

Modelación del crecimiento de *Albizia niopoides* (Mimosaceae) por métodos dendrocronológicos

Víctor David Giraldo¹ & Jorge Ignacio del Valle²

1. Grupo de Investigación en Bosques y Cambio Climático, Universidad Nacional de Colombia sede Medellín; vida1005@gmail.com
2. Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Apartado Aéreo 179, Medellín, Colombia; jidvalle@unal.edu.co

Recibido 27-V-2011. Corregido 10-I-2012. Aceptado 14-II-2012.

Abstract: Growth modeling of *Albizia niopoides* (Mimosaceae) using dendrochronological methods. The annual growth rings in tropical trees are fairly common, but their study is relatively recent. Growth rings were found in trees of *Albizia niopoides* from the Porce River Canyon, Central Cordillera of the Colombian Andes. A total of 33 cross-sections were collected from trees distributed throughout the study area from 664-870masl. Cross-dating, spaguetti plot and ¹⁴C analyses were used to demonstrate ring annuality, assuming as hypothesis that these are real annual growth rings. A combination of descriptive analysis of time series (smoothing and pre-whitening) to filter climate noise and nonlinear regression with weighted residuals was used to fit the diameter to Korf's growth model, in which the coefficient of determination reaches values close to 100%. The positive residual autocorrelation of order 1, although not significant, is explained by the existence of energy reserves in the stem and by the accumulation of diameter increments required for the construction of the diameter growth model. The current and mean annual maximum increment rates are 1.03 and 0.94cm/year at ages 18 and 46 years old, respectively. These trees are classified within the group of fast growing species which can reach a cut diameter of over 50cm in approximately 52 years. Rev. Biol. Trop. 60 (3): 1117-1136. Epub 2012 September 01.

Key words: annual rings, tropical trees, Korf's model, diameter growth.

El estudio de anillos de crecimiento en los árboles del trópico es un campo relativamente reciente, si se compara con las zonas templadas y frías, y su avance ha sido supremamente lento. A pesar de las dudas de muchos científicos que consideran que la existencia de anillos de crecimiento en los árboles tropicales es una rareza, la verdad es que son bastante frecuentes (Worbes 1995, 2002, Roig 2000, 2009, Tomazello 2000, 2009, Brienen 2005, Giraldo & del Valle 2011, Rozendaal & Zuidema 2011). Alves & Angyalossy-Alonso (2002) encontraron en una muestra de 700 árboles de Brasil que cerca del 50% tenían anillos de crecimiento. Los autores encontraron anillos en todos los ambientes tropicales, desde climas ecuatoriales hasta estacionales, aunque fueron más frecuentes en estos

últimos. Según Worbes (1999) la existencia de anillos anuales de crecimiento es más frecuente en árboles que crecen en regiones tropicales cuya precipitación se distribuye en forma unimodal, con un período lluvioso, el cual tiene precipitaciones mensuales mayores de 60mm y el resto del año precipitaciones sustancialmente inferiores a 60mm. Sin embargo, existen evidencias claras de la existencia de anillos anuales en todos los climas y ecosistemas tropicales donde puedan crecer los árboles (Fichtler *et al.* 2003). El empleo de los anillos de los árboles tropicales en el estudio del crecimiento tiene una historia que se remonta a más de cien años cuando el alemán Dietrich Brandis estudió el crecimiento de la teca en la India y la actual Unión Mianmar (Worbes 1999).

La producción sostenible de madera de los bosques tropicales implica la formulación de planes de manejo apropiados. Estos planes estipulan turnos y ciclos de corta, para los cuales se requiere conocer la relación entre las tallas del árbol y la edad; casi siempre se desconoce la edad a la que los árboles alcanzan el diámetro de corta. Sin esta información, la sostenibilidad de las producciones no se podría garantizar. Por tanto, se requiere modelar el crecimiento del diámetro en función de la edad de las especies sometidas al manejo forestal. En las regiones templadas y frías esta información siempre se ha obtenido con la utilización de los anillos de crecimiento de los árboles (Assmann 1970). Ello les ha permitido avanzar muy rápidamente y a bajo costo en la modelación y predicción de las cosechas y en asegurar su sostenibilidad. Una de las razones que aducen las autoridades ambientales para no exigir la sostenibilidad de las explotaciones forestales en el trópico es la inexistencia de información al respecto. Si bien esto no es del todo cierto, es verdad que poco se conoce sobre el crecimiento de los árboles de los bosques naturales tropicales. En cuanto a *Albizia niopoides* (también conocida por los sinónimos *A. caribaea* y *Pithecolobium niopoides*, Flores (2003) o *A. niopoides* var. colombiana según Arce (1991) y Arce *et al.* (2008) no se registra en la literatura consultada información sobre el crecimiento del diámetro en función de la edad. Esta investigación busca aportar información útil para el manejo de *A. niopoides* a través de un modelo de crecimiento del diámetro, que utilice los anillos de crecimiento.

A. niopoides es una leguminosa que se distribuye naturalmente en bosques secos y húmedos tropicales desde México, América Central y las Antillas hasta el norte de Argentina; asciende hasta unos 1 300m de altitud, con temperaturas usualmente superiores a 24°C y precipitaciones anuales entre 1 000 y 2 500mm (Flores 2003, Arce *et al.* 2008). En el cañón del río Porce, cordillera Central de los Andes colombianos, es muy conspicua y ampliamente utilizada por los habitantes locales. *A. niopoides* muestra evidentes anillos de crecimiento,

en especial, en las secciones transversales pulidas. En este estudio partimos de la hipótesis de que estos son verdaderos anillos de crecimiento anual.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se llevó a cabo en los bosques primarios y secundarios del cañón del río Porce, cordillera Central de los Andes colombianos, ubicados de 120 a 150km por carretera al noreste de la ciudad de Medellín, entre las coordenadas 6°40' - 7°60' N y 75°20' - 75°135' W. El relieve montañoso por el que drena el río Porce entre un profundo y estrecho cañón en V cuyas cotas van desde 300 hasta 2 000m de altitud; son frecuentes las pendientes superiores al 50%. Los suelos son ácidos y de baja fertilidad, de texturas predominantemente arenosas y pedregosas.

Al emplear el paquete Climatol (Guijarro 2011) del software R 2.13.0 (2011), se construyó el climadiagrama de Walter & Lieth (1964) para la estación El Mango. Estos gráficos son particularmente útiles, pues permiten la interpretación del clima de una región en términos ecológicos. La distribución de la precipitación tiende a ser unimodal. El mes de enero es ecológicamente seco, precipitación <60mm. Los demás meses son ecológicamente húmedos, precipitación >100mm (Fig. 1).

Asimismo, se extrajeron secciones transversales de 33 árboles que fueron tomadas a aproximadamente 1.3m del suelo, los cuales se marcaron y geo-referenciaron. Las secciones transversales se asperjaron con un fungicida en concentración de 8mL por 1000mL de agua para protegerlas de los hongos; luego se secaron al aire bajo techo y se pulieron con lijas cada vez más finas hasta grado 360, lo cual permitió la delimitación de los anillos de crecimiento.

Medición del ancho de los anillos: Se midió el ancho de los anillos a lo largo de dos a cuatro radios (series) de cada sección transversal, en donde se empleó un medidor de anillos Velmex con 0.001mm de precisión,

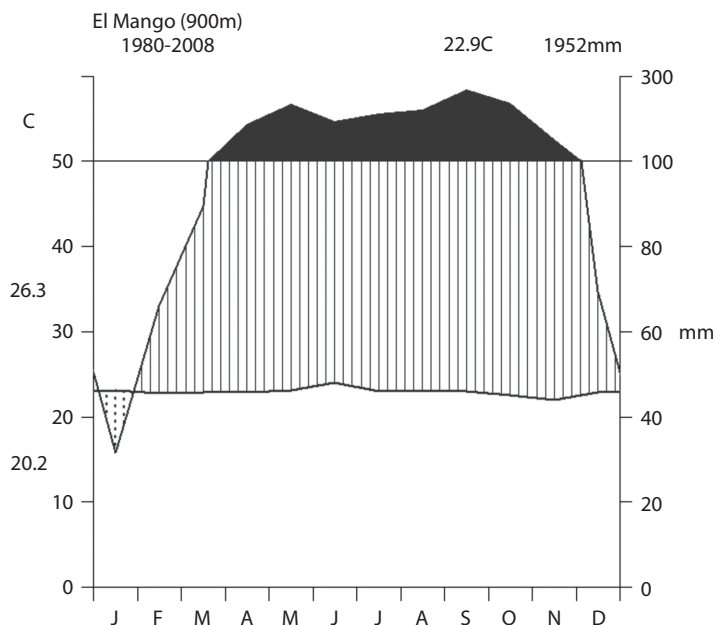


Fig. 1. Condiciones climáticas del área de estudio, según Walter & Lieth (1964).
Fig. 1. Climatic conditions in the project area, according to Walter & Lieth (1964).

el cual consta de una base metálica deslizante (80cm) con un tornillo micrométrico adosado y un codificador de precisión. Los anillos se observaron en un estereozoom Bausch & Lomb con aumento hasta de 30X.

Las mediciones se enviaron de la unidad decodificadora o interface al *software* MEASURE, el cual crea un archivo de datos tabulados en formato en décadas (*decadal* en inglés), que luego es transformado en columnas (año, valor) mediante el uso del *software* FMT de acceso libre perteneciente al Dendrochronology Program Library de la Universidad de Arizona (<http://www.ltrr.arizona.edu/software.html>).

