

Recibido: 06/05/2013

Aceptado: 13/05/2013

Tasas de **crecimiento, mortalidad y reclutamiento** de vegetación en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional **Santa Rosa**, Costa Rica

Dorian Carvajal-Vanegas¹
Julio César Calvo-Alvarado²

Resumen

Los bosques secos tropicales se caracterizan por poseer una gran diversidad estructural y fisiológica en sus formas de vida. Sin embargo, la densidad, estructura y composición florística varían de acuerdo a la etapa de sucesión en la que se encuentre el bosque. El objetivo de este estudio fue estimar y comparar las tasas de crecimiento del diámetro, mortalidad y reclutamiento de tres estadios sucesionales del bosque seco tropical del Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica, mediante la evaluación de nueve parcelas permanentes de muestreo. Los resultados mostraron que los estadios poseen los siguientes incrementos medios anuales: temprano (1,60 mm/año), intermedio (2,20 mm/año) y tardío (1,20 mm/año). Se encontró una alta variación entre las parcelas evaluadas de un mismo estadio en cuanto a incrementos, número de especies y su composición. El mayor incremento para el estadio temprano se encontró en la clase diamétrica de 15-20 cm (5,20 mm/año), en el

Abstract

Rates of growth, mortality and recruitment of three tropical dry forest successional stages in Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Tropical dry forests are characterized by structural and physiological diversity in their lifestyles. However, the structure, composition and number of species, change according to stage of succession. The aim of this study was to estimate and compare the diameter growth of three successional stages in a tropical dry forest at the Santa Rosa National Park, through the evaluation of nine permanent sample plots. The results showed that the higher value of mean annual increment (MAI) was for the early stage (1,60 mm/year), the intermediate stage (2,20 mm/year) and the lower value was for the late stage (1,20 mm/year). A high variation between evaluated plots in the same stage was found in terms of MAI, number of species and their composition. The largest diameter

1. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal; Cartago, Costa Rica; dcarvajal@itcr.ac.cr, (506) 2550-2288

2. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal; Cartago, Costa Rica; jucalvo@itcr.ac.cr, (506) 2550-2211

intermedio en la clase de 20-25 cm (4,50 mm/año) y en la clase de 35-40 cm para el tardío (4,90 mm/año). En general las especies que muestran las tasas de crecimiento más conspicuas con altas tasas fueron *Rehdera trinervis* (17,00mm/año) y *Swietenia macrophylla* (12,20mm/año). Las especies que crecieron menos fueron las esciófitas del sotobosque de los estadios intermedio y tardío. Los porcentajes de mortalidad anuales calculados para el mismo período mediante el modelo logarítmico fueron de 1,3% (temprano), un 2,6% (intermedio) y el 1,5% (tardío). El reclutamiento promedio anual fue de 8,8%, 4,8% y 1,5% para los estadios temprano, intermedio y tardío. Se concluye que las principales causas de las diferencias entre estadios se deben principalmente a la composición de especies y en menor grado a factores biofísicos propios de cada sitio.

Palabras clave: *Rehdera trinervis*, *Swietenia macrophylla*, especies forestales, parcelas permanentes, diámetro, incremento medio anual, composición de especies, mortalidad de árboles, reclutamiento de árboles, bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

Introducción

El Área de Conservación Guanacaste (ACG) ubicada en el noroeste de Costa Rica, es un área dedicada a la restauración de los ecosistemas forestales naturales que por varios siglos estuvieron dedicados a pastos para la ganadería extensiva (Janzen 2000, Molina 2002). En el ACG se encuentran los parques nacionales Santa Rosa, Guanacaste y Rincón de la Vieja, también la Estación Experimental Forestal Horizontes y el Refugio de Vida Silvestre Bahía Junquillal. El Parque Nacional Santa Rosa fue creado por la Ley No. 3694 del 1 de julio de 1966, en el año 1971 cambia su nombre al actual según el decreto ejecutivo No. 1562-A y se amplía su extensión en varios decretos más, hasta llegar a un área de 38674 hectáreas (Hartshorn 1991, Jiménez-Rodríguez 2010). En este parque se encuentran las zonas de vida bosque húmedo premontano (Bh-P) y bosque seco tropical (Bs-T) según la clasificación de Holdridge (1967).

Aunque los Bs-T poseen un menor número de especies en comparación con los bosques húmedos tropicales, estos se caracterizan por poseer una mayor diversidad estructural y fisiológica en sus formas de vida (Mooney *et al.* 1995). Sin embargo, el número de especies e individuos varían de acuerdo a la etapa de sucesión (regeneración) en la que se encuentre el bosque (Kalacska *et al.* 2004). De los ecosistemas forestales tropicales existentes, el Bs-T ha sido uno de los más amenazados durante siglos (Fuchs *et al.* 2003, Powers *et al.* 2009, Calvo-Alvarado *et al.* 2009, Calvo-Alvarado *et al.* 2013). Sus suelos fértiles y climas agradables los hacen aptos para labores de agricultura y

increase for the early stage was found in the class diameter of 15-20 cm (5,20 mm/year), in the intermediate stage at 20-25 cm class(4,50 mm/year)and in the 35-40 cm class(4,90 mm/year) for the late stage. In general, species that grew the most were *Rehdera trinervis* (17,00mm/year) and *Swietenia macrophylla* (12,20 mm/year), and the ones that grew the least were the shade-tolerant species that grow in the understory of the intermediate and late stages. Annual mortality percentages calculated with the logarithmic model were 1,3%, 2,6%, and 1,5% in the early, intermediate, and late stage respectively; while the annual recruitment was estimated as 8.8%, 4.8%, and 1.5% for the same stages respectively. Therefore, the main differences among stages are related particularly to species composition and much less to site-specific biophysical factors.

Key words: *Rehdera trinervis*, *Swietenia macrophylla*, forest species, permanent plots, diameter, current annual increment, forest composition, tree mortality, tree recruitment, tropical dry forest, Santa Rosa National Park, Guanacaste, Costa Rica.

ganadería. La mayor parte de la alteración y destrucción de estos bosques se debe a factores antropogénicos (Murphy & Lugo 1986, Gillespie *et al.* 2000), incendios forestales e invasión de pastos exóticos, entre otros (Johnson & Wedin 1997, Vega 2002, Calvo-Alvarado *et al.* 2013).

Diversos estudios sobre la composición, dinámica y cambios asociados a los diferentes estadios sucesionales se han llevado a cabo en los Bs-T, Kalacska *et al.* (2004, 2005) describen la composición florística y la riqueza de especies en tres estadios de regeneración en un Bs-T del Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica. Powers *et al.* (2009) estudiaron la diversidad y estructura de la regeneración de un Bs-T en el PNSR en Costa Rica, teniendo en cuenta patrones geográficos y ambientales. Además; Alfaro *et al.* (2001) determinaron los cambios edáficos ligados a las etapas sucesionales de un Bs-T en Costa Rica. Sin embargo, pocos estudios se han realizado acerca del crecimiento diamétrico y mucho menos de la mortalidad y el reclutamiento en los Bs-T.

