

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

Interpretación dendroecológica y desarrollo de modelos de crecimiento en dos especies tropicales: *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* en la Reserva de Biosfera Maya, Petén, Guatemala

Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado como requisito para optar por el grado de *Magister Scientiae* en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales

Alex Erlin Martínez Prera

TURRIALBA, COSTA RICA

2015

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

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

FIRMANTES:



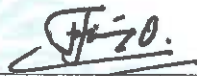
Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis




Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Laura Snook, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano del Programa de Posgrado



Alex Erlin Martínez Prera
Candidato

DEDICATORIA

Con mucho cariño a mi padre Carlos Enrique Martínez Mendoza, mi madre Antonia Prera Dubon y mis hermanos que de la forma más humilde, pero eficaz me han apoyado hasta el último momento en todas las etapas de mi formación académica.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) por darme el tiempo y espacio para continuar los estudios de posgrado en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad.

Agradezco al proyecto *Forestry to enhance livelihoods and sustain forests in Mesoamerica: How institutional arrangements and value chains affect benefits and resources*, coordinado por *Bioversity* y CATIE y financiado por la Agencia Austriaca para el Desarrollo ADA, el apoyo financiero que se me brindó para la realización de esta tesis.

Al proyecto FINNFOR, por el apoyo económico otorgado por medio de una beca para la realización de mis estudios de posgrado en el CATIE.

A la Universidad del Valle de Guatemala, por facilitar el equipo de trabajo (barrenos de incrementos) que fue fundamental en la etapa de campo de este estudio.

A mi director de tesis, el profesor Bryan Finegan, investigador apasionado y comprometido con el desarrollo de investigaciones para el manejo y conservación de bosques tropicales. Le agradezco por la confianza que me brindó y por compartir sus conocimientos que fueron muy útiles en el desarrollo de esta investigación, además por transmitir esa convicción para hacer investigación.

Al profesor Fernando Casanoves, por su ayuda en la revisión general de este trabajo, en especial por la revisión de los análisis estadísticos, y por su confianza y amistad.

A la doctora Laura Snook, por aceptar en formar parte del comité asesor de esta tesis y ponerse a disposición de ayudarme.

Andrea Johnson y Edgar Maravi por haberme seleccionado como becario de Finnfor.

A Sergio Vilchez, por su ayuda en el desarrollo de los análisis estadísticos.

A Eladia Gesto, por su ayuda y preocuparse por el desarrollo de mi tesis, de la misma forma como se preocupó por el desarrollo de la tesis de ella. Esto fue muy importante.

A Gustavo Pinelo, por apoyarme en la logística de la etapa de campo de este trabajo, su ayuda fue importante para contactar a los gerentes de las organizaciones en la zona.

A Spencer Ortiz, quien me ayudó para llegar a CATIE, muchas gracias por confiar en mí, por recomendarme y proponerme como un candidato de Guatemala para la aplicación de las becas ofrecidas por el Proyecto Finnfor.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
LISTA DE ACRÓNIMOS, ABREVIATURAS Y UNIDADES	VIII
RESUMEN	IX
ABSTRACT.....	X
CAPÍTULO I.....	1
1. Introducción y síntesis general de la tesis.....	1
1.2. OBJETIVOS	3
1.2.1. Objetivo general.....	3
1.2.2. Objetivos específicos	3
1.2.3. Hipótesis de estudio.....	4
1.3. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
1.3.1. Dendrocronología y dendroecología	5
1.3.2. Aplicación de la dendrocronología en bosques tropicales	9
1.3.3. Consideraciones sobre el muestreo.....	10
1.3.4. Principales resultados.....	11
1.4. Referencias	12
2. ARTÍCULO 1: INTERPRETACIÓN DENDROECOLÓGICA Y DESARROLLO DE MODELOS DE CRECIMIENTO EN DOS ESPECIES TROPICALES: <i>SWIETENIA MACROPHYLLA</i> Y <i>CEDRELA ODORATA</i> EN LA RESERVA DE BIOSFERA MAYA, PETÉN, GUATEMALA	17
2.1. Introducción.....	17
2.2. Materiales y métodos	19
2.2.1. Localización	19
2.2.2. Geología, topografía y suelos	20
2.2.3. Selección del sitio y las especies dentro de la RBM	21
2.2.4. Datos climáticos.....	21
2.2.5. Diseño de muestreo	21
2.2.6. Muestreo de árboles	22
2.2.7. Análisis dendroecológico	22
2.2.9. Modelos de crecimiento	24
2.3. Resultados	25

2.3.1. Caracterización microscópica de los anillos de crecimiento	25
2.3.2. Anualidad de los anillos de crecimiento	27
2.3.3. Modelos de crecimiento	29
2.3.4. Relación del crecimiento con el clima	32
2.4. Discusión	36
2.4.1. Anualidad de los anillos de crecimiento	36
2.4.2. Modelos de crecimiento	37
2.4.3. Implicaciones para el manejo forestal.....	39
2.4.4. Relación de clima con el crecimiento.....	40
2.5. Conclusiones.....	42
2.6. Referencias.....	42

Lista de cuadros Artículo 1

Cuadro 1. Parámetros climáticos en Petén (SEGEPLAN 2013).....	19
Cuadro 2: Control de calidad de las series de anillos de crecimiento realizado por el programa COFECHA.	27
Cuadro 3. Resultados de los criterios de ajuste de modelos no lineales con efectos fijos y modelos no lineales mixtos.....	29

Lista de figuras Artículo 1

Figura 1: Ubicación del departamento del Petén, Reserva de Biosfera Maya (RBM) y concesiones (CONAP y CEMEC 2013).....	20
Figura 2. Anatomía microscópica de la madera en las dos especies (A) anillos de crecimiento de <i>Swietenia macrophylla</i> (B) falsos anillos en <i>Swietenia macrophylla</i> (flechas negras), (C) anillos de crecimiento en <i>Cedrela odorata</i> y (D) falsos anillos en <i>Cedrela odorata</i>	26
Figura 3. (a) Series de tiempo sincronizadas de las mediciones del ancho de anillos de crecimiento de <i>S. macrophylla</i> (b) Cronología estandarizada de <i>S. macrophylla</i> de 1927 a 2014 en las concesiones forestales de Petén.	28
Figura 4. (a) Series de tiempo sincronizadas de las mediciones del ancho de anillos de crecimiento de <i>C. odorata</i> (b) Cronología estandarizada de <i>C. odorata</i> de 1945 a 2014, en las concesiones forestales de Petén.	28
Figura 5. Crecimiento de <i>Swietenia macrophylla</i> y <i>Cedrela Odorata</i> (a) y (b) Función logística ajustada en <i>Swietenia macrophylla</i> , (c) y (d) Función de Gompertz ajustada en <i>Swietenia macrophylla</i> . (e) y (f) Función logística ajustada en <i>Cedrela odorata</i> y (g) y (h) Función de Gompertz ajustada en <i>Cedrela odorata</i>	30
Figura 6. Diámetros mínimos de corta (DMC) y turnos biológicos (TB) modelados para las dos especies (a) <i>Swietenia macrophylla</i> y (b) <i>Cedrela odorata</i>	32
Figura 7. Diagrama ombrotérmico del área de estudio, las medias mensuales de temperaturas a largo plazo (línea negra), y las precipitaciones (barras) para el periodo de	

1990 al 2014, mostrando la sincronización entre la época seca (verano) y época húmeda (invierno).	33
Figura 8. Coeficientes de correlación de Pearson del índice de ancho de anillos de <i>Swietenia macrophylla</i> y <i>Cedrela odorata</i> con los promedios de la precipitación mensual del año anterior y el año actual, las barras negras muestran los meses donde existe correlación significativa.	34
Figura 9. Coeficientes de correlación de Pearson del índice de ancho de anillos de <i>Swietenia macrophylla</i> y <i>Cedrela odorata</i> con los promedios de la temperatura mensual del año anterior y el año actual, las barras negras muestran los meses donde existe correlación significativa.	34
Figura 10. Coeficientes de correlación de Pearson del IAA <i>Swietenia macrophylla</i> y <i>Cedrela odorata</i> con los promedios de la temperatura mínima del año anterior y actual, las barras negras muestran los meses donde existe correlación significativa.....	35
Figura 11. Relación del índice de ancho de anillos IAA de <i>Swietenia macrophylla</i> y <i>Cedrela odorata</i> con precipitación y la temperatura. (a) relación de la precipitación del mes de julio del año anterior IAA <i>Swietenia macrophylla</i> . (b) relación de la precipitación del mes de marzo del año anterior con el IAA de <i>Swietenia macrophylla</i> . (c) relación de la temperatura del mes de enero del año anterior con el IAA de <i>Swietenia macrophylla</i> . (b) relación de la temperatura del mes de marzo del año actual con el IAA de <i>Cedrela odorata</i>	35

LISTA DE ACRÓNIMOS, ABREVIATURAS Y UNIDADES

AAA: Áreas de aprovechamiento anual

ARSTAN: *Software* diseñado por Edward R. Cook en 1980 para estandarización

CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

CONAP: Consejo Nacional de Áreas Protegidas

COFECHA: *Software* diseñado por Holmes para sincronización

CORES: Radios de madera extraídos del árbol con los barrenos de incremento

DAP: Diámetro a la altura del pecho

DMC: Diámetro mínimo de corta

MSNM: Metros sobre el nivel del mar

IAA: Índice de ancho de anillos

IMA: Incremento medio anual

IICA: Incremento corriente anual

POA: Plan operativo anual

RBM: Reserva de Biosfera Maya

SEGEPLAN: Secretaría de Planificación y Programación de la Presidencia

HA: Hectáreas

ZUM: Zona de Uso Múltiple

RESUMEN

Entender la dinámica y la complejidad de los ecosistemas forestales tropicales, es necesario para mejorar la planificación y asegurar el uso sostenible de los productos y servicios que estos ecosistemas brindan a la humanidad. Una de las mayores dificultades para la gestión sostenible de los bosques tropicales, es la obtención de información confiable sobre la dinámica de crecimiento de los árboles, lo cual es un requisito indispensable para la determinación de los turnos biológicos de corta y estimación de los volúmenes cosechables. En este trabajo se hizo uso de la dendroecología como abordaje científico para determinar la dinámica de crecimiento de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*. Se analizó el ancho de los anillos de crecimiento, y se construyeron curvas individuales acumulativas de crecimiento. Posteriormente, se ajustaron funciones sigmoidales para representar la relación del diámetro del fuste a la edad de los árboles, en la Reserva de Biosfera Maya, Petén, Guatemala. De acuerdo con los resultados obtenidos, las dos especies presentaron anillos de crecimiento anuales. Se construyó una cronología estandarizada de *Swietenia macrophylla* con un total de 87 años de 1927 al 2014. En el caso de *Cedrela odorata* se elaboró una cronología estandarizada de 70 años que va desde 1944 al 2014. Así mismo, *Swietenia macrophylla* tuvo un incremento medio anual IMA de 0.43 cm año^{-1} para toda la vida, las edades de los árboles de *Swietenia macrophylla* muestreados variaron entre 40 y 184 años, esta especie alcanza su turno biológico a los 92 años de edad con un DAP de 48 cm. El turno biológico estimado para *Cedrela odorata* fue de 85 años. Las edades de los árboles de *Cedrela odorata* variaron entre 35 y 110 años, y un IMA de 0.65 cm año^{-1} , para toda la vida. Esta especie alcanza su turno biológico a los 85 años de edad con un DAP de 65 cm. Este estudio, también demostró la relación entre el clima y el crecimiento anual en estas dos especies. Se encontraron correlaciones significativas positivas y negativas de la precipitación del año anterior con el crecimiento de *Swietenia macrophylla*. En el caso de *Cedrela*, no se encontró correlación significativa de la precipitación con el crecimiento, sin embargo, la temperatura media y mínima del año anterior y actual, se correlacionaron significativamente con el crecimiento de las dos especies estudiadas. El objetivo global de este estudio, es que toda la información generada pueda ser utilizada como línea base para hacer recomendaciones con evidencia científica para acciones de manejo y prácticas de aprovechamiento (diámetros Mínimos de Corta, ciclos de corta y turnos biológicos) de los recursos forestales y así mejorar la sostenibilidad de los ecosistemas forestales en Petén, Guatemala.

ABSTRACT

In order to improve the planning and management of the sustainable use of services and products that rainforest ecosystems provide to humankind, understanding of their dynamics and complexity is necessary. One of the main problems for sustainable management of the rainforest is the lack of reliable information on the dynamics of tree growth, which is indispensable for defining the cutting cycle and the estimation of harvest volumes. In this research, dendroecology was applied to determine the growth dynamic of the species *Swietenia macrophylla* and *Cedrela odorata* in the Maya Biosphere Reserve, Petén, Guatemala. The width of growth rings was analyzed and cumulative individual growth curves were created from a sample of 32 trees of *S. macrophylla* and 27 of *C. odorata*. Sigmoidal functions were adjusted to represent the relationship between the stem diameter and the tree age. Using the software COFECHA, it was determined that both species presented annual tree rings. A standardized chronology was obtained for *Swietenia macrophylla* over a total of 87 years from 1927 to 2014. In the case of *Cedrela odorata*, a standardized chronology was elaborated for 70 years, from 1944 to 2014. *Swietenia macrophylla* had a mean annual increment (MAI) of 0.43 cm per year⁻¹ over its life. The ages of sampled trees of *Swietenia macrophylla* ranged from 40 to 184 years. This species reached its biological rotation at 92 years where MAI crosses current annual increment, with a DBH of 48 cm. The biological rotation for *Cedrela odorata* was 85 years. The ages of the trees sampled for *Cedrela odorata* ranged from 35 to 110 years; the estimated MAI was 0.65 cm per year⁻¹ over its life. This species reached its biological rotation at 85 years, with a DBH of 65 cm. Tree rings revealed the relationship between climate and annual growth in these two species. Statistically significant positive and negative correlations were found between the precipitation of the previous year and the growth of *Swietenia macrophylla*. In the case of *Cedrela*, significant correlations between precipitation and growth were not found. The average and minimum temperature of the previous and current year were both positively and negatively correlated, significantly, with the growth of both species. The main objective for this research is that this new information can be used as a baseline for recommendations of management and logging practices (minimum cutting diameter, cutting cycles) of forest resources to improve the sustainability of management of the forest ecosystems in Petén, Guatemala.

CAPÍTULO I

1. Introducción y síntesis general de la tesis

Los bosques tropicales son ecosistemas dinámicos muy relevantes del planeta, que dependen de procesos complejos como la polinización, diseminación y la germinación de semillas de especies arbóreas y herbáceas, así como la muerte natural de árboles maduros, que promueven la apertura del dosel del bosque para mantener esa biodiversidad (Asquith 2002). En este contexto, entender la dinámica y la complejidad de los ecosistemas forestales tropicales es necesario para mejorar la planificación, así como asegurar el uso sostenible de los productos y servicios que estos ecosistemas brindan a la humanidad (Harms y Paine 2003), especialmente madera que cada día es más demandada en todo el mundo.

La intervención responsable de los bosques tropicales para la producción de madera, puede generar un nivel intermedio de perturbación que favorece la regeneración y el crecimiento de especies pioneras y remanentes (Harms y Paine 2003). Así mismo, cuando se habla específicamente de manejo forestal es necesario conocer las tasas de crecimiento de los árboles para entender la dinámica de la población (Clark y Clark 1996), la interacción entre las especies (Swetnam y Lynch 1993) y la captura de CO₂. Por ejemplo, estudios realizados por Putz y Nasi (2009) y Mansourian *et al.* (2012) han demostrado que las tasas de recuperación de carbono pueden ser muy rápidas si las cosechas se realizan con cuidado, también es importante entender las respuestas del bosque al cambio climático (Cook 1987), y los procesos como la restauración de estos ecosistemas (Pearson y Vitousek 2001).

Es importante destacar que los bosques tropicales del mundo ocupan apenas un 7% de la superficie terrestre y sirven como hábitat de más de la mitad de riqueza de especies (Kattan 2002). Así mismo, de este 7%, 403 millones de hectáreas de bosque tropical son designados oficialmente para la producción de madera (Blaser 2011); aproximadamente el 8% de la superficie forestal mundial ha sido certificada bajo una variedad de esquemas (FAO 2012). Por otro lado, muchos estudios relacionados con los bosques tropicales han demostrado que el manejo forestal sostenible no solo ayuda a generar ingresos económicos que contribuyen a combatir la pobreza en América Latina, sino que también ayudan a la conservación de la biodiversidad (Poulsen y Clark 2010; Sheil *et al.* 2010; Giam *et al.* 2011; Mansourian *et al.* 2012; Putz *et al.* 2012).

Existen estudios dendrocronológicos en bosques tropicales con los cuales se ha integrado una base de datos que ayuda a entender la dinámica de los bosques relacionada con variables climáticas, especialmente precipitación. Por ejemplo, Worbes (1998, 2002), Dünisch *et al.* (2002, 2003), Schögart *et al.* (2004, 2005, 2008) realizaron investigaciones sobre la periodicidad de crecimiento cambial y el incremento en árboles tropicales, en las cuales se revelaron diferentes patrones de variación estructural en la formación de la madera. Así mismo, estos autores sostienen que la existencia de anillos anuales de crecimiento es evidente para muchas especies de árboles tropicales.

La dendroecología es la ciencia que hace posible la detección y análisis de anillos de crecimiento en la madera de los árboles, incluyendo la aplicación de la información registrada en su estructura, para estudios ambientales e históricos (Schöngart 2008; Rozendaal y Zuidema 2011). El cofechado (*cross-dating*) es la herramienta básica de la dendroecología. Consiste en comparar las variaciones del ancho de los anillos de muestras de distintos árboles vivos y muertos, lo que permite identificar el año exacto en el cual cada anillo fue formado (Fritts 1976). Es allí cuando esta disciplina puede generar un registro del ancho de anillos con una precisión anual, continua en el tiempo, y que puede llegar a extenderse por miles de años. También es una herramienta importante para la reconstrucción del crecimiento de los árboles, con la aplicación inmediata en los turnos de corta para los planes de manejo forestal sostenible (Schöngart 2008).

Este estudio se realizó en el departamento de Petén, Guatemala, específicamente en las concesiones forestales ubicadas dentro de la Zona de Uso Múltiple (ZUM) de la Reserva de Biosferas Maya (RBM), que es el bloque más grande de bosque tropical de hoja ancha ubicado al Norte de la Amazonía (Hodgdon *et al.* 2013). La RBM es el hogar de una amplia gama de biodiversidad, donde se encuentra diferentes especies emblemáticas de fauna, incluyendo el jaguar, el puma, el tapir y el guacamayo escarlata. Así mismo, hay una alta diversidad de especies de flora, especialmente, especies arbóreas de alto valor económico como es el caso de la Caoba (*Swietenia macrophylla*), el Cedro (*Cedrela odorata*), el Pucté (*Busida buseras*), el Santa María (*Calophyllum brasiliense*) y el Manchiche (*Lonchocarpus castilloi*), entre otras (Zamora C y Barrera Hofmann 2010).

Actualmente en la ZUM existen 11 concesiones forestales activas, 9 comunitarias y 3 industriales, se caracterizan por la existencia de bosque bajo, bosque medio y bosque alto. En los últimos quince años, estas concesiones han desarrollado empresas locales que han generado empleos tanto estacionales como permanentes, y más de \$4 millones en ventas anuales de productos forestales cosechados de manera sostenible. Así mismo, los análisis han demostrado que la tasa de deforestación en las concesiones certificadas por el *Forest Stewardship Council* (FSC) es menor que en las zonas adyacentes (zona núcleo) protegidas en la RBM (Hodgdon *et al.* 2013).

Swietenia macrophylla y *Cedrela odorata* (familia *Meliaceae*), son las especies que más se aprovecha en la RBM por su alto valor comercial y su elevada demanda en el mercado. Por tanto, se requiere la comprensión de la interacción entre las prácticas de cosecha, las tasas de crecimiento de estas especies, para evaluar si la extracción de madera se puede mantener en un nivel que proporciona beneficios al bienestar de las comunidades, manteniendo la integridad del bosque. Por ende, es importante desarrollar herramientas, como por ejemplo, el modelaje del crecimiento diamétrico a largo plazo basado en mediciones de anillos de crecimiento (aplicación de la dendroecología) con la ayuda de modelos de crecimiento y las parcelas permanentes de medición, que pueden ser aplicados como insumos para mejorar la sostenibilidad del manejo en estos bosques (Brienen y Zuidema 2006; Schöngart 2008).