Periodicidad anual de los anillos y cofechado: Inicialmente se emplearon gráficos de esqueleto para cofechar; es decir, para la comparación gráfica entre las series de ancho de anillos medidas, y asignar una fecha calendario a cada anillo (Speer 2010). Luego, se empleó el *software* COFECHA (Holmes 1983)

para el control de calidad. El análisis gráfico entre las series se efectuó a intervalos de 10 años. Adicionalmente, se generaron matrices de correlación mediante el uso del *software* STATGRHAPHICS CENTURION XV para determinar el nivel de correlación de cada serie con las restantes.

COFECHA realiza la datación cruzada (*Cross-dating*) y análisis de la correlación de cada serie de crecimiento frente a una cronología maestra de referencia conformada con todas las series disponibles de *A. niopoides* ajustada con una función *spline* cúbica, la cual filtra las tendencias de crecimiento de baja frecuencia debidas a la dinámica del bosque o a eventos climáticos supra anuales, y resalta la señal ontogénica del crecimiento orgánico. Luego COFECHA compara cada una de las series con la cronología maestra y si detecta problemas de cofechado sugiere cómo corregirlos, y al resolver el problema aumenta el coeficiente de correlación de Pearson. Este programa, en

esencia, realiza un control de calidad al cofechado gráfico inicial para asegurar que los anillos medidos en las diferentes series queden fechados exactamente al año de su formación.

La datación cruzada o cofechado es un proceso de alta frecuencia. Si existen tendencias similares en crecimiento, la correlación será más alta. A pesar de que exista sincronía, esto es, correspondencia en las secuencias del ancho de los anillos, las series con valores que difieren considerablemente en la magnitud de sus medidas con la cronología maestra evidenciarán una baja correlación (Grissino-Mayer 2001). Esto debe tenerse en cuenta cuando se interpretan los resultados obtenidos debido a que una baja correlación no necesariamente obedece a la no correspondencia entre las mediciones.

El nivel de correlación entre las series de ancho de anillos correctamente medidas puede diferir entre individuos, sitios, competencia, nivel de perturbaciones al que han estado expuestas (Grissino-Mayer 2001). COFECHA no provee un criterio exacto para aceptar o rechazar la datación cruzada de una serie. El análisis gráfico de las mismas ayudó a descubrir desajustes y a solucionarlos; por tanto, se volvieron a analizar las secciones transversales hasta encontrar el error. El análisis gráfico y la matriz de correlación de cada serie con las demás, permitieron identificar con mayor precisión las inconsistencias en las mediciones con el fin de verificarlas y corroborar si lo que el cofechado expresó obedece realmente a errores en la datación.

También, se empleó el efecto de las bombas nucleares en la concentración del ^{14}C atmosférico (Worbes & Junk 1989). En esencia el método parte, de que las pruebas nucleares de superficie efectuadas durante la década del cincuenta y principios del sesenta, al producir efectos similares a los rayos cósmicos, transformaron cantidades adicionales de ^{14}N en ^{14}C . Por esta razón la concentración de ^{14}C aumentó en el CO_2 de la atmósfera hasta casi duplicarse en el hemisferio Norte. Como en el año 1963 entró en vigor el tratado de prohibición de explosión de armas nucleares en la superficie,

a partir de este año alcanzó el valor máximo para luego reducir gradualmente su concentración. En el trópico la concentración máxima se alcanzó en 1964. La elevada concentración de ^{14}C actúa como un marcador isotópico, pues en cada anillo existe igual concentración de radiocarbono que la existente en la atmósfera durante el año de su formación. Esta propiedad se emplea para confrontar la fecha de formación de un anillo y, en consecuencia, su periodicidad anual

Ahora bien, se predataron anillos de dos secciones transversales, los cuales bajo el supuesto de anualidad correspondían al año 1998. Para ello se extrajeron unos 20g de madera de los anillos con una broca motorizada y se enviaron al Instituto Marzeev de Higiene y Ecología Médica de Ucrania para la determinación del contenido de radiocarbono. Los resultados se calibraron con la curva de calibración para la zona 2 del hemisferio norte, limitada al norte por la latitud 40° y al sur por la posición de la zona de convergencia intertropical en el verano del hemisferio norte (Hua *et al.* 2004). En este proceso se empleó el programa de calibración de muestras de ^{14}C posteriores al lanzamiento de bombas nucleares –CALI-BOMB– (Reimer *et al.* 2004).

Modelación del crecimiento: El análisis del modelo más apropiado para describir el crecimiento de *A. niopoides* se determinó mediante el uso del *software* propuesto por Vanclay (2000) denominado *Curve Expert*, el cual permite determinar la fortaleza de la relación entre un par de valores: x , y . Asimismo, mediante un análisis rápido ajusta una curva de pares de datos donde compara automáticamente la capacidad de ajuste de 35 modelos de crecimiento preestablecidos.

En la mayoría de los árboles, el centro anatómico de la sección transversal está notablemente desplazado del centro geométrico, debido a la pendiente del terreno donde crecen, lo cual hace que los anillos aparezcan más aglomerados y finos en unas direcciones y más anchos y separados en otras direcciones. De igual manera, los radios (series)

correspondientes son también diferentes. El ancho de los anillos medidos en cualesquier radio se corrigió en proporción con la relación entre el radio correspondiente a un círculo perfecto y el del radio medido desde el centro anatómico hasta la periferia de la sección transversal (Fig. 2).

Los cambios en las variables ambientales (precipitación, disponibilidad de agua en el suelo, temperatura) generados por las anomalías hidroclimáticas, que se presentan durante las fases seca y lluviosa del ENSO (El Niño *Southern Oscillation*) en el área de estudio, causan efectos marcados en el crecimiento de las plantas. El ENSO es una oscilación no periódica que se presenta aproximadamente cada 3-7 años con promedio de 3-4 años (Orozco & Escobar 2008), lo que muy probablemente genera un efecto estacional en el crecimiento de *A. niopoides*.

Para filtrar el efecto del componente estacional sobre el crecimiento del diámetro, se emplearon suavizados con medias móviles a las mediciones del ancho de los anillos (Masters 1991). Además de remover el componente estacional de baja frecuencia, las medias móviles permiten suavizar la forma de la serie para

reducir el componente aleatorio de la misma y pronosticar basándose en su trayectoria (Masters 1991). Para las series de ancho de los anillos menores de 20 años, se empleó una media móvil de cuatro términos; para las de más de 20 años y menos de 30, la media móvil fue de cinco términos; para series de más de 30 años se emplearon siete términos. Los valores de las medias móviles están auto correlacionados; por tanto, al estimar los parámetros de los modelos de regresión, esta estructura de correlación se refleja en los errores.

El *software* FMT construye un modelo auto regresivo (AR (p)) para cada serie, en donde se elimina la auto correlación residual, proceso comúnmente conocido como “*prewhitening*” para ruido blanco (Rodinov 2006, Yue & Wang 2002). Una vez eliminada la auto correlación de orden $k-1$ y $k+1$ en cada una de las series suavizadas, y verificada la independencia de los errores a través del análisis descriptivo por series de tiempo, se procedió a ajustar el modelo matemático que mejor representara el comportamiento del diámetro.

El análisis descriptivo de las series de ancho de anillos filtrados se hizo con las gráficas de auto correlación y auto correlación

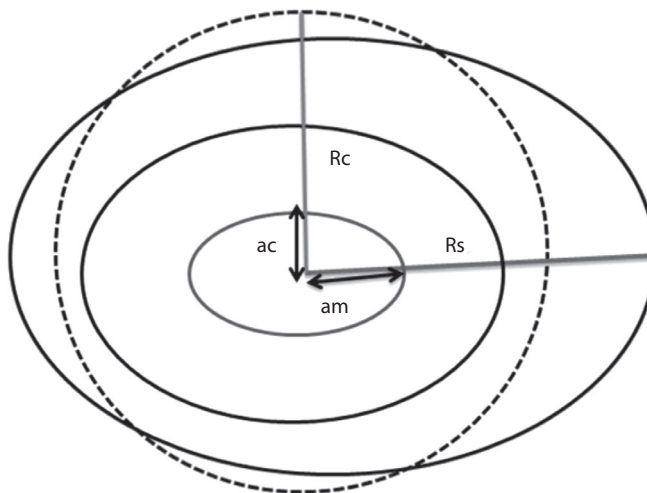


Fig. 2. Variables utilizadas para la corrección (ac) de las medidas de ancho de anillos (am) a través de la relación entre el radio de un círculo perfecto (R_c) y el radio de la sección transversal colectada (R_s).

Fig. 2. Variables considered for correction (ac) in the ring widths (am) through the relationship between the radius of a perfect circle (R_c) and the radius of the cross-section collected (R_s).

parcial (ACF y PACF, por sus siglas en inglés, respectivamente). A pesar de que el proceso de suavizado permite reducir la varianza entre los datos; en las funciones no lineales es característica la ausencia de varianza homogénea a lo largo de la distribución de los mismos (*heteroskedasticity* en inglés). Hunt (1982) propone transformar el término dependiente (en este caso D), por la expresión (lnD), de tal forma que permite en la mayoría de los casos mejor ajuste y disminución de la varianza a lo largo del eje de las abscisas, sin alterar la estructura y propiedades de la función. También, se estimaron los parámetros para el modelo con mínimos cuadrados ponderados para regresión no lineal con el objetivo de reducir la suma de cuadrados de los residuales (Clutter *et al.* 1983).

