



# Relación de la variabilidad climática con el crecimiento diamétrico de ocho especies arbóreas de bosque seco en Costa Rica

Juan Carlos Valverde<sup>1,2,\*</sup> , Dagoberto Arias<sup>2</sup>, Marvin Castillo<sup>3</sup>, Danilo Torres<sup>3</sup>

(1) Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Víctor Lamas 1290, Biobío, Chile.

(2) Laboratorio de Ecofisiología Forestal y Aplicaciones Ecosistémicas (ECOPLANT), Tecnológico de Costa Rica, 159-7050 Cartago, Costa Rica.

(3) Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, 159-7050 Cartago, Costa Rica.

\* Autor de Correspondencia: JC. Valverde [[jcvalverde@outlook.com](mailto:jcvalverde@outlook.com)]

> Recibido el 13 de septiembre de 2020 - Aceptado el 12 de enero de 2021

**Como citar:** Valverde, J.C., Arias, D., Castillo, M., Torres, D. 2021. Relación de la variabilidad climática con el crecimiento diamétrico de ocho especies arbóreas de bosque seco en Costa Rica. *Ecosistemas* 30(1): 2092. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2092>

## Relación de la variabilidad climática con el crecimiento diamétrico de ocho especies arbóreas de bosque seco en Costa Rica

**Resumen:** El crecimiento de árboles en el bosque seco tropical tiene una relación significativa con el clima el crecimiento se desarrolla en la época lluviosa y en época seca el crecimiento se estanca. Sin embargo, son pocas las especies con las que se cuenta de estudios de crecimiento. Por tanto, el estudio caracterizó los efectos de la variación climática en el crecimiento diamétrico (Cd) de las ocho especies arbóreas de mayor importancia en un bosque seco tropical en Costa Rica. Se seleccionaron 12 árboles por especie, en los cuales se midió el Cd entre el 2015 y el 2018, complementado con mediciones climáticas (temperatura, precipitación, humedad relativa y horas luz) y determinación de la densidad de la madera (Dm). Se desarrollaron ecuaciones de Cd con variables climáticas y se evaluaron relaciones de Dm con Cd. Los resultados mostraron que el Cd anual es de 3.04 mm en *Albizia niopoides*; 2.83 mm en *Bursera simaruba*, 2.07 mm en *Cordia alliodora*, 1.92 mm en *Cordia panamensis*, 0.68 mm en *Hymenaea courbaril*; 3.82 mm en *Luehea speciosa*; 1.63 mm en *Machaerium biovulatum* y 0.30 mm en *Handroanthus impetiginosus*; se encontró una fase de crecimiento en la estación lluviosa y leves contracciones diamétricas en la estación seca. Con la correlación significativa de Cd con precipitación y temperatura media anual se determinó una relación positiva entre Dc y precipitación y negativa entre Cd y temperatura promedio, lo cual permitió desarrollar ecuaciones lineales de predicción de crecimiento con R<sup>2</sup> superiores a 0.61 y errores menores a 1.00. Finalmente, se determinaron relaciones entre Cd y Dm; conforme Dm fue menor se obtuvieron mayores Cd.

**Palabras clave:** bosque seco; crecimiento de bosque; dendrómetros; densidad de madera

## Effects of climatic variation on the interannual diametric growth of eight dry forest tree species in the northern Pacific coast of Costa Rica

**Abstract:** The growth of trees in tropical dry forest has a significant relationship with the climate: growth develops in rainy season and in dry season growth stagnates. However, few species have growth studies. Therefore, the study characterized the effects of climatic variation on the diameter growth (Cd) of the eight most important tree species in a tropical dry forest in Costa Rica. Twelve trees were selected per species, in which the Cd was measured between 2015 and 2018, complemented with climatic measurements (temperature, precipitation, relative humidity and light hours) and determination of the density of the wood (Dm). Cd equations were developed with climatic variables and relationships of Dm with Cd were evaluated. The results showed that the annual Cd is 3.04 mm in *Albizia niopoides*; 2.83 mm in *Bursera simaruba*, 2.07 mm in *Cordia alliodora*, 1.92 mm in *Cordia panamensis*, 0.68 mm in *Hymenaea courbaril*; 3.82 mm in *Luehea speciosa*; 1.63 mm in *Machaerium biovulatum* and 0.30 mm in *Handroanthus impetiginosus*; a growth phase was found in the rainy season and slight diametric contractions in the dry season. With the significant correlation of Cd with precipitation and annual mean temperature, a positive relationship between Dc and precipitation and a negative relationship between Cd and average temperature, which allowed the development of linear growth prediction equations with R<sup>2</sup> greater than 0.61 and errors less than 1.00. Finally, relationships between Cd and Dm were determined; as Dm was lower, higher Cd were obtained.

**Keywords:** dry forest; forest growth; dendrometers; wood density

## Introducción

El crecimiento de las plantas se produce por la captura de carbono en el proceso de fotosíntesis; allí se generan azúcares que posteriormente son distribuidos a los diferentes compartimentos del individuo (Van der Maaten et al. 2016); en el caso de los árboles, en el fuste los azúcares, en su mayoría, son transformados en celulosa, hemicelulosa y lignina, elementos que constituyen el tejido leñoso conocido como madera (Li et al. 2020). Particularmente, el crecimiento diamétrico se correlaciona con la captación de carbono

atmosférico (Hu et al. 2018), debido a que el cambium genera nuevas estructuras de floema y xilema en los cuales se almacena carbono (i.e. anillo de crecimiento); de este modo se reflejan las condiciones ambientales (Campoe et al. 2016; Li et al. 2020). Factores como patógenos, daños mecánicos, disponibilidad de nutrientes, características químicas y físicas del suelo, y en especial la influencia del clima inciden en la capacidad de absorción de carbono, lo cual afecta directamente en el crecimiento del individuo y, por lo tanto, el desarrollo del bosque o ecosistema (Wang y Hamzah 2019).

Sin embargo, en los últimos 30 años la variación de las condiciones climáticas en las regiones tropicales ha generado un cambio en la dinámica de crecimiento de los bosques (Franco et al. 2019; Marcelo-Peña et al. 2019; Wang y Hamzah 2019). Debido a ello se han encontrado cambios en la composición florística (Biondi y Rossi 2015), en la dinámica de especies (Gao et al. 2019) y específicamente en las tasas de crecimiento anual de los árboles (Grindean et al. 2019). La variación de la respuesta de las especies ante un cambio en las condiciones climáticas se debe a aspectos genéticos, fisiológicos y de las condiciones edáficas en las que se desarrollan, lo cual les permite soportar un régimen de estrés hídrico producto de la disminución de precipitaciones y del aumento de temperatura (Zweifel et al. 2000). En las últimas décadas las regiones tropicales han mostrado variaciones de temperatura, humedad relativa y precipitación, como consecuencia del cambio climático (Enquist y Leffler 2001), lo cual ha generado modificaciones en la distribución florística y en la mortalidad de las especies (Campoe et al. 2016).

Por lo tanto, una de las líneas de investigación que ha tomado mayor relevancia en los bosques tropicales es el entendimiento del proceso de crecimiento diamétrico de las especies arbóreas y su relación con las variables climáticas (Eckstein 1995), aspecto que ha generado el desarrollo de tres grandes hipótesis sobre el crecimiento de las especies arbóreas: i) el crecimiento de los árboles es constante en el tiempo, no se relaciona con factores climáticos; ii) el crecimiento es pausado, con periodos de crecimiento y estabilización, pero sin relación con el clima y iii) crecimiento pausado con periodos de crecimiento y estabilización definidos por los factores climáticos (Worbes 1995; Worbes 2002). Estudios desarrollados por Fichtler et al. (2003) han mostrado que el crecimiento varía según la especie, las condiciones de sitio y el grado de competitividad del ecosistema. En el caso específico del bosque seco, se ha desarrollado la teoría de que las especies crecen acorde a la disponibilidad de agua en el ambiente, con periodos de crecimiento en época lluviosa y periodos de pausa o contracción de crecimiento en época seca muy definidos (Clark y Clark 1994). Inclusive, estudios recientes demuestran que el comportamiento del crecimiento no es el mismo para todas las especies y depende de aspectos como el desarrollo radicular, la densidad de la madera, la capacidad de pérdida de la cobertura vegetal de la copa y la reducción de la dinámica hidráulica en el fuste; lo anterior permite que especies en condiciones de bosque seco puedan tener un crecimiento pausado o continuo indiferentemente de las condiciones ambientales (Stahle 1999).