Algunos datos se han generado pero no tomaron en cuenta los estados sucesionales, por ejemplo Monge *et al.* (2002) estudiando la dinámica del bosque seco tropical en el Parque Nacional Palo Verde (Costa Rica, 10°20' N, 85°20' W) a partir de parcelas permanentes de muestreo reportaron un incremento anual de 4,16 mm/año, sugiriendo que estos bosques presentan características que los hacen tan dinámicos como los bosques húmedos tropicales. Por otro lado Meza y Mora (2002) presentaron incrementos medios anuales en promedio de 2,22 mm/año, en tres parcelas permanentes en un Bs-T, para el Parque Nacional Guanacaste (Costa Rica).

Este estudio es parte del proyecto: dimensiones humanas, ecológicas y biofísicas de los bosques secos tropicales (TROPY-DRY), (Nassar *et al.* 2008), conducido por la Universidad de Alberta, el Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR) y una red de universidades del continente americano, que tiene entre sus objetivos estudiar de manera comparativa los procesos de sucesión en el neotrópico (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). La información generada permitirá tener un mejor conocimiento acerca de la dinámica de crecimiento de la sucesión secundaria de los B-st y de su importancia en la restauración ecológica del paisaje y de sus servicios ambientales.

Los objetivos específicos planteados fueron determinar y comparar el incremento diamétrico anual, la mortalidad y el reclutamiento de tres estadios sucesionales: temprano, intermedio, tardío y la composición de las especies, en el PNSR, Costa Rica.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el Parque Nacional Santa Rosa ubicado en la provincia de Guanacaste entre el Golfo de Papagayo y la Carretera Interamericana Norte (10°53' N, 85°38' W). El parque se encuentra en las zonas de vida bosque seco tropical y bosque húmedo tropical según la clasificación de Zonas de vida de Holdridge (Holdridge 1967, Bolaños *et al.* 2005). La estación seca tiene una duración aproximada a los 6 meses, usualmente de noviembre a abril (Gillespie *et al.* 2000, Leiva *et al.* 2009a, Powers *et al.* 2009). La estacionalidad de la lluvia es determinada por el efecto de los vientos alisios del noreste y suroeste, así como del paso de la zona de convergencia intertropical (Guzmán & Calvo-Alvarado 2012).

Las parcelas de estudio se encuentran específicamente en la zona de vida bosque seco tropical que presenta una biotemperatura no menor de 24 °C y una precipitación media anual entre los 1500 y 2200 mm (Hartshorn 1991). Los suelos presentes en el PNSR presentan una alta heterogeneidad edáfica la cual es producto de su origen volcánico, los órdenes de los suelos se clasifican de acuerdo la taxonomía de suelos del USDA (Soil Survey Staff 2007) como: Entisoles, Vertisoles, Mollisoles, Alfisoles, Inceptisoles y Ultisoles; siendo los más comunes los dos primeros y por tanto la fertilidad no es una limitante pero sí la profundidad efectiva (Leiva *et al.* 2009a).

Diseño experimental

En el año 2006 se establecieron 9 parcelas permanentes rectangulares, tres en cada estadio sucesional: temprano (CR1E), intermedio (CR1I) y maduro (CR1L) (figura 1) y se aplicaron los protocolos de investigación del Proyecto Tropi-Dry (Nassar *et al.* 2008). El tamaño de las parcelas es

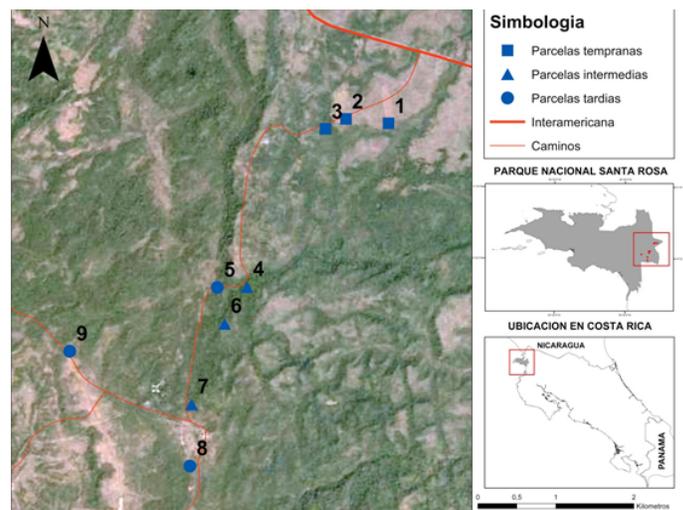


Figura 1. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo en el Parque Nacional Santa Rosa, Proyecto Tropi-Dry, Costa Rica

de 60 x 30 m cada una, para un área total 1800 m². Dentro de cada parcela se ubicó una sub-parcela experimental de 50 x 20 m, con un área efectiva de medición de 1000 m², dejando así un borde cinco metros a cada lado.

En cada parcela se midieron anualmente todos los individuos con un diámetro superior a 5 cm a la altura de pecho (dap) 1,3 m. Además cada año se registraron los ingresos y la mortalidad en cada parcela. Los datos se recolectaron todos los años en el mes de febrero entre el 2006 y 2011. Más detalle de variables y protocolos de colección de datos se encuentra descrito en Nassar *et al.* (2008).

Kalacska *et al.* (2004, 2005) describieron la estructura, composición florística, índice de área foliar, biomasa e historia del cambio de uso del suelo en los tres estadios sucesionales del PNSR. Según Kalacska *et al.* (2004) los bosques del estadio temprano crecieron después de varios incendios intensivos de pastos que tuvieron lugar a finales de la década de 1980, el estadio intermedio se vio afectado por la tala e incendios menos intensos a comienzos de la década de 1970. Las parcelas del estadio tardío se encuentran en áreas donde el último reporte de tala selectiva ocurrió en los años 1920, por su parte autores como Leiva *et al.* (2009b) indican que el estadio tardío de bosque del PNSR tiene más de 100 años.

Análisis de datos

Los parámetros demográficos como mortalidad (m) y reclutamiento (r) así como parámetros de crecimiento en el área basal: pérdida (l), ganancia (g) y crecimiento (i) fueron calculados con un modelo logarítmico (Lieberman y Lieberman 1987, Sheil *et al.* 1995, Condit *et al.* 1999; Hoshino *et al.* 2002, Marín *et al.* 2005) durante un periodo de 5 años (2006-2011). Todos estos parámetros fueron calculados con los individuos mayores a 10 cm dap. La mortalidad y reclutamiento en el número de árboles por hectárea fueron calculados por las siguientes formulas:

$$m = \frac{\ln N_{06} - \ln N_s}{T} \quad (1)$$

$$r = \frac{\ln N_{11} - \ln N_s}{T} \quad (2)$$

Donde N06 es el número de individuos presentes en el 2006, NS es el número de individuos sobrevivientes en el 2011 (NS = N06 – número de individuos muertos en el periodo), N11 = NS + número de individuos reclutados en el periodo de tiempo (T).

$$l = \frac{\ln BA_{06} - \ln BA_{s06}}{T} \quad (3)$$

$$g = \frac{\ln BA_{11} - \ln BA_{s06}}{T} \quad (4)$$

$$i = \frac{\ln BA_{11} - \ln BA_{s06}}{T} \quad (5)$$

Donde BA06 es el área basal de los individuos presentes en el 2006, BA_s06 es el área basal de los individuos en el 2006 presentes en el 2011, BA_s11 es el área basal en el 2011 de los individuos presentes en el 2011, BA11 = BA_s11 + el área basal de los individuos reclutados en el 2011.