Validación del modelo de crecimiento:

En la validación cualitativa se efectuó un análisis gráfico de residuales (Lema 2002). Para la validación independiente se extrajo al azar aproximadamente 10% de los valores de la base de datos original y que no hicieron parte de los cálculos del modelo representados por 288 pares de datos de diámetro y edad. Además, se obtuvo el valor promedio del diámetro de los valores reales para cada año, en donde se utilizó una *bootstrap* de 5 000 re-muestréos de tal manera que se pudieran desarrollar pruebas de comparación de medias entre estos valores y los estimados (De).

Ahora bien, se efectuó una prueba de comparación de desviaciones estándar en la cual, además de indicar de manera indirecta la existencia o no de diferencias entre los resultados, permite concluir sobre la igualdad de las varianzas muestrales cuando la diferencia entre estas no es estadísticamente significativa con un $\alpha=0.05$. Una vez determinada la homogeneidad de varianzas, se realizó la prueba de comparación de medias. Luego de validada la capacidad del modelo para explicar el crecimiento de *A. niopoides*, se calcularon curvas de crecimiento acumulado ($y = f(t)$), crecimiento corriente anual ($y' = f'(t)$), crecimiento medio anual $\bar{y} = f(t)/t$ y crecimiento relativo $y = f'(t) / f(t)$ para la especie.

Árboles muestreados y anillos de crecimiento: Los árboles muestreados se encuentran distribuidos entre 663-838m de altitud; su diámetro oscila entre 25cm-105cm; la pendiente promedio es 38° con rango de 15°-60°.

En la Fig. 3A se evidencia a simple vista la presencia de anillos de crecimiento claramente diferenciados en la madera de los árboles de *A. niopoides*. Estos anillos se encuentran definidos por mayor espesor de la pared de las fibras y disminución de su diámetro radial. La anatomía de la madera, además de los anillos, presenta poros solitarios y múltiples, radiales de dos a cuatro con parénquima alrededor de los vasos y confluyente, que une dos, tres y hasta cinco poros, ocasionalmente aliforme-rombooidal (Fig. 3B). De los 33 árboles muestreados se midió el ancho de los anillos a 113 series; en promedio tres series por sección transversal. La edad de los árboles osciló entre 10-100 años; la longitud promedio de segmentos fue 34 años.

Anualidad de los anillos de crecimiento:

En la Fig. 4 se presenta la curva correspondiente a la calibración de los resultados del análisis de ^{14}C para el anillo de la sección Aln13 pre datado en el año 1998. Los valores obtenidos indican la existencia de 87% de probabilidad de que en efecto su madera se haya formado ese año. Para el anillo de la sección Aln 37 el resultado fue similar (Calibración no mostrada) pues arrojó 86% de probabilidad de acertar en el año 1998.

El coeficiente de correlación de Pearson promedio para 59 series seleccionadas correspondientes a 24 árboles frente a la cronología estándar obtenida en el cofechado fue 0.362 ± 0.036 (\pm intervalo de confianza para 95%) y valores desde 0.12-0.66. Para efectos dendroclimáticos, la variabilidad de los resultados sugiere descartar algunas series de baja correlación. No obstante en el presente estudio se emplearon todas las series con el fin de captar toda la variabilidad de los árboles muestreados en un modelo de crecimiento, y se emplearon análisis complementarios. En la

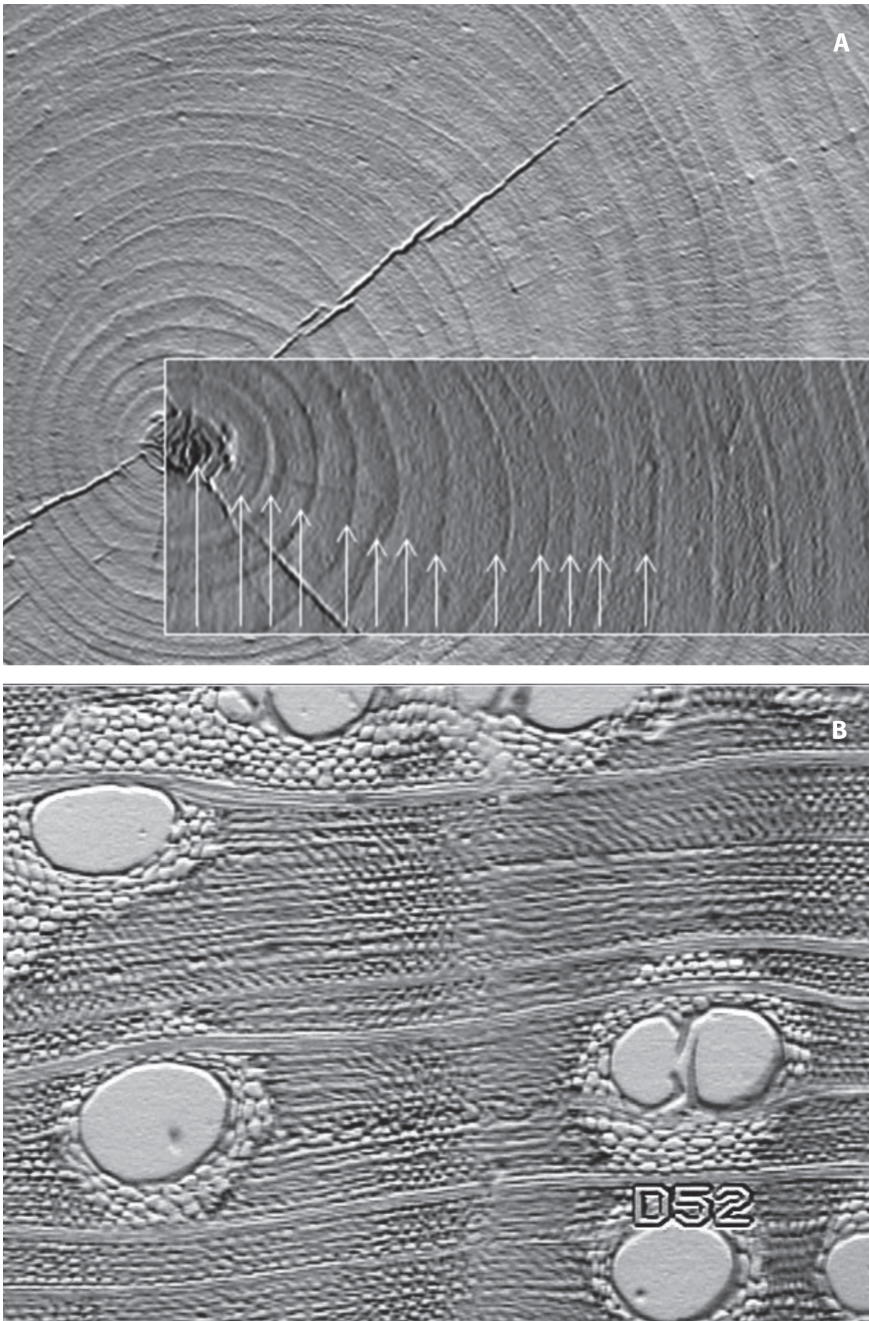


Fig. 3. Anillos de crecimiento de *A. niopoides*. **(A)** Nótese como las bandas anuales son fácilmente visibles en la madera de esta especie. **(B)** Corte transversal.

Fig. 3. *A. niopoides*'s growth rings. **(A)** Notice how the annual bands are easily visible in the wood of this specie. **(B)** Cross-section.

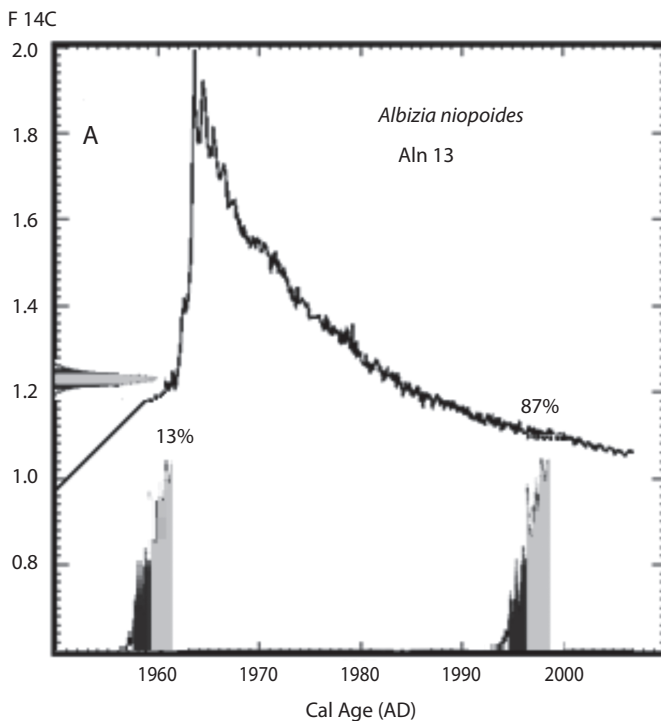


Fig. 4. Determinación de la anualidad de los anillos de crecimiento de *A. niopoides* mediante el análisis de % ^{14}C moderno y su calibración con CALIBOMB para el árbol Aln13.