Para el estudio del crecimiento de las especies arbóreas en el bosque tropical resultan necesarios instrumentos de alta precisión que permitan obtener datos de las variaciones de crecimiento en el tiempo. Una de las técnicas más utilizadas es el incremento diametral con dendrómetros (Güney et al. 2017), que consiste en cintas plásticas o metálicas graduadas que se colocan permanentemente en el fuste de los árboles y se monitorean en el tiempo (ya sea de forma manual o automatizada) (Nagendra y Southworth 2010); Oberhuber y Gruber (2010) mencionan que es fundamental tener registros históricos de crecimiento de las especies arbóreas en el tiempo, para elaborar modelos de predicción de crecimiento, acumulación de biomasa, mortalidad y dinámica ecológica de los ecosistemas; estos aspectos son fundamentales para desarrollar políticas de conservación y manejo sostenibles de los bosques y los recursos asociados.

Otro aspecto que se ha relacionado con el crecimiento es la densidad de la madera, variable que se ha implementado como indicador de la capacidad de captura de carbono de las especies (Worbes et al. 2003); además, múltiples estudios en especies tropicales han mostrado que conforme la tasa de crecimiento es mayor, la densidad de la madera disminuye, aspecto que muestra por el desarrollo de múltiples canales de parénquima, vasos de gran tamaño y anillos de crecimiento de poca claridad (Alves y Angyalossy-Alfonso 2000). El desarrollo de relaciones de crecimiento con densidad de madera permite predecir la capacidad de fijación anual de carbono de una especie y definir los periodos de cosecha posibles para obtener diámetros mínimos comerciales (Bojanic 2001). En el caso de especies

de bosque seco tropical, son pocos los estudios que existen al respecto; destacan el de Enquist y Leffler (2001) y el de Fichtler et al. (2003), con 20 especies que mostraron relaciones lineales significativas entre la densidad y el crecimiento.

En el caso específico de Costa Rica, se reportan más de 2200 especies arbóreas nativas (Clack y Clark 1999; Brien et al. 2008) y se estima que el bosque seco posee entre 200 y 300 especies arbóreas (Reyes-Cordero 2012); sin embargo, menos del 10 % de las especies cuenta con estudios de caracterización fenológica, fisiológica y comportamiento de crecimiento. Los estudios que detallan el comportamiento de las especies son limitados: en primer lugar, destaca el de Enquist y Leffler (2001), con diez especies del bosque seco, analiza los patrones de crecimiento y determina que las especies de mayor densidad de madera tienden a tener un crecimiento menor en comparación con especies de baja densidad en la época lluviosa. En segundo lugar, Fichtler et al. (1960), con 10 especies del bosque seco de la región norte de Costa Rica; determinó que el 80 % del crecimiento se desarrolla en la época lluviosa (de mayo a noviembre) y en la época seca la mayoría de las especies se centra en mantener condiciones mínimas de desarrollo. Finalmente, el estudio de Dunisch et al. (2002) estimó el crecimiento anual de cuatro especies maderables de bosque seco encontrando que el crecimiento se genera en la época lluviosa con incrementos de 0.8 a 2.50 mm.

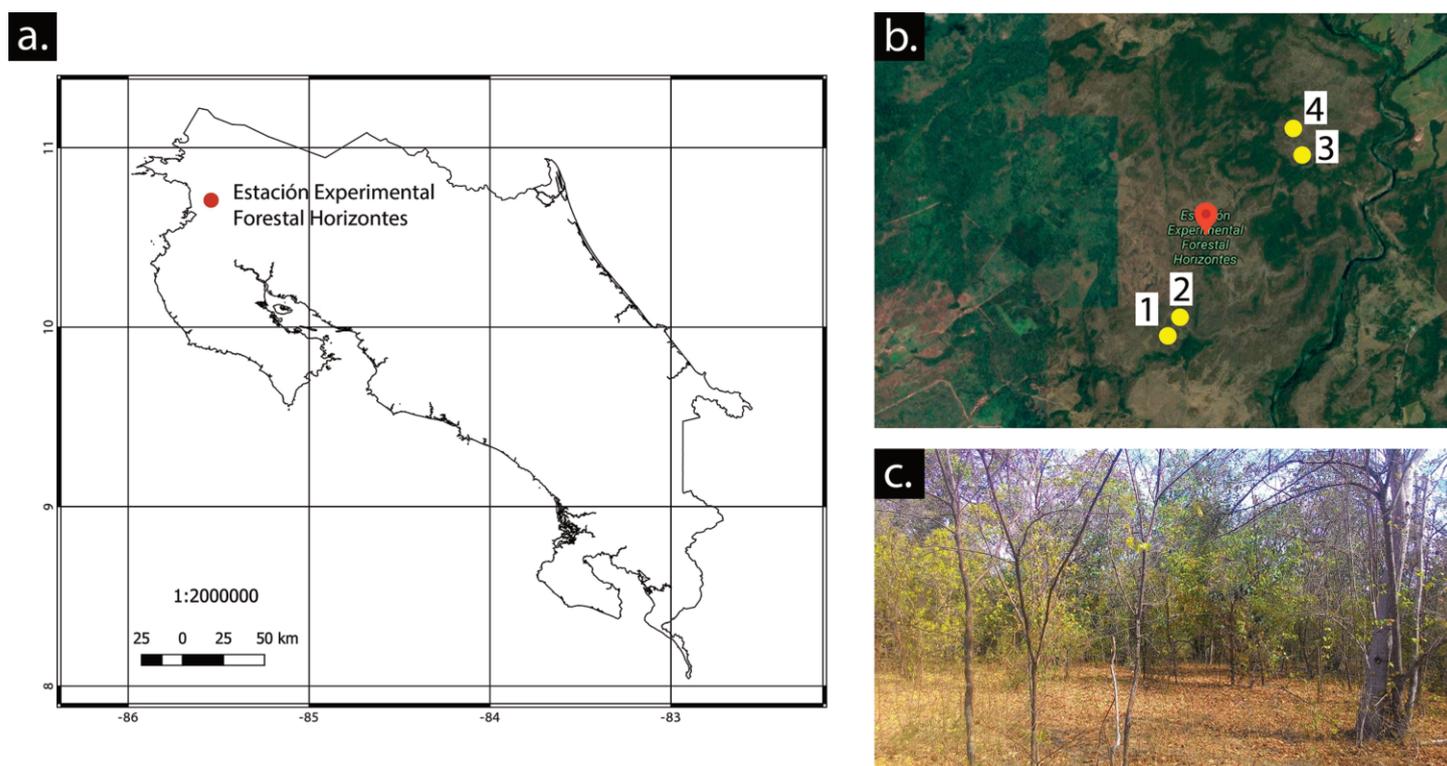
Por lo tanto, el objetivo del presente estudio consistió en caracterizar el crecimiento diamétrico interanual de ocho especies arbóreas de un bosque seco tropical de la vertiente pacífica norte de Costa Rica. Se seleccionaron las ocho especies más dominantes, abundantes y frecuentes del bosque seco en análisis y se correlacionó su crecimiento por un periodo de tres años con variables climáticas para el desarrollo de modelos de predicción del crecimiento, además de la relación del crecimiento con la densidad de madera. La hipótesis central de la investigación fue que el crecimiento de las especies de bosque seco tropical es estacional, con épocas de crecimiento en la estación lluviosa y contracción en época seca; además, que están definidas por la estacionalidad de las variables climatológicas, aspecto que permite el desarrollo de ecuaciones de regresión para estimar el crecimiento anual. También, que es posible desarrollar una relación entre la densidad y el crecimiento, en la cual es menor la densidad en las especies con mayor tasa de crecimiento diamétrico anual.

## Materiales y métodos

### Sitio y especies de estudio

El estudio se realizó en un bosque seco de la costa pacífica norte de Costa Rica, de tipo secundario (áreas con recuperación natural de vegetación leñosa, debido a que el área fue previamente degradada por la actividad humana), con una edad aproximada entre 25 y 30 años y presencia de árboles remanentes del uso del suelo anterior (ganadería). El sitio de estudio se localizó en la Estación Experimental Forestal Horizontes (EEFH), en Guanacaste, Costa Rica (10°44'31''N, 85°34'18''O), se caracterizó por tener una topografía homogénea, con una pendiente inferior al 15 %, presencia de suelos franco-arenosos (32 % arcillas, 52 % limos y 16 % arena), un pH promedio de 5.6 en los primeros 30 cm; además, con altas concentraciones de hierro y aluminio, y deficiencias en nitrógeno y sodio (Fig. 1) (Link et al. 2020).