Para el análisis de crecimiento se calcularon los incrementos medios anuales (IMA) únicamente con las mediciones de los individuos presentes entre el intervalo de los años 2006 y 2011, porque las diferencias de mediciones de año a año son tan pequeñas que es difícil obtener valores precisos (Murphy & Lugo 1986). Los datos de incremento con inconsistencias (probablemente por errores de medición o anotación) no fueron tomados en cuenta para los análisis, tampoco los árboles remanentes grandes (figura 2) ubicados dentro de las parcelas ya que estos distorsionan los incrementos para cada estadio. Para los individuos con varios ejes debajo del punto de medición (dap) se calculó un incremento promedio de todos los ejes.

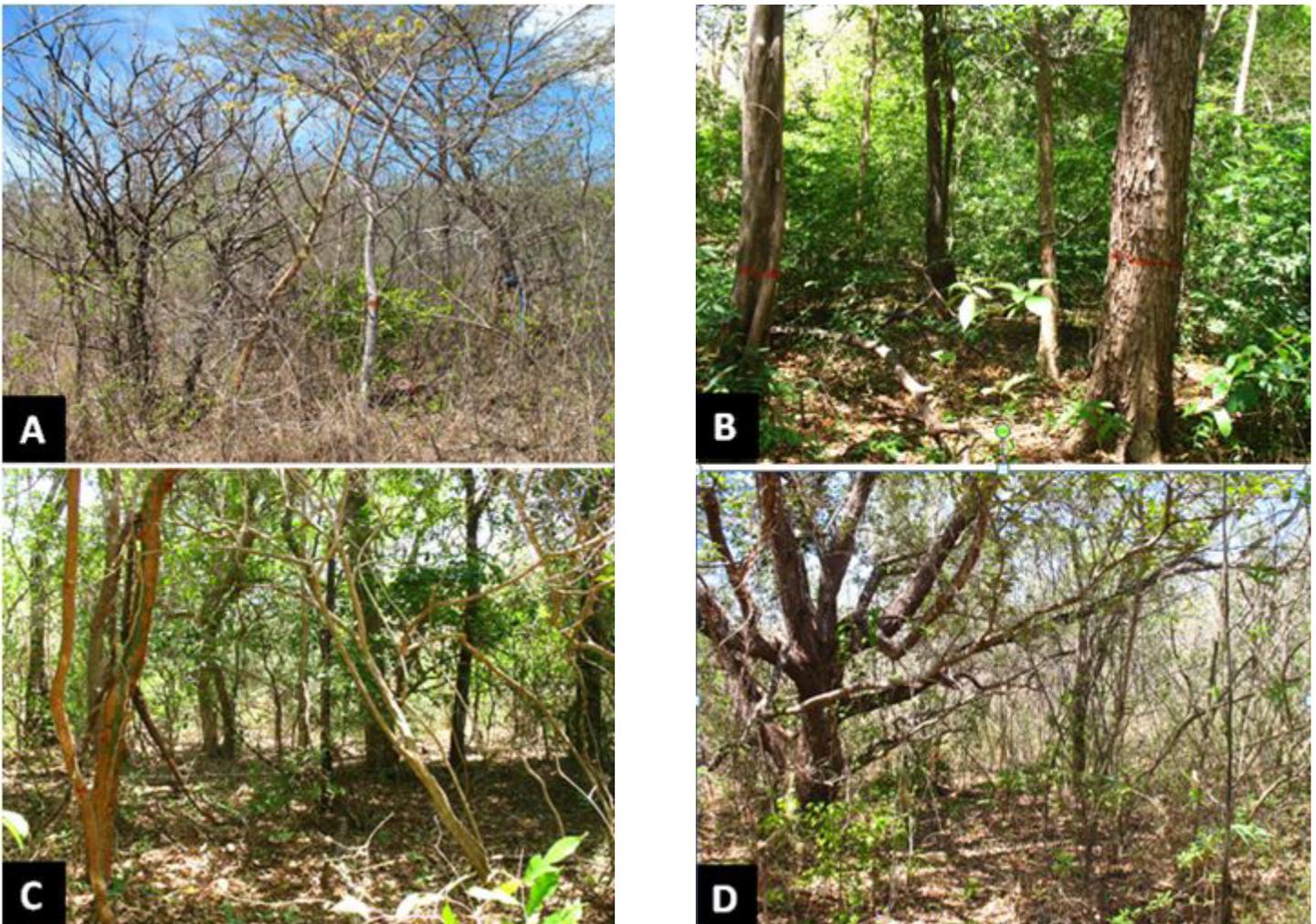


Figura 2. Imágenes de los estadios temprano (A), intermedio (B), tardío (C) y temprano con presencia de árboles remanentes (D), en el Parque Nacional Santa Rosa, Proyecto Tropi-Dry, Costa Rica

Se calcularon los incrementos medios anuales a partir de 5 cm de dap entre los años 2006-2011 para los tres estadios y para todas las categorías diamétricas. El IMA de cada individuo fue estimado con la siguiente ecuación (Marín *et al.* 2005):

$$IMA = \frac{dap11 - dap06}{T} \quad (6)$$

Para calcular los incrementos por estadio, clase diamétrica y por especie se procedió a usar la mediana en lugar del promedio, ya que los incrementos diamétricos no presentan una distribución normal y el uso de este parámetro estadístico disminuye el sesgo causado por valores extremos (Finegan & Camacho 1999, Marín *et al.* 2005). Para determinar las diferencias significativas de incrementos entre estadios sucesionales se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis 1952) con $\alpha=0,05$ y utilizando el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft Inc. 2004).

Como datos adicionales se calcularon el índice de complejidad de Holdridge (ICH), altura dominante, área basal, densidad y número de especies con un dap superior a 10 cm. Se fijó este diámetro con el fin de facilitar la comparación de resultados, ya que la mayoría de estudios basados en parcelas permanentes reportados en la literatura (Murphy & Lugo 1986, Gillespie *et al.* 2000, Spittler (2002), Marín *et al.* 2005) miden solamente los árboles de más de 10 cm de diámetro. Por último se calculó el índice de valor de importancia (IVI) de Curtis y McIntosh (1951); por ser una de las formas más empleadas en la literatura para obtener el valor del peso ecológico de las especies a partir de valores de abundancia, frecuencia y dominancia relativa dentro de parcelas (Spittler 2002, Monge *et al.* 2002).

Resultados y discusión

Estructura y composición de los estadios sucesionales

Se identificaron un total de 1001 individuos ≥ 5 cm dap distribuidos en 36 familias y 108 especies entre todas las parcelas. La composición de las familias y especies individuales cambió a lo largo del gradiente sucesional. En el estadio temprano se encontraron 295 individuos en 17 familias representadas por 32 especies. Cuatro de estas familias Verbenaceae, Fabaceae, Cochlospermaceae e Hippocrateaceae, abarcaron el 75,6% de los individuos muestreados. En el estadio intermedio, había 303 individuos (69 especies), pertenecientes a 28 familias. Ocho de estas familias cubren el 74,9% de los árboles muestreados siendo las familias Malvaceae y Fabaceae las principales. De un total de 33 familias y 403 individuos (66 especies) en el estadio tardío, siete familias ocupan el 73,8% de los individuos muestreados las principales familias son Euphorbiaceae, Rubiaceae e Hippocrateaceae.