Fig. 4. Annuality determination of *A. niopoides* growth rings by ^{14}C % modern and its calibration with CALIBOMB for the tree Aln13.

Fig. 5 se presentan las trayectorias promedias para algunas de las series evaluadas en el análisis gráfico de las series de ancho de anillos. Se observa un comportamiento claramente sincrónico entre estas, sugiriendo que existen factores ambientales que, como el clima, afectan simultáneamente el crecimiento de todas las series y de todos los árboles de la muestra.

Modelación del crecimiento, suavizado y análisis auto regresivo: En la Fig. 6A se presentan las trayectorias acumuladas para todas las series medidas sin suavizarlas. La distribución de los valores evidencia una mayor cantidad de datos en los primeros 40 años, intervalo en el cual se encuentra la más alta variabilidad entre los mismos. En la Fig. 6B se observa la distribución del ancho de anillos para cada una

de las series medidas después de suavizarlas. La alta variabilidad durante los primeros 40 años se ha reducido considerablemente en las series suavizadas (Fig. 6B); se observa, además, una tendencia de fuerte componente lineal. En la Fig. 7 se presentan las funciones de auto correlación (ACF) y auto correlación parcial (PACF), obtenidas una vez eliminada la auto correlación residual.

El análisis gráfico de las auto correlaciones (Fig. 7) indica la existencia de residuales ruido blanco; por tanto, con toda certeza, existe auto correlación temporal positiva de orden 1 que obedece estrictamente a la acumulación de los mismos para ser modelados.

Ajuste del modelo: En la Fig. 8A se presenta la distribución de frecuencias para el

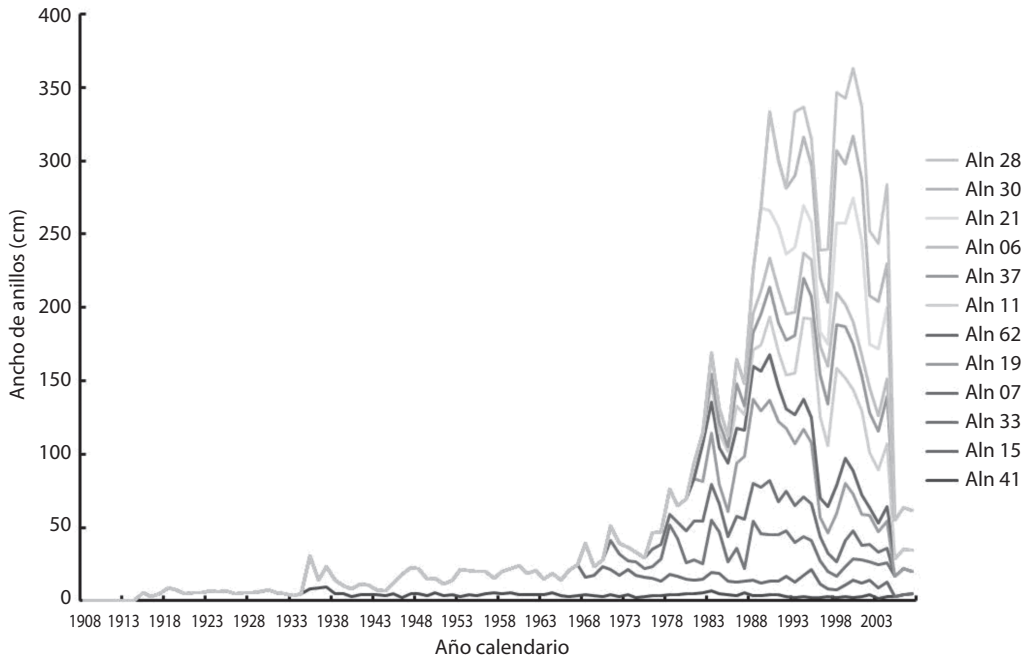


Fig. 5. Trayectorias del ancho de los anillos de crecimiento de algunas de las series estudiadas (*spaguetti plot*). Nótese que todas tienden hacia un patrón de crecimiento sincrónico a través del tiempo, independientemente de la magnitud de las mediciones.

Fig. 5. Trajectory of the width of the growth rings of some studied series (*spaguetti plot*). Notice how all the rings tend to show a synchronous growth pattern through time, regardless of the magnitude of the measurement.

diámetro (El ancho de los anillos multiplicados por dos) en los árboles muestreados de de *A. niopoides*. En este caso el comportamiento de la muestra es claramente en J invertida con alto porcentaje de árboles en las clases diamétricas menores y reducción progresiva hacia las clases diamétricas mayores. Por el contrario, la transformación mediante el operador ln (Fig. 8B) transforma la distribución de frecuencias en unimodal reflejando un comportamiento log-normal.

La función de Korf estimada para explicar el crecimiento del diámetro en función de la edad de *A. niopoides* fue la siguiente:

$$\ln(D) = 7.3083 - 9.97375t^{-0.272867} \quad (1)$$

En esta función D es el diámetro normal (cm) o a 1.3m sobre el suelo (dap) y t la edad

en años. La función obtenida con un total de 2 531 observaciones (90% de los datos) es el resultado de un proceso de estimación de parámetros que generó el máximo ajuste después de seis iteraciones permitiendo que la suma de cuadrados de los residuales se aproximara al valor mínimo. El coeficiente de determinación ($r^2=99.87\%$) refleja la capacidad del modelo para explicar casi el cien por ciento de la variabilidad en el comportamiento del diámetro. El error estándar (EE) fue 0.22, el Cuadrado Medio del Error (CME) 0.048 y la auto correlación residual de orden 1 (AR), 0.34. Los valores del diámetro utilizados en el ajuste del modelo evidencian mayor variabilidad durante los primeros 40 años, probablemente debida a la existencia de mayor número de observaciones en este periodo (Fig. 9). Este comportamiento genera varianza

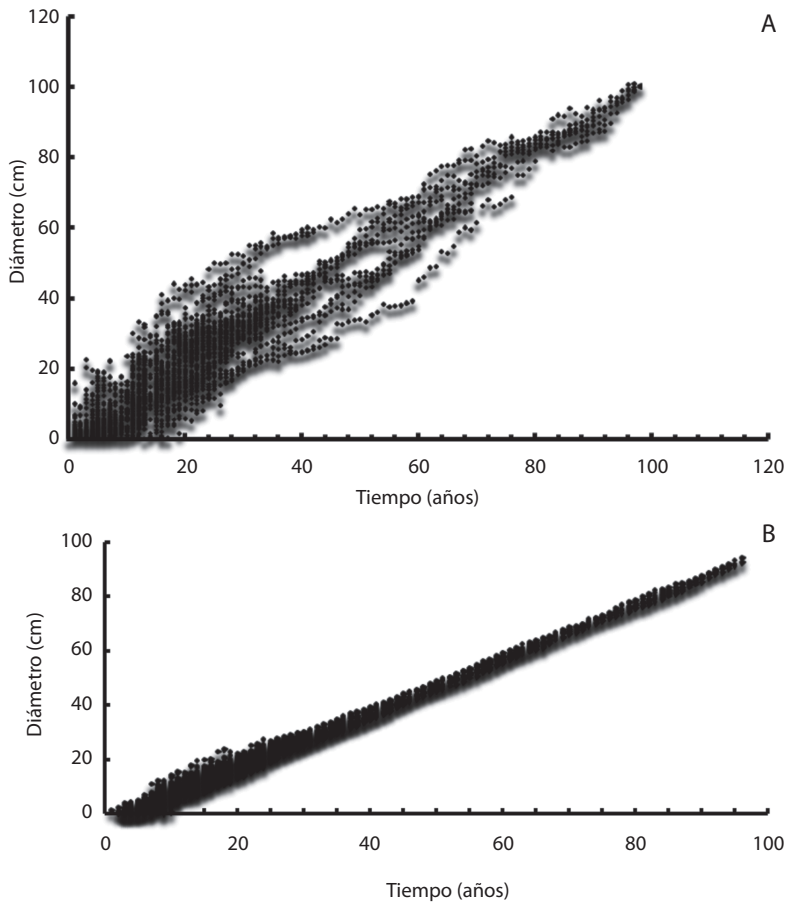


Fig. 6. Trayectorias acumuladas (A) y suavizadas (B) de los diámetros obtenidos con cada una de las series medidas. Nótese como la mayor parte de las series abarca los primeros 40 años y la reducción de la variabilidad en los primeros años en las series suavizadas comparada con las series no suavizadas.

Fig. 6. Accumulated trajectories (A) and smoothed (B) of the diameters from each one of the measured series. Note how most of the series covers the first 40 years and how the variability is reduced during the early years in the smoothed series compared with unsmoothed series.

no homogénea (*heteroskedasticity* en inglés) en la distribución de los residuales, la cual se logró corregir ponderando el modelo por los residuales estandarizando la escala mediante la desviación estándar muestral (*Studentized residuals* en inglés) elevados al cuadrado y cuya distribución (Fig. 10A) a pesar de reflejar una tendencia homogénea de los errores, es cualitativamente insuficiente para probar la estabilidad del modelo. Es mediante la validación cruzada que puede corroborarse la capacidad

de la función obtenida para representar la evolución del diámetro en *A. niopoides*.