Las ocho especies seleccionadas se muestran en la tabla 1; fueron elegidas de acuerdo con los criterios de Link et al. (2020), que fueron: i. Especies con mayor frecuencia, abundancia y dominancia en los bosques de la región, ii. Disponer de árboles con distintos estadios de desarrollo (brinzales, latizales, árboles jóvenes y maduros). Para efectos del estudio se trabajó únicamente con individuos con un diámetro superior a los 15 cm, iii. Representatividad de especies con distinta densidad de la madera, según la clasificación de Moya et al. (2010) (Tabla 1). Se trabajó con especies de maderas suaves (densidad inferior a 0.50 g cm<sup>-3</sup>), semiduras (de



**Figura 1.** Sitio de estudio (a) ubicación espacial en Costa Rica, (b) ubicación de las parcelas experimentales de estudio y (c) imagen representativa del bosque de estudio en estación seca.

**Figure 1.** Study site (a) spatial location in Costa Rica, (b) location of the experimental study plots and (c) representative image of the study forest in the dry season.

**Tabla 1.** Especies de individuos monitoreados con dendrómetros de un bosque seco ubicados en la vertiente pacífica de Costa Rica.

**Table 1.** Species of individuals monitored with dendrometers from a dry forest located on the Pacific slope of Costa Rica.

Familia botánica	Nombre científico	Clasificación madera
Fabaceae	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	Dura
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Ligera
Cordiaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz y Pav.) Oken	Semidura
Cordiaceae	<i>Cordia panamensis</i> L. Riley	Suave
Fabaceae	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Dura
Malvaceae	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	Semidura
Fabaceae	<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	Semidura
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Dura

0.51 a 0.65 g cm<sup>-3</sup>) y duras (superior a 0.66 g cm<sup>-3</sup>) y vi. ser especies que tiene un uso comercial en Costa Rica. Por cada especie se seleccionaron 12 individuos, los cuales se caracterizaron por disponer de una identificación taxonómica completa y precisa; no presentar afectación de plagas o enfermedades; tener un diámetro superior a 15 cm y estar distanciados al menos 15 m con respecto al siguiente individuo de la misma especie.

### Medición con dendrómetros

En cada individuo de estudio se colocó un dendrómetro a una altura de diámetro normal (1.30 m sobre el nivel de suelo); en el caso de árboles con ramas, deformidades o abultamientos, el dendrómetro se colocó 20 cm por encima de la irregularidad). Se utilizaron dendrómetros manuales de plástico con baja fricción y expansión térmica (coeficiente de fricción de 0.5 en corteza seca y elongación térmica de 75 x 10<sup>-6</sup>/K), de la marca Astralón, con una escala diamétrica y precisión de ± 0.01 mm. El dendrómetro se ajustó acorde a la circunferencia de cada árbol, con un excedente de banda de 7 cm.

Los dendrómetros se instalaron en mayo del 2015 e iniciaron mediciones dos meses después, con el fin de que el dendrómetro se ajustara a las condiciones ambientales del bosque y se evitaran mediciones erróneas. Los cálculos se obtuvieron cada 60 días, entre julio del 2015 y abril del 2018. Durante dicho periodo se verificó que los dendrómetros no presentaran problemas por plantas trepadoras o desprendimientos causados por caída de ramas, animales o viento. En caso de encontrar un problema en algún dendrómetro, se procedió a ajustarlo y se reportó el cambio realizado, con el fin mantener el punto de medición constante. A partir de los datos diamétricos obtenidos en el estudio se determinó un incremento diamétrico (Di) como la diferencia en el diámetro de dos momentos en el tiempo (ec. 1), la estimación de Di se desarrolló en todo el periodo del estudio.

$$Di = d_{a+1} - d_a \quad [\text{ec. 1}]$$

Donde:

Di: incremento diamétrico en mm

$d_{a+1}$ : diámetro del individuo en el momento a+1 en mm

$d_a$ : diámetro del individuo en el momento a en mm

### Análisis de muestras de madera

De manera complementaria a la instalación del dendrómetro en cada individuo, se colectó una muestra de madera con una longitud de 60 mm, con el propósito de tener representación del floema y del xilema de cada árbol, según la metodología de Valverde et al. (2018); para ello se utilizó un barreño para madera marca Haglöf, de 5 mm de diámetro. Cada muestra se pesó en verde y se determinó su volumen a partir de la fórmula del cilindro, al utilizar el largo del cilindro y el diámetro promedio (estimado a partir de la medición de los extremos y del centro de cada pieza); posteriormente se secó a 105 °C por un periodo de 72 horas, para estimar su peso seco. A partir de ello se estimó la densidad de la madera (ec. 2).

Los pesos se determinaron con una balanza analítica con una precisión de ±0.0001 g.

$$\rho = \frac{m}{v} \quad [\text{ec. 2}]$$

Donde:

$\rho$ : densidad de la madera en g/cm<sup>3</sup>

$m$ : masa de la madera en g

$v$ : volumen de la muestra en cm<sup>3</sup>

### Evaluación de variables climáticas

La temperatura del aire y la humedad relativa se determinaron a partir de una miniestación climática automatizada (ibutton desarrollada por Maxim Integrated Co.) a intervalos de cada hora durante todo el estudio. Esta se colocó dentro de una cápsula blanca, para evitar que la humedad generara subestimaciones de temperatura durante la mañana. Por cada parcela se colocaron tres miniestaciones a una altura de 2 m sobre el nivel de suelo y en sitios en los que no se diera una cobertura boscosa (áreas dominadas de pastizales con alturas inferiores a 30 cm), esto con fin de simplificar el efecto de las plantas en la medición climática. El sitio presentó una temperatura media anual de 29 °C, con una máxima de 33 °C y una mínima de 24 °C (Fig. 2); la humedad relativa varió de un 55 % a un 88 %, y alcanzó puntos máximos en invierno y mínimos en verano. Con respecto a las horas luz y precipitación, se utilizaron los datos existentes de una estación climática presente en EEFH; así se obtuvo un promedio anual de 12.02 horas luz al día y una precipitación anual de 1800 a 2100 mm, acumulados en su mayoría de agosto a noviembre.

### Análisis estadístico

El manejo de datos se llevó a cabo a partir del promedio de crecimiento y la densidad de madera por especie. La selección de individuos y el desarrollo del experimento utilizaron un diseño experimental simple aleatorio. Las relaciones entre la densidad de la madera y la tasa de crecimiento se analizaron mediante un análisis de correlación de Pearson. Seguidamente se implementó un análisis de rangos de correlaciones de Spearman para identificar las variables climáticas que mostraron relaciones con el crecimiento, según la metodología de Wang y Hamzah (2019), y se implementó para relacionar las variables climáticas significativas con el crecimiento mensual, según la metodología de Bullock (1997). Finalmente, se desarrollaron ecuaciones de crecimiento por especie con las variables climáticas que mostraron correlaciones significativas con una ecuación lineal (ec. 3). Todos los análisis se realizaron con una significancia de 0.05 en el programa STATISTICA 9.0 (Statsoft 2015).