Cuadro 1. Valores promedio con su desviación estándar de los parámetros estructurales ≥ 10 cm dap (altura dominante, área basal, densidad y número de especies) y el índice de complejidad de Holdridge en el año 2011 para tres estadios sucesionales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica

Estadio	Altura dominante (m)	Área basal (m ² /0.1ha)	Densidad (#/0.1ha)	Densidad especies (sp/ha)	ICH
Temprano	9,9 ± 0,9	0,6 ± 0,5	24 ± 7	6 ± 4	1,6 ± 2,4
Intermedio	17,1 ± 3,5	2,5 ± 1,6	49 ± 12	20 ± 6	50,9 ± 39,7
Tardío	22,4 ± 2,6	2,7 ± 0,3	62 ± 13	19 ± 4	74,2 ± 28,1

Todos los parámetros estructurales de los bosques incluidos en el Cuadro 1 mostraron un aumento de los valores conforme avanza el estadio. Sin embargo, existe una alta heterogeneidad mostrada por la alta desviación estándar, lo que implica diferencias entre las parcelas muestreadas por estadio. El ICH para el estadio tardío es 74,2 y de acuerdo con Holdridge (1967) el valor central de un bosque seco tropical maduro prístino debe estar alrededor de 45, mientras que el valor de un bosque tropical húmedo es 270. Como es de suponer, etapa temprana e intermedia tienen índices de HCI menos complejas.

Los resultados de este estudio son similares a los encontrados por Kalacska *et al.* (2004) en el Parque Nacional Santa Rosa, lo que confirma las diferencias en estadios de sucesión y una tendencia progresiva recuperación de la estructura del bosque. Las áreas basales estimadas para los estadios intermedio (25 m²/ha) y tardío (27 m²/ha) en este estudio se encuentran en el intervalo reportado de 17 a 40 m²/ha para Bs-T maduros mencionados por Murphy y Lugo (1986). Estos resultados son incluso mayores que el área basal promedio reportada por Gillespie *et al.* (2000) para seis Bs-T primarios en Nicaragua (22 m²/ha). Spittler (2002) en su estudio de la dinámica de los bosques secos secundarios de la región Chorotega encontró valores de área basal de 28m²/ha en bosque de 50 años, valor similar al encontrado en estadio intermedio de este estudio. También el autor menciona que ese valor de área basal no es diferente a la de los bosques primarios de la zona.

Reclutamiento, mortalidad y área basal

Período 2006-2011: en el estadio temprano hubo un total de 207 individuos/ha (≥ 10 cm dap) que vivían en el año 2006, de estos murieron 13 y 103 nuevos árboles fueron reclutados. En el estadio intermedio de 520 individuos/ha, 63 árboles murieron y 123 fueron reclutados. Por último, en el estadio tardío con 660 individuos/ha, 47 árboles murieron y 63 fueron reclutados. Los porcentajes de mortalidad anuales calculados para el mismo período mediante el modelo logarítmico fueron de 1,3% (temprano), un 2,6% (intermedio) y el 1,5% (tardío). Los valores de reclutamiento promedio anual fueron 8,8%, 4,8% y 1,5% para los estadios temprano, intermedio y tardío respectivamente, (cuadro 2). La

Cuadro 2. Tasas de mortalidad y reclutamiento, pérdida, ganancia y crecimiento en área basal para individuos mayores a 10cm (dap), en tres estadios en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica

Estadio	Mortalidad (%/año)	Reclutamiento (%/año)	Pérdida (%/año)	Ganancia (%/año)	Crecimiento (%/año)
Temprano	1,3	8,8	1,0	5,5	4,1
Intermedio	2,6	4,8	1,5	4,8	3,2
Tardío	1,5	2,0	0,9	3,3	2,3

mayor pérdida de área basal por año correspondió al estadio intermedio (1,5%). Finalmente la mayor ganancia (5,5%) y crecimiento (4,1%) en área basal por año se encontró en el estadio temprano.

Según Marín *et al.* (2005) las tasas de mortalidad de los bosques tropicales maduros varían considerablemente, desde el 0,9% en una Bs-T en Ghana a 2,91% en bosque mixto caducifolio en Tailandia. Las tasas de mortalidad para los estadios intermedio (2,6%) y tardío (1,5%) estimados en este estudio están dentro de los valores mundiales esperados para rodales maduros y son cercanos a los reportados por Sabogal y Valerio (1998) para Bs-T en Nicaragua (2,1%). La alta tasa de mortalidad en el estadio intermedio probablemente se deba a la competencia por los recursos (Franklin *et al.* 1987, Bigler & Bugmann 2003) y sobre todo a la muerte de las especies pioneras que llegan al final de su ciclo de vida (Kennard 2002, Van Mantgem *et al.* 2009). Los valores más altos de reclutamiento correspondieron al estadio temprano debido al hecho de que este estadio tenía el mayor espacio y disponibilidad de recursos que los individuos necesitan para reproducirse y crecer (Connell *et al.* 1984) en comparación con los otros estadios. Finalmente, el estadio tardío mostró los valores más bajos de mortalidad y reclutamiento, tendencia prevista para un estadio sucesional maduro. Lieberman y Lieberman (1987) encontraron que el reclutamiento y la mortalidad de árboles en bosques húmedos tropicales maduros muestran patrones similares.

Incrementos diamétricos por estadio

Se utilizaron los incrementos diamétricos de 724 individuos ≥ 5 cm dap encontrados en las 9 parcelas. Al analizar el incremento medio anual (IMA) de los tres estadios se obtuvo que el mayor incremento se dio en los estadios intermedio (2,2 mm/año) y temprano (1,6 mm/año), entre ambos no existió diferencia significativa ($p > 0,05$). Una causa para que ambos valores fueran estadísticamente similares pudo deberse a la gran variabilidad entre los incrementos entre especies sobretodo en el estadio intermedio. En cambio, ambos estadios si difirieron estadísticamente del tardío ($p < 0,00$). Este último presentó un IMA de 1,2 mm/año (cuadro 3). Murphy y Lugo (1986) mencionaron que los incrementos diamétricos en los Bs-T son usualmente menores a los 2 mm/año.

Cuadro 3. Incremento medio anual IMA (mm/año) con su rango y número de individuos para tres estadios sucesionales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica

Estadio	IMA (mm/año)	Rango (mm/año)	Número de individuos
Temprano	1,6 (a)	0,0-8,6	200
Intermedio	2,2 (a)	0,0-19,0	213
Tardío	1,2 (b)	0,0-12,4	311

Nota: las letras iguales representan similitudes ($p=0,05$)

En la Reserva de Vida Silvestre Chacocente (Nicaragua), Marín *et al.* (2005) reportaron incrementos diamétricos de 1,4 mm/año en un bosque decíduo y 2,4 mm/año en un bosque de galería. El estudio antes mencionado presentó incrementos diamétricos similares a los encontrados en PNSR que fueron desde 1,2 mm/año a 2,2 mm/año.