Por lo antes expuesto, en este estudio se hizo énfasis en la aplicación de la dendroecología para determinar la dinámica de crecimiento de las dos especies en mención. Se analizó el ancho de los anillos de crecimiento, y se construyeron curvas individuales acumulativas de crecimiento. Posteriormente, se ajustaron funciones sigmoidales para representar la relación del diámetro del fuste a la edad de los árboles de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*, en las concesiones forestales de la RBM en Petén. Así mismo, se estimaron los incrementos diamétricos en términos del incremento corriente anual (ICA) y el incremento medio anual (IMA). También, se estimaron las edades de los árboles y sus respectivos turnos biológicos de corta, lo cual es algo muy importante para mejorar el manejo de estas especies en la zona.

Es necesario entender todos los procesos ecológicos de los bosques para poder intervenirlos (Harms y Paine 2003). En este contexto, el presente estudio también demostró la relación entre el clima y el crecimiento anual en estas dos especies. El objetivo global es que toda la información generada pueda ser utilizada como línea base para hacer recomendaciones con evidencia científica para acciones de manejo y prácticas de aprovechamiento (diámetros mínimos de corta, ciclos de corta y turnos de corta) de los recursos forestales, y así mejorar la sostenibilidad del manejo de los ecosistemas forestales en Petén, Guatemala (Schöngart 2008).

Palabras claves: dendroecología, anillos de crecimiento, relación clima-crecimiento, modelo de crecimiento, turno biológico de corta y diámetro mínimo de corta.

1.2. OBJETIVOS

1.2.1. Objetivo general

- ✓ Contribuir por medio de la dendroecología a entender la dinámica del crecimiento de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* presentes en las concesiones forestales de Petén, para una mejor planificación de las actividades silvícolas y una mayor sostenibilidad del bosque.

1.2.2. Objetivos específicos

- ✓ Verificar que los anillos de crecimiento de las dos especies en estudio sean anuales.
- ✓ Determinar para cada especie la relación del incremento corriente anual y el diámetro a la altura del pecho (dap) con la edad de los árboles.
- ✓ Evaluar la relación del índice de ancho de anillos con variables de precipitación y temperatura en dos especies arbóreas utilizando anillos de crecimiento.
- ✓ Formular recomendaciones para establecer ciclos de corta con base en los resultados del análisis dendroecológico.

1.2.3. Hipótesis de estudio

- ✓ Las especies seleccionadas en los bosques de las concesiones forestales de Petén, Guatemala, forman anillos anuales de crecimiento.
- ✓ El incremento corriente anual y el diámetro a la altura del pecho (dap) de las especies seleccionadas está relacionado con la edad de los árboles.
- ✓ El crecimiento anual de las especies seleccionadas está relacionado con las medias anuales de precipitación de los sitios estudiados.

1.3. REVISIÓN DE LITERATURA

El clima influye en la estructura de los bosques a través de efectos en la distribución de especies, reclutamiento, mortalidad y los regímenes de perturbación (Brown 2006; Schöngart 2008). La mayoría de los procesos fisiológicos que ocurren en el crecimiento y desarrollo de las plantas están fuertemente influenciados por la temperatura (Ortiz Solorio y Solorio 1987). En términos generales, este principio propuesto por Ortiz asume que dichos procesos fisiológicos son el resultado de controlar la proporción de reacciones químicas involucradas en varios procesos de crecimiento dentro de la planta. La temperatura además, afecta los mecanismos hormonales involucrados en la floración y fructificación de las plantas (Díaz *et al.* 2007).

Igualmente la precipitación es un elemento indispensable para la existencia y evolución de los ecosistemas vegetales y animales (Díaz *et al.* 2007). Es un elemento asociado a condiciones climáticas y edafológicas, por lo tanto su cantidad en la atmósfera y en el suelo tiene una repercusión directa en los ecosistemas. Así mismo, Velázquez (2002) sostiene que dentro de los principales elementos climáticos determinantes para el establecimiento de una especie o una comunidad vegetal en un determinado sitio, se encuentran la temperatura y la precipitación.

Las condiciones climáticas no solo pueden impulsar el crecimiento del árbol, sino también influir en la dinámica de los bosques tropicales (Bernal Escobar 2013). También, se han realizado estudios dendroecológicos donde se ha evaluado la relación entre la variabilidad climática y el reclutamiento de especies y se han encontrado resultados que indican que el clima puede influir en los patrones de distribución y evolución de los árboles (Giraldo Jiménez; Schöngart *et al.* 2006; Zimmer y Baker 2009; Rozendaal y Zuidema 2011).

Cuando se habla sobre la relación de las condiciones climáticas en la dinámica de los bosques húmedos tropicales de tierras bajas, es importante mencionar que el factor más influyente es la precipitación (Giraldo Jiménez; Rozendaal y Zuidema 2011). Tener conocimiento sobre la existencia de la relación entre el crecimiento y la precipitación permite reconstruir los patrones de precipitación históricos (Rozendaal y Zuidema 2011). Debido a que los registros meteorológicos de precipitación en los trópicos rara vez abarcan más de unas pocas décadas, la reconstrucción basada en los anillos de árboles

y el clima puede aumentar fuertemente las ideas sobre el clima histórico. En las últimas décadas, muchos estudios han establecido varias cronologías extensas, variando de una longitud de 150 a 200 años para algunas especies (Schöngart *et al.* 2006; Therrell *et al.* 2006; Sass-Klaassen *et al.* 2008). Por ejemplo, en un estudio sobre la especie *Macaranga acaciifolia* desarrollado en un bosque inundable amazónico de Agua Negra, Brasil, se pudo establecer una cronología de casi 400 años (Schöngart *et al.* 2005).

Por último, es importante mencionar que algunos científicos consideran que el incremento de CO₂ atmosférico estimula el crecimiento de los árboles, lo cual da como resultado el aumento de la biomasa del bosque (Schöngart *et al.* 2005; Lloyd y Farquhar 2008). Por otro lado, determinar las tasas de crecimiento diamétrico de los bosques es el insumo fundamental para cuantificar las tasas de absorción de CO₂ en su biomasa; también se requiere esta información para la ordenación sostenible de los bosques tropicales, como una estrategia para mejorar la planificación de los turnos de corta (Schöngart *et al.* 2006).

1.3.1. Dendrocronología y dendroecología

La dendrocronología es una ciencia que ayuda a determinar la interacción anual entre diferentes variables climáticas de una zona de estudio y el crecimiento de los árboles. Para entender esta interacción se usa los anillos de crecimiento para registrar eventos, donde cada capa de crecimiento es asociada con un año calendario específico, que también ayuda a construir sendas cronológicas (Rozendaal y Zuidema 2011). Con esta técnica se puede asociar una serie de índices de ancho de anillos (IAA) con una serie de datos de variables ambientales (precipitación, temperatura, manchas solares, brillo solar, índice ENSO). La dendroecología se refiere básicamente a la aplicación de la dendrocronología para el estudio de las poblaciones vegetales. Según Fritts (1976), es una ciencia bastante compleja que se ha utilizado ampliamente para entender la dinámica y crecimiento de los bosques y se sustenta principalmente en los principios que se describen a continuación:

Principio de uniformidad: este principio afirma que los procesos físicos y biológicos que influyen en el crecimiento de un árbol en la actualidad, estuvieron presentes en el pasado (McCarthy 1998). Este principio fue establecido por James Hutton en 1785 de la manera siguiente: “el presente es la clave del pasado”. Así, los tipos de variaciones climáticas y los patrones climáticos observados en la actualidad deben haber ocurrido en el pasado. Es decir, que al conocer las condiciones climáticas predominantes en el pasado, mediante el estudio de los anillos de crecimiento, se puede predecir las condiciones ambientales en el futuro (Grissino-Mayer 1997). Sin embargo, el principio de uniformidad no quiere decir que las condiciones del pasado son exactamente iguales a las del presente, sino que parecidos tipos de influencias afectan similares tipos de procesos (Grissino-Mayer 1996).

Principio de factores limitantes: este principio hace referencia a que el proceso de crecimiento de una planta no ocurrirá tan rápido en la medida en que presente un factor limitante. Por ejemplo, si la precipitación es el principal factor limitante del crecimiento, la cantidad de madera producida por un árbol en un año determinado, reflejará la cantidad de precipitación de ese año determinado (Grissino-Mayer 1996). También es importante mencionar que 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. Fritts (1976), afirma que 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. Vale destacar que en los bosques húmedos tropicales de tierras bajas, este factor limitante es la precipitación y pueden existir otros factores predominantes dependiendo de la zona, por ejemplo en Alaska el factor limitante es la temperatura (Rodríguez 2008).

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

Principio de amplitud ecológica: cada especie, dependiendo de su genotipo (el cual determina en combinación con los factores ambientales su fenotipo), puede crecer, reproducirse y dispersarse sobre cierto rango de hábitats que puede ser amplio, estrecho o restringido (Grissino-Mayer 2001). Este rango es conocido como amplitud ecológica (Fritts 1976). Este principio es importante puesto que muchas de las especies útiles en los estudios dendrocronológicos, a menudo se encuentran cerca de su rango natural de desarrollo (Mc Carthy 1998; Sass-Klaassen *et al.* 2008).

Principio de crecimiento agregado: establece que cualquier serie individual o proceso de crecimiento en un árbol puede ser desintegrado en un conjunto de factores agregados que afectan el patrón de crecimiento del árbol a través del tiempo. Por ejemplo, el crecimiento que se produce en un año está en función de factores agregados como la edad, clima, ocurrencia de eventos dentro y fuera del bosque. Para elevar la relación o influencia que tiene un factor ambiental en específico, los otros factores deben ser minimizados. Por ejemplo, al maximizar la señal correspondiente al clima, se debe eliminar la tendencia relacionada con la edad y los árboles y los sitios seleccionados deben minimizar la posibilidad de acción de la presencia de factores externos o internos que puedan afectar el crecimiento (Mc Carthy 1998; Grissino-Mayer 2001). El modelo puede ser una afirmación, ecuación o diagrama que representa un conjunto básico de factores y sus interrelaciones (Fritts 1976). Este principio fue expresado matemáticamente más tarde por Mc Carthy (1998), de la siguiente manera:

$$R_t = f(A_t + C_t + \delta D1_t + \delta D2_t + E_t)$$

Esta ecuación expresa que cualquier anillo de crecimiento (R) formado en un determinado año (t) es una función de la tendencia de crecimiento relacionada con la edad (C), factores internos del bosque que puedan afectar el crecimiento (D1), factores externos del bosque que puedan afectar el crecimiento (D2) y la acción de cualquier otro factor aleatorio (Et) que no sea tomado en consideración por los anteriores. *Et* es muy importante en la ecuación, puesto que representa el error, la varianza no explicada en los anchos de anillos. Por ejemplo: efectos del micrositio, gradientes de suelo o hidrología y errores de medición y muestreo (Cook *et al.* 1990).

Principio de sincronización (*Cross-dating*): el principio de sincronización es básico en la dendrocronología y dendroecología, y consiste en asignar a cada anillo el año exacto de su formación. 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 sincronizada entre todas las muestras de una región determinada. Si hay suficiente covariancia 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).

Principio de selección de sitio: los sitios útiles para la dendrocronología pueden ser identificados y seleccionados con base en criterios donde se indique que se producirán series de anillos sensibles a las variables ambientales de donde están siendo examinadas. La dendrocronología debe seleccionar sitios donde se maximizará la señal que está siendo investigada (Mc Carthy 1998). Por tanto, la dendrocronología requiere que sus muestras estén afectadas similarmente por un conjunto determinado de factores limitantes, así como también 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).

Principio de sensibilidad: la observación de anillos de crecimiento puede ser una guía de cómo los factores ambientales se pueden convertir en un factor limitante del proceso de crecimiento. Mientras mayor sea la limitación al crecimiento ocasionada por factores ambientales, mayor será la variación del ancho de los anillos de crecimiento de

un árbol. La variación del ancho de los anillos como consecuencia de la presencia de un factor limitante recibe el nombre de sensibilidad, mientras que la carencia de variación recibe el nombre de complacencia, así como también 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). Los árboles muestran anillos sensibles cuando su crecimiento es afectado por factores, tales como la pendiente, suelos pobres, poca humedad. La presencia de anillos complacientes se produce bajo la acción de condiciones climáticas constantes, tales como medias anuales de precipitación altas, suelos fértiles o crecimiento en regiones protegidas (Mc Carthy 1998).

Principio de replicación: este principio indica que se debe tomar más de una muestra del radio del tallo por el árbol y más de un árbol por sitio. Esto permite realizar comparaciones estadísticas de variabilidad entre árboles y entre grupos de árboles. Las mediciones de esta variación proporcionan información valiosa sobre como los factores del sitio y clima controlan el crecimiento Fritts (1976). Al tomar más de una serie de anillos por árbol se reduce más la variación dentro de un mismo árbol (Grissino-Mayer 2001).

Por otro lado, el promedio de las mediciones replicadas de un gran número de árboles proporciona la mejor estimación de las variables climáticas, puesto que la variación del crecimiento asociado 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).

Principio de estandarización: la corrección del ancho de los anillos en relación con la edad y geometría del árbol, es conocida con el nombre de estandarización y los valores transformados reciben el nombre de índice de ancho de anillos Fritts (1976). La estandarización consiste en la extracción de las variaciones de largo periodo en una serie temporal de parámetros medidos en los anillos de crecimiento. El proceso consiste en dividir los valores observados (medias de los anillos) por los valores estimados por la función de la estandarización ajustada. De esta manera, una serie temporal de grosor de los anillos es convertida en una serie de índices del grosor de los mismos (Kaennel y Schweingruber 1995).

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 conveniente estimar los cambios sistemáticos en el ancho de anillos asociados con la edad y eliminarlos de las mediciones. 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 (Rt) y su valor estimado (Gt) respectivamente y posteriormente estandarizando en el caso de los residuos (Cook *et al.* 1990).

1.3.2. Aplicación de la dendrocronología en bosques tropicales

La mayoría de las zonas donde se encuentran los bosques tropicales se caracterizan por tener cambios estacionales en las condiciones ambientales menos pronunciadas que en las zonas de bosques templados. Partiendo de este principio, la periodicidad en el crecimiento de los árboles necesita ser evaluada para demostrar las estrategias anuales de muestreo de formación de anillos, así como también se necesita ser ajustados o validados en el campo (Worbes 2002).

Durante mucho tiempo algunos estudios han negado la ocurrencia o frecuencia de formación de los anillos de crecimiento de especies tropicales (Lieberman *et al.* 1985). Al inicio muchos investigadores pensaban que la ausencia de anillos de crecimiento en estas especies era por la falta de claridad de las estaciones ambientales del trópico húmedo. Sin embargo, Coster (1927) ya había aclarado o descrito la existencia de anillos en árboles tropicales.

Algunos investigadores sostienen que hasta hace poco tiempo la aplicación de la dendrocronología en los bosques tropicales era un tema de poco interés (León y Espinoza 2001). Así mismo, la presencia de anillos indistintos y la uniformidad de los períodos de crecimiento conducían a la formación de múltiples anillos por año (anillos falsos), parecían problemas insuperables en los bosques tropicales. Parte del pesimismo para realizar este tipo de estudios en el trópico era como consecuencia de la carencia de conocimientos sobre la realización de estudios de anillos de crecimientos exitosos con especies tropicales. Sin embargo, en los últimos años el conocimiento de la estructura anatómica de la madera de especies tropicales indica el potencial de estudios de anillos de crecimiento en especies de esta área (Jacoby 1989).

Durante la última década se ha roto este paradigma, pues el campo de la dendroecología tropical se ha desarrollado rápidamente y se ha realizado importantes logros, convirtiéndose en una herramienta esencial para el manejo forestal (Schöngart 2008; Rozendaal y Zuidema 2011). Se ha elaborado estudios dendrocronológicos donde se ha incorporado tres principales temas (Roig y Zevallos Pollito 2009; Rozendaal y Zuidema 2011). En primer lugar, se ha establecido cronologías largas para las especies de árboles tropicales que han permitido las reconstrucciones climáticas, las cuales revelaron fuentes en la variación climática y aclaran la relación entre condiciones climáticas y el crecimiento de los árboles. Otros estudios combinaron datos de anillos en árboles tropicales y las mediciones de isótopos estables (C^{14} y O^{18}) para evaluar la respuesta de estos árboles a la variación climática y otros cambios. Una segunda serie de estudios evaluaron patrones de crecimiento a largo plazo de los árboles individuales a lo largo de su vida.

Estos estudios mejoran la comprensión de trayectorias de crecimiento, cuantifican la correlación del crecimiento del árbol y las nuevas estimaciones dadas del árbol al

envejecer. Así mismo, se ha elaborado estudios para reconstruir el historial de perturbaciones en los bosques tropicales. Por último, es importante mencionar que los datos de anillos de crecimiento de los árboles pueden reemplazar las mediciones de diámetros de los árboles monitoreados a través de parcelas permanentes de investigación (Sass-Klaassen *et al.* 2008; Rozendaal y Zuidema 2011).

Actualmente, existe un buen número de estudios dendrocronológicos aplicados para entender la frecuencia de formación de anillos de crecimiento en especies del trópico húmedo; así mismo, los resultados de estos estudios han demostrado que los anillos son anuales. Dünisch *et al.* (2003), analizaron los anillos de crecimiento de *Swietenia macrophylla* King y *Cedrela odorata*, determinando que los anillos de los árboles de *Cedrela* eran formados anualmente en la madera juvenil y adulta. Sin embargo, en *Swietenia* la formación anual de los anillos de crecimiento se limitaba a la madera adulta.

Con el propósito de contribuir a un mejor manejo forestal de la selva mediana subcaducifolia del estado de Colima México, Hernández *et al.* (2006) analizaron la presencia y periodicidad de anillos de crecimiento en tres especies de alto valor comercial, *Bursera simaruba*, *Tabebuia donnell-smithii* y *Cordia elaeagnoides*, encontrando anillos de crecimiento delimitados por fibras aplanadas con paredes gruesas y vasos en madera tardía, así mismo, los anillos fueron periódicos y anuales en las tres especies estudiadas. Además, en los bosques amazónicos inundables del estado de Várzea, Brasil, Schöngart (2008), realizó otro estudio dendroecológico orientado a contribuir al manejo sostenible en la reserva Mamirauá donde analizó los anillos de crecimiento y generó curvas de crecimiento para determinar turnos de corta en 12 especies tropicales con alto valor comercial en la región.

En un bosque semidecíduo estacional del Sureste de Brasil, Lisi *et al.* (2008), analizaron 24 especies en las cuales encontraron un ciclo anual en la formación de la madera. Así mismo, Zumaeta (2009) realizó un estudio dendrocronológico en Perú, donde caracterizó los anillos de crecimiento de *Cedrelinga cateniformis* y encontró que esta especie forma anillos de crecimiento anuales, demarcados por una zona fibrosa marcada por serie de filas de fibras con un diámetro radial corto y paredes espesas con una menor frecuencia de vasos.

En Costa Rica los anillos de crecimiento de *Carapa guianensis*, *Cedrela tonduzii* y *Quercus costaricensis* fueron analizados y sincronizados por Bernal Escobar (2013), encontrando que las tres especies investigadas presentaron anillos de crecimiento anuales, delimitados por diferentes características anatómicas. Otro estudio elaborado recientemente por Pereyra Espinoza *et al.* (2014), muestra resultados que indican la influencia de la precipitación en el crecimiento radial de *C. odorata*, donde también determina la presencia de anillos anuales con una porosidad semicircular.

1.3.3. Consideraciones sobre el muestreo

Para elaborar el diseño de muestreo se procedió a realizar una revisión bibliográfica con el objetivo de conocer estudios dendrocronológicos en bosques tropicales e

identificar el número de árboles que estos autores han utilizado para contrastar hipótesis plateadas. Se identificaron estudios donde se ha demostrado que los anillos de crecimiento son anuales y que también existe una relación entre las condiciones ambientales y el crecimiento con base en anillos.

Dünisch *et al.* (2002, 2003), realizaron estudios dendrocronológicos de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* L. en la Amazonia central donde encontraron anillos de crecimiento y la relación que tienen estos con las condiciones climáticas utilizando un promedio de 30 árboles por especie. Así mismo, Pereyra Espinoza *et al.* (2014) en un estudio dendrocronológico de *Cedrela odorata* que desarrollaron en la selva central de Perú, utilizaron un total de 27 árboles para caracterizar los anillos de crecimiento y su relación con condiciones ambientales.