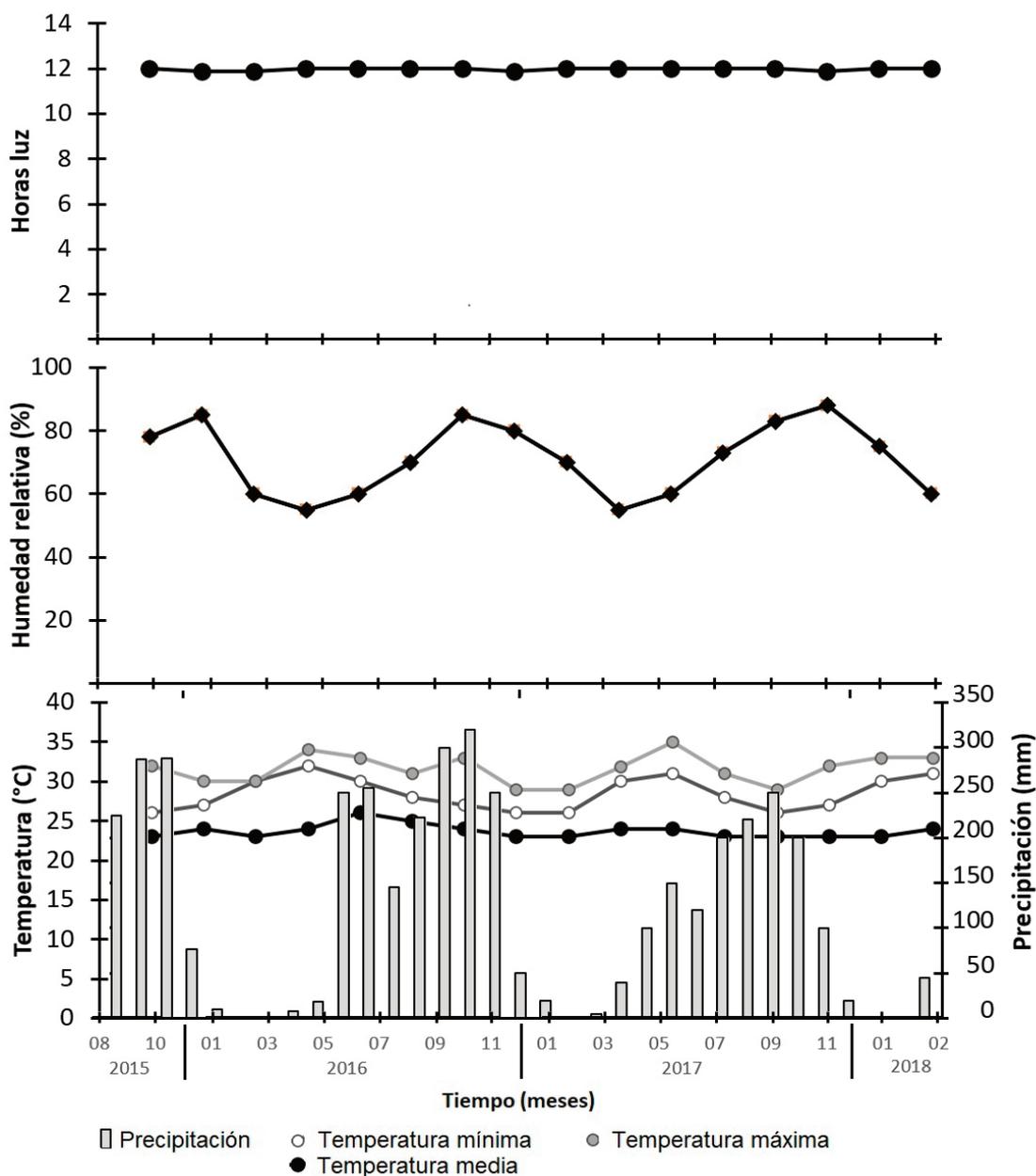
$$y = a + bx_1 + \dots + cx_n \quad [\text{ec. 3}]$$

Donde:

$y$ : variable de tasa de crecimiento (mm)

$x$ : variables climáticas con significancia

$a, b, \dots, c$ : coeficientes del modelo



**Figura 2.** Condiciones climáticas del sitio de estudio en el pacífico norte de Costa Rica.

**Figure 2.** Climatic conditions of the study site in the northern Pacific of Costa Rica.

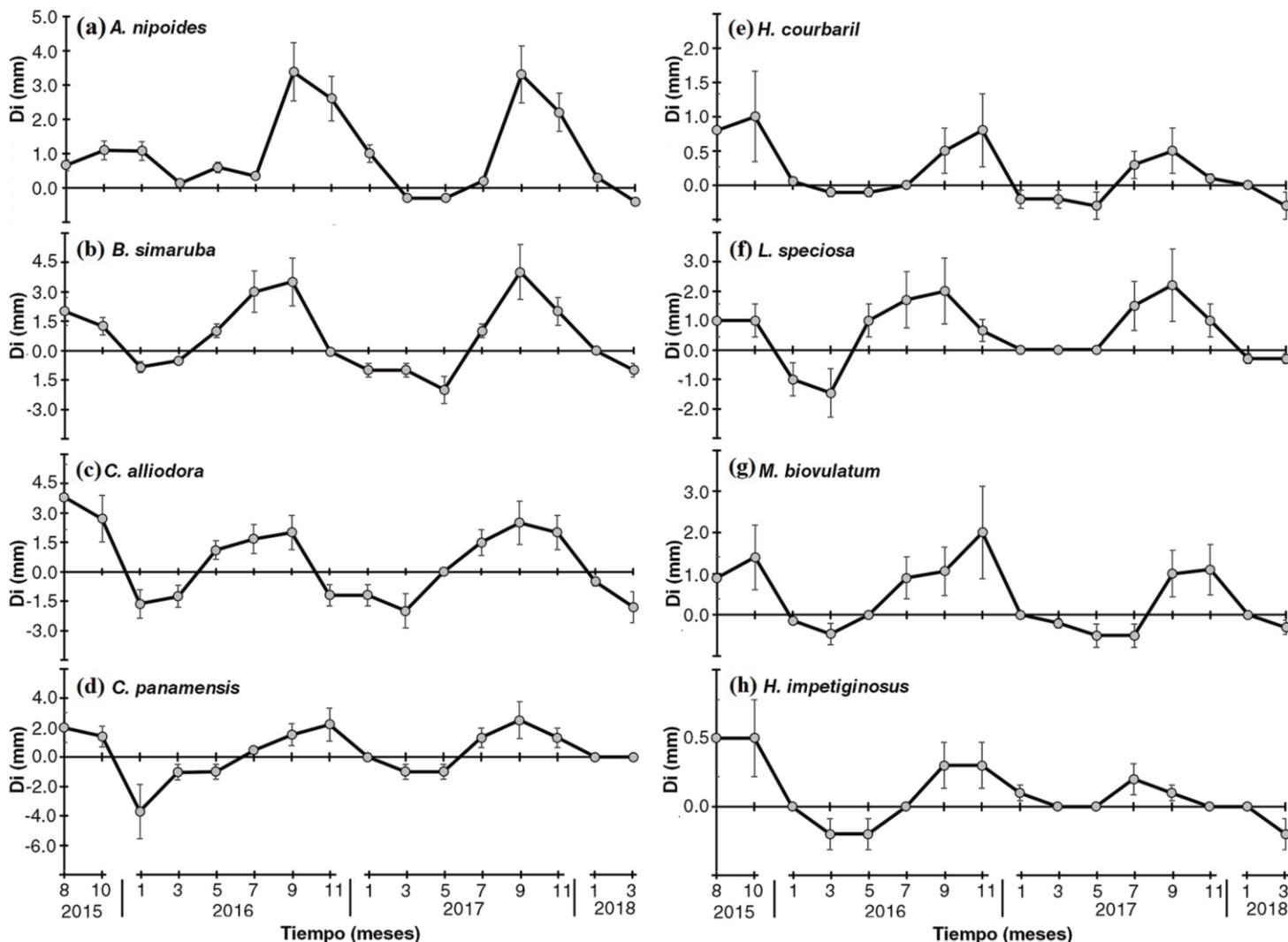
## Resultados

### Tasa de crecimiento diamétrico de las especies

En la **Figura 3** se presenta el incremento diamétrico (Di) bimensual de las ocho especies de estudio con respecto al tiempo. *Albizia niopoides* (**Fig. 3a**) obtuvo una tasa incremento anual de 3.04 mm, con un crecimiento de 4.50 mm en estación lluviosa y una contracción de -1.46 mm en época seca; el 2017 fue el año que mostró mayor crecimiento, con 3.70 mm. Para *Bursera simaruba* (**Fig. 3b**) el incremento promedio anual fue de 2.83 mm y se encontraron incrementos de hasta 6.22 mm año<sup>-1</sup> desde mayo hasta noviembre (correspondiente a la estación lluviosa) y desde diciembre hasta mayo contracciones de hasta 3.39 mm año<sup>-1</sup> (correspondiente a la estación seca). En cuanto a *Cordia alliodora* (**Fig. 3c**), el incremento promedio anual fue de 2.07 mm; se encontró un crecimiento en el periodo de mayo a noviembre (promedio anual 4.07 mm) y reducciones entre diciembre y abril (promedio anual 2.00 mm). En el caso de *Cordia panamensis* (**Fig. 3d**), el crecimiento medio anual fue de 1.92 mm, con un comportamiento claro de crecimiento en la época lluviosa comprendida de mayo a noviembre, con incremen-

tos de hasta 4.59 mm y contracciones en la época seca comprendida entre diciembre y abril con contracciones de hasta 2.67 mm.