Validación del modelo de crecimiento: El modelo Korf calculando de nuevo sus parámetros con 10% del conjunto de datos fue el siguiente:

$$\ln(De) = 8.58246 - 10.6475t^{-0.207206} \quad (2)$$

En este modelo $r^2=99.00\%$, $EE=0.18$, $CME=0.032$ y $AR=0.20$. Cuando se comparan

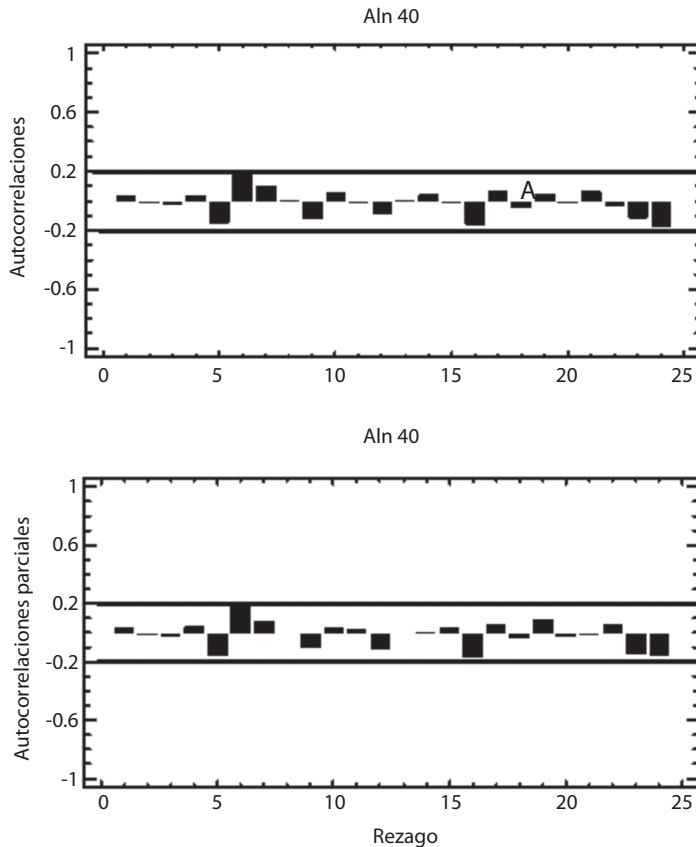


Fig. 7. Función de auto correlación (ACF) y función de auto correlación parcial (PACF) para el ancho de anillos en una serie de la sección transversal (AIn 40). Se evidencia la ausencia de auto correlación y, por tanto, la presencia de ruido blanco como resultado del *pre-whitening*.

Fig. 7. Autocorrelation function (ACF) and partial autocorrelation function (PACF) for the width of rings in a series of cross-section (AIn 40). The lack of autocorrelation is evident and, therefore, white noise is as a result of pre-whitening.

los estimadores paramétricos de los modelos (1) y (2), así como la distribución de residuales en la Fig. 10A y 10B se observa que a pesar de que el modelo (1) tiene mayor coeficiente de determinación y fue estimado con el 90% de los datos, el modelo (2) evidencia valores menores en CME, EE, y no presenta auto correlación residual según el estimador de Durbin & Watson (DW=1.58), además de mejor distribución de los residuales (Fig. 10B). Ello significa que el modelo es estable aún cuando fue obtenido con solo 10% de los datos.

Al comparar el diámetro promedio generado por 95 edades aleatoriamente seleccionadas

de la base de datos se obtuvieron los siguientes resultados: D promedio=44.63cm, Coeficiente de variación (CV%)=56.92, Sesgo estandarizado= -0.46, Intervalos de confianza de la media (IC) 44.63±5.17. Estos mismos estadísticos para el modelo (2) con sus nuevos parámetros fueron: D_c promedio=46.36cm, CV%=58.60, Sesgo=0.04, IC=46.36±5.53. Los intervalos de confianza para la media indican que el D_c presenta un límite superior menor que el diámetro promedio real. La comparación de las desviaciones estándar arrojó como valor de F de Fisher=1.14 con p=0.52 y la comparación de medias con varianzas iguales un valor t

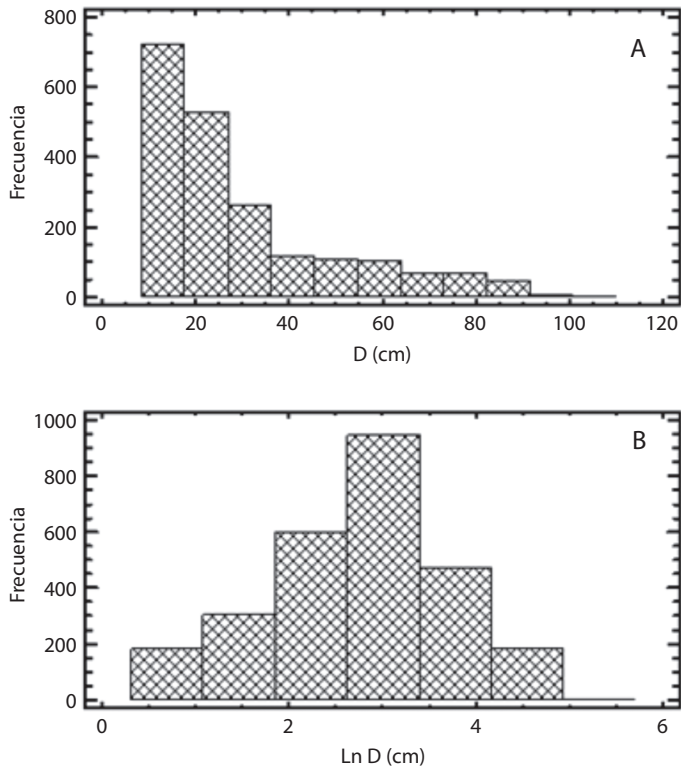


Fig. 8. Histograma de frecuencias para el diámetro (A) y ln (diámetro) (B). La transformación logarítmica de los datos permite que se aproximen a una distribución log-normal.

Fig. 8. Frequency histogram for the diameter (A) and ln (diameter) (B). The logarithmic data transformation allows an approach to a log-normal distribution.

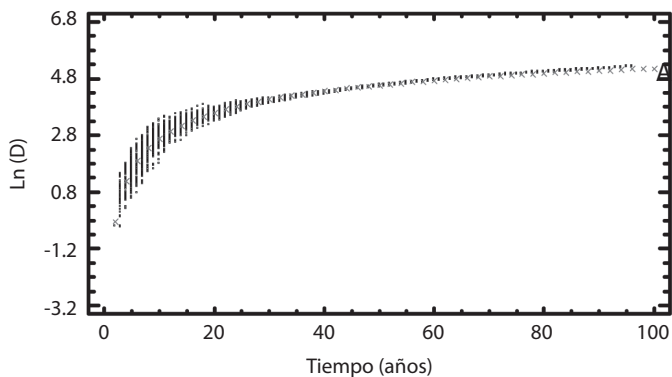


Fig. 9. Nótese que en el modelo ajustado durante los primeros años hay mayor variabilidad en los datos.

Fig. 9. Note how in the fitted model data variability is higher during in the early years.

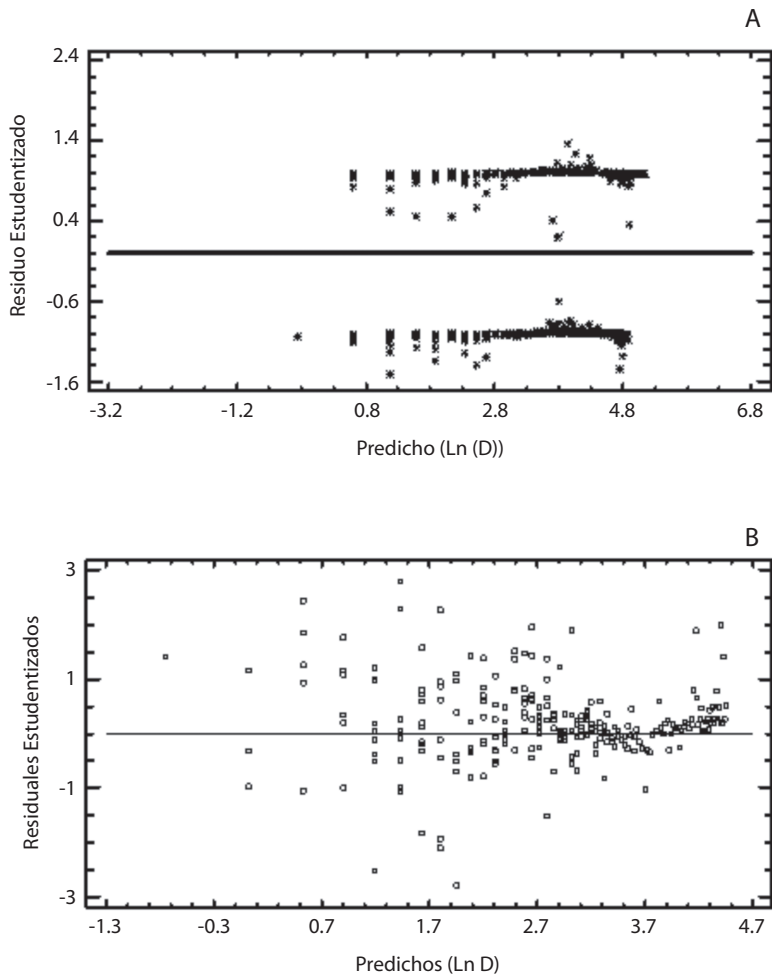


Fig. 10. Distribución de los residuales para el modelo ajustado por mínimos cuadrados ponderados. La distribución de los residuales evidencia homogeneidad de los errores (A). Distribución de los residuales para el modelo ajustado por mínimos cuadrados ponderados y con el cálculo de nuevos parámetros con el 10% de los datos. La distribución de los residuales evidencia ausencia de heterogeneidad en la distribución de los errores (B).