Por último, Bernal Escobar (2013) recientemente elaboró un estudio dendrocronológico de tres especies: *Carapa guianensis*, *Cedrela tonduzii* y *Quercus costaricensis* en la zona de Caribe-Villa Mills, Costa Rica, donde utilizó un total de 125 árboles en las tres especies, un promedio de 40 árboles por especie aproximadamente, en el cual determinó que las tres especies investigadas presentaron anillos de crecimiento anuales, también determinó que la variabilidad interanual de los anillos de crecimiento de las tres especies está relacionada con variables climáticas especialmente con la precipitación. Para el presente estudio se propone utilizar un promedio de 20 árboles por especie, haciendo un total de 100 árboles en las cinco especies propuestas.

1.3.4. Principales resultados

- ✓ Se encontraron anillos de crecimiento anuales en *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*. Se validaron 57 series individuales para *Swietenia macrophylla* y 35 para *Cedrela odorata*. Se encontró una correlación de Pearson de (0.33) en *Swietenia macrophylla* justo al nivel crítico aceptado por COFECHA al 99% de confianza. En el caso de *Cedrela odorata* la correlación fue de 0.26, acercándose al nivel crítico de 0.33 exigido por COFECHA a un 99% de confianza.
- ✓ La cronología estandarizada más larga fue la de la especie *Swietenia macrophylla* con un total de 87 años de 1927 al 2014. En el caso de *Cedrela odorata* se elaboró una cronología estandarizada de 70 años que va desde 1944 al 2014.
- ✓ El turno biológico de corta estimado para *Swietenia macrophylla* fue de 90 a 93 años. Las edades de los árboles de *Swietenia macrophylla* variaron entre 40 y 184 años. Las tasas de crecimiento fueron menores en la etapa juvenil (incrementos 0.20 a 0.40 cm año⁻¹), aumentando en la edad media (0.40 a 60 cm año⁻¹) y disminuyendo en la edad madura (0.40 a 0.10 cm año⁻¹). El IMA estimado fue de 0.43 cm año⁻¹, para toda la vida. Esta especie alcanza su diámetro mínimo de corta (DMC) de 48 cm a la edad de 92 años.
- ✓ El turno biológico de rotación estimado para *Cedrela odorata* fue de 80 a 85 años. Las edades de los árboles de *Cedrela odorata* variaron entre 35 y 110 años. El

IMA estimado fue de 0.65 cm año⁻¹, para toda la vida. Esta especie alcanza su diámetro mínimo de corta (DMC) de 65 cm a la edad de 85 años.

- ✓ Se encontraron correlaciones significativas positivas de la precipitación del año anterior con el crecimiento de *Swietenia macrophylla*. En el caso de *Cedrela*, no se encontró correlación de la precipitación con el crecimiento.
- ✓ La temperatura del año anterior y actual, se correlacionó significativamente con el crecimiento de las dos especies estudiadas.

1.4. Referencias

- Alvarado, J.R.; Tomazello Filho, M.; Pollito, P.A.Z.; Lobao, M.S. 2010. Variation of wood density and relationship with the tree-ring width of mahogany trees, *Swietenia macrophylla*, from Amazonian tropical forest of Peru. *Scientia Forestalis* (86): 171-179.
- Andreacci, F.; Botosso, P.C.; Galvão, F. 2014. SINAIS CLIMÁTICOS EM ANÉIS DE CRESCIMENTO DE *Cedrela fissilis* EM DIFERENTES TIPOLOGIAS DE FLORESTAS OMBRÓFILAS DO SUL DO BRASIL. *FLORESTA* (2): 323-332.
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago: 377-406.
- Baayen, R.H. 2007. The languageR package. Available on-line at URL: <http://cran.r-project.org/doc/packages/languageR.pdf>.
- Bates, D.; Maechler, M.; Bolker, B.; Walker, S. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7. This is computer program (R package). The URL of the package is: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Blackman, A. 2014. Strict versus Mixed Use Protected Areas. Guatemala's Maya Biosphere Reserve. 25 p.
- Blaser, J. 2011. Status of tropical forest management 2011. International Tropical Timber Organization.
- Boninsegna, J.A.; Argollo, J.; Aravena, J.; Barichivich, J.; Christie, D.; Ferrero, M.; Lara, A.; Le Quesne, C.; Luckman, B.; Masiokas, M. 2009. Dendroclimatological reconstructions in South America: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (3): 210-228.
- Botosso, P.; Tomazello Filho, M. 2001. Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. *Indicadores ambientais: conceitos e aplicações*. São Paulo: EDUC/COMPED/INEP: 145-171.
- Brienen, R.J.; Zuidema, P.A. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* (1): 1-12.
- _____. 2006. The use of tree rings in tropical forest management: projecting timber yields of four Bolivian tree species. *Forest Ecology and Management* (1): 256-267.
- Brienen, R.J.W. 2005. Tree rings in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain forest trees. Utrecht University.
- Brown, P.M. 2006. Climate effects on fire regimes and tree recruitment in Black Hills ponderosa pine forests. *Ecology* (10): 2500-2510.

- Camacho, M.; Finegan, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: el crecimiento diamétrico con énfasis en el rodal comercial. CATIE.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* (1): 235-244.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Oberbauer, S.F. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology* (2): 747-759.
- CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas,). 2010. Manual para la administración forestal en áreas protegidas Beltetón, C.; Charnaud, M.M.; Salazar, I.; Martínez, G.; Pérez-Puerto, G.; Tzirín, J.; Alvarez, E. eds. Guatemala, CONAP. 338 p.
- Cook, E.R.; Holmes, R.L. 1986. Users manual for program ARSTAN. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, USA.
- Cook, E.R. 1987. The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-ring bulletin*.
- Coster, C. 1927. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung inden Tropen. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*: 49–161.
- Díaz, J.D.G.; Rivas, A.I.M.; Rueda, J.Á.T. 2007. Distribución del cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) en el estado de Hidalgo, bajo condiciones actuales y escenarios de cambio climático. *Madera y Bosques* (2): 29-49.
- Dünisch, 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* (2): 101-119.
- Dünisch, O.; Montóia, V.R.; Bauch, J. 2003. Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees* (3): 244-250.
- English, H. 1998. Dendrochronology. Guidelines on producing and interpreting dendrochronological dates. England., 39p p. Consultado 19 oct., 2014.
- Escobar, M.B. 2013. Estudio dendroecológico de la dinámica forestal en un gradiente altitudinal tropical. Maestría. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 117 p.
- Fao, F. 2012. Agriculture Organization (2009). State of the worlds forests.
- 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* (3): 159-176.
- Free, C.M.; Landis, R.M.; Grogan, J.; Schulze, M.D.; Lentini, M.; Dünisch, O. 2014. Management implications of long-term tree growth and mortality rates: A modeling study of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*: 46-54.
- Fritts, H. 1976. Tree rings and climate. 2nd edition. USA. The Blackburn Press. 567p.
- Giam, X.; Clements, G.R.; Aziz, S.A.; Chong, K.Y.; Miettinen, J. 2011. Rethinking the 'back to wilderness' concept for Sundaland's forests. *Biological Conservation* (12): 3149-3152.
- Giraldo Jiménez, J.A. Anillos, clima y actividad solar. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.
- Gómez, I.; Méndez, V.E. 2007. El caso de la Asociación de Comunidades Forestales de Petén (ACOFOP). 57 p.
- Grissino-Mayer, H. 1996. Dendrochronology., Consultado 06 de Nov., 2014. Disponible en <http://www.sonic.net/bristlecone/dendro.html>.

- _____. 1997. Principles of Dendrochronology. Consultado 06 de Nov., 2014. Disponible en <http://www.ltrr.arizona.edu/people/henri/princip.htm>.
- Grissino-Mayer, H.D. 2001. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. Tree-ring research.
- Harms, K.E.; Paine, C.T. 2003. Regeneración de los árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Revista Ecosistemas* (3).
- Heinrich, I. 2004. Dendroclimatology of *Toona ciliata*. Australian National University.
- Hernández, J.I.V.; Lalzalde, J.R.V.; Terrazas, T.; Ayala, J.L.L. 2006. Anillos de crecimiento y su periodicidad en tres especies tropicales del estado de Colima, México. *Agrociencia* (4): 533-544.
- Hodgdon, B.D.; Hayward, J.; Samayoa, O. 2013. Putting the plus first: community forest enterprise as the platform for REDD+ in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal*: 365-383p.
- Holdridge, L.R. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, 159 p.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring bulletin* (1): 69-78.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.(ns)*: 219-332.
- Imaña, J.; Encinas, O. 2008. *Epidometría Forestal*. Universidad de Brasilia, Departamento de Ingeniería Forestal. 72p.
- Jacoby, G.C. 1989. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *Iawa Journal* (2): 99-108.
- Kaennel, M.; Schweingruber, F.H. 1995. *Multilingual glossary of dendrochronology*. Paul Haupt AG Bern.
- Kattan, G. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*: 561-582.
- León, W.; Espinoza, N. 2001. *Anatomía de la madera*. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Hartshorn, G.; Peralta, R. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* (02): 97-109.
- Lisi, C.S.; Fo, M.T.; Botosso, P.C.; Roig, F.A.; Maria, V.R.; Ferreira-Fedele, L.; Voigt, A.R. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *Iawa Journal* (2): 189-207.
- Lloyd, J.; Farquhar, G.D. 2008. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (1498): 1811-1817.
- Mansourian, S.; Parrotta, J.A.; Sasaki, N.; Schmitt, C.B.; Thompson, I.D.; van Vliet, N. 2012. Impacts of forest and land management on biodiversity and carbon. *Understanding Relationships between Biodiversity, Carbon, Forests and People: The Key to Achieving REDD+ Objectives*: 53.
- McCarthy, B. 1998. *Dendrochronology Seminar*. P BIO-69 Dendrochronology Seminar 500 Server. Ohio University Ohio University. .
- Pearson, H.L.; Vitousek, P.M. 2001. Stand dynamics, nitrogen accumulation, and symbiotic nitrogen fixation in regenerating stands of *Acacia koa*. *Ecological Applications* (5): 1381-1394.

- Pereyra Espinoza, M.J.; Guillen, I.; Janet, G.; Santos Morales, M.; Arisméndiz, R. 2014. Potencialidad de *Cedrela odorata* (Meliaceae) para estudios dendrocronológicos en la selva central del Perú. *Rev. biol. trop* (2): 783-793.
- POuLSEN, J.R.; CLARK, C.J. 2010. 3.1 congo Basin timber certification and biodiversity conservation. *Biodiversity conservation in certified forests*: 55.
- Priya, P.; Bhat, K. 1998. False ring formation in teak (*Tectona grandis* Lf) and the influence of environmental factors. *Forest Ecology and Management* (3): 215-222.
- Putz, F.E.; Nasi, R. 2009. Carbon benefits from avoiding and repairing forest degradation. *Realising REDD*: 249.
- Putz, F.E.; Zuidema, P.A.; Synnott, T.; Peña-Claros, M.; Pinard, M.A.; Sheil, D.; Vanclay, J.K.; Sist, P.; Gourlet-Fleury, S.; Griscom, B. 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conservation Letters* (4): 296-303.
- RODRIGUEZ, R. 2008. *Curso de Dendrocronología Básica*. Universidad Privada de Piura–Laboratorio de Dendrocronología.
- Roig, F.A.; Zevallos Pollito, P.A. 2009. *Dendrocronología y dendroecología tropical: Marco histórico y experiencias exitosas en los países de América Latina*. *Ecología en Bolivia* (2): 73-82.
- Rozendaal, D.M.; Zuidema, P.A. 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees* (1): 3-16.
- Sass-Klaassen, U.; Couralet, C.; Sahle, Y.; Sterck, F.J. 2008. Juniper from Ethiopia Contains a Large-Scale Precipitation Signal. *International Journal of Plant Sciences* (8): 1057-1065.
- Schoengart, J.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Ayres, J.M.; Hüttermann, A.; Worbes, M. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño–Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* (5): 683-692.
- Schöngart, J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Junk, W.J.; Worbes, M. 2005. Wood growth patterns of *Macrolobium acaciifolium* (Benth.) Benth.(Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia* (3): 454-461.
- Schöngart, J.; Orthmann, B.; Hennenberg, K.J.; Porembski, S.; Worbes, M. 2006. Climate–growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. *Global Change Biology* (7): 1139-1150.
- Schöngart, J.; Wittmann, F.; Worbes, M.; Piedade, M.T.F.; Krambeck, H.-J.; Junk, W.J. 2007. Management criteria for *Ficus insipida* Willd.(Moraceae) in Amazonian white-water floodplain forests defined by tree-ring analysis. *Annals of Forest Science* (6): 657-664.
- Schöngart, J. 2008. Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecology and Management* (1): 46-58.
- Secretaría de Planificación y Programación de la Presidencia (SEGEPLAN,). 2013. *Diagnóstico Territorial de Petén*. Guatemala, 184 p.
- Sheil, D.; Putz, F.E.; Zagt, R.J. 2010. *Biodiversity conservation in certified forests*. Tropenbos International.
- Simmons, C.; Tarano T, J.; Pinto, J. 1959. *Clasificación de reconocimiento de los suelos de la Republica de Guatemala*. Trad. P Tirado-Sulsona. Guatemala, GT. 1000 p.
- Stahle, D.; Mushove, P.; Cleaveland, M.; Roig, F.; Haynes, G. 1999. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *Forest Ecology and Management* (2): 217-229.

- Stokes, M.A.; Smiley, T.L. 1968. An Introduction to Tree-ring Dating. University of Chicago Press: Chicago, Illinois.
- Swetnam, T.W.; Lynch, A.M. 1993. Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks. *Ecological monographs* (4): 399-424.
- Estado y aprovechamiento sostenible de la caoba en Centroamérica (2006). 2006. Taller regional sobre el manejo sostenible de la caoba en Centroamérica. Tejada, E.O.L. (ed.) Cambridge, Reino Unido. 2 p.
- Therrell, M.D.; Stahle, D.W.; Ries, L.P.; Shugart, H.H. 2006. Tree-ring reconstructed rainfall variability in Zimbabwe. *Climate Dynamics* (7-8): 677-685.
- Tomlinson, P.B.; Craighead, F.C. 1972. Growth-ring studies on the native trees of subtropical Florida. Ghouse, A, K, M., Yunus, M ed (s). *Research trends in plant anatomy*. Reprint: 39-51.
- Velázquez, J. 2002. *Agrofenoclimatología*. México, Universidad Autónoma del Estado de México.
- Worbes, M. 1988. Variety in structure of annual growth zones in *Tabebuia barbata* (E. Mey.) Sandw., Bignoniaceae, a tropical tree species from Central Amazonian inundation forests. *Dendrochronologia* (6): 71-89.
- _____. 1992. Site and sample selection in tropical forest. In: Cook ER; Kairiukstis LA. *Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. 2 ed. Netherlands, Kluwer Academic Publishers. 394 p.
- 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* (3): 391-403.
- _____. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics—a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* (1): 217-231.
- Zamora C, R.; Barrera Hofmann, I. 2010. *Diagnóstico y Marco de Referencia de la Estrategia y Plan de Acción para el Desarrollo Foresto-Industrial de Guatemala*. Guatemala 125 p.
- Zimmer, H.; Baker, P. 2009. Climate and historical stand dynamics in the tropical pine forests of northern Thailand. *Forest Ecology and Management* (1): 190-198.
- Zumaeta, L.E.C. 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. *Maestro en ciencias*. Lima, Peru, Universidad Nacional Agraria la Molina 129 p.

CAPITULO II

2. ARTÍCULO 1: Interpretación dendroecológica y desarrollo de modelos de crecimiento en dos especies tropicales: *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* en la Reserva de Biosfera Maya, Petén, Guatemala

2.1. Introducción

Los bosques tropicales son ecosistemas dinámicos, que dependen de procesos complejos como la polinización, diseminación y la germinación de semillas de especies arbóreas y herbáceas, así como la muerte natural de árboles maduros, que promueve la apertura del dosel del bosque para mantener esa biodiversidad (Asquith 2002). En este contexto, entender la dinámica y la complejidad de los ecosistemas forestales tropicales, es necesario para mejorar la planificación y asegurar el uso sostenible de los productos y servicios que estos ecosistemas brindan a la humanidad (Harms y Paine 2003), especialmente madera que cada día es más demandada en todo el mundo.

La intervención responsable de los bosques tropicales para la producción de madera, puede generar un nivel intermedio de perturbación que favorece la regeneración y el crecimiento de especies pioneras y remanentes (Harms y Paine 2003). Así mismo, cuando se habla específicamente de manejo forestal, es necesario conocer las tasas de crecimiento de los árboles para entender la dinámica de la población (Clark y Clark 1996), la interacción entre las especies (Swetnam y Lynch 1993), la captura de CO₂. Por ejemplo, estudios realizados por Putz y Nasi (2009) y Mansourian *et al.* (2012) han demostrado que las tasas de recuperación de carbono pueden ser muy rápidas si las cosechas se realizan con cuidado. También, es importante entender las respuestas del bosque al cambio climático (Cook 1987) y los procesos como la restauración de estos ecosistemas (Pearson y Vitousek 2001).

Es importante destacar que los bosques tropicales del mundo ocupan apenas un 7% de la superficie terrestre y sirven como hábitat de más de la mitad de riqueza de especies (Kattan 2002). Así mismo, de este 7%, 403 millones de hectáreas de bosque tropical son designados oficialmente para la producción de madera (Blaser 2011). Aproximadamente el 8% de la superficie forestal mundial ha sido certificado bajo una variedad de esquemas (FAO 2012). Por otro lado, muchos estudios relacionados con los bosques tropicales han demostrado que el manejo forestal sostenible no solo ayuda a generar ingresos económicos que contribuyen a combatir la pobreza en América Latina, sino que también ayudan a la conservación de la biodiversidad (Poulsen y Clark 2010; Sheil *et al.* 2010; Giam *et al.* 2011; Mansourian *et al.* 2012; Putz *et al.* 2012).

Este estudio se realizó en el departamento de Petén, Guatemala, específicamente en las concesiones forestales ubicadas dentro de la Zona de Uso Múltiple (ZUM) de la Reserva de Biosferas Maya (RBM), que es el bloque más grande de bosque de hoja ancha ubicado al Norte de la Amazonía (Hodgdon *et al.* 2013). La RBM es el hogar de una amplia gama de biodiversidad, donde se encuentran diferentes especies emblemáticas de fauna, incluyendo el jaguar, el puma, el tapir y el guacamayo escarlata.

Así mismo, hay una alta diversidad de especies de flora especialmente, especies arbóreas de alto valor económico como es el caso de la Caoba (*Swietenia macrophylla*), el Cedro (*Cedrela odorata*), el Pucté (*Busida buseras*), el Santa María (*Calophyllum brasiliense*) y el Manchiche (*Lonchocarpus castilloi*), entre otras (Zamora C y Barrera Hofmann 2010).

Actualmente, en la ZUM existen 11 concesiones forestales activas, 9 comunitarias y 3 industriales, se caracterizan por la existencia de bosque bajo, bosque medio y bosque alto. En los últimos quince años, estas concesiones han desarrollado empresas locales que han generado empleos tanto estacionales como permanentes, y más de \$4 millones en ventas anuales de productos forestales cosechados de manera sostenible. Así mismo, los análisis han demostrado que la tasa de deforestación en las concesiones certificadas por el *Forest Stewardship Council* (FSC) es menor que en las zonas adyacentes (zona núcleo) protegidas en la RBM (Hodgdon *et al.* 2013).

Swietenia macrophylla y *Cedrela odorata* (familia *Meliaceae*), son las especies que más se aprovechan en la RBM por su alto valor comercial y su elevada demanda en el mercado. Por tanto, se requiere la comprensión de la interacción entre las prácticas de cosecha, las tasas de crecimiento de estas especies, para evaluar si la extracción de madera se puede mantener en un nivel que proporciona beneficios al bienestar de las comunidades, manteniendo la integridad del bosque. Por ende, es importante desarrollar herramientas, como por ejemplo, el modelaje del crecimiento diamétricos a largo plazo basado en mediciones de anillos de crecimiento (aplicación de la dendroecología) con la ayuda de modelos de crecimiento y las parcelas permanentes de medición, que pueden ser aplicados como insumos para mejorar la sostenibilidad del manejo en estos bosques (Brienen y Zuidema 2006; Schöngart 2008).