Las diferencias entre estadios pueden tener diversas causas, una de ellas relacionada al uso anterior del parque, que por varios siglos fue utilizado para ganadería (Arroyo-Mora *et al.* 2005, Leiva *et al.* 2009b). Por esta razón, se esperaría una alta compactación de los suelos en los estadios tempranos (Kennard & Gholz 2001). Otro factor mencionado por Calvo-Alvarado *et al.* (2009), que influye en el crecimiento de este estadio es que aún crece el pasto introducido Jaragua (*Hyparrhenia rufa*), que ejerce una fuerte competencia con la regeneración natural. Arroyo-Mora *et al.* (2005), mencionaron que en el estadio temprano del PNSR los árboles se encuentran más dispersos y separados que en otros estadios y por esto los fuertes vientos y la alta insolación retardan el establecimiento de especies de crecimiento secundario. Otro aspecto que se observó en el campo y confirma la mejora en las propiedades físicas del suelo conforme avanza la sucesión, es la mejor capacidad de infiltración del agua con respecto al estadio temprano, que durante la estación lluviosa se mantiene anegado durante varias semanas.

Por su parte la baja tasa de incremento del estadio tardío se puede deber a que los árboles ya están establecidos, la composición florística difiere mucho de los estadios anteriores con predominio de especies esciófitas que tienen menores IMAs que las especies pioneras y heliófitas, típicamente asociadas a los estadios temprano e intermedio (Lieberman & Lieberman 1987, Valerio y Salas 1998, Louman *et al.* 2001).

Incrementos por clase diamétrica

En el estadio temprano los mayores incrementos diamétricos se asociaron a la clase diamétrica 15-20 cm de diámetro (5,20 mm/año), únicamente existieron diferencias altamente significativas ($p < 0,00$) entre esta clase y la de 5-10 cm (1,40 mm/año). Por su parte, el estadio intermedio tuvo el máximo incremento en la clase diamétrica 20-25 cm (4,50 mm/año) y nuevamente presenta otro pico de incremento en la clase 40-45

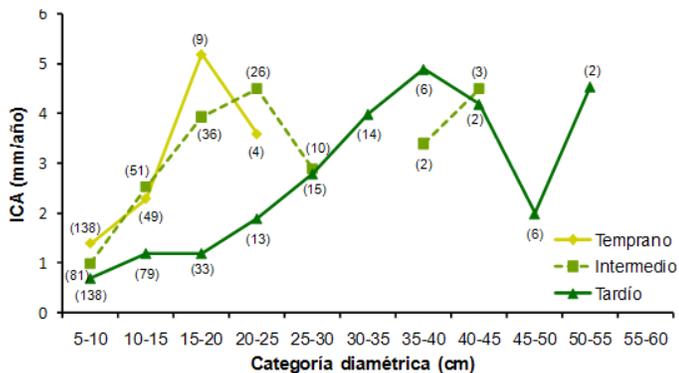


Figura 3. Incrementos medios anuales según clases diamétricas para tres estadios sucesionales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Nota: los números entre paréntesis corresponden a la cantidad de individuos por clase diamétrica según estadio.

cm (4,50 mm/año). Sin embargo, este último dato fue estadísticamente diferente al de la clase 20-25cm, aunque ambos incrementos fueron iguales. Por último, el estadio tardío concentró el mayor incremento en la clase 35-40cm (4,90 mm/año) de diámetro y el valor más bajo al igual que en los demás estadios en la clase 5-10cm (0,70 mm/año) (figura 3).

La posición de las clases diamétricas de mayor incremento en el estadio tardío se asemeja a los reportados por Meza y Mora (2002) en su estudio realizado en el Parque Nacional Guanacaste, donde en tres parcelas de bosque tropical seco encontraron los picos de crecimiento entre los 35 y 45 cm de diámetro (2,62-2,78 mm/año). Por su parte, Monge *et al.* (2002) en el Parque Nacional Palo Verde encontraron el máximo incremento en la clase diamétrica 50-60cm (5,85 mm/año). Es de suponer que estadios avanzados cuando los árboles alcanzan el dosel e incluso lo sobrepasan van a tener mayores incrementos ya que tienen una mayor disponibilidad de recursos, principalmente acceso a luz. Sin embargo, estos árboles no crecen indefinidamente y llega el punto en que su respiración es tal que las raíces y el follaje no pueden satisfacer sus necesidades y sus incrementos disminuyen hasta llegar a detenerse (Louman *et al.* 2001).

Las diferencias en los incrementos de cada clase diamétrica fue una de las causas de la gran variabilidad en los valores de IMA por estadios mostrados anteriormente en la figura 4. Otro factor que influyó en la variación de los incrementos dentro de las clases fue el número reducido de observaciones que aumentó la desviación estándar de la misma (Monge *et al.* 2002).

La figura 4 muestra las 3 especies con mayor IVI para el estadio temprano. En la clase diamétrica más baja (5-10 cm) los incrementos no sobrepasaron los 3 mm/año y en la clase de 15-20 cm alcanzaron su incremento más alto las especies *Rehdera trinervis* y *Byrsonima crassifolia* sobrepasando

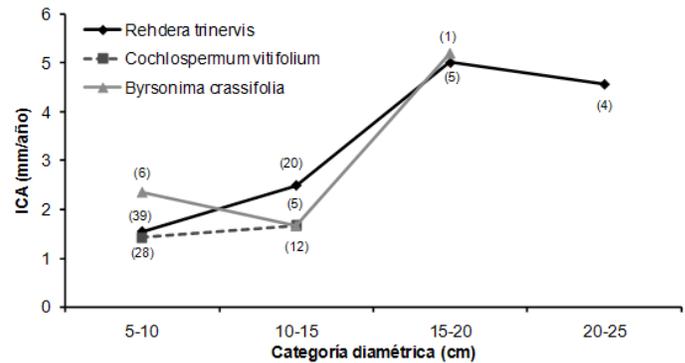


Figura 4. Incrementos medios anuales según clases diamétricas para las tres especies con mayor IVI en el estadio sucesional temprano, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Nota: los números entre paréntesis corresponden a la cantidad de individuos por clase diamétrica según estadio.

los 5 mm/año. El comportamiento de estas 2 especies fue muy similar al mostrado en la figura 4 para todo el estadio temprano por lo que es de suponer que estas dos especies son las que determinaron el comportamiento en incrementos de todo un estadio. De la especie *Cochlospermum vitifolium* no se encontraron individuos mayores a 15 cm de diámetro de la altura del pecho (dap).

En el estadio intermedio *R. trinervis* volvió a tener el valor más alto de IVI, sin embargo, los incrementos medios anuales del estadio intermedio (13,2-18 mm/año) fueron mucho mayores que los del estadio temprano (1,54-5 mm/año). Ghazoul y Sheil (2010) mencionan que árboles emergentes y de dosel, generalmente tienen un mayor incremento a mayores diámetros, lo que se comprueba con los datos de campo dado que los individuos de *R. trinervis* del estadio intermedio son todos árboles emergentes (figura 5).