Fig. 10. Residuals distribution for the model fitted by weighted least squares. The residuals distribution shows absence of heteroskedasticity (A). Residuals distribution for the model fitted by weighted least squares and reparametrized with 10% of data. The residuals distribution shows absence of heteroskedasticity (B).

de Student=0.45 con $p=0.65$. Luego no existen diferencias significativas lo cual valida el modelo (Fig. 11). En la Fig. 12 se presenta el crecimiento acumulado de *A. niopoides* obtenido con la función de Korf re parametrizada.

Crecimiento corriente anual, crecimiento medio anual y crecimiento relativo: En la

Fig. 13 se presenta el comportamiento del crecimiento corriente anual (CCA), crecimiento medio anual (CMA) y la tasa de crecimiento relativo (CR) para *A. niopoides* del área de estudio. El máximo CCA se alcanza en el año 18 con 1.03cm/año y en el año 46 el CMA alcanza el máximo con 0.94cm/año. El CR es monótonicamente decreciente.

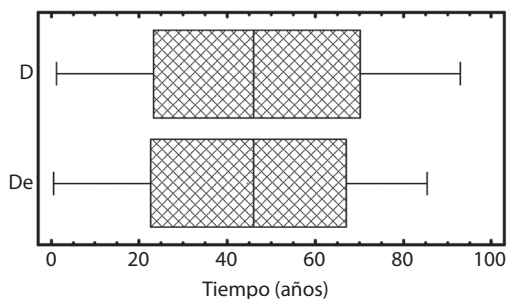


Fig. 11. Diagrama de caja y desviación para el diámetro promedio (D) y estimado (D_e) en árboles de *A. niopoides*.
Fig. 11. Box and standard deviation for average diameter (D) and estimated diameter (D_e) of *A. niopoides* trees.

DISCUSIÓN

La caracterización de los anillos anuales de crecimiento es un concepto integrado que implica la confluencia de los resultados obtenidos a partir de las metodologías existentes y que por costos y tiempo puedan aplicarse, de tal manera que los ritmos de crecimiento sean plenamente descritos. La sincronización entre los anchos de los anillos y el cosechado exitoso dentro de los árboles y entre ellos, se consideran evidencias de la formación de anillos con similar periodicidad (Stahle 1999). Es altamente improbable que ello suceda por

azar: si las bandas de crecimiento no están estrictamente ligadas al ciclo anual, el ancho de anillos no sincronizará entre los árboles y las secuencias de anillos no coincidirán (Stahle 1999). Si a estas evidencias se le agrega la alta probabilidad de que los anillos sean anuales, pocas dudas razonables quedan de que *A. niopoides* no tenga anillos de naturaleza anual en el área de estudio y, probablemente, en toda su área de distribución.

Williams & León (2008) describen en detalle la anatomía de la madera de *A. niopoides*; afirman que los anillos de crecimiento de esta especie son indistintos a ligeramente visibles; sin embargo De Mattos *et al.* (1999) encontraron que esta especie tiene anillos anuales claramente definidos en el Pantanal del Mato Grosso, tal como resultó en esta investigación; estos mismos autores llegaron a igual conclusión en otra investigación (De Mattos *et al.* 2005). Cuando se observan las fotografías presentadas en el trabajo de William & León (2008) en realidad no se ven los anillos ¿qué puede explicar resultados aparentemente tan contradictorios?; lo más probable es que, puesto que con frecuencia los anillos de *A. niopoides* son muy anchos, es posible que los cortes con micrótopo que presentan estos autores provengan del interior de un anillo en cuyo caso no se presenta el límite de ninguno de ellos en su sección delgada.

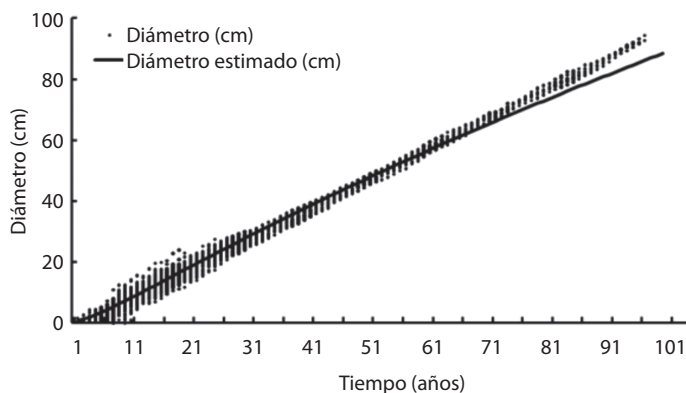


Fig. 12. Crecimiento acumulado del diámetro de *A. niopoides*, modelo (2).
Fig. 12. *A. niopoides*'s cumulative diameter growth, model (2).

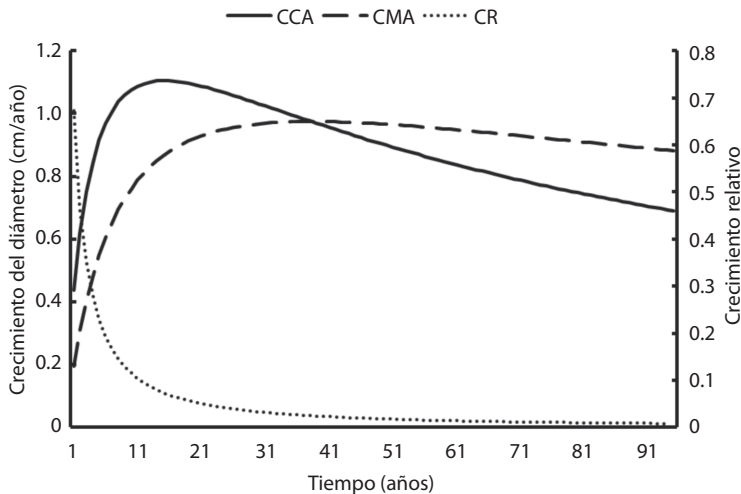


Fig. 13. Trayectorias para el crecimiento corriente anual (CCA), crecimiento medio anual (CMA) y crecimiento relativo (CR) de árboles de *A. niopoides* del cañón del río Porce.

Fig. 13. Growth patterns for current annual increment (CCA), mean annual increment (CMA) and relative growth (CR) in trees of *A. niopoides* from the Porce River canyon.

Algunos consideran que los anillos generalmente se forman por situaciones de estrés climático, que induce letargo cambial en los árboles y, en consecuencia, zonas de crecimiento en la madera (Worbes 1995). A pesar de existir un mes ecológicamente seco, el resto del año hay disponibilidad de agua, por lo que se puede deducir que los individuos seleccionados no presentan situaciones críticas de estrés por falta de este recurso. Esto sugiere que los árboles del *A. niopoides* tienen la capacidad de formar anillos anuales inducidos genéticamente, cuyo ancho refleja la disponibilidad del recurso y no estrés hídrico.

Tradicionalmente, en la modelación del crecimiento, la gran mayoría de los autores que han abordado el cálculo de las curvas de crecimiento del diámetro en función del tiempo (edad) de los árboles tropicales, se han basado en información de parcelas permanentes en las cuales se miden, año tras año, los diámetros con el fin de determinar las tasas de crecimiento de la especie de interés. En Europa, por el contrario, el crecimiento de los árboles se ha estudiado leyendo la edad en anillos de crecimiento

(Asmann 1970). También, se han empleado en el trópico modelos de simulación tales como el de Lieberman & Lieberman (1985) que emplean información de parcelas permanentes.

La razón para emplear estos dispendiosos métodos se encuentra en el prejuicio ampliamente difundido de que los árboles tropicales no tienen anillos anuales (Whitmore 1975, Halle *et al.* 1978, Lieberman & Lieberman 1985, Lamprecht 1990). Hoy son cientos las especies de árboles tropicales a las que se les ha demostrado la anualidad de formación de anillos abriéndose la posibilidad de modelar el crecimiento tal como se ha hecho en Europa durante siglos. Representativos de estos estudios son los de Schöngart (2008).

Las aproximaciones tradicionales que requieren el empleo de parcelas permanentes *versus* el empleo de anillos de crecimiento tienen múltiples desventajas y falencias, entre ellas las siguientes:

1. El establecimiento y remediciones que implican reiterados viajes a la selva hacen de esta aproximación una opción

sumamente costosa. Por el contrario, las muestras de secciones transversales en áreas de explotación o de núcleos obtenidos con el barreno de Pressler requieren de solo un viaje a la selva. El resto del trabajo se lleva a cabo cómodamente en un laboratorio y a muy bajo costo.