Por lo antes expuesto, en este estudio se hizo énfasis en la aplicación de la dendroecología para determinar la dinámica de crecimiento de las dos especies en mención. Se analizó el ancho de los anillos de crecimiento, y se construyeron curvas individuales acumulativas de crecimiento. Posteriormente, se ajustaron funciones sigmoidales para representar la relación del diámetro del fuste a la edad de los árboles de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*, en las concesiones forestales de la RBM en Petén. Así mismo, se estimaron los incrementos diamétricos en términos del incremento corriente anual (ICA) y el incremento medio anual (IMA). También, se estimaron las edades de los árboles y sus respectivos turnos biológicos de corta, lo cual es algo muy importante para mejorar el manejo de estas especies en la zona.

Es necesario entender todos los procesos ecológicos de los bosques para poder intervenirlos (Harms y Paine 2003). En este contexto, el presente estudio también demostró la relación entre el clima y el crecimiento anual en estas dos especies. El objetivo global es que toda la información generada pueda ser utilizada como línea base para hacer recomendaciones con evidencia científica para acciones de manejo y prácticas de aprovechamiento (diámetros mínimos de corta, ciclos de corta y turnos de corta) de los recursos forestales, y así mejorar la sostenibilidad de los ecosistemas forestales en Petén, Guatemala (Schöngart 2008).

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Localización

El departamento de Petén se encuentra ubicado en una extensión de bosque subtropical que abarca Belice, Guatemala y México (Figura 1). Este departamento está localizado al Norte de Guatemala. (Latitud Norte 15° 90´ - 17° 81´ y longitud Oeste 89° 22´-91° 43´). Limita al Norte y al Oeste con México, al Este con Belice, al Sur con los departamentos de Izabal y Alta Verapaz (SEGEPLAN 2013). Petén es el departamento más grande de Guatemala, y debido a su gran extensión, en este se puede encontrar diferentes tipos de bosque latifoliado que se identifican muchas veces por su altura que fluctúa entre niveles alto, medio y bajo (Gómez y Méndez 2007; Zamora C y Barrera Hofmann 2010). Tiene un promedio de altitud de 127 msnm. Sin embargo, es atravesado por varias cadenas de montañas con pequeñas áreas que alcanzan alturas superiores a los 500 msnm, por lo cual se cataloga como planicies bajas (SEGEPLAN 2013).

La Reserva de la Biosfera Maya (RBM) es el área protegida más importante del Petén, con una extensión de 2,1 millones de hectáreas (Hodgdon *et al.* 2013). La zona núcleo de la reserva, tiene 767,000 ha, el 36% de la reserva (Tejada 2006). La Zona de Uso Múltiple (ZUM) de la reserva ocupa 848.000 ha (40%). En dicha área se encuentran once concesiones forestales, de las cuales nueve son operadas por comunidades y dos por empresas que se dedican a la industria forestal en la región (Blackman 2014).

El clima de Petén se caracteriza como tropical variable-húmedo por la existencia de dos estaciones en el año bien marcadas: una época larga de lluvia, y una época seca de duración variable, entre diciembre/enero y abril/mayo (Cuadro 1). La temperatura media mensual, varía entre 21°C en el mes de enero (mes más fresco del año), y 32°C en el mes de mayo (más cálido); las temperaturas máximas medias varían entre 28 °C y 38 °C, las mínimas entre 17°C y 23°C y la temperatura media anual es de 30.0 °C (SEGEPLAN 2013). La precipitación promedio anual es de 2,000 mm, con un promedio de 142 días de lluvia y humedad relativa media del 84%; sin embargo, en la época lluviosa se presentan dos períodos cortos de sequía, conocidos como “canícula”: uno en el mes de julio y otro en agosto, los cuales duran entre 15 y 20 días (SEGEPLAN 2013).

Cuadro 1. Parámetros climáticos en Petén (SEGEPLAN 2013).

Parámetro climático	Medida
Precipitación pluvial anual	2446 mm
Precipitación efectiva a 50 cm profundidad	1529-883 mm/año
Evapotranspiración potencial anual	1676 a 1568 mm
Días de lluvia al año	160 a 180 días
Humedad relativa promedio anual	80 a 85%
Temperatura promedio anual	30.0 °C
Brillo solar mensual	180 a 200 horas
Intensidad de vientos	25 a 100 km/h

Holdridge (1978), determinó dos zonas de vida en la región de Petén: bosque húmedo subtropical cálido (bh-SC), que comprende la parte Norte del departamento y bosque muy húmedo subtropical cálido (bmh-SC), que comprende la parte Sur. Es importante mencionar que las concesiones forestales en las cuales se desarrolló el presente trabajo se encuentran en el bosque húmedo subtropical cálido.

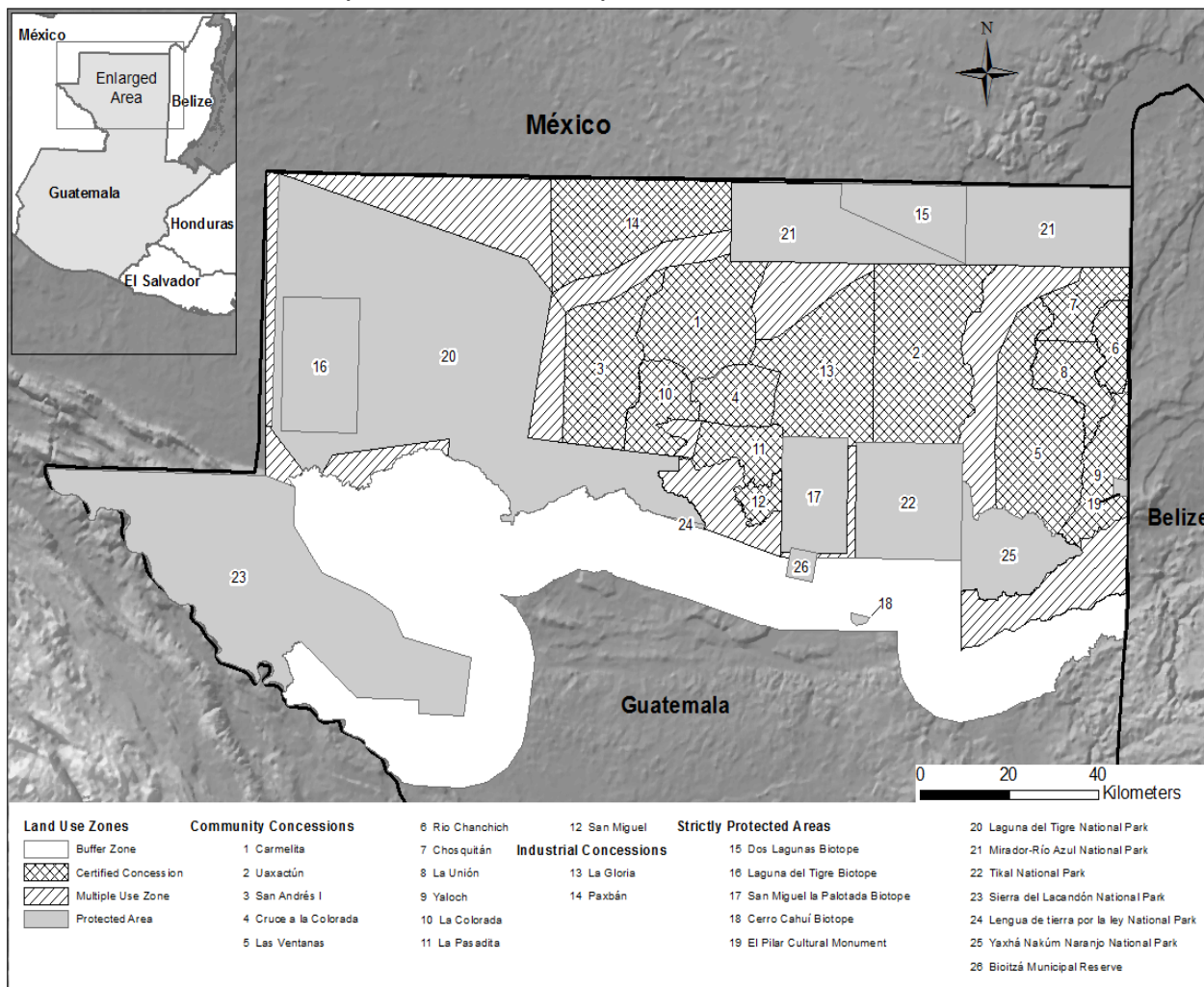


Figura 1: Ubicación del departamento del Petén, Reserva de Biosfera Maya (RBM) y concesiones (CONAP y CEMEC 2013).

2.2.2. Geología, topografía y suelos

Las series de suelos en Petén pueden agruparse de forma general en las siguientes unidades de paisaje: lomas kársticas, áreas de karst aplanado, terrazas y planicies kársticas, lomas esquistosas, sabanas, planicies aluviales, bajos y montañas mayas (SEGEPLAN 2013). Geológicamente los suelos de Petén se ubican en varias cuencas marinas sedimentarias, donde se depositaron desde fines de la era Paleozoica, grandes espesores de rocas sedimentarias que actualmente componen el subsuelo de la región. Dentro de las rocas que afloran en la superficie se encuentran específicamente rocas calizas que datan del período Cretácico al Terciario (SEGEPLAN 2013).

Simmons *et al.* (1959), clasifican los suelos del departamento de Petén en dos grandes grupos: suelos de sabana y suelos de bosque. Los suelos de sabana son arcillosos, están fuertemente lavados y son ácidos. Cubren el 10% del área departamental. Los suelos de bosque que ocupan el porcentaje restante del área departamental, son de gran variedad. En su mayoría son poco fértiles, ya que muchos de ellos tienen como factores limitantes la fuerte pendiente, la pedregosidad, el poco espesor o el mal drenaje.

2.2.3. Selección del sitio y las especies dentro de la RBM

La selección del sitio de muestreo estuvo en función de los datos climáticos, tipos de bosques y el tipo de suelo; partiendo de estos principios se seleccionaron tres concesiones forestales (Cooperativa de Comercialización CARMELITA, sociedad civil Uaxactún y sociedad civil Yaloch) distribuidas en todo el bloque de bosque de la Zona de Usos Múltiples de la Reserva de Biosfera Maya (RBM).

Las especies seleccionadas para realizar el estudio dendroecológico en la zona son las siguientes: *Swietenia macrophylla* (*Meliaceae*) y *Cedrela odorata* (*Meliaceae*). Para la selección de estas especies, se hizo una revisión de literatura de las diferentes concesiones forestales, principalmente se analizaron documentos donde describen las actividades silvícolas en la zona. Así mismo, se consultó a líderes que influyen en la administración de las concesiones y profesionales locales que son conocedores de la zona y que tienen conocimiento sobre la planificación, extracción y comercialización de productos maderables en dicho sitio. Por último, se identificó que la viabilidad económica de las concesiones se basa en la extracción y comercialización de estas dos especies seleccionadas, debido a que poseen un alto valor comercial.

2.2.4. Datos climáticos

Se recopilaron datos sobre las medias mensuales de precipitación y temperatura en dos estaciones meteorológicas (San Pedro, y Tikal) ubicadas cerca de la zona de estudio. Estos datos climáticos fueron utilizados para elaborar un diagrama ombrotérmico para diferenciar la temporada lluviosa (meses con más de 100 mm de precipitación), temporada seca (meses con menos de 100 mm de precipitación), época de transición de temporada lluviosa a seca y época de transición de temporada seca a lluviosa.

2.2.5. Diseño de muestreo

Se dividió el área de cada concesión forestal seleccionada en un máximo de tres estratos, con base en tres tipos de bosques existentes en la RBM; bosque bajo, bosque medio y bosque alto, donde cada tipo de bosque se consideró un estrato. Así mismo, para ser eficientes en el proceso de muestreo, se tomó como base el Plan Operativo Anual (POA) de cada concesión, donde sus Áreas de Aprovechamiento Anual (AAA) y los censos comerciales, con sus fajas diseñadas a cada 100 metros dentro del bosque

con la identificación de árboles aprovechable y remanentes, sirvieron para ubicar los árboles de las dos especies de interés en el estudio.

Se muestreó un total de 90 árboles (45 por especie) en las tres concesiones. En cada estrato en cada concesión, se seleccionaron cinco árboles por especie que presentaban características idóneas para el estudio; árboles emergentes (árboles con DAP de 40 a 100 cm) y árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.30 m) entre 20 y 25 cm, para un total de 15 árboles por especie por estrato. Para realizar la muestra se seleccionó un 75% de árboles emergentes y el otro 25% de árboles con diámetros entre 20 y 25 cm. Así mismo, para la selección de los árboles se utilizó una distancia mínima de 100 m entre árboles de la misma especie. Luego se procedió al barrenado para extraerle dos núcleos *cores* por árbol. Cada núcleo corresponde a una muestra radial.

2.2.6. Muestreo de árboles

Se utilizaron barrenos de incremento marca Suunto con las siguientes características; de 5.15 mm de diámetro x 50 y 60 cm de largo y de dos filos, bien afilados y limpios para obtener cilindros de madera de aproximadamente 5 mm de diámetro (Stokes y Smiley 1968). Para proceder al barrenado de los árboles, primero se midió el DAP de cada uno ellos. El valor del DAP de cada árbol dio una idea de cuántos centímetros tenía que ser perforado el fuste. Así mismo, a este valor se le agregaron cinco centímetros más de lo calculado, para tratar de cruzar la médula y así facilitar la identificación del primer anillo de crecimiento. También, este procedimiento fue importante para tener una mayor precisión al momento de calcular las edades de los árboles en el laboratorio. Las muestras fueron tomadas a la altura de 1.30 m, 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 1998). Al momento de extraer las muestras se inclinó el barreno ligeramente hacia arriba para asegurar que el agua y la suciedad no se introduzcan en el orificio. Se extrajo dos núcleos por árbol, recolectando un total de 180 radios provenientes de los 90 árboles.

Las muestras radiales, fueron tratados con delicadeza para guardarlos en tubos y bolsas plásticas especiales con su respectivo código, resaltando el nombre de la especie a la cual se le fue extraído los núcleos, y una identificación única que permita asociar el núcleo con las variables dasométricas, de suelo y estrato. A los árboles seleccionados en campo se les registraron las siguientes covariables: DAP, altura medida con clinómetro, coordenadas geográficas registradas con GPS y la pendiente del terreno donde se encuentra el árbol (porcentaje).

2.2.7. Análisis dendroecológico

Para realizar el proceso de preparación, medición y la datación de los anillos de crecimiento, primero se realizó una selección de las muestras y se desecharon las que presentaban imperfecciones como nudos, anillos muy estrechos, pudriciones, heridas y

madera de compresión o tensión. En el caso de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*, este fue un proceso muy importante, puesto que estas especies cuando llegan a la etapa de madurez tienden a podrirse de la medula. Este proceso se realizó en campo y en el laboratorio. El análisis dendroecológico se realizó en el laboratorio de dendroecología del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

Las muestras fueron fijadas en soportes de madera para verificar que el alineamiento de las células sea el correcto y también para que sirviera como una base sólida en el proceso de lijado; estos soportes de madera fueron diseñados con base en las dimensiones de cada núcleo (largo y radio); así mismo, se les realizó una ranura donde posteriormente fueron acondicionados los núcleos y luego pegados utilizando pegamento y cinta adhesiva (Schöngart *et al.* 2007; Lisi *et al.* 2008).

Para visualizar los anillos de crecimiento, las muestras fueron pulidas para formar una superficie tipo corte transversal en los núcleos. El proceso consistió en tres etapas; la primera donde se utilizó una pulidora eléctrica de banda con lijas de 120 y 240 granos/pulgada². La segunda etapa consistió en utilizar una pulidora eléctrica más liviana donde se utilizaron lijas 320 y 400 granos/pulgada². La última etapa de lijado se realizó manualmente con lijas de 600, 800 y 1000 granos/pulgada². Este proceso permitió resaltar las características anatómicas de la madera para cada especie y así tener un mejor panorama de la formación de los anillos de crecimiento.

2.2.8. Mediciones y análisis de los anillos de crecimiento

Una vez teniendo lijadas todas las muestras, se procedió a marcar los anillos de crecimiento, usando una lupa 10X para la visualización. Los verdaderos anillos anuales, así como la presencia y frecuencia de falsos anillos y otras fluctuaciones de densidad de la madera se identificaron utilizando un microscopio estereoscópico (10-40X) marca "Leica S8APO". Este proceso facilitó la identificación de las características que ayudan a la definición de un verdadero o falso anillo.

Posteriormente, las muestras fueron digitalizadas utilizando un escáner Epson profesional modelo (V850 Pro Scanner) con una resolución de 1200 dpi y con una escala específica. Estas imágenes escaneadas sirvieron para hacer las mediciones del ancho de los anillos de crecimiento con una precisión de 0.001mm, que para el efecto se utilizó el *software* Image Pro Plus (<http://image-pro-plus.software.informer.com/download/>). El *software* Image Pro Plus, previamente fue calibrado con la misma escala en que fueron digitalizadas las imágenes; con este *software* se generó un archivo de datos con formato .txt que contenía la medición de cada anillo, que posteriormente permitió la exportación de los datos a Excel.

Luego, se realizó la sincronización de los anillos de crecimiento. Para realizar dicho proceso, primero se realizó un cofechado visual utilizando una lupa 10X y uno gráfico en Excel para identificar patrones de crecimiento. Por último, para establecer fechas calendario a las series cronológicas con más precisión se utilizó el programa COFECHA (Holmes 1983), que realizó un control de calidad de las series medidas, calculando una

serie maestra a partir de un conjunto de series y comparando con cada serie individual de medidas. Así mismo, COFECHA proporciona un informe con los valores de correlación de Pearson para cada serie, ayudando a corregir posibles problemas de falsos anillos de crecimiento o detección de anillos ausentes y permitiendo, por último, la exclusión de series con correlaciones demasiado bajas con la serie maestra.

Una cronología es una representación de la línea del tiempo construida a partir de un conjunto de curvas de crecimiento sincronizadas, que hace más clara la señal climática al minimizar los efectos individuales de cada serie, y por tanto mejora las posibilidades de datación, sirviendo como una referencia temporal y climatológica de una región determinada (Fritts 1976; Cook *et al.* 1990).

Después de la sincronización, y su correcta datación, se procedió a construir las cronologías de las dos especies en la zona de estudio. Para el efecto se utilizó el programa ARSTAN (Cook y Holmes 1986). ARSTAN contiene un paquete estadístico que posibilita determinar la mejor función para cada serie de medición de anillos de crecimiento, como regresiones lineales o funciones exponenciales negativas, entre otras, todo esto lo realiza con el objetivo de eliminar las tendencias de crecimiento de madera juvenil (ruido), por ejemplo. Una vez estimadas las cronologías estándares se determinó su correlación lineal con variables climáticas usando el coeficiente de Pearson en InfoStat (Di Rienzo *et.al.* 2013).

2.2.9. Modelos de crecimiento

Para generar las curvas que relacionan edad y DAP de la especie *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*, se utilizó el ancho de anillos acumulado medido en los núcleos (radios de madera) de un grupo de árboles sincronizados de cada especie. El ancho de anillos o incremento radial de los dos núcleos de cada árbol fue sumado para formar curvas de crecimiento diamétrico individuales; para realizar este procedimiento se utilizó el diámetro a la altura del pecho (DAP) medido en el año 2015, menos el grosor de la corteza (5 cm); el grosor de la corteza se midió en los árboles aprovechados en las unidades de manejo de cada concesión y se verificó con árboles distribuidos en la zona de Turrialba, Costa Rica. El último anillo formado completamente fue identificado como el año 2014.