La especie *Semialarium mexicanum* fue un caso particular; aunque es la segunda especie en valor de IVI no es de las más abundantes. Por este motivo los incrementos en las diferentes clases diamétricas resultan de muy pocos individuos: 15-20 cm (1) y 20-25 cm (2), entonces sería incorrecto tomar estos valores como representativos para la especie. Al igual que *S. mexicanum*, la especie *G. sepium* tampoco es de las más abundantes en el estadio intermedio y el incremento en la clase 5-10cm está dado por un solo individuo. En cambio las clases desde 10 hasta 25cm al tener más individuos presentaron un comportamiento más estable que tiende levemente a aumentar con las clase diamétrica.

En el estadio tardío la especie *Lysiloma divaricatum* se encontró en primer lugar del IVI principalmente por concentrar el 15% del área basal del estadio (Jiménez-Rodríguez 2010). La línea discontinua obedece a que no hay individuos presentes en todas las clases diamétricas, el comportamiento de la especie es el típico mencionado por Finegan *et al.* (1999) para grupos de especies del

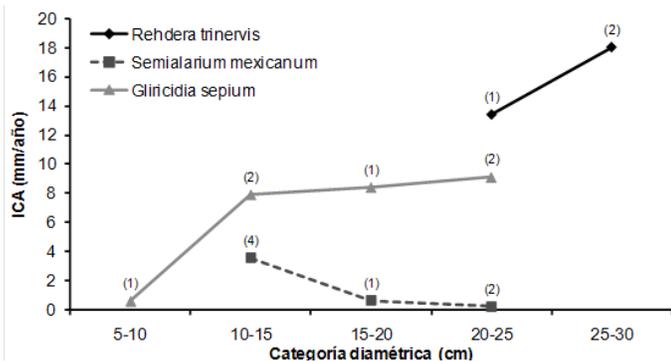


Figura 5. Incrementos medios anuales según clases diamétricas para las tres especies con mayor IVI en el estadio sucesional intermedio, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica

Nota: los números entre paréntesis corresponden a la cantidad de individuos por clase diamétrica según estadio

dosel superior y emergentes donde se dan los mayores incrementos, en este caso a partir de los 30cm. Clark y Clark (1992) estudiando seis especies emergentes en la estación biológica La Selva encontraron en árboles mayores a 30cm de (dap) incrementos diamétricos entre 5 y 14 mm/año. Por lo que *L. divaricatum* entra en esa categoría de incrementos. Sin embargo, se debe tener cuidado con estos datos ya que los incrementos por clase diamétrica están dados por solo un individuo (figura 6).

Especies *Exostema mexicanum* y *Sebastianiapavoniana* ilustran lo descrito por Louman, et al. (2001) sobre especies de los estratos bajos donde la curva de crecimiento es más suave. Ambas son especies esciófitas bastante frecuentes en el estadio tardío, principalmente *S. pavoniana* que representa el 36% de los individuos del estadio tardío. Se podría creer que el único individuo de *S. pavoniana* que se encuentra en la clase diamétrica de 25-30 cm, es el padre de muchos de los individuos de clases inferiores.

Especies con mayores y menores incrementos

Worbes (1999) reportó incrementos entre 1 y 10 mm/año para 37 especies arbóreas en un bosque semi-decuido de Venezuela. Finegan et al. 1999 reportaron en la Tirimbina incrementos de 0 a 19 mm/año. En este estudio el rango de incrementos se encuentra entre los 0,3 y 17 mm/año para 63 especies analizadas. Las especies *Rehdera trinervis* y *Swietenia macrophylla* son las que mayor incremento presentaron, ambas se encontraron en el dosel superior del estadio intermedio: *R. trinervis* (12,33±0,58 m), *S. macrophylla* (13,50±0,71 m), altura dominante del estadio (15,47±2,67 m) y pertenecen al grupo ecológico de las heliófitas durables (cuadro 4).

De las 10 especies con menor incremento medio anual, todas se encontraron en los estadios intermedio y tardío además ninguna de las especies tuvo individuos en el dosel superior. Vieira et al. (2005) en trabajos realizados en Manaos Brasil, obtuvieron incrementos similares a

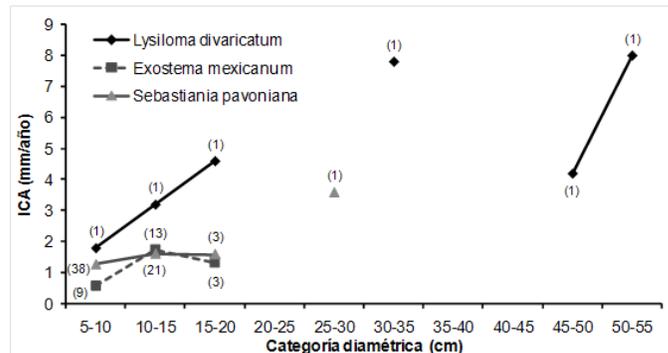


Figura 6. Incrementos medios anuales según clases diamétricas para las tres especies con mayor IVI en el estadio sucesional tardío, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Nota: los números entre paréntesis corresponden a la cantidad de individuos por clase diamétrica según estadio

los presentados en el cuadro 5 donde algunas de las especies más longevas (hasta 1000 años, datados por radiocarbono) tienen incrementos anuales de 0,1-0,3 mm. En los tres estadios se existen individuos que no presentaron ningún incremento (4,14%), el mayor número se encontró en el estadio tardío (18), seguido del intermedio (8) y solo 4 individuos en el estadio temprano. En general no hay una especie en particular que presente gran número de individuos sin incremento, solo se observó el caso de *S. mexicanum* y *S. pavoniana* ambos en el estadio tardío con 3 y 5 árboles sin incrementos respectivamente. Las causas de no encontrar incrementos se relacionan a errores de medición, lento crecimiento, descortezamiento como es el caso de especies como *B. crassifolia* o que algunos individuos han llegado a su máximo tamaño.

Consideraciones finales

Los incrementos diamétricos anuales en los Bs-T, por su corta estación de crecimiento casi corresponden al 50% de los incrementos en los bosques húmedos tropicales (Murphy & Lugo 1986). Como se ha discutido, son muchos los factores que influyen en el crecimiento y regeneración de las plantas (van Breugel et al. 2007) pero el factor que más influye en las diferencias en las tasas de crecimiento diámetro es la precipitación y longitud de la estación seca (Whigham et al. 1990, Clark & Clark 1992; Enquist & Leffler 2001).