2. Se debe esperar muchos años antes de disponer de la información requerida. En la aproximación con anillos de crecimiento el estudio podría tomar solo unos meses.
3. Con frecuencia el número de árboles en las parcelas permanentes de la especie requerida es tan bajo que no es posible modelar su crecimiento. Con anillos los árboles se pueden buscar en regiones extensas aumentando la posibilidad de muestrear un número mayor de árboles.
4. Aún si se estudia el crecimiento durante 10 años, este período es muy corto para representar las condiciones climáticas y de competencia en el largo plazo. Por tanto, pudieran encontrarse sesgos con mayor o menor crecimiento debido a que el período de mediciones pudo haber sido más o menos lluvioso que el promedio a largo plazo, o el árbol pudo haber estado suprimido o liberado durante todo este período sesgando los resultados hacia tasas de crecimiento mayores o menores que en el largo plazo. Con los anillos de crecimiento se estudia todo el lapso vital de cada individuo. El ancho de los anillos refleja entonces, año tras año, las condiciones medioambientales de clima y competencia en que se formó cada anillo.
5. Muchas especies heliófilas, entre las que se encuentran numerosísimas especies comerciales, una de ellas *A. niopoides*, crecen en cohortes coetáneas espacialmente dispersas, ocupando espacios de antiguos claros de la selva. En una parcela permanente por lo regular solo existe una o pocas cohortes. Estas cohortes tienden a ser coetáneas y, por tanto, todos los individuos comparten la misma edad dentro de cada cohorte. No obstante, en los modelos empleados, al desconocerse la edad de los

árboles, parten del supuesto erróneo de que los árboles más grandes son más viejos. Con los anillos de crecimiento se conoce la edad exacta de cada árbol y la fecha de formación de cada anillo: esta fuente de error no existe. Cada árbol aporta información de cada año de su vida.

El modelo ajustado es una combinación de técnicas estadísticas como el análisis de series temporales y regresión no lineal con ponderación por residuales. El análisis por series temporales permitió generar descomposición estacional mediante el suavizado. Ello facilita filtrar el efecto climático estacional generado por anomalías climáticas como el ENSO, permitiendo que la función ajustada explique el crecimiento principalmente como efecto de la ontogénesis de la especie. Además, se suele encontrar que dos de las grandes preocupaciones en la utilización de la estadística paramétrica son las relacionadas con la distribución original de los datos (normalidad) y la autocorrelación de los errores. Para muchos ello puede considerarse un problema a la hora de garantizar la independencia en las estimaciones.

Al respecto es importante tener en cuenta que diversas variables ambientales o biológicas no suelen distribuirse normalmente. Las transformaciones que realicemos, como en el caso del presente estudio en el que se empleó el operador logaritmo natural sobre los valores del diámetro, permiten acomodar los datos de tal manera que su distribución se acerca a una normal teórica con un porcentaje de aproximación cuantificada a través de estadísticos como el sesgo y el grado de pico de la distribución (*kurtosis* en inglés) estandarizada.

La aplicación del operador logaritmo natural a la variable dependiente redujo la tendencia expansiva de los errores, común en las funciones no lineales; sin embargo, ello tiene la desventaja de subestimar los pesos de los elementos estimados. Por ello se debe hacer una corrección sobre el estimado del parámetro α y que según Zapata *et al.* (2001), consiste en sumarle a dicho parámetro $\frac{1}{2}(CME)^2$ (5×10^{-4} en el modelo 2, cifra que en la práctica

no afecta los resultados). Este procedimiento permite dar un valor más aproximado de los estimados, sin caer en el error de sobreestimar los mismos ya que la sobreestimación de cada valor tiende a ser un error de ajuste más serio que la propia subestimación (Sato 1982).

Frente a la presencia de auto correlación residual el modelo al que se le calcularon de nuevo los parámetros está en capacidad de explicar este fenómeno al eliminar con el análisis auto regresivo (*Pre-whitening*) la auto correlación residual de orden $k-1$ y $k+1$. Además, el estadístico Durbin & Watson ($D-W=1.58$) evidencia la presencia de auto correlación serial positiva y de orden uno no significativa, que refleja la indispensable acumulación de las tasas de crecimiento anual para estimar el diámetro en función de la edad.

Algunos estudios sobre el crecimiento afirman que la auto correlación entre las tasas de crecimiento individual incrementa la variabilidad del tamaño del organismo y, por ende, reduce la capacidad del modelo para explicar el crecimiento (Pfister & Stevens 2002). No obstante, teniendo en cuenta lo expuesto por Pfister & Stevens (2002), Massami *et al.* (2004) y Peacor *et al.* (2007) la auto correlación evidenciada en el crecimiento se debe a la presencia de reservas de energía en los individuos la cual actúa como un filtro entre el recurso y la energía interna que se encuentra disponible para el metabolismo, el crecimiento y la reproducción. Este tipo de reservas tiene la capacidad de reducir la varianza en las tasas de crecimiento produciendo un efecto relativamente bajo sobre la variación en el tamaño del organismo y, por tanto, sobre la capacidad del modelo para explicar dicho fenómeno. Tal explicación contradice lo que hasta el momento se ha considerado en cuanto al efecto de auto correlación en el análisis del crecimiento y la variabilidad en el tamaño de las especies.

No obstante, el hecho de contar con un alto ajuste estadístico que explica 99% de la varianza en el crecimiento del diámetro, no fue una condición suficiente para aceptar el modelo de Korf para *A. niopoides*. Al respecto, autores como Chauchard *et al.* (2001) afirman que en

el proceso de ajuste mediante el uso de técnicas no lineales, la utilización de dos o más parámetros en el modelo puede hacer compleja la determinación de los mismos debido a que para diferentes asignaciones de valores iniciales en los parámetros de la función se pueden obtener diversas soluciones estadísticamente válidas. Reconocen, además, que este tipo de funciones son tan flexibles que debe tenerse la precaución de controlar que el cálculo de buenos resultados estadísticos no atenten contra la coherencia biológica del fenómeno estudiado.

Es por ello que en el ajuste del modelo de Korf se probaron diferentes valores iniciales y solamente mediante la validación cruzada se determinó que la función era muy estable con mínimos globales y no locales. Los coeficientes obtenidos, además del análisis gráfico de las curvas de incremento corriente anual, medio y relativo permiten afirmar que la función ajustada cumple satisfactoriamente con las características biológicas necesarias para describir la dinámica ontogénica de *A. niopoides* en el área de estudio.

El análisis de las curvas de CCA y CMA permite identificar que la más alta tasa de crecimiento corriente y medio se presentan en los años 18 y 46 en los cuales *A. niopoides* crece 1.03 y 0.94cm/año, respectivamente. Al comparar estos resultados con los obtenidos por Schöngart (2008), quien evaluó el crecimiento del diámetro en diferentes especies de árboles tropicales mediante el análisis de anillos de crecimiento, se puede decir que para alcanzar un diámetro de corta superior a 50cm los árboles de *A. niopoides* requieren aproximadamente 52 años, por lo que su tasa de crecimiento se encuentra dentro del rango de las especies de rápido crecimiento (especies que requieren entre 15-67 años para superar los 50cm de dap. De Mattos *et al.* (2005) confirman que esta especie es de muy rápido crecimiento al compararla con otras del Pantanal del Mato Grosso.

Reconocer la dinámica del crecimiento de los árboles tropicales permite generar nuevas alternativas frente a prácticas de manejo que solo tienen en cuenta un diámetro de corta límite para programar los ciclos de cosecha,

lo que en muchos casos genera el riesgo de sobreexplotar las especies de lento crecimiento y no aprovechar eficientemente las especies de rápido crecimiento como *A. niopoides*.

A. niopoides es un componente importante en los bosques secundarios de la región de estudio y, de acuerdo con los resultados de este trabajo, presenta tasas de crecimiento bastante aceleradas al tiempo que puede emplearse para numerosos propósitos (Arce *et al.* 2008). El conocimiento empírico derivado de la tradición en el uso del recurso forestal no es suficiente para planificar un adecuado aprovechamiento de los bosques. Por tanto, el desarrollo de modelos de crecimiento contribuye con la generación de medidas de aprovechamiento acordes con el ritmo biológico y con la demografía de las especies para favorecer su permanencia en el tiempo.

A. niopoides tiene un potencial multipropósito. Además de servir como sombra y ornamentación, es tolerante a la sequía. La especie es ampliamente utilizada para cercas; a pesar de que su madera es relativamente densa (0.60-0.65g/cm³), tiene rápido crecimiento y un atractivo color amarillo, tiene múltiples aplicaciones en la construcción pesada (madera tratada), de interiores y exteriores, para postes, líneas del ferrocarril, vallas, pisos, muebles, cajas de cerillas, entre otros (Flores 2003). Sus frutos son usados como forraje y de allí su utilización en sistemas agroforestales en México y Centroamérica (Arce *et al.* 2008).

Además, el estudio del crecimiento con técnicas dendrocronológicas no solo permite la elaboración de curvas de crecimiento útiles para el aprovechamiento sostenible del bosque. También, aporta un abanico de posibilidades para el estudio de la ecología de la especie. Actividades como la descripción de los sitios muestreados y el análisis auto regresivo, permiten identificar los cambios en el crecimiento de la especie como consecuencia de factores edáficos y ambientales como los procesos de liberación y supresión a los cuales se han encontrado sometidos los árboles durante su lapso vital (Copenheaver *et al.* 2009), además de poder relacionar dichos procesos con

la dinámica ecosistémica del medio en el cual ha crecido.