Los modelos de crecimiento de los árboles de las dos especies, se construyeron con el paquete R (Baayen 2007) e infoStat (Di Rienzo *et.al.* 2013). Dado que el efecto del árbol inducía variabilidad en los modelos de efectos fijos, se incluyó el efecto del árbol como un efecto aleatorio, ajustando las funciones de crecimiento como un modelo no lineal de efectos mixtos (modelo no lineal mixto). Se utilizó la función nlmer de la librería lme4 (Bates *et al.* 2014). Las funciones (ecuaciones) utilizadas para modelar el crecimiento de los árboles fueron la logística (Ecuación 1) y la de Gompertz (Ecuación 2) (Imaña y Encinas 2008).

$$DAP = \alpha * \exp(-\beta * \exp(-\gamma * Edad))$$

Ecuación 1

$$DAP = \alpha / (1 + \beta * \exp(-\gamma * Edad))$$

Ecuación 2

Donde:

DAP = variable dependiente (crecimiento diamétrico)

alpha = valor asintótico de la variable que puede ser alcanzado

beta = parámetro de posición en el tiempo de inicio del periodo

gamma = tasa o constante de crecimiento

Edad = tiempo

exp = exponente

Por último, para determinar la edad de cada árbol, se hizo el conteo de los anillos de crecimiento en todas las muestras de madera que contenían la médula; este procedimiento fue efectivo puesto que a cada árbol muestreado en el bosque se le barrenaron 5 centímetros de más del radio calculado, encontrando la relación entre edad y diámetro de cada árbol. El incremento corriente anual (ICA) y el incremento medio anual (IMA) se calculó por medio de las siguientes ecuaciones:

$$ICA = Y_{(t+1)} - Y_{(t)}$$

$$IMA = \frac{Y_{(t)}}{t_0}$$

En donde: *Y* = diámetro, *t* = edad en años y *t*₀ = tiempo de inicio del periodo.

2.3. Resultados

2.3.1. Caracterización microscópica de los anillos de crecimiento

Las dos especies investigadas, presentaron pequeñas variaciones en la formación de los anillos de crecimiento. Estas variaciones son características de estas especies en particular (Rozendaal y Zuidema 2011). Sin embargo, las dos especies formaron anillos de crecimiento anuales (ver Cuadro 2), presentando así mucho potencial para hacer estudios dendroecológicos. Para la descripción anatómica de los anillos de crecimiento se utilizó la metodología de la Asociación Internacional de los Anatomistas de la Madera (IAWA 1989).

La poca dificultad en el análisis de los anillos de crecimiento, ayudó a realizar el registro preciso del periodo de incremento a cada estación de crecimiento para cada especie. Los anillos de crecimiento de las dos especies (*Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*) fueron delimitados con base en el tipo de porosidad y parénquima axial marginal.

Así mismo, se presentaron falsos anillos de crecimiento en la mayoría de árboles analizados, (ver flechas negras, Figura 2). Los falsos anillos en estas especies, posiblemente se pudieron ver formados por diversos factores, tales como daños ocasionados por incendios forestales, anomalías climáticas, estrés hídrico y presencia de contrafuertes (gambas) en el fuste. Durante el proceso de sincronización en algunos

casos estos anillos fueron considerados anuales; sin embargo, posteriormente fueron retirados de la cronología a partir de los análisis dendrocronológicos. Los falsos anillos en estas especies fueron identificados a partir de bandas de parénquima marginal muy delgadas (Figura 2) y discontinuas verticalmente y también por la formación de grupos de anillos indistintos.

Swietenia macrophylla presenta anillos de crecimiento distintos, con porosidad difusa y sin modificar las dimensiones de los vasos a lo largo de la capa de crecimiento. El límite de la capa de crecimiento se caracteriza por la presencia de una línea de coloración clara. Así mismo, presentan células de parénquima marginal, visible sin ninguna dificultad, asociado ocasionalmente a los vasos de menor frecuencia y diámetro.

Cedrela odorata presenta anillos de crecimiento distintos y visibles fácilmente, definidos por bandas de parénquima axial marginal. Los vasos de mayor tamaño se asocian al parénquima axial marginal, considerándose como anillos semi porosos, en donde se nota una clara diferencia entre los vasos de la madera temprana en relación con los vasos de la madera tardía.

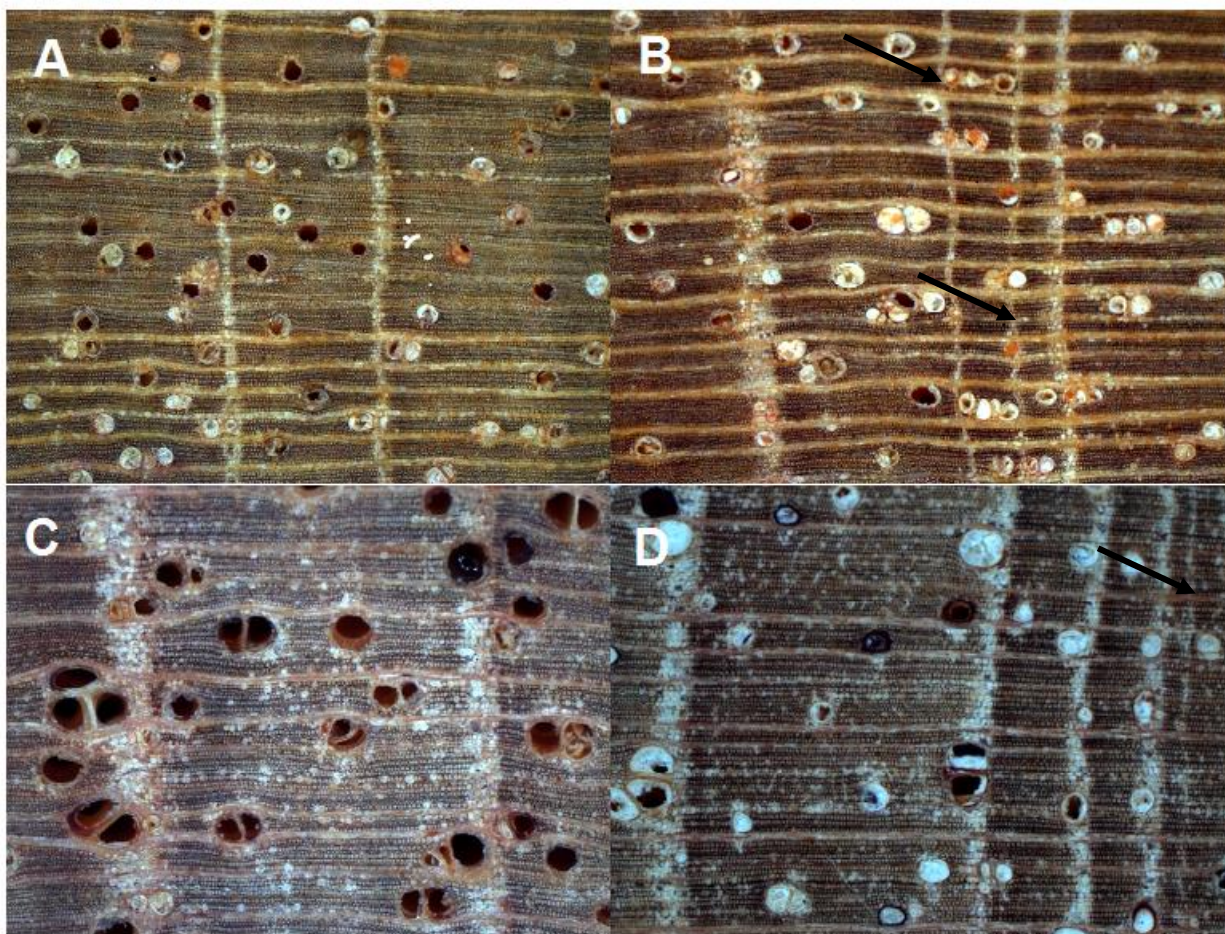


Figura 2. Anatomía microscópica de la madera en las dos especies (A) anillos de crecimiento de *Swietenia macrophylla* (B) falsos anillos en *Swietenia macrophylla* (flechas negras), (C) anillos de crecimiento en *Cedrela odorata* y (D) falsos anillos en *Cedrela odorata*.

2.3.2. Anualidad de los anillos de crecimiento

Se analizó un total de 120 muestras radiales representando 120 series en las dos especies estudiadas, 64 radios en 32 árboles de *Swietenia macrophylla* y 55 radios en 27 árboles de *Cedrela odorata*. Con base en los primeros informes arrojados por COFECHA se excluyeron muestras que exhibieron correlaciones muy bajas con las demás, permitiendo lograr una correlación aceptable. Al final se validaron 92 series, 57 para *Swietenia* y 35 para *Cedrela*. Para *Swietenia macrophylla* se encontró una correlación de Pearson de 0.33, justo al nivel crítico aceptado por COFECHA al 99% de confianza. En el caso de *Cedrela odorata* la correlación bajó a 0.26, acercándose al nivel crítico de 0.33 exigido por COFECHA a un 99% de confianza. Con estos resultados se puede concluir que los anillos son anuales en las dos especies (Cuadro 2).

Cuadro 2: Control de calidad de las series de anillos de crecimiento realizado por el programa COFECHA.

Especie	Número de series	Serie maestra (Años)	Total de anillos analizados	Correlación	Sensibilidad
<i>Swietenia macrophylla</i>	57	1857-2014	4129	0.33	0.44
<i>Cedrela odorata</i>	35	1910-2014	2175	0.26	0.49

La cronología (estándar) de índices de crecimiento representa el crecimiento medio de cada año observado para todo el conjunto de árboles de cada especie. La cronología presenta una serie de valores donde 0 es el valor mínimo, y representa un año sin crecimiento, 1 representa el crecimiento medio. Las cronologías se pueden observar en las Figuras 7 y 8.

La cronología estandarizada más larga fue la de la especie *Swietenia macrophylla* con un total de 87 años de 1927 al 2014. En el caso de *Cedrela odorata* se elaboró una cronología estandarizada de 70 años que va desde 1944 al 2014.

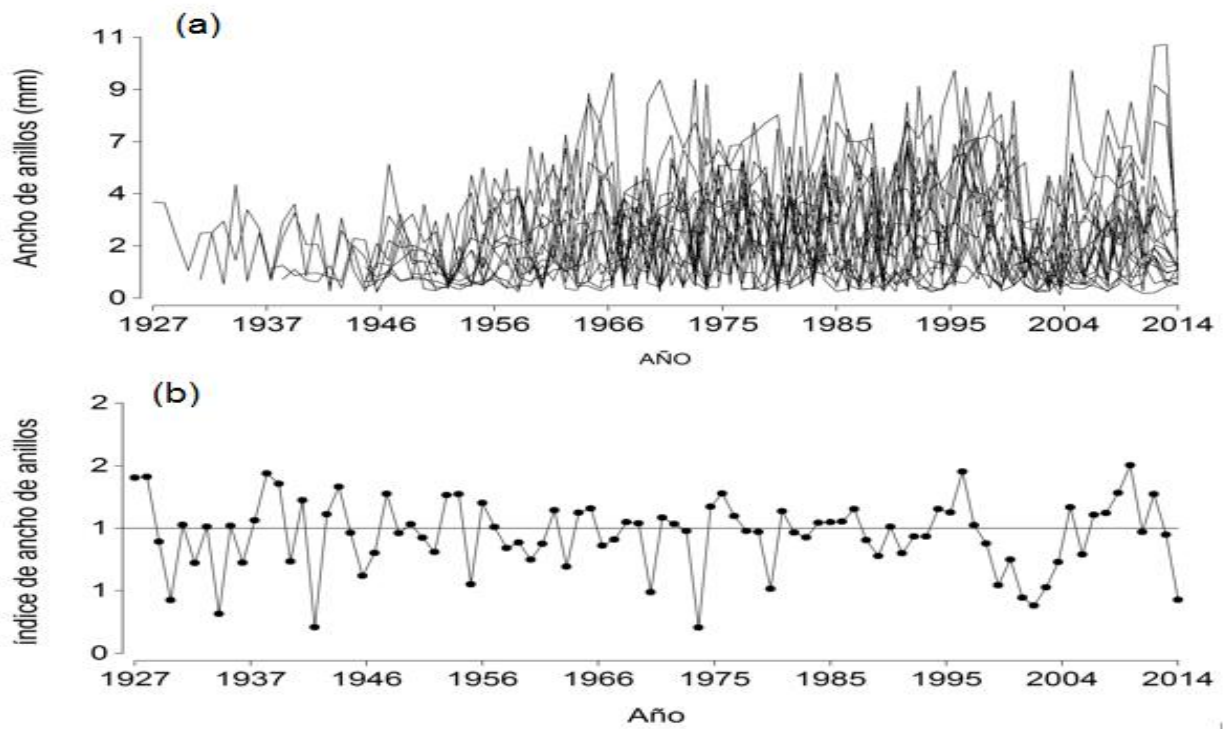


Figura 3. (a) Series de tiempo sincronizadas de las mediciones del ancho de anillos de crecimiento de *S. macrophylla* (b) Cronología estandarizada de *S. macrophylla* de 1927 a 2014 en las concesiones forestales de Petén.

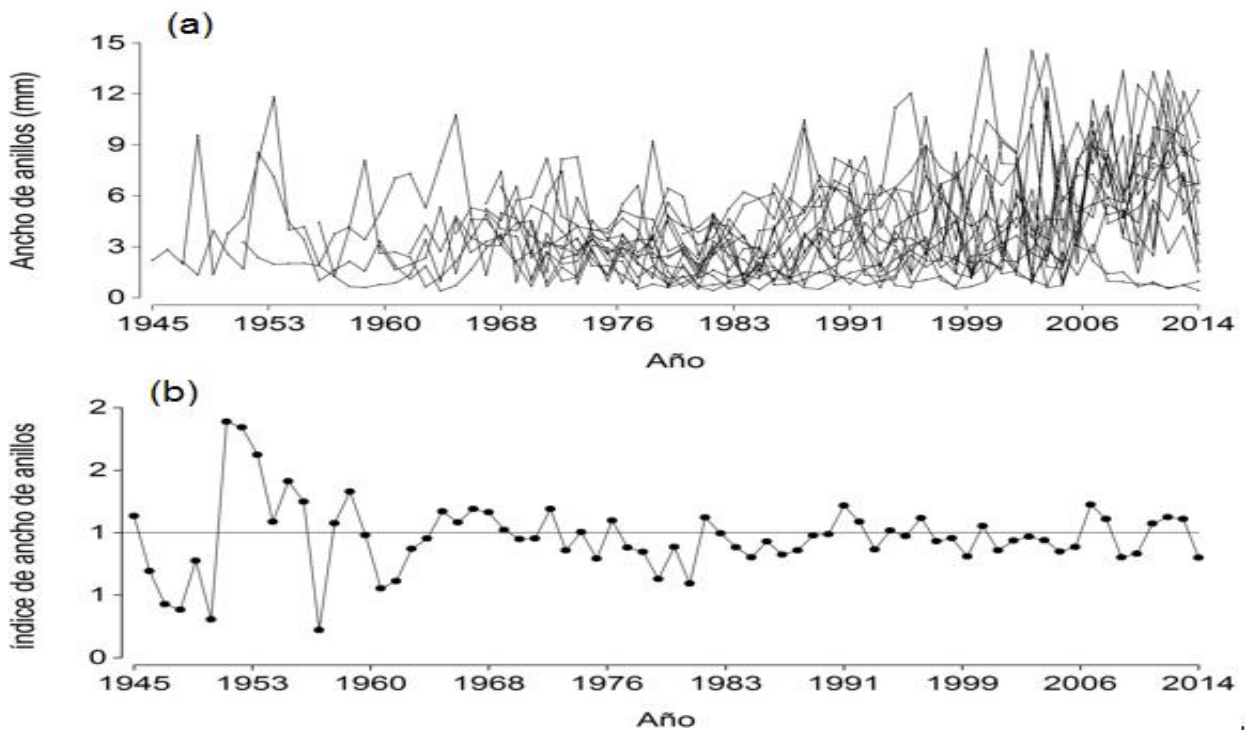


Figura 4. (a) Series de tiempo sincronizadas de las mediciones del ancho de anillos de crecimiento de *C. odorata* (b) Cronología estandarizada de *C. odorata* de 1945 a 2014, en las concesiones forestales de Petén.

2.3.3. Modelos de crecimiento

Los modelos mixtos fueron los que mejor se ajustaron en las dos especies (Cuadro 3). A través del ajuste de modelos se pudo obtener el incremento corriente anual (ICA) y el incremento medio anual (IMA). El punto de intersección entre el ICA y el IMA se utilizó para estimar la edad de máximo incremento biológico (turno biológico).

Cuadro 3. Resultados de los criterios de ajuste de modelos no lineales con efectos fijos y modelos no lineales mixtos.

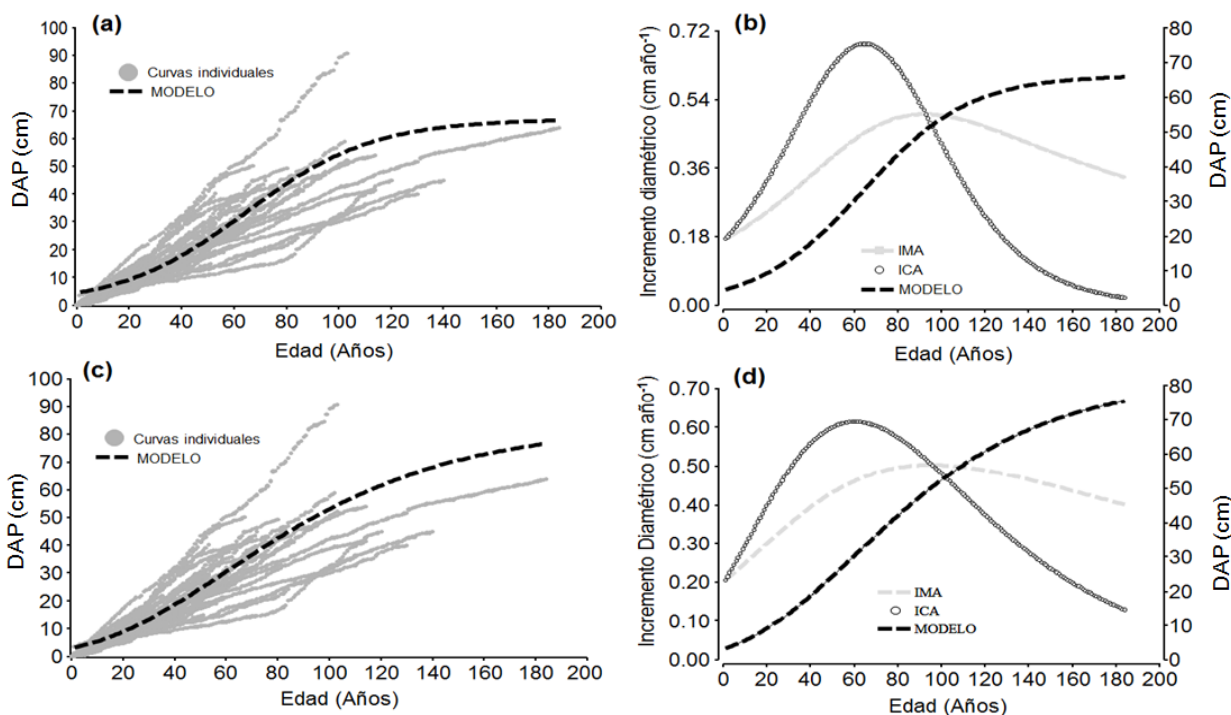
Funciones	<i>Swietenia macrophylla</i>		<i>Cedrela odorata</i>	
	AIC	BIC	AIC	BIC
Logístico fijo	18586.72	18610.27	13656.86	13678.74
Gompertz fijo	18492.97	18516.52	13637.57	13659.45
Logístico mixto	12430.50	12459.90	10154.70	10182.00
Gompertz mixto	11107.00	11136.50	9781.10	9808.50

En la Figura 5, se ilustra los resultados del ajuste de las funciones de crecimiento, los resultados fueron similares en dos modelos. Con el modelo logístico en *Swietenia macrophylla*, el turno biológico de rotación se extiende hasta los 90 años, mientras que para el modelo Gompertz, el turno biológico estimado es de 93 años.

Las edades de los árboles de *Swietenia macrophylla* muestreados variaron entre 40 y 184 años. El incremento corriente anual ICA varía según la edad del árbol; a la edad de 60 años esta especie alcanza su máximo incremento diamétrico, con una tasa promedio de 0.62 cm año⁻¹. Las tasas de crecimiento fueron menores en la etapa juvenil (edad de 1 a 20 años) con incrementos 0.20 a 0.40 cm año⁻¹, aumentando en la etapa media (20 a 70 años de edad) con 0.40 a 60 cm año⁻¹ y disminución en la edad madura (70 a 180 años) con 0.40 a 0.10 cm año⁻¹. El IMA de 0.43 cm año⁻¹, para toda la vida de los árboles.