Aparte de la diferencia de crecimiento entre años (Clark & Clark 1992, Finegan et al. 1999), también se da una variación en el incremento diámetro durante un mismo año, porque las condiciones ambientales no favorables como lo es una prolongada estación seca que induce a períodos de dormancia cambial (Rozendaal 2010, Worbes (1999) encontró en la Reserva Forestal Caparo, Venezuela que las especies siempre verdes solo dejan de crecer al final de la estación seca mientras que las especies deciduas cesan su crecimiento con el fin de las lluvias. Estas y otras variaciones en el incremento de las

Cuadro 4. Especies con mayor IMA (mm/año) para tres estadios sucesionales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica

Estadio	Especies	IMA (mm/año)	Rango (mm)	Número de individuos
Intermedio	<i>Rehdera trinervis</i>	17,0	13,4-19,0	3
Intermedio	<i>Swietenia macrophylla</i>	12,2	12,0-12,4	2
Intermedio	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	9,8	7,8-11,8	2
Intermedio	<i>Trophis racemosa</i>	9,1	2,0-14,2	10
Intermedio	<i>Byrsonima crassifolia</i>	8,3	1,8-13,8	8
Tardío	<i>Thouinidium decandrum</i>	8,2	7,2-9,2	2
Intermedio	<i>Gliricidia sepium</i>	7,8	0,6-11,2	6
Intermedio	<i>Acosmium panamense</i>	6,9	5,2-8,6	2
Temprano	<i>Pisonia aculeata</i>	6,0	2,4-8,6	6
Tardío	<i>Quercus oleoides</i>	4,7	2,6-6,8	16

Cuadro 5. Especies con menor IMA (mm/año) para tres estadios sucesionales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica

Estadio	Especies	IMA (mm/año)	Rango (mm)	Número de individuos
Intermedio	<i>Sterculia apetala</i>	0,3	0,2-0,4	2
Tardío	<i>Hymenaea courbaril</i>	0,3	0,2-0,4	2
Intermedio	<i>Piptadenia flava</i>	0,3	0,2-1,4	4
Tardío	<i>Chrysophyllum brenesii</i>	0,3	0,2-0,4	2
Tardío	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	0,3	0,0-3,8	12
Intermedio	<i>Sapranthus palanga</i>	0,4	0,0-2,4	5
Tardío	<i>Sapranthus palanga</i>	0,4	0,2-2,8	63
Tardío	<i>Tabebuia ochracea</i>	0,4	0,0-5,8	2
Intermedio	<i>Anona reticulata</i>	0,5	0,2-0,8	2
Intermedio	<i>Cordia panamensis</i>	0,6	0,2-3,0	11

especies del Bs-T hacen que sea difícil obtener valores precisos en un año de medición o incluso en periodos cortos (Murphy & Lugo 1986) y para solventar estas variaciones se hace necesario que las mediciones en bosque seco sean entre períodos más largos de tiempo para poder promediar los incrementos entre años.

Los estudios de crecimiento de bosques tropicales explican cuál es el grado de recuperación, avance y conservación de esos ecosistemas (Finegan 1996), su importancia en la repoblación de especies, corredores biológicos y los beneficios ambientales que los bosques conllevan (Arroyo-Mora *et al.* 2005). Además; se pueden relacionar estos incrementos en el ciclo de carbono de un bosque (Pussinen *et al.* 1997; Ordoñez *et al.* 2001; Vieira *et al.* 2005), sobretodo por su enorme potencial dentro de los bosques del futuro (Quesada *et al.* 2009).

Conclusiones

La composición de las familias, especies y los parámetros estructurales de bosque aumentan conforme avanza el estadio sucesional demostrando la recuperación de los sitios.

La mayor mortalidad se da en el estadio intermedio y puede ser por causa que, muchas especies cumplen su ciclo de vida a esas edades.

El mayor porcentaje de reclutamiento lo registra el estadio temprano esto debido a que cuenta con mayor espacio y recursos.

En el estadio tardío los valores de las tasas de mortalidad y reclutamiento tienden a equilibrarse, comportamiento esperado en avanzados estadios sucesionales.

Los mayores incrementos y tasas de reclutamiento se encontraron en los estadios temprano e intermedio.

Los mayores incrementos en los tres estadios se encuentran en las clases diamétricas de los árboles del dosel superior y se explica por su mayor acceso a recursos como luz y nutrientes.

En general las especies que poseen mayores incrementos se encuentran en el estadio intermedio y todos son individuos del dosel superior.

Las especies que poseen menores incrementos se encuentran en el estrato bajo de los estadios intermedio y tardío, con un alto nivel de competencia por los recursos.

Recomendaciones

El tiempo entre mediciones para calcular incrementos debe ser mayor, debido a que la tasa de crecimiento anual de los árboles es muy baja; y se podrían anotar los efectos, de los cambios por causa de las condiciones climáticas.

Para mejorar la confiabilidad de los datos de incremento sería mejor aumentar el número de parcelas o el tamaño de las mismas.

Para dar seguimiento a las tasas de mortalidad y reclutamiento es necesario hacer mediciones anuales, porque explican la dinámica del bosque asociada a la ecología de las especies, eventos climáticos o antropogénicos.

En los bosques secos tropicales con tasas de crecimiento tan bajas es recomendable no emplear la cinta diamétrica; sino, medir la circunferencia y luego convertirla en diámetro porque aumentaría la precisión de las medidas.

Agradecimientos

Este artículo es un resultado del proyecto TROPI-DRY: "Dimensiones Humanas, Ecológicas y Biofísicas de los Bosques Secos Tropicales"; proyecto desarrollado por una red de investigación respaldada por el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN II # 021, y financiada por el US National Science Foundation (Grant GEO-0452325) y a la Vicerrectoría de Investigación del Instituto Tecnológico de Costa Rica por su financiamiento. Agradecemos el apoyo técnico de: Juan Carlos Solano, Oscar Arias, Branko Hilje, Christian Baltodano, Cesar Rodríguez y Ana Julieta Calvo. Además de Roger Blanco y María Marta Chavarría del Área de Conservación Guanacaste.

Referencias

Alfaro, E.A., Alvarado, A, Chaverri, A. 2001. Cambios edáficos asociados a tres etapas sucesionales de bosque tropical seco en Guanacaste, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 25:7-20.

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

Bigler, C., Bugmann, H. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* 33:210-221.

Bolaños, R.A., Watson, V, Tosi, J. 2005. Mapa ecológico de Costa Rica (Zonas de Vida). San José, CR, Centro Científico Tropical 206. Esc. 1:200.000. Color.

Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sánchez-Azofeifa, A., Garvin, T. 2009. Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology & Management* 258:931-940.

Calvo-Alvarado J, Sánchez-Azofeifa Arturo, Portillo-Quintero, C. 2013. Neotropical seasonally dry forests. In *Encyclopaedia of Biodiversity*. 2nd ed. Waltham, MA, US, Academic Press. Vol. 5. p. 488-500.

Clark, D.A., Clark, D.B. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain-forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.

Condit, R., Ashton, P.S., Manokaran, N, LaFrankie, JV, Hubbell, S.P., Foster, R.B. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 354:1739-1748.

Connell, J.H, Tracey, J.G., Webb, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54:141-164.

Curtis, J.T., McIntosh, R.P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32:476-496.

Enquist, B.J., Leffler, A.J. 2001. Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: Individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology* 17:41-60.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11(3):119-124.

Finegan, B., Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology & Management* 121:177-189.

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 & Management* 121:159-176.

Franklin, J.F, Shugart, H.H., Harmon, M.E. 1987. Tree death as an ecological process. *BioScience* 37:550-556.

Fuchs, E.J., Lobo, J.A., Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the Tropical dry forest tree *Pachiraquinata*. *Conservation Biology* 17(1):149-157.

Ghazoul, J, Sheil, D. 2010. *Tropical rain forest ecology, diversity, and conservation*. Oxford, UK, University Press. p. 213-215.

Gillespie, T.W., Grijalva, A; Farris, C.N. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147:37-47.

Guzmán, I., Calvo-Alvarado, J. 2012. Water resources of the upper Tempisque river watershed, Costa Rica. *Tecnología en Marcha* 25(4):63-70.