AGRADECIMIENTOS

A COLCIENCIAS y a la Dirección de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín (DIME) por los recursos aportados al autor principal como Joven Investigador y por la financiación parcial de la investigación, al Laboratorio de Bosques y Cambio Climático por permitirnos el uso de su infraestructura en el manejo y análisis de las muestras, a La Dirección de Laboratorios de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín (DIME) y a Jaime Henning Polania por su permanente apoyo.

RESUMEN

El crecimiento anual de los anillos en los árboles de los bosques tropicales es bastante frecuente y se evidenció en los árboles de *Albizia niopoides*, que crecen en el cañón del río Porce, cordillera Central de los Andes colombianos. Se recolectaron 33 secciones transversales de árboles entre 664-870msnm, cortadas a partir de 1.3m de altura del suelo. La hipótesis sobre una periodicidad anual en los anillos fue demostrada mediante cofechado, *spaguetti plots* y análisis de C¹⁴. Para ajustar el diámetro al modelo de crecimiento de Korf se empleó una combinación de análisis descriptivo de series de tiempo (suavizado y *pre-whitening*); para filtrar el ruido climático y regresión no lineal con residuales ponderados, se alcanzó un coeficiente de determinación cercano al 100%. A pesar de no ser significativa, la autocorrelación serial positiva de orden 1, se explica por la existencia de reservas de energía en el tronco y por la acumulación de los incrementos del diámetro requeridos para la construcción del modelo de crecimiento. Las tasas de crecimiento corriente y medio máximos fueron 1.03 y 0.94cm/año a las edades de 18 y 46 años, respectivamente. *Albizia niopoides* se clasifica dentro del grupo de rápido crecimiento, las cuales pueden alcanzar diámetros de corta de más de 50cm en aproximadamente 52 años.

Palabras clave: anillos anuales, árboles tropicales, modelo de crecimiento de Korf, crecimiento del diámetro.

REFERENCIAS

Alves, D. & V. Angyalossy-Alfonso. 2002. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian

- species. Axial parenchyma, rays and fibres. IAWA J. 23: 391-418.
- Arce, M.L.R. 1991. Notes on *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart (Leguminosae: Mimosoidae). Kew Bull. 47: 699-702.
- Arce, M.L.R., S.L. Gale & N. Maxted. 2008. A taxonomic study of *Albizia* (Leguminosae: Mimosoidae: Ingeae) in Mexico and Central America. Anales Jardín Bot. Madrid 65: 255-305.
- Assmann, E. 1970. The Principles of Forest Yield Study. Pergamon, Oxford, Inglaterra.
- Brienen, R. 2005 Tree rings in the tropics: A study on growth and ages of Bolivian rain forest trees. PRO-MAB Scientific Series 10, Riberalta, Bolivia.
- Chauchard, L.M., R. Sbrancia, A. Rabino, M. Peñalba & L. Maresca. 2001. Modelos de crecimiento diamétrico para *Notofagus dombeyi*. Bosque 22: 53-68.
- Clutter, J.L., J.C. Forston, L.V. Pienaar, G.H. Brister & R.L. Bailey. 1983. Timber management: A quantitative approach. Wiley, Nueva York, EEUU.
- Copenheaver, C.A., B.A. Black, M.B. Stine, R.H. McManamay & J. Bartens. 2009. Identifying dendroecological growth releases in American beech, jack pine, and white oak: Within-tree sampling strategy. Forest. Ecol. Manag. 257: 2235-2240.
- De Mattos, P.P., R.A. Seitz & G.I. de Muniz. 1999. Identification of annual growth rings based on periodical shoot growth, p. 139-145. In R. Wimmer & R.E. Vetter (eds.). Tree-ring analysis: biological, methodological, and environmental aspects. CABI, Wallingford, Inglaterra.
- De Mattos, P.P., R.A. Seitz & S.M. de Salis. 2005. Idade e ritmo de crescimento do tronco de árvores de espécies da floresta natural do pantanal Matogrossense, MS. Boletim de Pesquisa Florestal, Colombo 50: 6980.
- Fichtler, E., D.A. Clark & M. Worbes. 2003. Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest based on analyses of tree rings and ^{14}C . Biotropica 35: 306-317.
- Flores, E.M. 2003. *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart. Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, San José, Costa Rica. (Consultado: 01 agosto 2009, mgr.net/Publications/ttsm).
- Giraldo, J.A. & J.I. del Valle. 2011. Estudio del crecimiento de *Prioria copaifera* (Caesalpinaceae) mediante técnicas dendrocronológicas. Rev. Biol. Trop. 59: 1337-1358.
- Grissino-Mayer, H.D. 2001. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. Tree-Ring Res. 57: 205-221.
- Guijarro, J.A. 2011. Climatol: Some Tools for Climatology: series homogenization, plus wind rose and Walter & Lieth diagrams. R package version 2.1. (Disponible en línea: <http://CRAN.R-project.org/package=climatol>).
- Halle, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forests an architectural analysis. Springer-Verlag, Nueva York, EEUU.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree Ring Bull. 43: 69-78.
- Hua, Q., M. Barbetti, U. Zoppi, D. Fink, M. Watanasak & G.E. Jacobsen. 2004. Radiocarbon in tropical tree rings during the Little Ice Age. Nucl. Instrum. Methods 224: 489-494.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Arnold, Londres, Inglaterra.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas-posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Deutsche GTZ, Rossdorf, Alemania.
- Lema, A. 2002. Borrador para unos elementos estadísticos de dasometría y medición forestal. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Dep. Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.
- Lieberman, M. & D. Lieberman. 1985. Simulation of growth curves from periodic increment data. Ecology 66: 632-635.
- Masters, T. 1991. Neural, novel & hybrid algorithms for time series prediction. Wiley, Nueva York, EEUU.
- Masami, F., B.E. Kendall & R.M. Nisbet. 2004. Growth autocorrelation and animal size variation. Ecol. Lett. 7: 106-103.
- Orozco, O.L. & Y. Escobar. 2008. Incidencia de El Niño-Oscilación del Sur en la precipitación y la temperatura del aire en Colombia, utilizando el Climate Explorer. Ingeniería & Desarrollo 23: 114-118.
- Peacor, S.D., J.R. Bence & C.A. Pfister. 2007. The effect of size-dependent growth and environmental factors on animal size variability. Theor. Popul. Biol. 71: 80-94.

- Pfister, C.A. & F.R. Stevens. 2002. The genesis of size variability in plants and animals. *Ecology* 83: 59-72.
- Reimer, P.J., T.A. Brown & R.W. Reimer. 2004. Discussion: Reporting and Calibration of Post-Bomb ^{14}C Data. *Radiocarbon* 46: 1299-1304.
- Roig, F.A. 2000. Dendrocronología en América Latina. EDIUNC, Mendoza, Argentina.
- Rodinov, S.N. 2006. Use of prewhitening in climate regime shift detection. *Geophysical Res. Lett.* 33: 2707.
- Rozendaal, D.M.A. & P.A. Zuidema. 2011. Dendroecology in the tropic: a review. *Trees* 25: 3-16.
- Satou, T. 1982. Forest biomass. Madwick, Londres, Inglaterra.
- Schöngart, J. 2008. Growth-oriented logging (GOL): a new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest. Ecol. Manag.* 256: 46-58.
- Speer, J.H. 2010. Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona, Tucson, Arizona, EEUU.
- Stahle, D.W. 1999. Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA J.* 20: 249-253.
- Tomazello, M., P.C. Botosso & C.S. Lisi. 2000. Potencialidade da família Meliaceae para dendrocronología em regiões tropicais e subtropicais, p. 381-431. In F.A. Roig (ed.). Dendrocronología en América latina. EDIUNC, Mendoza, Argentina.
- Tomazello, M., F.A. Roig & P.A. Zevallos. 2009. Dendrocronología y dendroecología tropical: Marco histórico y experiencias exitosas en los países de América Latina. *Ecol. Bolivia* 44: 73-82.
- Vanclay, J.K. 2000. Growth modeling and yield prediction for sustainable forest management. *The Malaysian Forester* 66: 58-69.
- Walter, H. & H. Lieth. 1964. Klimadiagramm-Weltatlas. Fischer, Jena, Alemania.
- Williams, J. & H. León. 2008. Anatomía de Madera en 31 especies de la subfamilia mimosoidae (Leguminosae) en Venezuela. *Colombia Forestal* 11: 113-135.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical rain forest of the Far East. Clarendon, Oxford, Inglaterra.
- Worbes, M. & W.J. Junk. 1989. Dating tropical trees by means of ^{14}C from bomb tests. *Ecology* 70: 503-507.
- Worbes, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees a review. *IAWA J.* 164: 337-351.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo forest reserve in Venezuela. *J. Ecol.* 87: 391-403.
- Worbes, M. 2002. One hundred of tree-ring research in the tropics - a brief history and outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20: 217-231.
- Yue, S. & C.Y. Wang. 2002. Applicability of pre-whitening to eliminate the influence of serial correlation on the Mann-Kendall test. *Water Resour. Res.* 38: 1068.
- Zapata, M., J.I. del Valle & S.A. Orrego. 2001. Corrección por sesgos en modelos log-normales alométricos linealizados para la estimación de la biomasa aérea. Simposio Internacional para la medición y monitoreo de la captura de carbono en ecosistemas forestales, Valdivia, Chile.