Con *Hymenaea courbaril* (**Fig. 3e**) el crecimiento anual promedio fue de 0.68 mm año<sup>-1</sup>; en la época lluviosa se halló crecimiento de hasta 1.10 mm año<sup>-1</sup> y reducciones en época seca de 0.42 mm año<sup>-1</sup>. Esta es una especie que en varios periodos de la estación seca mostró un estancamiento del crecimiento y mantuvo valores similares de diámetro desde marzo hasta abril. Con *Luehea speciosa* (**Fig. 3f**) el crecimiento anual fue de 3.82 mm, con un crecimiento de mayo a noviembre (promedio de 4.53 mm), contracciones de diciembre a mayo (promedio 0.71 mm) y épocas de estabilidad en el crecimiento en la estación seca (marzo a abril). En el caso de *Machaerium biovulatum* (**Fig. 3g**), el crecimiento promedio anual fue de 1.63 mm año<sup>-1</sup>; se encontró crecimiento de hasta 2.28 mm año<sup>-1</sup> en época lluviosa (mayo a noviembre) y contracciones de hasta 0.65 mm año<sup>-1</sup> en la época seca (diciembre a abril). Finalmente, con *Handroanthus impetiginosus* (**Fig. 3h**) el crecimiento fue de 0.30 mm año<sup>-1</sup> en promedio, con un incremento de hasta 0.45 mm año<sup>-1</sup> en la época lluviosa, con contracciones hasta de 0.15 mm año<sup>-1</sup> en la época seca.



**Figura 3.** Incremento diamétrico ( $D_i$ ) expresada en mm año<sup>-1</sup> de ocho especies arbóreas de bosque seco en el Pacífico norte de Costa Rica.  
**Figure 3.** Diametric increase ( $D_i$ ) expressed in mm year<sup>-1</sup> of eight tree species of dry forest in the North Pacific of Costa Rica.

#### Relación de la tasa de crecimiento con la densidad de la madera

Al analizar la correlación de la tasa de crecimiento de las especies en función de la densidad de la madera (Fig. 4) se obtuvo una correlación inversa: conforme la densidad de la madera aumentó, la tasa de crecimiento anual disminuyó. La capacidad de relación de ambas variables dependió de la especie de estudio. Con las especies consideradas de baja densidad, que fueron *B. simaruba* ( $0.39 \text{ g/cm}^3$ ) y *C. panamensis* ( $0.41 \text{ g/cm}^3$ ), ambas mostraron correlaciones inversas de  $R^2=0.54$  y  $R^2= 0.76$ , respectivamente (Fig. 4b y 4d); se encontró que las especies con los mayores valores de densidad de la madera fueron los que mostraron mejores valores de correlación. En el caso de las especies que se consideraron como semiduras, que incluyen a las especies *C. alliodora* ( $0.59 \text{ g/cm}^3$ ), *L. speciosa* ( $0.58 \text{ g/cm}^3$ ) y *M. biovulatum* ( $0.53 \text{ g/cm}^3$ ) (Fig. 4c, 4f y 4g), estas mostraron una alta correlación inversa entre ambas variables (con  $R^2$  mayor a 0.70) y obtuvieron mayor ajuste en los individuos de mayor densidad de madera. Finalmente, para las especies duras, que fueron *A. niopoides* ( $0.69 \text{ g/cm}^3$ ), *H. courbaril* ( $0.70 \text{ g/cm}^3$ ) y *H. impetiginosus* ( $0.76 \text{ g/cm}^3$ ) (Fig. 4a, 4e y 4h), se mantuvo el comportamiento de correlación inversa de la densidad y crecimiento; además, se obtuvieron coeficientes de correlación superiores a  $R^2=0.60$  y una mayor adaptación en los árboles de alta densidad.

#### Relación del crecimiento con variables climáticas

Al analizar la relación del crecimiento anual de las especies en función de las variables climáticas (Tabla 2), se determinó un comportamiento similar para las ocho especies del estudio. No se evidenciaron relaciones entre el crecimiento anual y las variables temperatura anual mínima, temperatura anual máxima, humedad relativa y horas luz. En todos los casos se obtuvieron valores de correlación inferiores a  $R^2=0.20$ . La precipitación presentó una correlación positiva (con valores de  $R^2$  entre 0.499 y 0.701, lo cual significa que un aumento de la precipitación incide en un incremento diamétrico) con una significancia de  $P < 0.01$ . Caso contrario sucede con la temperatura media anual, que presentó valores negativos (incrementos en la temperatura inciden en un contracción diamétrica en la especie), con valores de  $R^2$  comprendidos entre 0.677 y 0.738, con una significancia de  $P < 0.05$ .

Al analizar la correlación de las variables de temperatura promedio y precipitación con el crecimiento en cada mes (Fig. 5) se determinó el mismo patrón en las ocho especies de estudio. La precipitación mantiene su correlación positiva en todos los meses, pero de mayo a noviembre (periodo que comprende la estación lluviosa en el sitio de estudio) la correlación aumentó considerablemente; así, se obtuvieron valores de 0.45 a 0.72; setiembre fue el mes que presentó una mayor correlación, con la característica de que las

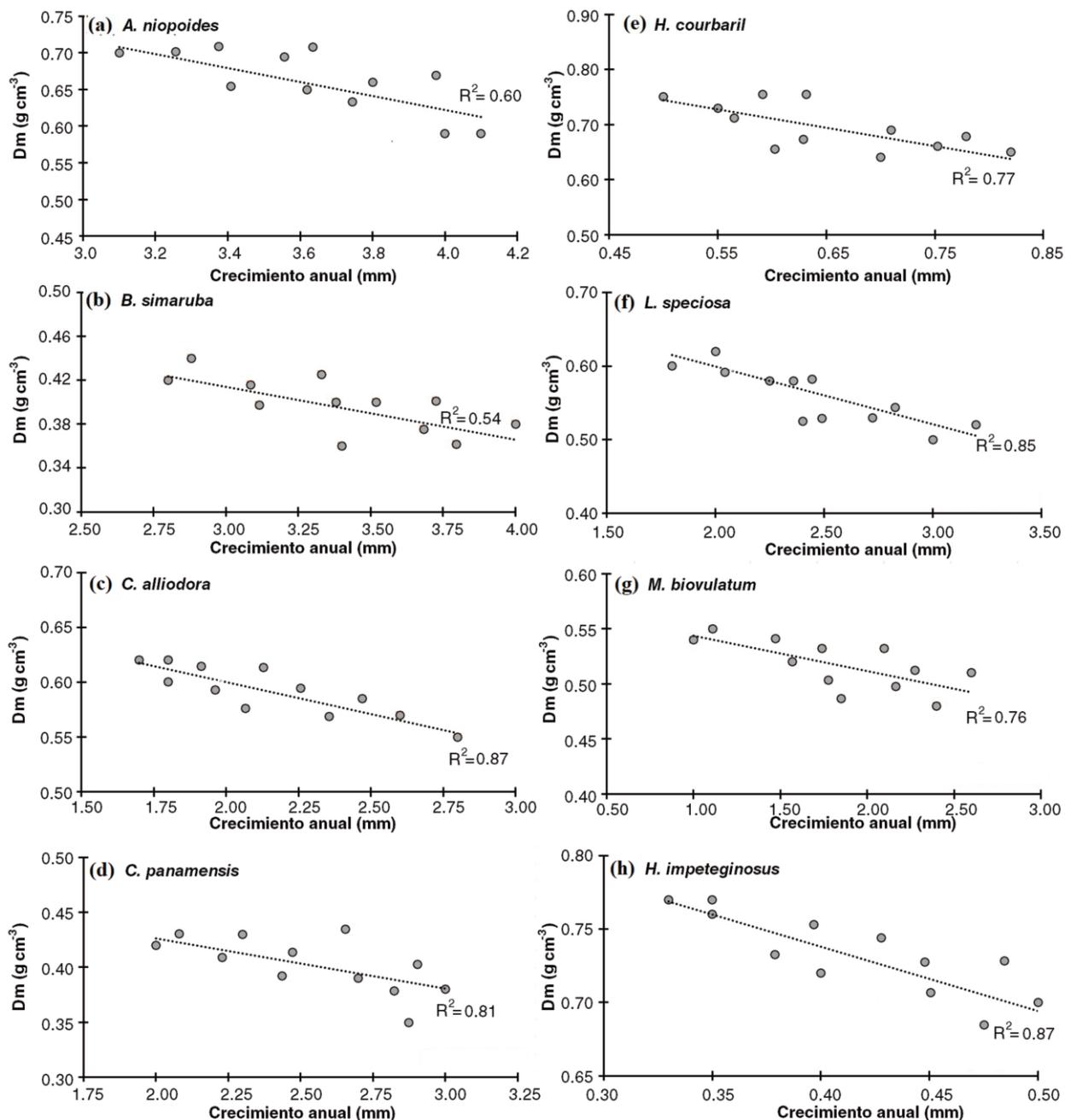
especies de baja densidad de madera (*B. simaruba* y *C. panamensis*) mostraron la mayor correlación en comparación con especies consideradas como semiduras (correlaciones de 0.49 a 0.70) y duras (0.44 a 0.59). En cambio, la época seca en que la variable precipitación presentó menores correlaciones con el incremento diamétrico, presentando valores de 0.22 a 0.43; marzo fue el mes que mostró menor correlación con valores inferiores a 0.30, con la característica de que las especies de alta densidad de madera (*A. niopoides*, *H. courbaril* y *H. impetiginosus*) mostraron las menores correlaciones con precipitación con valores inferiores a 0.20.