Hartshorn, G.S. 1991. Plantas. In Janzen, DH; Chavarría, M. (Trads). *Historia natural de Costa Rica*. San José, Editorial Universidad de Costa Rica. p. 127-130.

Holdridge, L.R. 1967. *Life zone ecology*. San José, CR, Tropical Science Center. p. 40-43.

Hoshino, D., Nishimura, D., Yamamoto, S. 2002. Dynamics of major conifer and deciduous broad-leaved tree species in an old growth *Chamaecyparobtusa* forest, central Japan. *Forest Ecology & Management*, 159:133-144.

Janzen, D.H. 2000. Costa Rica's Area de Conservación Guanacaste: A long march to survival through non-damaging biodevelopment. *Biodiversity* 1:7-20.

- Jiménez Rodríguez, C.D. 2010. Intercepción de lluvia en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Tesis de Lic. Cartago, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Esc. de Ing. Forestal. 59 p.
- Johnson N.C., Wedin, D.A. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae Turing conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* 7(1):171-182.
- Kalacska, M.E.R., Sánchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado J, Quesada M., Janzen, D. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 200:227-247.
- Kalacska, M.E.R., Sánchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, JC; Rivard, B, Quesada, M. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forests. *Biotropica* 37:486-496.
- Kennard, D.K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: Patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18:53-66.
- Kennard, D.K., Gholz, H.L. 2001. Effects of high-and low-intensity fires on soil properties and plant growth in a Bolivian dry forest. *Plant & Soil* 234:119-129.
- Kruskal, W.H., Wallis, W.A. 1952. Use of ranks in one-criterion variable analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47(260):583-621.
- Leiva J.A., Mata, R, Rocha, O.J., Gutiérrez, M.V. 2009a. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. I. Características edáficas. *Revista de Biología Tropical* 57:801-815.
- Leiva, J.A.; Rocha, O.J. Mata, R, Gutiérrez-Soto, MV. 2009b. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical* 57:817-836.
- Lieberman, D., Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:347-358.
- Louman, B., Valerio, J., Jiménez, W. 2001. Bases ecológicas. In Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. *Sivicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. Turrialba, CR, CATIE. p.19-78.
- Marin, G.S., Nygard, R, Rivas, B.G., Oden, P.C. 2005. Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology & Management* 208:63-75.
- Meza, V.H., Mora, F. 2002. Crecimiento del diámetro y del área basal en tres parcelas permanentes en el bosque seco tropical, Parque Nacional Guanacaste, Costa Rica. In Chaverri, A; Quesada, R; Chaves, E; Fonseca, W; Sanabria, E. *Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamérica*. Heredia, CR, Universidad Nacional / INISEFOR. p. 198-209.
- Molina, M.A. 2002. Inducción del proceso de restauración del bosque seco tropical en el Área de Conservación Guanacaste (ACG), Costa Rica. In Chaverri, A; Quesada, R; Chaves, E; Fonseca, W; Sanabria, E. *Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamérica*. Heredia, CR, Universidad Nacional / INISEFOR. p. 41-47.
- Monge, A., Quesada, R., González, E. 2002. Estudio de la dinámica del bosque seco tropical a partir de parcelas permanentes de muestreo en el parque nacional Palo Verde, Bagaces, Costa Rica. In Chaverri, A; Quesada, R; Chaves, E; Fonseca, W; Sanabria, E. *Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamérica*. Heredia, CR, Universidad Nacional / INISEFOR. p. 175-184.
- Mooney, H.A.; Bullock, S.H.; Medina, E. 1995. *Introduction. Seasonally dry tropical forests*. Cambridge, US, Cambridge University Press. p. 1-8.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88.
- Nassar, J.M., Rodríguez, J.P., Sánchez-Azofeifa, A., Garvin, T., Quesada, M. 2008. *Manual of methods: Human, ecological and biophysical dimensions of tropical dry forests*. Caracas, VE, Ediciones IVIC. p. 18-21.
- Ordóñez, J.A., de Jong, B.H.J., Masera, O. 2001. Almacenamiento de carbono en un bosque de *Pinus pseudostrobus* en Nuevo San Juan, Michoacán. *Madera y Bosques* 7(2):27-47.
- Powers, J.S., Becknell, J.M.; Irving, J, Pérez-Aviles, D. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology & Management* 285(6):959-970.
- Pussinen, A., Karjalainen, T., Kellomäki, S., Mäkipää, R. 1997. Potential contribution of the forest sector to carbon sequestration in Finland. *Biomass & Bioenergy* 13(6):377-387.
- Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M, Fagundes, M, Fernandes, G.W.; Gamon, J.; Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D; Morellato, P; Powers, J; Neves, FS; Rosas-Guerrero, V; Sayago, R; Sánchez-Montoya, G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology & Management* 258:1014-1024.
- Rozendaal, D.M.A. 2010. Looking backwards: using tree rings to evaluate long-term growth patterns of Bolivian forest trees. *Riberalta, Bolivia, PROMAB*. 151 p. (Scientific Series 12).
- Sabogal, C., Valerio, L. 1998. Forest composition, structure and regeneration in a dry forest of the Nicaraguan Pacific coast. In Dallmeier, F; Comiskey, JA. (Eds.). *Forest biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean: Research and monitoring*. Man & The Biosphere Series. New York, US, UNESCO. Vol. 21. p. 187-212.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E.R., Fajardo, L., Gamon, J.A., Cuevas-Reyes, P. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37(4):477-485
- Sheil, D., Burslem, D.F.R.P., Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83:331-333.
- Soil Survey Staff. 2007. *Keys to soil taxonomy*. Washington, DC, US, USDA-NRCS. p. 435-512.

- Spittler, P. 2002. Dinámica de los bosques secundarios secos en la región Chorotega, Costa Rica. In Chaverri, A; Quesada, R; Chaves, E; Fonseca, W; Sanabria, E. Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamérica. Heredia, CR, Universidad Nacional / INISEFOR. p. 163-174.
- StatSoft Inc. 2004. STATISTICA 6.1 (Data Analysis Software System). Version 6. (CD-ROM). Disponible en www.statsoft.com
- Valerio, J., Salas C. 1998. Selección de prácticas silviculturales para bosques tropicales. Santa Cruz, BO, Proyecto BOLFOR. 29 p.
- Van Breugel, M., Bongers, F., Martínez-Ramos, M. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* 35(5):610-619.
- Van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Byrne, J.C., Daniels, L.D.; Franklin, J.F.; Fulé, P.Z., Harmon, M.E., Larson, A.J., Smith, J.M., Taylor, A.H., Veblen, T.T. 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science* 323:521-524.
- Vega, M, 2002. Los incendios forestales en el bosque seco, un problema regional de soluciones locales. In Chaverri, A; Quesada, R; Chaves, E; Fonseca, W; Sanabria, E. Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamérica. Heredia, CR, Universidad Nacional / INISEFOR. p. 41-47.
- Vieira, S., Trumbore, S., Camargo, P.B., Selhorst, D., Chambers, J.Q., Higuchi, N., Martinelli, L.A. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(51):18502-18507.
- Whigham, D.F., Zugastytowle, P., Cabrera Cano, E., O'Neill, J., Ley, E. 1990. The effect of annual variation in precipitation on growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatan of Mexico. *Tropical Ecology* 31(2):23-34.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo forest reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87:391-403.