	3173	6	5	2	2	25	51.5	Media	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.565	83.742	3211	6	6	2	2	30	44.2	Media	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.565	83.743	3221	6	7	2	2	35	41	Alta	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.564	83.743	3216	6	8	2	2	33	47.3	Alta	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.564	83.745	3230	6	9	2	2	30	58.8	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.564	83.745	3250	6	10	2	2	25	32.2	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.577	83.750	3233	6	11	2	1	35	52.1	Alta	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.577	83.749	3213	6	12	2	1	38	97.3	Alta	Plana inclinada

N. Común	N. Científico	Coord. N	Coord. W	Alt. (msnm)	NP	NA	NC	PS	Alt (m)	dap (cm)	PMicro	FMicro
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.577	83.749	3209	6	13	2	1	35	55.2	Alta	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.577	83.748	3199	6	14	2	2	35	69.9	Alta	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.577	83.749	3206	6	15	2	2	40	49.3	Alta	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.577	83.750	3218	6	16	2	2	30	58.9	Alta	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.577	83.750	3223	6	17	2	2	28	48	Alta	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.576	83.751	3240	6	18	2	2	35	52.5	Alta	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.576	83.751	3237	6	19	2	2	33	35.5	Media	Plana inclinada
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.580	83.752	3192	6	20	2	1	38	53.5	Alta	Plana
Encino	<i>Q. costaricensis</i>	9.579	83.751	3205	6	21	ST	3	25	45	Alta	Plana