Por su parte, con la temperatura promedio (Fig. 2) se mantuvo la correlación negativa en todos los meses de estudio. Fue en la época seca cuando se presentaron los valores de correlación mayores (de -0.40 a -0.70). En marzo y abril las correlaciones fueron mayores; en cambio durante la estación lluviosa las correlaciones fueron menores a -0.55; setiembre fue el mes que mostró correlaciones inferiores a -0.20. Con respecto a la densidad de madera se presentó el mismo patrón: las especies de baja densidad (*B. simaruba* y *C. panamensis*) fueron las que presentaron mayor relación

con la temperatura, en especial en la época seca (valores superiores a 0.60); en cambio las especies de alta densidad (*A. niopoides*, *H. courbaril* y *H. impetiginosus*) presentaron las menores correlaciones en ambas estaciones, con valores de correlación de -0.40 a -0.70.

#### Modelos de regresión del crecimiento en función de variables climáticas

De manera general, se encontró una influencia positiva de la precipitación (si se incrementa, la tasa de crecimiento aumenta) y negativo para la temperatura media anual (conforme aumenta, la tasa de crecimiento disminuye). Los modelos desarrollados presentaron coeficientes de determinación superiores a 0.60, con errores inferiores a 1.50. Las especies que mostraron mayor ajuste fueron *M. biovulatum* y *L. speciosa*, con un ajuste superior al 80%. Por su parte, las especies *A. niopoides*, *H. impetiginosus* y *C. alliodora* mostraron mejores ajustes, inferiores al 65%. Finalmente, las especies *B. simaruba*, *C. panamensis* y *H. courbaril* presentaron valores medio de ajuste entre el 65% y el 70 %, con errores inferiores a 1.00.



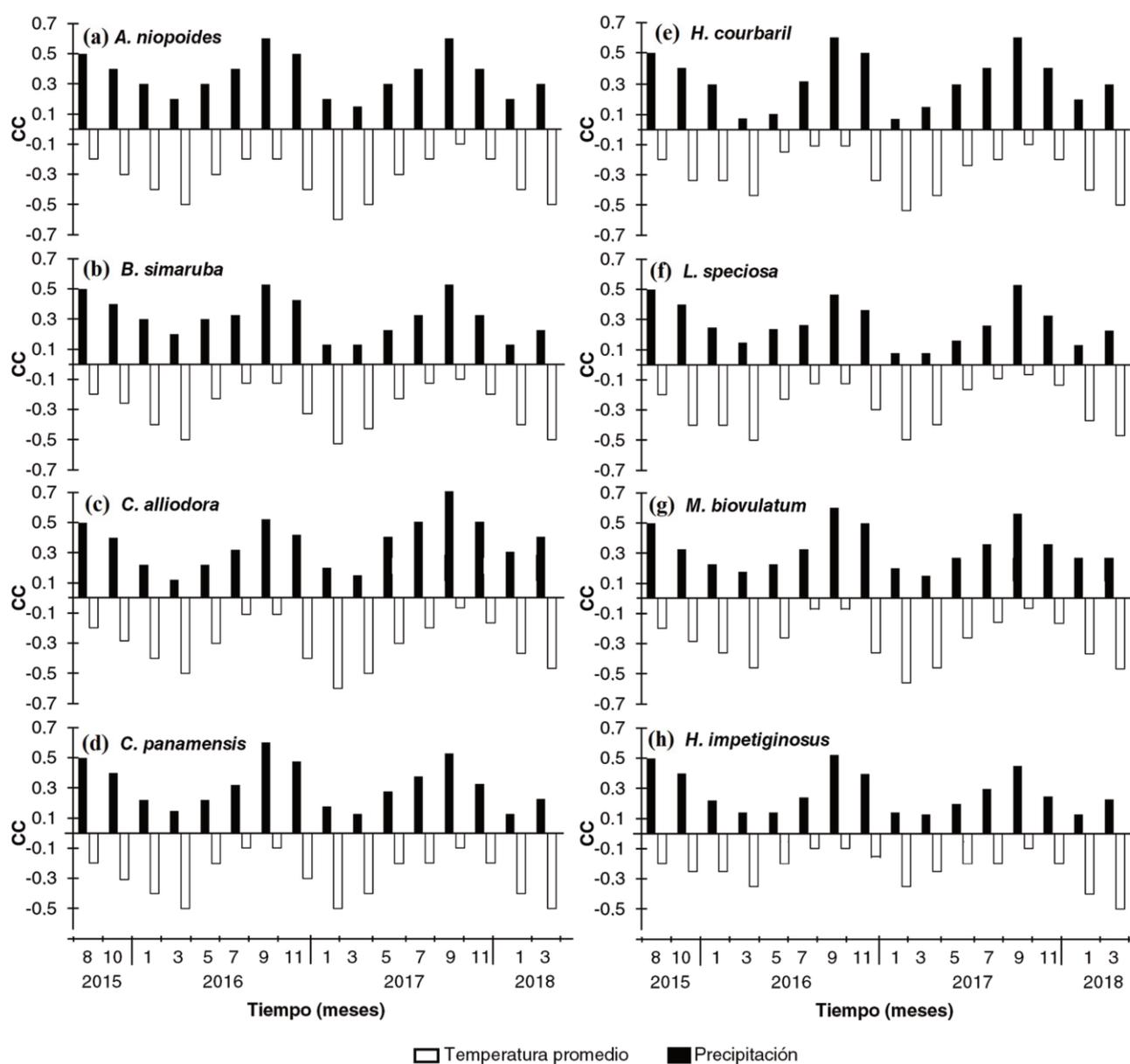
**Figura 4.** Relación entre el crecimiento anual y la densidad de la madera (Dm) de ocho especies arbóreas de bosque seco en el Pacífico norte de Costa Rica.  
**Figure 4.** Relationship between annual growth and wood density (Dm) of eight dry forest tree species in the northern Pacific of Costa Rica.

**Tabla 2.** Ranking de coeficientes de correlación de Spearman entre el crecimiento anual de las especies y las variables climáticas analizadas para ocho especies de bosque seco del pacífico norte de Costa Rica.

**Table 2.** Ranking of Spearman's correlation coefficients between the annual growth of the species and the climatic variables analyzed for eight species of dry forest in the northern Pacific of Costa Rica.