La modelación del crecimiento en *Cedrela odorata* también presentó solo una pequeña diferencia al utilizar las dos funciones (Figura 5). Cuando se ajustó la función logística, el turno biológico de rotación estimado fue de 80 años, mientras que para la función Gompertz, el turno biológico fue de 85 años. También, las edades de los árboles muestreados de *Cedrela odorata* variaron entre 35 y 110 años. El incremento corriente anual varía según la vida de los árboles en esta especie; alcanzo su máximo incremento diamétrico a la edad de 55 años, con una tasa promedio de casi 1 cm año⁻¹. Así mismo, las tasas de crecimiento fueron menores en la etapa juvenil (1 a 20 años de edad) con incrementos 0.30 a 0.60 cm año⁻¹, aumentando en la edad media (20 a 60 años) con 0.60 hasta 1 cm año⁻¹ y disminuyendo en la edad madura (60 a 110 años) con 0.50 a 0.40 cm año⁻¹. En IMA de 0.65 cm año⁻¹, para toda la vida de los árboles.

Swietenia macrophylla



Cedrela odorata

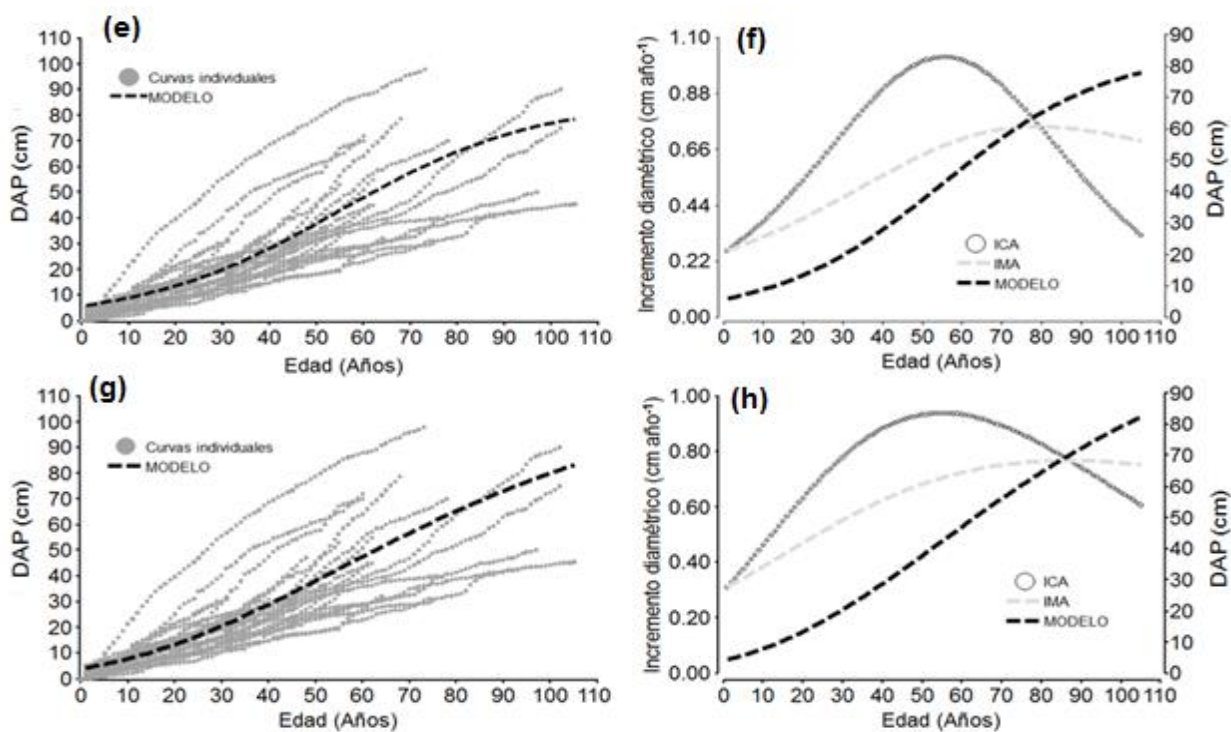
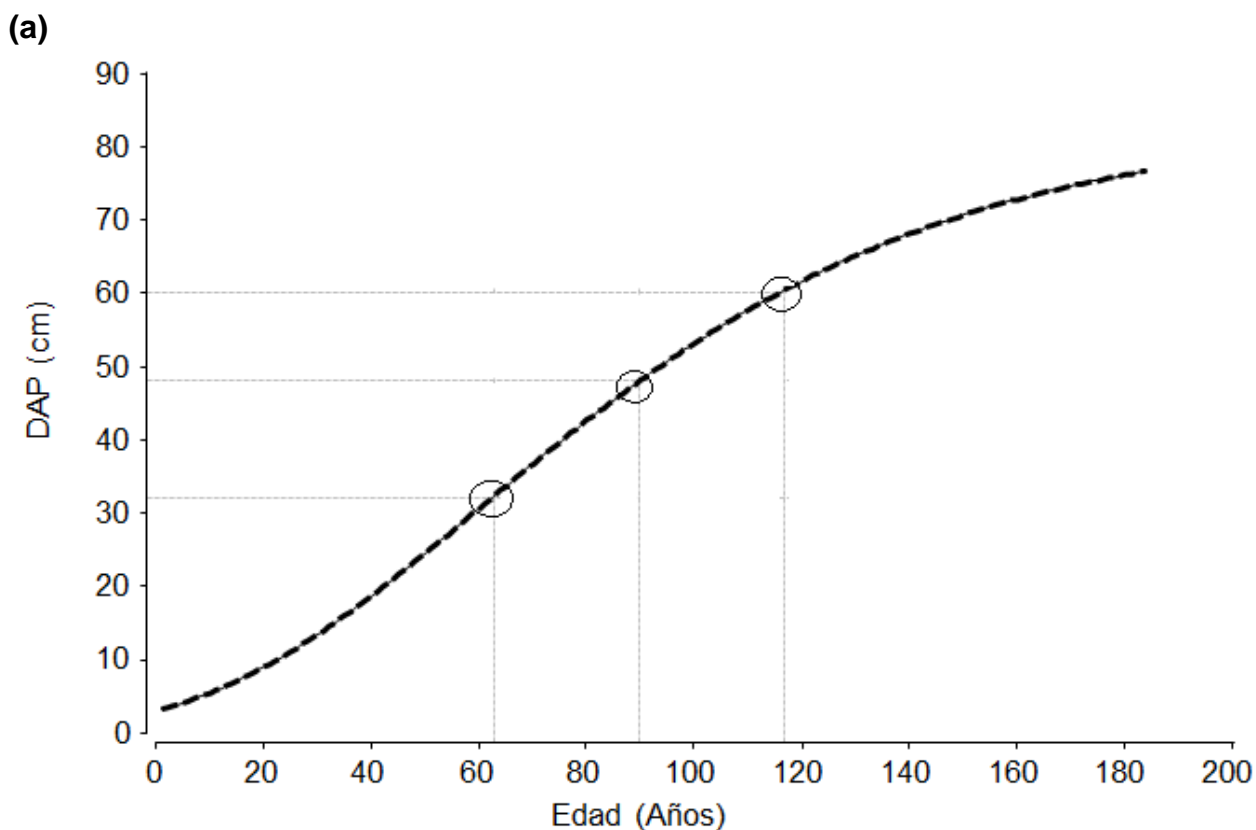


Figura 5. Crecimiento de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela Odorata* (a) y (b) Función logística ajustada en *Swietenia macrophylla*, (c) y (d) Función de Gompertz ajustada en *Swietenia macrophylla*. (e) y (f) Función logística ajustada en *Cedrela odorata* y (g) y (h) Función de Gompertz ajustada en *Cedrela odorata*.

Swietenia macrophylla, alcanza su turno biológico donde el ICA y el IMA se cruzan a los 92 años de edad con un DAP de 48 cm. *Cedrela odorata*, alcanza su turno biológico donde el ICA y el IMA se cruzan a los 85 años de edad con un DAP de 65 cm.

Utilizando el criterio donde el ICA alcanza su máximo crecimiento, los turnos biológicos fueron más cortos para las dos especies. *S. macrophylla* necesita de 62 años para alcázar el turno biológico con un diámetro de 32 cm. *C. odorata* alcanza el turno biológico a los 55 años con un diámetro de 43 cm.

Teniendo conocimiento que el diámetro mínimo de corta propuesto por el Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP), para la región, es de 60 cm en las dos especies, adicionalmente se determinó el tiempo que según los incrementos medios anuales modelados para cada especie, toma para alcanzar el diámetro mínimo de corta (DMC) propuesto por el CONAP. Según las funciones ajustadas, *S. macrophylla* supera este DMC a los 118 años. El crecimiento de *C. odorata* es más rápido, a la edad de 75 años supera el DMC de 60 cm propuesto por el CONAP (Figura 6).



(b)

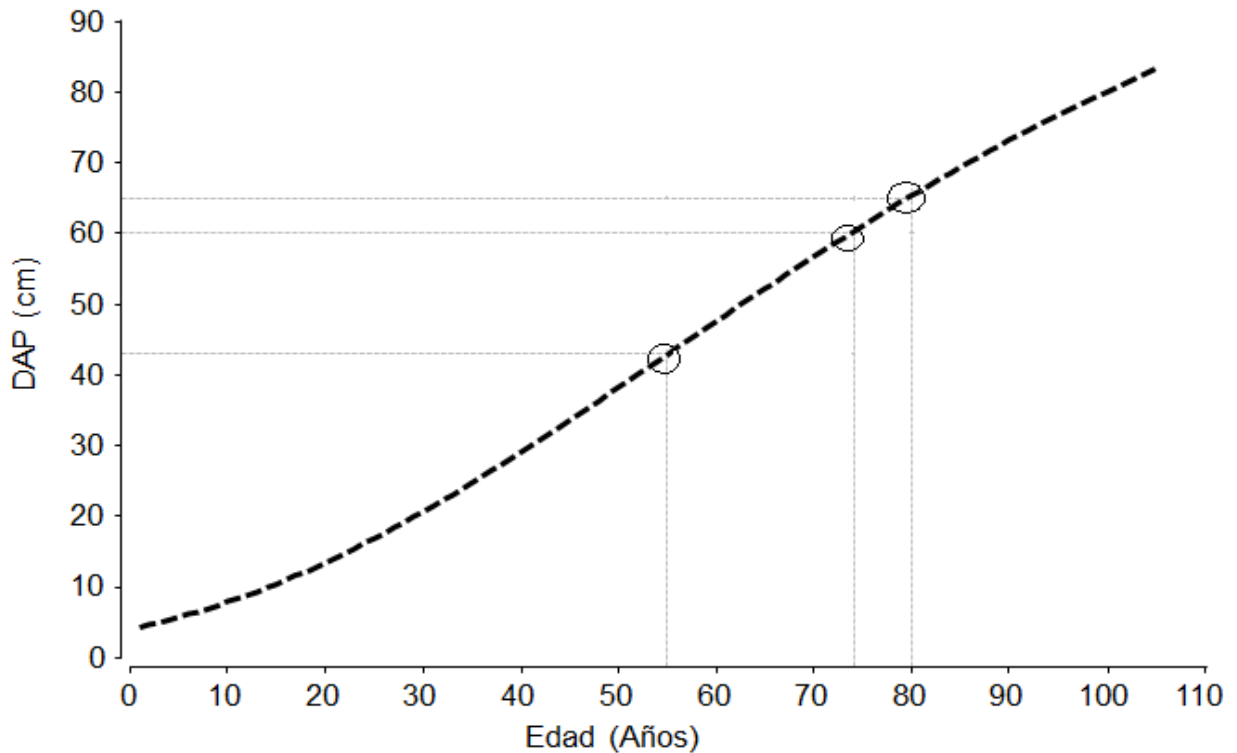


Figura 6. Diámetros mínimos de corta (DMC) y turnos biológicos (TB) modelados para las dos especies (a) *Swietenia macrophylla* y (b) *Cedrela odorata*.

2.3.4. Relación del crecimiento con el clima

Con base en los datos recopilados de las estaciones meteorológicas se definieron las dos estaciones bien marcadas (seca y lluviosa) esperadas en la zona de estudio. La temporada seca (definida como los meses con menos de 100 mm de precipitación mensual), comienza los primeros días de diciembre y se extiende hasta finales del mes de marzo. Por su parte, la temporada lluviosa (más de 100 mm de precipitación mensual) comienza los primeros días de mayo hasta finales de octubre. Así mismo, se determinó que las temperaturas máximas se alcanzan entre la temporada de marzo a junio, y la temporada de temperaturas relativamente bajas se da entre los meses de diciembre a febrero (Figura 9).

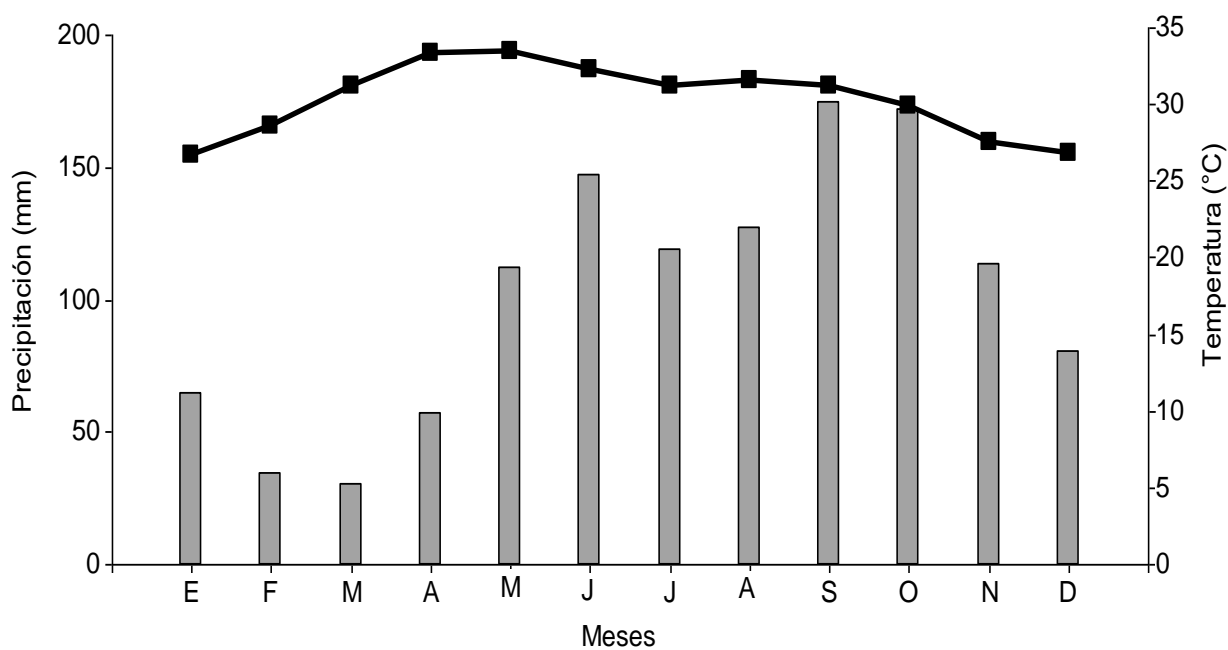


Figura 7. Diagrama ombrotérmico del área de estudio, las medias mensuales de temperaturas a largo plazo (línea negra), y las precipitaciones (barras) para el periodo de 1990 al 2014, mostrando la sincronización entre la época seca (verano) y época húmeda (invierno).

Para los análisis de correlaciones de la precipitación y la temperatura con el crecimiento de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*, se usaron tanto las medias mensuales del año anterior como las medias mensuales del año actual. Así mismo, se probaron correlaciones entre los valores de las variables climáticas para diferentes épocas del año y los IAA. Se utilizó $\alpha < 0,05$.

No se encontraron correlaciones significativas entre la precipitación del año actual y el crecimiento en las dos especies (Figura 10). Considerando el año anterior, para *Swietenia macrophylla* se encontró una correlación positiva significativa asociada con la precipitación promedio del mes de julio del año anterior ($r = 0,482$; $p = 0,031$). Así mismo, se encontró correlación significativa negativa de la precipitación promedio del mes de marzo del año anterior ($r = 0,377$; $p = 0,001$) (Figura 10). En el caso de *Cedrela*, no se encontró correlación de la precipitación con el crecimiento (Figura 10). Se encontraron correlaciones positivas de la temperatura en las dos especies (Figura 11), en el caso de *Swietenia macrophylla* el crecimiento se correlacionó significativamente con la temperatura del mes de enero del año anterior ($r = 0,46$; $p = 0,04$). Para *Cedrela odorata*, se correlaciona positivamente la temperatura del mes de febrero del año actual con el crecimiento ($r = 0,57$; $p = 0,01$).

Por otro lado, se hicieron análisis de correlaciones de Pearson con temperaturas mínimas de la zona (Figura 12), donde se encontró correlaciones significativas positivas en el mes de abril del año anterior con el crecimiento de *Swietenia macrophylla* ($r = 0,45$; $p = 0,046$). Así mismo, se presentaron correlaciones negativas significativas de la

temperatura mínima en el crecimiento de la misma especie en los meses de febrero ($r = -0,45$; $p = 0,04$), marzo ($r = -0,62$; $p = 0,003$) y octubre ($r = -0,47$; $p = 0,031$) del año actual. Para la especie *Cedrela odorata* no se encontraron correlaciones significativas de la temperatura mínima con el crecimiento.

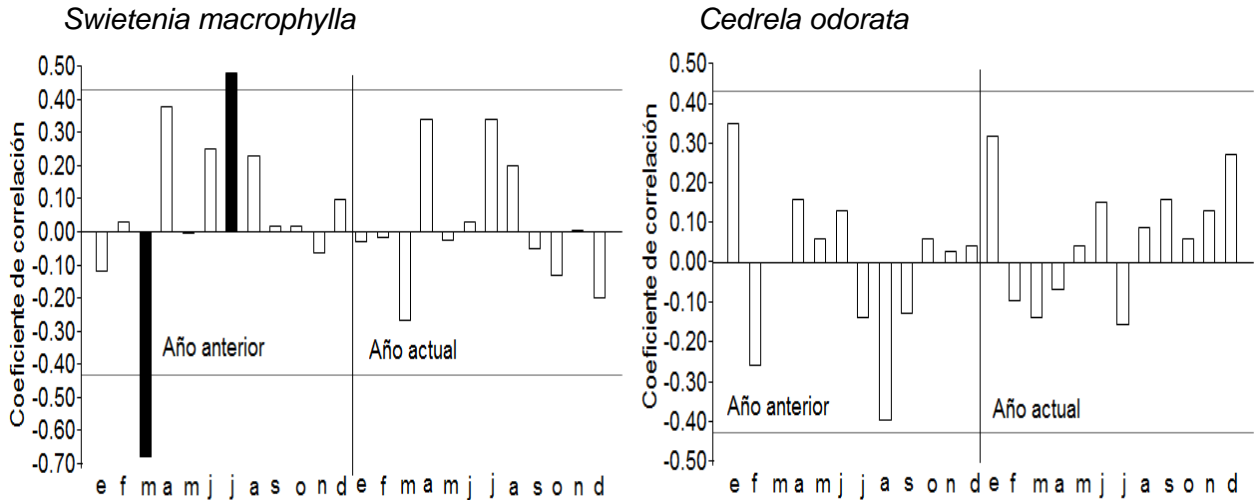


Figura 8. Coeficientes de correlación de Pearson del índice de ancho de anillos de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* con los promedios de la precipitación mensual del año anterior y el año actual, las barras negras muestran los meses donde existe correlación significativa.