Variable climática	Especie							
	<i>A. niopoides</i>	<i>B. simaruba</i>	<i>C. alliodora</i>	<i>C. panamensis</i>	<i>H. courbaril</i>	<i>L. speciosa</i>	<i>M. biovulatum</i>	<i>T. impretiginosa</i>
Precipitación total anual (mm)	0.701**	0.678**	0.589**	0.667**	0.499**	0.580**	0.611**	0.629**
Temperatura anual mínima (°C)	0.033 <sup>ns</sup>	-0.125 <sup>ns</sup>	0.102 <sup>ns</sup>	-0.201 <sup>ns</sup>	0.137 <sup>ns</sup>	0.139 <sup>ns</sup>	0.218 <sup>ns</sup>	0.177 <sup>ns</sup>
Temperatura anual promedio (°C)	-0.689*	-0.678*	-0.709*	-0.699*	-0.644*	-0.738*	-0.767*	-0.677*
Temperatura anual máxima (°C)	0.029 <sup>ns</sup>	-0.456 <sup>ns</sup>	0.123 <sup>ns</sup>	-0.156 <sup>ns</sup>	0.089 <sup>ns</sup>	0.119 <sup>ns</sup>	0.156 <sup>ns</sup>	0.178 <sup>ns</sup>
Tiempo Luz (horas)	0.002 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>	0.000 <sup>ns</sup>	0.000 <sup>ns</sup>	0.002 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>	0.000 <sup>ns</sup>	0.000 <sup>ns</sup>
Humedad relativa promedio (%)	0.023 <sup>ns</sup>	0.033 <sup>ns</sup>	0.018 <sup>ns</sup>	0.061 <sup>ns</sup>	0.110 <sup>ns</sup>	0.032 <sup>ns</sup>	0.098 <sup>ns</sup>	0.067 <sup>ns</sup>

Nota: ns es no significativo, \* es significativo a  $P < 0,05$  y \*\* es significativo a  $P < 0,01$ .



**Figura 5.** Coeficientes de correlación entre el crecimiento diamétrico con temperatura promedio y precipitación en ocho especies arbóreas de bosque seco en el Pacífico norte de Costa Rica.

**Figure 5.** Correlation coefficients between diametric growth with average temperature and precipitation in eight dry forest tree species in the North Pacific of Costa Rica.

## Discusión

Los resultados mostraron estacionalidad en el crecimiento de las especies bajo estudio (Fig. 3). En la época lluviosa todas las especies presentaron un incremento en el diámetro, mientras que en la época seca una contracción; de esta manera, se encontraron relaciones con los patrones de la precipitación y la temperatura media (Tabla 2), que fueron las variables determinantes en el crecimiento. Estudios previos en un bosque tropical seco (Korning y Balsev 1994; Bullock 1997; Worbes et al. 2002) han mostrado un patrón de desarrollo similar al obtenido: la época de crecimiento de los árboles se da en la estación lluviosa, pues es un periodo en que la mayor disponibilidad de agua permite un mayor movimiento hidráulico y de nutrientes del suelo a las hojas; eso permite aumentar el índice de área foliar y el desarrollo radicular de los árboles, para generar secundariamente el incremento del diámetro. Enquist y Leffler (2001) encontraron, para ocho especies tropicales, que el 95 % del crecimiento se produce en la estación lluviosa y son los árboles de baja densidad los que muestran incrementos de 3 mm a 8 mm en un periodo de seis meses. Dicho aspecto es similar al obtenido en el estudio de Fichtler et al. (2003), donde mencionan que es en este periodo de abundancia hídrica cuando los árboles disponen de la energía suficiente para la generación de estructuras de xilema y floema, lo cual incide en un crecimiento importante.

En cambio, en la estación seca la poca disponibilidad de agua en el ambiente genera condiciones de estrés hídrico, lo cual produce que los árboles disminuyan su crecimiento y desarrollen medidas de soporte, como el cierre de estomas, cambio de angulación foliar y, de ser necesario, eliminación de láminas foliares y reducción de actividades metabólicas no esenciales (Aide 1997). Tal comportamiento incide en que los árboles no acumulen biomasa e inclusive reporten contracciones de crecimiento, las cuales, según Kozłowski et al. (1991); Worbes (1995) y Baker et al. (2002) se debe a la pérdida de humedad de la corteza: conforme la corteza sea más gruesa y de menor densidad, la absorción de humedad es mayor, lo cual generará contracciones significativas en época seca, así como pérdida de disponibilidad de agua en el suelo.

El comportamiento obtenido es común en bosques secos tropicales, según destacan los estudios de Borchert (1994); Bullock et al. (1995) y Bullock (1997); en más de 30 especies arbóreas se determinó que el crecimiento de los árboles se dio en condiciones hídricas favorables, y se encontró que las especies con baja densidad de madera tienden a crecer más (con incrementos de entre los 2 mm y 6 mm al año), con la característica de que la mayoría de las especies cuenta con una corteza gruesa, de baja

densidad y alta retención de humedad, lo cual incide en contracciones diamétricas en estación seca. En cambio, las especies de alta densidad, si bien mantienen el mismo comportamiento, el incremento es menor, con aumentos anuales similares a los obtenidos en el estudio de 0.1 a 0.8 mm al año; dicho comportamiento se debe a la capacidad de crecimiento y división celular del cambium, a la capacidad hidráulica en vasos y al tiempo de vida de la especie (Vieira et al. 2004).

Con respecto a la correlación del crecimiento con la temperatura promedio y precipitación (Tabla 3), el resultado fue el mismo que el obtenido en estudios de bosque seco en Sudamérica (Chapman y Chapman 1990): al incrementar la temperatura, se genera estrés térmico, el cual afecta el crecimiento de las plantas; conforme la temperatura aumente, el crecimiento disminuirá debido a la limitada resistencia térmica del cambium, a la pérdida de agua por transpiración y a la generación de ABA como regulador térmico (Campoe et al. 2016). Por ello se denotó que las correlaciones fueron negativas y en las ecuaciones obtenidas el factor temperatura fue negativo. Por su parte, la precipitación que mostró una relación positiva con el crecimiento es un resultado similar al presentado por Dunisch et al. (2002), con tres especies de bosque tropical: conforme la precipitación aumente, el crecimiento se incrementará, debido a que el árbol dispone de mejores condiciones de desarrollo; el aumento de agua incide en que el árbol pueda disponer de mayor movimiento de nutrientes. Con ello el desarrollo fotosintético permitiría generar más azúcares, lo cual incide en el aumento de la fijación de carbono. Eckstein et al. (1995) destaca que la precipitación mejora los procesos de absorción de nutrientes en la raíz y permite la descomposición de materia orgánica y su reincorporación al suelo, aspectos que en el bosque seco son fundamentales, debido a la estacionalidad de las lluvias, y destacaron en las correlaciones obtenidas con el crecimiento.

La potencialidad de desarrollo de las ecuaciones de crecimiento de las ocho especies analizadas no solo permite entender más las especies dominantes en el ecosistema, sino que permite proyectar el crecimiento de las poblaciones en el tiempo en vías de un manejo sostenible del recurso forestal. De esta manera, es posible determinar el tiempo necesario para la cosecha de individuos, así como definir las especies que son de menor crecimiento. Por ello se debe manejar con más cuidado el recurso, además del impacto del cambio climático en el desarrollo de los individuos, para Clark y Clarck (1999) este aspecto resulta fundamental para el manejo sostenible del bosque seco tropical, que es uno de los ecosistemas que ha tenido mayor reducción de cobertura en los últimos diez años en América Central).

**Tabla 3.** Modelos de regresión para la estimación del crecimiento anual en función de la temperatura media anual y precipitación anual para ocho especies de bosque seco del Pacífico norte de Costa Rica.

**Table 3.** Regression models for estimating annual growth as a function of mean annual temperature and annual precipitation for eight species of dry forest in the northern Pacific of Costa Rica.

Especie	Modelo de regression	R <sup>2</sup>	Error	P-valor	Valor t
<i>A. niopoides</i>	$C=1.200+0.002*P-0.310*T$	0.62	0.90	0.010	16.40
<i>B. simaruba</i>	$C=4.200+0.001*P-0.200*T$	0.67	1.40	0.015	22.45
<i>C. alliodora</i>	$C=2.901+0.001P-0.101*T$	0.63	1.49	0.011	32.00
<i>C. panamensis</i>	$C=6.464+0.007*P-0.251*T$	0.68	0.98	0.001	24.44
<i>H. courbaril</i>	$C=1.159+0.002*P-0.035*T$	0.70	0.77	0.001	23.90
<i>L. speciose</i>	$C=3.476+0.004*P-0.189*T$	0.81	0.70	0.006	31.11
<i>M. biovulatum</i>	$C=3.225+0.005*P-0.54*T$	0.80	0.55	0.001	23.00

Nota: R<sup>2</sup> = coeficiente de determinación, C = crecimiento anual en mm año<sup>-1</sup>, P = precipitación anual en mm y T = temperatura media anual en °C.