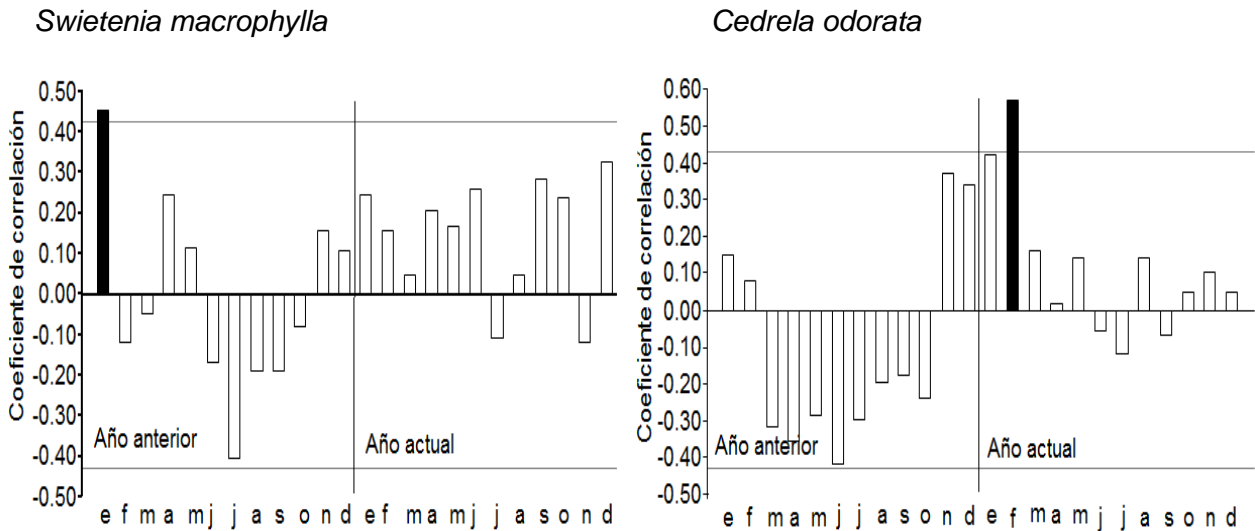


Figura 9. Coeficientes de correlación de Pearson del índice de ancho de anillos de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* con los promedios de la temperatura mensual del año anterior y el año actual, las barras negras muestran los meses donde existe correlación significativa.

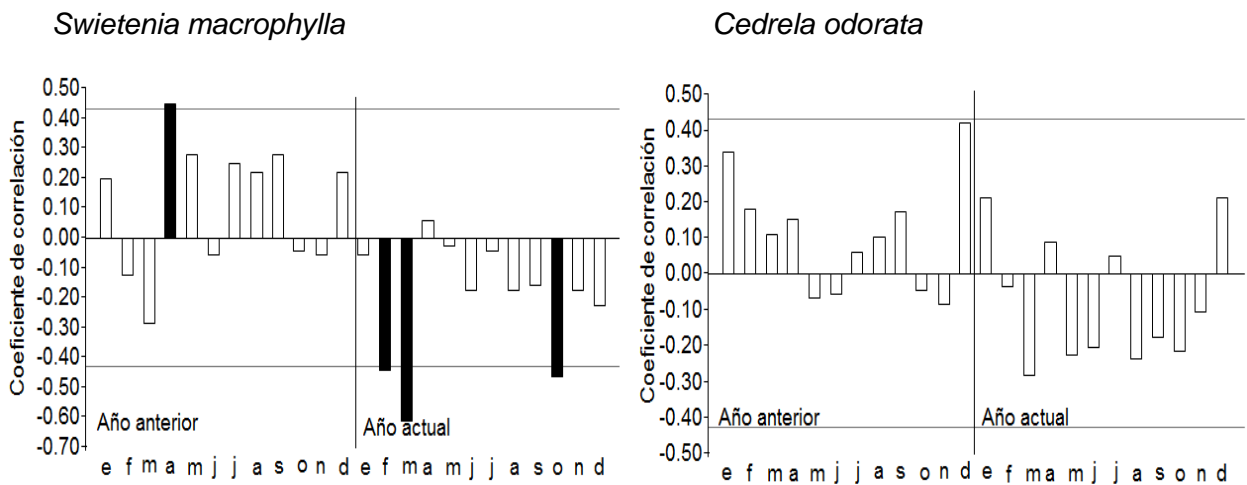


Figura 10. Coeficientes de correlación de Pearson del IAA *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* con los promedios de la temperatura mínima del año anterior y actual, las barras negras muestran los meses donde existe correlación significativa.

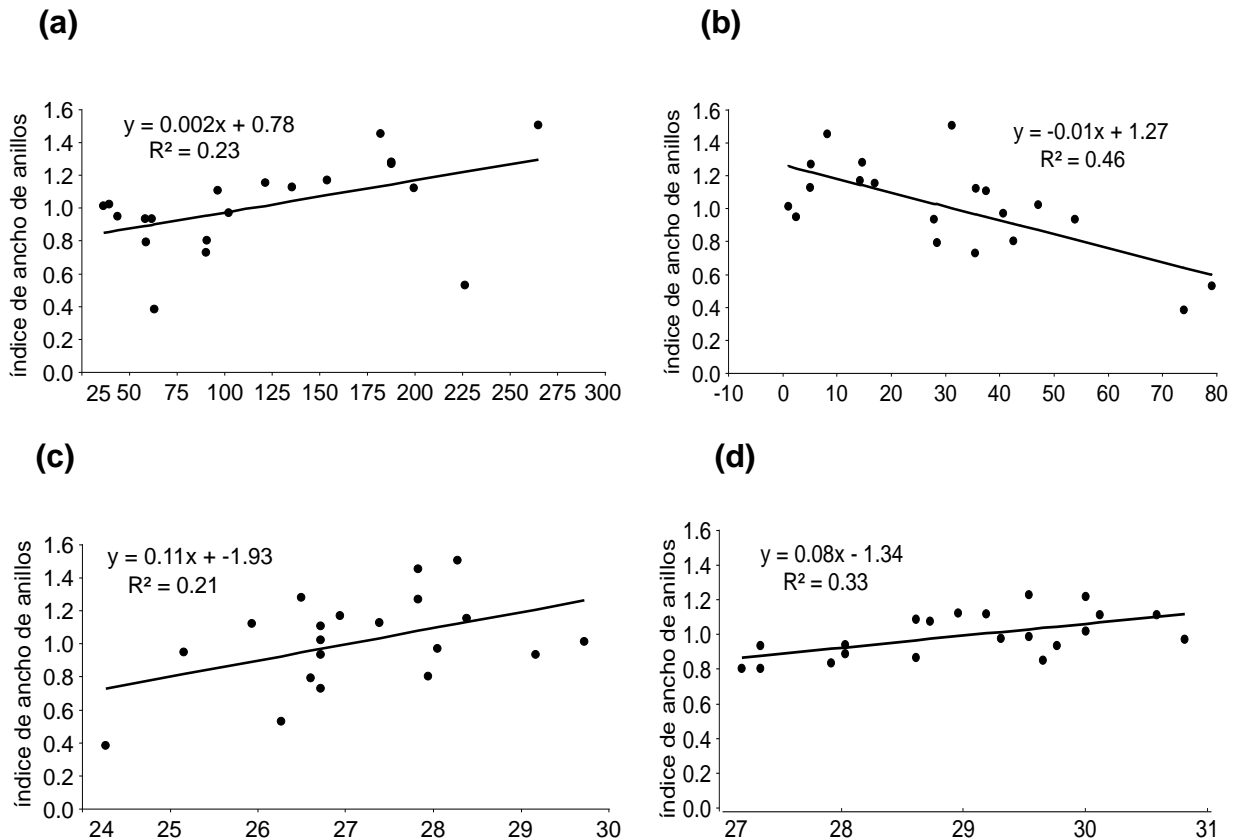


Figura 11. Relación del índice de ancho de anillos IAA de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* con precipitación y la temperatura. (a) relación de la precipitación del mes de julio del año anterior IAA *Swietenia macrophylla*. (b) relación de la precipitación del mes de marzo del año anterior con el IAA de *Swietenia macrophylla*. (c) relación de la temperatura del mes de enero del año anterior con el IAA de *Swietenia macrophylla*. (d) relación de la temperatura del mes de marzo del año actual con el IAA de *Cedrela odorata*.

2.4. Discusión

2.4.1. Anualidad de los anillos de crecimiento

Se recolectaron 90 muestras radiales (núcleos) por especie, donde se validaron un total de 92 series, 57 para caoba y 35 para cedro. El porcentaje de árboles incluidos en las cronologías fue relativamente alto. Otros autores que han trabajado con el género *Swietenia* han utilizado datos parecidos (Alvarado *et al.* 2010). Por ejemplo, en un estudio realizado por Pereyra Espinoza *et al.* (2014), para la especie *Cedrela odorata* en la selva central de Perú, han utilizado un número de árboles y series radiales parecidas a este estudio.

Los resultados en este estudio demuestran que la formación de los anillos de crecimiento en estas dos especies es anual. Por lo tanto, estos resultados concuerdan con los encontrados en otras investigaciones. Por ejemplo, en el caso de la caoba, un estudio realizado en bosques naturales de la Amazonia Brasileña también se demostró que esta especie forma anillos de crecimiento anual (Free *et al.* 2014). Por otro lado, Brien y Zuidema (2006), analizaron los anillos de crecimiento de *Cedrela odorata* en bosques naturales de Bolivia y encontraron que el cedro también forma anillos anuales.

Así mismo, se puede mencionar que existió una variabilidad de crecimiento muy significativa entre árboles individuales en las dos especies. Es normal encontrar amplios rangos de variación de las tasas de crecimiento entre árboles de la misma especie en bosques tropicales densos (Finegan *et al.* 1999). Además, esta variación posiblemente se dio por que al momento de recolectar las muestras en el campo, no se hizo una diferenciación del bosque con base en las áreas intervenidas y no intervenidas silviculturadamente. Camacho y Finegan (1997), encontraron que el crecimiento de los árboles es mucho mayor cuando se realiza aclareos en el bosque y la disminución de la competencia entre los árboles. Se recomienda que al momento de realizar este tipo de estudios en el futuro, sería importante diferenciar estas áreas (áreas intervenidas y no intervenidas) y hacer comparaciones en cuanto al ancho de anillos de crecimiento en los árboles analizados entre la misma especie estudiada.

A nivel general los resultados en estas dos especies confirman lo encontrado por otros autores, que la existencia de anillos de crecimiento anuales, es evidente para muchos árboles de especies en diferentes ecosistemas tropicales (Stahle *et al.* 1999; Worbes 2002; Roig y Zevallos Pollito 2009; Rozendaal y Zuidema 2011).

En los bosques de las concesiones forestales de Petén, no existen estudios de esta índole, sin embargo, en bosques de la amazonia Brasileña, Peruana y Bolivia, que son muy parecidos a los bosques de la región donde se desarrolló el estudio, se han elaborado varias investigaciones que han demostrado la formación de anillos de crecimiento anual en los árboles de *Cedrela odorata* y *Swietenia macrophylla* (Botosso y Tomazello Filho 2001; Lisi *et al.* 2008; Rozendaal y Zuidema 2011).

Se observaron pocos anillos falsos en las dos especies, sin embargo, en *Swietenia macrophylla* se encontró un número relativamente mayor, esto posiblemente por la forma

del fuste del árbol que no siempre es cilíndrico y por contrafuertes (gambas). Además, en esta especie se muestrearon árboles más viejos que hace aproximadamente 60 años ya habían alcanzado su etapa de madurez (turno biológico), lo cual provoca un apalancamiento o anillos apilados (muy estrechos) que dificulta la identificación de los mismos (Alvarado *et al.* 2010). En el caso de *Cedrela*, se puede considerar como una especie relativamente fácil de verificación de los patrones de crecimiento y la formación de anillos de crecimiento Dünisch (2002, 2003).

Los falsos anillos muchas veces pueden ser caracterizados como verdaderos y no lo son, estos anillos regularmente corresponde a camadas de crecimiento formadas al final de la estación seca (Priya y Bhat 1998; Heinrich 2004). Por último, es importante mencionar que la aparición de falsos anillos está conectado a los factores ambientales y genéticos de cada especie en particular (Tomlinson y Craighead 1972; Dünisch *et al.* 2002; Dünisch *et al.* 2003).

2.4.2. Modelos de crecimiento

Las concesiones forestales de la reserva de Biosfera Maya (RBM) en Petén, son áreas de bosques que están siendo intervenidas bajo el concepto de manejo forestal sostenible, es decir, que la ordenación del manejo forestal a largo plazo se basa en criterios como: ciclos de corta (CC); que se determinan en función de las tasa de crecimiento de los árboles, diámetro mínimo de corta (DMC); que se estima con base en la madures óptima de los árboles y la abundancia dentro del bosque (CONAP 2002).

Según el Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP), los bosques de las concesiones forestales en Petén, están siendo manejados a través de ciclos de corta de 40 años. Estos ciclos de corta se han establecido a través de la poca información existente sobre el crecimiento de los árboles en la zona, que se ha generado a través de las mediciones de parcelas permanentes usando mediciones repetidas del diámetro, como por ejemplo estudios realizados por Clark y Clark (1996) y Finegan *et al.* (1999). Así mismo, para el establecimiento de los ciclos de corta en estas especies, se ha utilizado información de estudios desarrollados en otras zonas, especialmente en los bosques de Sur América. Los estudios sobre el crecimiento de *Swietenia macrophylla* elaborados por el CONAP han reportado un IMA de 0.40 cm. Estos datos al mismo tiempo han servido para proyectar el crecimiento de *Cedrela odorata*.

Está claro que para la planificación a largo plazo del manejo forestal sostenible, se necesita información precisa sobre las tasas de crecimiento de los árboles comerciales (Brienen y Zuidema 2006; Schöngart 2008; Rozendaal y Zuidema 2011). Sin embargo, haciendo un análisis exhaustivo en la zona donde se desarrolló el presente estudio, existe poca información precisa sobre el crecimiento de los árboles durante toda su vida. Esta situación ejemplifica que la gestión forestal en áreas tropicales no se hace basada en criterios de datos de crecimiento para una especie específica en un sitio en particular (Schöngart *et al.* 2007). Por tanto, los resultados de crecimiento a través del análisis dendroecológico en este estudio pueden servir como un insumo muy importante para la

ordenación o planificación en el aprovechamiento sostenible de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* en la RBM (Brienen y Zuidema 2006; Schöngart 2008).

En el presente estudio se usaron dos funciones de crecimiento (Gompertz y Sigmoidal) para modelar el crecimiento de *Swietenia Macrophylla* y *Cedrela odorata*.

Los resultados del ajuste de estas funciones en *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* demuestran que existe variación individual de crecimiento entre los árboles estudiados en las dos especies. En algunos estudios anteriores sobre el ajuste de modelos de crecimiento no han tomado en cuenta esta variabilidad entre los árboles (Schöngart *et al.* 2007). Se podría decir que cuanto existen estas simplificaciones en los modelos (solo efectos fijos) posiblemente las proyecciones de crecimiento son poco realistas y que se puede subestimar el crecimiento de los árboles a largo plazo. Sin embargo, en un estudio de *Swietenia macrophylla*, realizado por Free *et al.* (2014) en la amazonia brasileña sí tomaron en consideración la variabilidad de crecimiento para cada árbol modelado, presentando así datos más precisos y muy parecidos a los encontrados en este estudio sobre el incremento medio anual para *Swietenia macrophylla* en esa región. Por tanto, el ajuste de funciones de crecimiento utilizando modelos no lineales mixtos tiene la ventaja que se puede desarrollar una curva de todos los árboles con mayor precisión (Free *et al.* 2014).

El crecimiento de los árboles está influenciado por diferentes factores ambientales, tales como: posición sociológica, tipo de suelo y factores de competencia que disminuyen o aceleran el crecimiento de cada árbol (Stahle *et al.* 1999). Es decir, que los patrones de crecimiento de cada árbol dependen de la calidad del sitio. Así mismo, es importante mencionar que en este estudio, los diferentes árboles analizados mostraron patrones de crecimiento ontogénico, como es de esperar; las tasas de crecimiento fueron menores en la etapa juvenil, aumentando en la edad media y disminuyeron en la edad madura, que resulta en cambios en la anchura de los anillos. Este comportamiento de crecimiento rara vez es considerado en el análisis de resultados de crecimiento de árboles en parcelas permanentes de medición en la RBM y la mayoría de bosques tropicales (Finegan *et al.* 1999).

En las dos especies, se estimaron edades para árboles con diámetros menores de 30 cm de DAP y para árboles mayores a 50 cm de diámetro. Las edades estimadas para caoba en este estudio, son parecidas a los rangos de edades encontrados por otros autores en los árboles de *Swietenia macrophylla* (Dünisch *et al.* 2003). Así mismo, estos resultados confirman lo encontrado por Free *et al.* (2014), en *Swietenia macrophylla* donde árboles mayores a 60 cm de diámetro tenían entre 33 y 180 años de edad. Las edades encontradas en *Cedrela odorata*, fueron menores en relación con las edades de los árboles de caoba; sin embargo, los resultados estimados en *Cedrela* coinciden con las estimaciones de edades en la misma especie en un estudio realizado en Bolivia (Brienen y Zuidema 2006).

El incremento medio anual estimado para *Swietenia macrophylla* es bastante parecido al incremento medio anual utilizado por el CONAP (0.40 cm año⁻¹) para la planificación del aprovechamiento de esta especie en específico. Así mismo, el

incremento encontrado para *S. macrophylla* en este estudio, es similar a lo encontrado por Grogan *et al.* (2015) en un estudio elaborado recientemente en la RBM en Petén. Sin embargo, estos incrementos pueden ser superiores en sitios con condiciones óptimas, por ejemplo un estudio realizado por Shono y Snook (2006) en los bosques naturales de Belice, encontraron incrementos superiores a 1 cm año⁻¹.

El incremento medio anual estimado en *Cedrela odorata* fue mayor, 0.63 cm año⁻¹, y por lo tanto, se puede ajustar la forma de calcular el aprovechamiento permisible para esta especie. Estos resultados demuestran lo que otros autores han sospechado, que el *C. odorata* crece más rápido que *S. macrophylla* (Grogan *et al.* 2015).

Los turnos biológicos estimados a través del ajuste de las dos funciones, difieren entre las dos especies, así mismo, existió diferencia dentro de la misma especie cuando se ajustó el modelo con efecto fijo edad y luego con efectos aleatorios. Los resultados del ajuste del modelo con efecto fijo en la especie *Cedrela* confirman lo encontrado por Brien y Zuidema (2006). En el caso de la aplicación del modelo fijo en *Swietenia* los resultados son similares a los encontrados por Stahle *et al.* (1999). Por otro lado, los resultados de la simulación del crecimiento de los árboles de caoba con modelos mixtos en este estudio, afirman lo encontrado por Free *et al.* (2014).

En general la aplicación de modelos mixtos en el ajuste de funciones de crecimiento prevee un turno biológico de 92 años para que un árbol de crecimiento promedio de *Swietenia macrophylla* en las concesiones forestales de Petén alcance un diámetro de 48 cm. En el caso de *Cedrela odorata*, dichos modelos preveen un turno biológico de 85 años para que un árbol promedio pueda llegar a un diámetro de 65 cm. Brien (2005) estimó un ciclo biológico de 95 años para que los árboles de *Cedrela odorata* alcancen un diámetro de 60 cm en bosques tropicales al Norte de Bolivia.

2.4.3. Implicaciones para el manejo forestal

En un escenario hipotético de una población de *Swietenia macrophylla* en Petén, basado en los resultados de los modelos de crecimiento de la presente investigación, si se utiliza el incremento medio anual de 0.43 cm estimado para toda la vida de los árboles, estos crecen 17 cm en 40 años que es el ciclo de corta propuesto por el CONAP en la zona. Lo cual significa que los árboles remanentes deben tener un DAP de 43 cm para que alcancen el diámetro mínimo de corta (DMC) en un ciclo de corta de 40 años. Por otro lado, si se utiliza el incremento medio anual que corresponde al diámetro y la edad, los árboles crecen 20 cm durante los 40 años y los árboles remanentes tendrían que tener un diámetro de 40 cm para alcanzar el DMC durante el ciclo de corta propuesto por el CONAP.

En relación al *Cedrela odorata*, utilizando el IMA 0.63 cm estimado para toda la vida de los árboles, estos crecen 25 cm en 40 años y los árboles remanentes tendrían que tener 35 cm de DAP para alcanzar el DMC a un ciclo de corta de 40 años. Sin embargo, cuando se utiliza el IMA correspondiente al diámetro y la edad, los árboles crecen 30 cm

en 40 años, los árboles remanente tendrían que tener un DAP de 30 cm para alcanzar el DMC durante el turno de corta.

Por último, en este estudio se afirma lo encontrado por Free *et al.* (2014), Schöngart (2008), Brienen y Zuidema (2006), en que el uso de los anillos de crecimiento de los árboles para la gestión forestal, tiene varias ventajas en relación al método de remediación de parcelas permanentes. El análisis de los anillos de crecimiento produce valores directos de las edades de los árboles y las tasas de crecimiento en las diferentes edades de toda la vida de los árboles (largo plazo) y esto se vuelve más preciso que las extrapolaciones basadas en los datos de crecimientos a corto plazo. Los datos de árboles que muestran anillos grandes, son árboles que han alcanzado el dosel y han sobrevivido a los tamaños cosechables. Es decir, estos árboles que alcanzan el dosel son los que han crecido a tasas superiores a la media. Al usar datos de parcelas permanentes de muestreo, sería posible subestimar las tasas de crecimiento futuro de árboles que alcanzan el dosel.

2.4.4. Relación de clima con el crecimiento

El resultado de los análisis muestra que el crecimiento en *Swietenia macrophylla* está influenciado por la precipitación y la temperatura. Sin embargo, no se encontraron resultados que demuestren correlación de la precipitación con el crecimiento de *Cedrela odorata*, pero sí con la temperatura. Las correlaciones significativas que se encontraron en este estudio son comparables con otros estudios dendroecológicos sobre árboles tropicales (Stahle *et al.* 1999; Dünisch *et al.* 2003; Brienen y Zuidema 2005; Lisi *et al.* 2008; Andreacci *et al.* 2014). Las dos especies responden de manera particular al clima.

En *Swietenia macrophylla* se encontraron correlaciones positivas entre la precipitación del mes de julio del año anterior y negativas entre el mes de marzo del año anterior con el crecimiento. Estos resultados indican que el crecimiento de esta especie está limitado por la cantidad de lluvia, existen muchos estudios que han demostrado que el crecimiento de los árboles está influenciado por la precipitación, por ejemplo (Stahle *et al.* 1999; Worbes 1999; Brienen y Zuidema 2005; Lisi *et al.* 2008; Andreacci *et al.* 2014), por otro lado, estos mismos autores han demostrado que la precipitación también se correlaciona negativamente con el crecimiento.

La correlación de la precipitación con el crecimiento en caoba, posiblemente se deba a que es una temporada de transición de temporada lluviosa a seca y que es en ese mes donde se acumula reservas de lluvia almacenada en el suelo a medida que avanza la temporada seca (Brienen y Zuidema 2005). La correlación de la precipitación del año anterior con el crecimiento anual en *Swietenia macrophylla* coincide con la estación de crecimiento de dicha especie, a pesar que esta correlación es con la precipitación del año anterior.

Los resultados de las correlaciones negativas de la precipitación en *Swietenia* asociados al mes de marzo, posiblemente se produzcan porque generalmente esta especie crece en bosques bajos, en suelos pocos drenados de la zona. Debido a esto,

en la época seca y principalmente excesos de sequía y temperaturas fuertes se provoca una abertura de los poros del suelo y en algunos casos hasta grietas en las superficies, lo cual hace que no se conserve humedad, porque la precipitación se filtra demasiado rápido.

En *Cedrela odorata* no se encontraron relaciones significativas entre la precipitación y el crecimiento, esto contrasta con los resultados encontrados por Andreacci *et al.* (2014) quienes demostraron que existe correlación positiva y negativa de la precipitación mensual con el crecimiento de esta especie donde los niveles de precipitación son similares a los de la zona de estudio (1000 a 1500 mm). Así mismo, Brienen y Zuidema (2005) en un estudio realizado en los bosques tropicales de Bolivia en esta misma especie también explican que *Cedrela odorata* es una especie muy sensible a la precipitación, encontrado así correlaciones positivas fuertes en diferentes estaciones del año. Por otro lado, en otros estudios elaborados en esta especie y en general en árboles tropicales no han encontrado correlaciones fuertes de la precipitación con el crecimiento como es el caso del presente estudio. Por ejemplo, Clark *et al.* (2010) en una investigación sobre bosques tropicales elaborada en Costa Rica demostró que en algunos casos el crecimiento no está limitado por el aumento de las precipitaciones, pero sí por la fluctuación de los patrones en la radiación fotosintética.

Los resultados del presente estudio muestran que para las correlaciones fueron un poco débiles para *Swietenia macrophylla* y en el caso de *Cedrela odorata* no se encontraron correlaciones significativas con la precipitación, y para la temperatura la correlación fue bastante débil. Estos resultados posiblemente pueden estar asociados al bajo número de datos climáticos con que cuentan las estaciones de la zona; solo se tienen datos climáticos de los últimos 21 años.

En este estudio se encontraron correlaciones positivas entre las temperaturas y el crecimiento de las dos especies. En *Swietenia macrophylla* la temperatura del mes de enero del año anterior se correlacionó positivamente con el crecimiento.

Los resultados de las correlaciones positivas en el crecimiento de las dos especies, posiblemente se deben a dos factores climáticos en la zona; primero la correlación positiva que se da en caoba en el mes de enero del año anterior se da porque en esta zona, durante la época seca que corresponde de diciembre a abril las temperaturas nocturnas bajan parcialmente y generan una reserva de humedad al suelo justo cuando los árboles lo necesitan, reactivando el crecimiento (Clark *et al.* 2010).

La correlaciones negativas del IAA con las temperaturas mínimas, posiblemente se deban a que estas temperaturas mínimas se dan justamente en la temporada lluviosa, entonces, el exceso de lluvia y las temperaturas bajas, y suelos pocos drenados donde crece *Swietenia macrophylla*, provocan una disminución del metabolismo y por ende provoca el estrés en los árboles, dando como resultado el estancamiento en el crecimiento. Entonces, el exceso de lluvias o la saturación hídrica del suelo puede afectar negativamente los procesos fisiológicos relacionados al crecimiento en esta especie (Andreacci *et al.* 2014).

Por último, se debe mencionar que existe poca información climática en la zona para realizar este tipo de correlaciones. Las estaciones ubicadas en la zona de estudio, solo contaban con información climática de los últimos 21 años, y para realizar este tipo de estudios se necesita información climática por lo menos de 45 años, por ejemplo la mayoría de estudios elaborados en Sur América sobre la relación del clima con el índice de ancho de anillos de crecimiento de árboles tropicales, han utilizado datos climáticos de más de 50 años (Stahle *et al.* 1999; Brienen y Zuidema 2005; Boninsegna *et al.* 2009; Andreacci *et al.* 2014).

2.5. Conclusiones

Este estudio muestra que de acuerdo con la literatura citada, el uso de anillos de crecimiento tiene varias ventajas para la gestión forestal. El análisis de los anillos de crecimiento produce valores directos de las edades de los árboles y las tasas de crecimiento en las diferentes edades durante toda la vida de los árboles. Para *Swietenia macrophylla* se estimó el crecimiento para una cronología de 87 años, y una de 70 años para *Cedrela odorata*. Los resultados con el enfoque dendroecológico se vuelven más precisos que las extrapolaciones basadas en datos de crecimientos a corto plazo tomados en parcelas permanentes.

Los resultados del análisis dendroecológico muestran que las dos especies tienen diferentes valores de turnos biológicos, calculados estos con el criterio del cruce de la curva del incremento corriente anual con la del incremento medio anual. Además, los turnos estimados con criterios biológicos son diferentes al turno legal establecido por las autoridades Guatemaltecas. Las implicaciones de estos resultados deben de ser evaluados en los foros apropiados. Los turnos biológicos según el criterio del ICA máximo, llevarían al aprovechamiento de árboles muy pequeños.

Los resultados del presente estudio deben ser tomados en cuenta por las instituciones involucradas para el mejoramiento de los criterios en el aprovechamiento de estas dos especies.

2.6. Referencias

- Alvarado, J.R.; Tomazello Filho, M.; Pollito, P.A.Z.; Lobao, M.S. 2010. Variation of wood density and relationship with the tree-ring width of mahogany trees, *Swietenia macrophylla*, from Amazonian tropical forest of Peru. *Scientia Forestalis* (86): 171-179.
- Andreacci, F.; Botosso, P.C.; Galvão, F. 2014. SINAIS CLIMÁTICOS EM ANÉIS DE CRESCIMENTO DE *Cedrela fissilis* EM DIFERENTES TIPOLOGIAS DE FLORESTAS OMBRÓFILAS DO SUL DO BRASIL. *FLORESTA* (2): 323-332.
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago: 377-406.

- Baayen, R.H. 2007. The languageR package. Available on-line at URL: <http://cran.r-project.org/doc/packages/languageR.pdf>.
- Bates, D.; Maechler, M.; Bolker, B.; Walker, S. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7. This is computer program (R package). The URL of the package is: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Blackman, A. 2014. Strict versus Mixed Use Protected Areas. Guatemala's Maya Biosphere Reserve. 25 p.
- Blaser, J. 2011. Status of tropical forest management 2011. International Tropical Timber Organization.
- Boninsegna, J.A.; Argollo, J.; Aravena, J.; Barichivich, J.; Christie, D.; Ferrero, M.; Lara, A.; Le Quesne, C.; Luckman, B.; Masiokas, M. 2009. Dendroclimatological reconstructions in South America: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (3): 210-228.
- Botosso, P.; Tomazello Filho, M. 2001. Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. *Indicadores ambientais: conceitos e aplicações*. São Paulo: EDUC/COMPED/INEP: 145-171.
- Brienen, R.J.; Zuidema, P.A. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* (1): 1-12.
- _____. 2006. The use of tree rings in tropical forest management: projecting timber yields of four Bolivian tree species. *Forest Ecology and Management* (1): 256-267.
- Brienen, R.J.W. 2005. Tree rings in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain forest trees. Utrecht University.
- Brown, P.M. 2006. Climate effects on fire regimes and tree recruitment in Black Hills ponderosa pine forests. *Ecology* (10): 2500-2510.
- Camacho, M.; Finegan, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: el crecimiento diamétrico con énfasis en el rodal comercial. CATIE.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* (1): 235-244.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Oberbauer, S.F. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology* (2): 747-759.
- CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas,). 2010. Manual para la administración forestal en áreas protegidas Beltetón, C.; Charnaud, M.M.; Salazar, I.; Martínez, G.; Pérez-Puerto, G.; Tzirín, J.; Alvarez, E. eds. Guatemala, CONAP. 338 p.
- Cook, E.R.; Holmes, R.L. 1986. Users manual for program ARSTAN. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, USA.
- Cook, E.R. 1987. The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-ring bulletin*.
- Coster, C. 1927. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung inden Tropen. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*: 49–161.
- Díaz, J.D.G.; Rivas, A.I.M.; Rueda, J.Á.T. 2007. Distribución del cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) en el estado de Hidalgo, bajo condiciones actuales y escenarios de cambio climático. *Madera y Bosques* (2): 29-49.
- Dünisch, 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* (2): 101-119.

- Dünisch, O.; Montóia, V.R.; Bauch, J. 2003. Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees* (3): 244-250.
- English, H. 1998. Dendrochronology. Guidelines on producing and interpreting dendrochronological dates. England., 39p p. Consultado 19 oct., 2014.
- Escobar, M.B. 2013. Estudio dendroecológico de la dinámica forestal en un gradiente altitudinal tropical. Maestría. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 117 p.
- Fao, F. 2012. Agriculture Organization (2009). State of the worlds forests.
- 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* (3): 159-176.
- Free, C.M.; Landis, R.M.; Grogan, J.; Schulze, M.D.; Lentini, M.; Dünisch, O. 2014. Management implications of long-term tree growth and mortality rates: A modeling study of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*: 46-54.
- Fritts, H. 1976. Tree rings and climate. 2nd edition. USA. The Blackburn Press. 567p.
- Giam, X.; Clements, G.R.; Aziz, S.A.; Chong, K.Y.; Miettinen, J. 2011. Rethinking the 'back to wilderness' concept for Sundaland's forests. *Biological Conservation* (12): 3149-3152.
- Giraldo Jiménez, J.A. Anillos, clima y actividad solar. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.
- Gómez, I.; Méndez, V.E. 2007. El caso de la Asociación de Comunidades Forestales de Petén (ACOFOP). 57 p.
- Grissino-Mayer, H. 1996. Dendrochronology., Consultado 06 de Nov., 2014. Disponible en <http://www.sonic.net/bristlecone/dendro.html>.
- _____. 1997. Principles of Dendrochronology. Consultado 06 de Nov., 2014. Disponible en <http://www.ltrr.arizona.edu/people/henri/princip.htm>.
- Grissino-Mayer, H.D. 2001. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. Tree-ring research.
- Grogan, J.; Free, C.; Morales, G.P.; Johnson, A.; Alegria, R.; Hodgdon, B. 2015. Sustaining the Harvest: Assessment of the conservation status of Big-leaf mahogany, Spanish cedar, and three secondary timber species populations in the forestry concessions of the Maya Biosphere Reserve, Petén, Guatemala. 18 p.
- Harms, K.E.; Paine, C.T. 2003. Regeneración de los árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Revista Ecosistemas* (3).
- Heinrich, I. 2004. Dendroclimatology of *Toona ciliata*. Australian National University.
- Hernández, J.I.V.; Lazalde, J.R.V.; Terrazas, T.; Ayala, J.L.L. 2006. Anillos de crecimiento y su periodicidad en tres especies tropicales del estado de Colima, México. *Agrociencia* (4): 533-544.
- Hodgdon, B.D.; Hayward, J.; Samayoa, O. 2013. Putting the plus first: community forest enterprise as the platform for REDD+ in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal*: 365-383p.
- Holdridge, L.R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, 159 p.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring bulletin* (1): 69-78.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.(ns)*: 219-332.

- Imaña, J.; Encinas, O. 2008. *Epidometría Forestal*. Universidad de Brasilia, Departamento de Ingeniería Forestal. 72p.
- Jacoby, G.C. 1989. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *Iawa Journal* (2): 99-108.
- Kaennel, M.; Schweingruber, F.H. 1995. *Multilingual glossary of dendrochronology*. Paul Haupt AG Bern.
- Kattan, G. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*: 561-582.
- León, W.; Espinoza, N. 2001. *Anatomía de la madera*. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Hartshorn, G.; Peralta, R. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* (02): 97-109.
- Lisi, C.S.; Fo, M.T.; Botosso, P.C.; Roig, F.A.; Maria, V.R.; Ferreira-Fedele, L.; Voigt, A.R. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *Iawa Journal* (2): 189-207.
- Lloyd, J.; Farquhar, G.D. 2008. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (1498): 1811-1817.
- Mansourian, S.; Parrotta, J.A.; Sasaki, N.; Schmitt, C.B.; Thompson, I.D.; van Vliet, N. 2012. Impacts of forest and land management on biodiversity and carbon. *Understanding Relationships between Biodiversity, Carbon, Forests and People: The Key to Achieving REDD+ Objectives*: 53.
- McCarthy, B. 1998. *Dendrochronology Seminar*. P BIO-69 Dendrochronology Seminar 500 Server. Ohio University Ohio University. .
- Pearson, H.L.; Vitousek, P.M. 2001. Stand dynamics, nitrogen accumulation, and symbiotic nitrogen fixation in regenerating stands of *Acacia koa*. *Ecological Applications* (5): 1381-1394.
- Pereyra Espinoza, M.J.; Guillen, I.; Janet, G.; Santos Morales, M.; Arisméndiz, R. 2014. Potencialidad de *Cedrela odorata* (Meliaceae) para estudios dendrocronológicos en la selva central del Perú. *Rev. biol. trop* (2): 783-793.
- POuLSEN, J.R.; CLARK, C.J. 2010. 3.1 congo Basin timber certification and biodiversity conservation. *Biodiversity conservation in certified forests*: 55.
- Priya, P.; Bhat, K. 1998. False ring formation in teak (*Tectona grandis* Lf) and the influence of environmental factors. *Forest Ecology and Management* (3): 215-222.
- Putz, F.E.; Nasi, R. 2009. Carbon benefits from avoiding and repairing forest degradation. *Realising REDD*: 249.
- Putz, F.E.; Zuidema, P.A.; Synnott, T.; Peña-Claros, M.; Pinard, M.A.; Sheil, D.; Vanclay, J.K.; Sist, P.; Gourlet-Fleury, S.; Griscom, B. 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conservation Letters* (4): 296-303.
- RODRIGUEZ, R. 2008. *Curso de Dendrocronología Básica*. Universidad Privada de Piura-Laboratorio de Dendrocronología.
- Roig, F.A.; Zevallos Pollito, P.A. 2009. Dendrocronología y dendroecología tropical: Marco histórico y experiencias exitosas en los países de América Latina. *Ecología en Bolivia* (2): 73-82.

- Rozendaal, D.M.; Zuidema, P.A. 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees* (1): 3-16.
- Sass-Klaassen, U.; Couralet, C.; Sahle, Y.; Sterck, F.J. 2008. Juniper from Ethiopia Contains a Large-Scale Precipitation Signal. *International Journal of Plant Sciences* (8): 1057-1065.
- Schoengart, J.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Ayres, J.M.; Hüttermann, A.; Worbes, M. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño–Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* (5): 683-692.
- Schöngart, J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Junk, W.J.; Worbes, M. 2005. Wood growth patterns of *Maclobium acaciifolium* (Benth.) Benth.(Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia* (3): 454-461.
- Schöngart, J.; Orthmann, B.; Hennenberg, K.J.; Porembski, S.; Worbes, M. 2006. Climate–growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. *Global Change Biology* (7): 1139-1150.
- Schöngart, J.; Wittmann, F.; Worbes, M.; Piedade, M.T.F.; Krambeck, H.-J.; Junk, W.J. 2007. Management criteria for *Ficus insipida* Willd.(Moraceae) in Amazonian white-water floodplain forests defined by tree-ring analysis. *Annals of Forest Science* (6): 657-664.
- Schöngart, J. 2008. Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecology and Management* (1): 46-58.
- Secretaría de Planificación y Programación de la Presidencia (SEGEPLAN,). 2013. Diagnóstico Territorial de Petén. Guatemala, 184 p.
- Sheil, D.; Putz, F.E.; Zagt, R.J. 2010. Biodiversity conservation in certified forests. Tropenbos International.
- Shono, K.; Snook, L. 2006. Growth of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in natural forests in Belize. *Journal of Tropical Forest Science* (1).
- Simmons, C.; Tarano T, J.; Pinto, J. 1959. Clasificación de reconocimiento de los suelos de la Republica de Guatemala. Trad. P Tirado-Sulsona. Guatemala, GT. 1000 p.
- Stahle, D.; Mushove, P.; Cleaveland, M.; Roig, F.; Haynes, G. 1999. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *Forest Ecology and Management* (2): 217-229.
- Stokes, M.A.; Smiley, T.L. 1968. An Introduction to Tree-ring Dating. University of Chicago Press: Chicago, Illinois.
- Swetnam, T.W.; Lynch, A.M. 1993. Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks. *Ecological monographs* (4): 399-424.
- Estado y aprovechamiento sostenible de la caoba en Centroamérica (2006). 2006. Taller regional sobre el manejo sostenible de la caoba en Centroamérica. Tejada, E.O.L. (ed.) Cambridge, Reino Unido. 2 p.
- Therrell, M.D.; Stahle, D.W.; Ries, L.P.; Shugart, H.H. 2006. Tree-ring reconstructed rainfall variability in Zimbabwe. *Climate Dynamics* (7-8): 677-685.
- Tomlinson, P.B.; Craighead, F.C. 1972. Growth-ring studies on the native trees of sub-tropical Florida. Ghouse, A, K, M., Yunus, M ed (s). Research trends in plant anatomy. Reprint: 39-51.
- Velázquez, J. 2002. Agrofenoclimatología. México, Universidad Autónoma del Estado de México.

- Worbes, M. 1988. Variety in structure of annual growth zones in *Tabebuia barbata* (E. Mey.) Sandw., Bignoniaceae, a tropical tree species from Central Amazonian inundation forests. *Dendrochronologia* (6): 71-89.
- _____. 1992. Site and sample selection in tropical forest. In: Cook ER; Kairiukstis LA. *Methods of Dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. 2 ed. Netherlands, Kluwer Academic Publishers. 394 p.
- 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* (3): 391-403.
- _____. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics—a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* (1): 217-231.
- Zamora C, R.; Barrera Hofmann, I. 2010. Diagnóstico y Marco de Referencia de la Estrategia y Plan de Acción para el Desarrollo Foresto-Industrial de Guatemala. Guatemala 125 p.
- Zimmer, H.; Baker, P. 2009. Climate and historical stand dynamics in the tropical pine forests of northern Thailand. *Forest Ecology and Management* (1): 190-198.
- Zumaeta, L.E.C. 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. Maestro en ciencias. Lima, Peru, Universidad Nacional Agraria la Molina 129 p.