## Conclusiones

Existe una estacionalidad de crecimiento en el bosque seco de la costa pacífico norte de Costa Rica. El crecimiento se enfoca en la estación lluviosa, mientras en la estación seca el incremento es mínimo, lo cual genera contracciones de corteza debido a la pérdida de humedad. Los periodos de crecimiento se presentan en la época lluviosa, con incrementos de 0.5 a 4.0 mm año<sup>-1</sup> y contracciones en época seca de 0.14 a 3.8 mm año<sup>-1</sup>, lo cual genera una tasa crecimiento anual de 0.35 a 3.04 mm año<sup>-1</sup>. Con respecto a las variables climáticas analizadas, únicamente la precipitación y la temperatura media anual afectan significativamente el crecimiento. La relación entre la precipitación y el crecimiento es positiva (conforme la precipitación aumente, se incrementará el crecimiento) e inversa con la temperatura (conforme la temperatura se incrementa, el crecimiento disminuye). Este comportamiento es constante en las ocho especies e incide en que los modelos de regresión presenten coeficientes de determinación superiores a 0.61 y errores menores a 1.00. Finalmente, se encontró una relación entre la densidad de la madera y el crecimiento diamétrico: conforme el crecimiento es mayor, la densidad disminuye; este comportamiento es común en las ocho especies de estudio, pero las de baja densidad son las más susceptibles a la relación.

## Contribución de los autores

JCV: Montaje del experimento, análisis estadístico, redacción del artículo y correcciones del artículo. DA: Concepto experimento, redacción del artículo y correcciones del artículo. MC: Concepto experimento, colecta de datos en campo redacción del artículo y correcciones del artículo. DT: Colecta de datos de campo.

## Referencias

- Aide, T. 1997. The effect of dry season irrigation on leaf phenology and the implications for herbivory in a tropical understory community. *Caribbean Journal of Science* 33:142-149.
- Alves, E., Angyalossy-Alfonso, V. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21:3-30.
- Baker, T., Affum-Baffoe, K., Burslem, D., Swaine, M. 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management* 171:1-12.
- Bojanic, H. 2001. *Balance is beautiful: assessing sustainable forest management in the rainforests of the Bolivian Amazon*. Scientific series 4. PROMAB, Utrecht, Países Bajos, 159 p.
- Biondi, F., Rossi, S. 2015. Plant-water relationships in the Great Basin Desert of North America derived from *Pinus monophylla* hourly dendrometer records. *International Journal of Biometeorology* 59(8): 939-953.
- Borchert, R. 1994. Water storage in soil or tree stems determines phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437-1449.
- Brien, J.J., Oberbauer, S.F., Clark, D.B., Clark, D.A. 2008. Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotropica*, 40 (2), pp. 151-159.
- Bullock, S. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical species. *International Journal of Biometeorology* 41:13-16.
- Bullock, S., Mooney, H.A., Medina, E. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York, Estados Unidos. 450 pp.
- Campoe, O.C., Munhoz, J.S.B., Alvares, C.A., Carneiro, R.L., de Mattos, E.M., Ferez, A.P.C., Stape, J.L. 2016. Meteorological seasonality affecting individual tree growth in forest plantations in Brazil. *Forest Ecology and Management* 380: 149-160.
- Chapman, C., Chapman, L. 1990. Density and growth rate of some tropical dry forest trees: comparisons between successional forest types. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117:226-231.
- Clark, D.A., Clark D.B. 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa-Rican tropical rain-forest. *Journal of Ecology* 82:865-872.
- Clark, D.A., Clark, D.B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: Issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9(3): 981-997.
- Dunisch, O., Bauch, J., Gasparotto, L. 2002. Formation of increment zones and intra annual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* and *Cedrela odorata* (Meliaceae). *IAWA Journal* 23:101-119.
- Eckstein, D., Sass, U., Baas, P. 1995. Growth periodicity in tropical trees. *IAWA Journal* 16:325-442.
- Enquist, B.J., Leffler, A.J. 2001. Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic re-sponses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology* 17:41-60.
- Flitcher, J.A., Watson, W., Heebert, F., Hill, A. 1960. Growing of tropical dry-forest trees: responses to climatic variation. *Tropics* 1:1-12.
- Fichtler, E., Clark, D.A., Worbes, M. 2003. Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical dry forest, based on analyses of tree rings and C-14. *Biotropica* 35:306-317.
- Franco, M.G., Mundo, I.A., Martínez Pastur, G.J., Barrera, M.D. 2019. Radial growth responses to thinning and climate in native *Nothofagus betuloides* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Dendrochronologia* 57: 1-10.
- Gao, J., Yang, B., He, M., Shishov, V. 2019. Intra-annual stem radial increment patterns of Chinese pine, Helan Mountains, Northern Central China. *Trees - Structure and Function* 33(3): 751-763.
- Grindean, R., Tanțău, I., Feurdean, A. 2019. Linking vegetation dynamics and stability in the old-growth forests of Central Eastern Europe: Implications for forest conservation and management. *Biological Conservation*, 229(November 2018), 160-169.
- Güney, A., Küppers, M., Rathgeber, C., Şahin, M., Zimmermann, R. 2017. Intra-annual stem growth dynamics of Lebanon Cedar along climatic gradients. *Trees - Structure and Function* 31(2): 587-606.
- Hu, G., Liu, H., Shangguan, H., Wu, X., Xu, X., Williams, M. 2018. The role of heartwood water storage for semi-arid trees under drought. *Agricultural and Forest Meteorology* 256-257: 534-541.
- Korning, J., Balsev, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10:151-166
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., and Pallardy, S.G. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, Inc., San Diego, CA, Estados Unidos.
- Li, W., Jiang, Y., Dong, M., Du, E., Zhou, Z., Zhao, S., Xu, H. 2020. Diverse responses of radial growth to climate across the southern part of the Asian boreal forests in northeast China. *Forest Ecology and Management* 458(19): 1-12.
- Link, R., Fuchs, S., Arias Aguilar, D., Leuschner, C., Castillo Ugalde, M., Valverde Otarola, J.C., Schuldt, B. 2020. Tree height predicts the shape of radial sap flow profiles of Costa-Rican tropical dry forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology* 287:107913.
- Marcelo-Peña, J. L., Santini, L., Tomazello Filho, M. 2019. Wood anatomy and growth rate of seasonally dry tropical forest trees in the Marañón River Valley, northern Peru. *Dendrochronologia* 55: 135-145.
- Moya, R., Muñoz, F., Salas, J., Berrocal, A., Leandro, L., Esquivel, E. 2010. Tecnología de madera de plantaciones forestales: Fichas Técnicas. *Revista Forestal Mesoamericana* 7(18-19):1-207
- Nagendra, H., Southworth, J. 2010. Reforesting Landscapes: Linking Pattern and Process. *Landscape* 1-90.
- Oberhuber, W., Gruber, A. 2010. Climatic influences on intra-annual stem radial increment of *Pinus sylvestris* (L.) exposed to drought. *Trees - Structure and Function* 24(5): 887-898.
- Reyes Cordero, D. 2012. Análisis de los procesos de restauración pasiva para un bosque seco tropical en la Estación Experimental Forestal Horizontes, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 77p
- Stahle, D.W. 1999. Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA Journal* 20:249-25.
- Statsoft 2015. *Statistica*, version 9.0. Statsoft, Londres, Reino Unido. Disponible en: <http://www.statsoft.com>
- Valverde, J.C., Arias, D., Castillo, M. 2018. Estimación del movimiento de flujo de savia en fustes y ramas de diferente grosor de *Samanea saman* Jacq. *Espirales revista multidisciplinaria de investigación* 2(23):59-68.

- Van der Maaten, E., Van der Maaten-Theunissen, M., Smiljanić, M., Rossi, S., Simard, S., Wilmking, M., et al. 2016. DendrometeR: Analyzing the pulse of trees in R. *Dendrochronologia* 40: 12–16.
- Vieira, S., De Camargo, P.B., Selhorst, D., Da Silva, R., Hutyra, L., Chambers, J.Q., et al. 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia*, 140(3): 468–479.
- Wang, K.H., Hamzah, M.Z. 2019. Annual wood formation of tropical pioneer species related to stem diameters. *Journal of Wood Science* 65(1): 1-14.
- Worbes, M. 1995. How to measure growth dynamics in Tropical Trees: A review. *IAWA Journal* 16 (4): 337-351
- Worbes, M. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20: 217-231.
- Worbes, M., Staschel, R., Roloff, A., Junk, WJ. 2003. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 173:105-123.
- Zweifel, R., Item, H., Häsler, R. 2000. Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees - Structure and Function* 15(1): 50–57.