

# INCREMENTO DIAMÉTRICO MENSUAL DE ESPECIES ARBÓREAS RELACIONADO CON VARIABLES AMBIENTALES Y FENOLOGÍA EN UN BOSQUE NUBLADO AL SUDESTE DE VENEZUELA

Monthly diameter increment of tree species and related with environmental variables and phenology in a cloud forest, southeastern Venezuela

Jacqueline ORTIZ<sup>1</sup>, Lionel HERNÁNDEZ<sup>1</sup> y Jochen SCHÖNGART<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana CIEG,  
Universidad Nacional Experimental de Guayana,  
Puerto Ordaz – Venezuela. jacqueort@yahoo.es

<sup>2</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Manaus – Brasil

## RESUMEN

En un bosque nublado fueron registrados el diámetro, la superficie y la iluminación de copa de 33 árboles correspondientes a 11 especies arbóreas. Durante 26 meses el diámetro de los árboles fue medido mensualmente con dendrómetros y durante 12 meses fue documentada la fenología. La humedad del suelo, temperatura atmosférica y temperatura edáfica fueron medidas utilizando termohigrómetros. La variación del Incremento Diamétrico Mensual (IDM) del conjunto de especies fue controlada principalmente por la temperatura del aire. El crecimiento a nivel de especie responde de dos maneras: 1) siete especies fueron correlacionadas con variables hídricas, y 2) cuatro especies correlacionadas con variables térmicas. La distribución estacional del crecimiento de algunas especies está determinada por la fenología. Se identificaron tres grupos de especies: 1) con mayores IDM y copas anchas e iluminadas, 2) especies con menores IDM y copas reducidas y menos iluminadas, y 3) especies en condición intermedia.

**Palabras clave:** banda dendrométrica, bosque nublado, fenología, humedad del suelo, incrementos diamétricos mensuales, precipitación, Sierra de Lema, temperatura

## ABSTRACT

Diameter, crown area and crown illumination of 33 trees corresponding to 11 species were recorded in a cloud forest. Tree diameter was measured monthly with dendrometers during 26 months, and phenology was documented for 12 months.

Soil moisture, air temperature and soil temperature were measured using thermo-hygrometers. Variation of Monthly Increase of Diameter (IDM) of all species was mainly controlled by the air temperature. Growth of each species responds in two ways: 1) seven species were correlated with water variables, and 2) four species correlated with thermal variables. The seasonal distribution of growth of some species was determined by the phenology. Three groups of species were identified: 1) species with higher IDM and wide and illuminated crowns, 2) species with lower IDM and small and less illuminated crowns, and 3) intermediate condition species.

**Key words:** cloud forest, dendrometers, monthly increase of diameter, phenology, precipitation, Sierra de Lema, soil moisture, temperature

## INTRODUCCIÓN

El crecimiento es un proceso clave en el ciclo de vida de las especies arbóreas y la dinámica estructural del bosque. Está asociado a diversos factores tales como condiciones ambientales, características genéticas, interacción y competencia por los recursos disponibles con otros árboles y perturbaciones como incendios y ataques de plaga (Schweingruber 1996; Zobel & Talbert 1998; Hernández *et al.* 2005). Las tasas de crecimiento arbóreo están relacionadas con el tamaño y la edad del árbol (Bowman *et al.* 2013). Aunque la temperatura, la disponibilidad de agua y la radiación solar afectan el crecimiento de los árboles tropicales, las respuestas arbóreas a estas variables climáticas pueden ser complejas y no lineales (Brienen *et al.* 2016), varias variables climáticas están correlacionadas entre sí (Schippers *et al.* 2015). Por ejemplo, la disponibilidad de agua para las plantas está determinada por la precipitación y por la capacidad de agua disponible en el suelo (Kursar *et al.* 2005). La estacionalidad anual del crecimiento y la fenología de los árboles en bosques tropicales están determinadas principalmente por la cantidad y distribución estacional de la precipitación anual (Borchert 1998, 1999). La duración del día y los ritmos internos del árbol pueden ser otros factores que influyen en la periodicidad del crecimiento (Fichtler *et al.* 2003).

El crecimiento arbóreo se estima usualmente a partir de la medición repetida del diámetro del fuste, por tratarse de un procedimiento sencillo, de fácil aplicación y con una precisión mayor que la obtenida en la medición de otras variables dendrométricas. El incremento diametral se entiende como la diferencia entre dos o más mediciones consecutivas de diámetro realizadas a lo largo de un período de observación (Van Laar & Akça 2007). El

efecto que factores ambientales como la distribución estacional de la lluvia y la disponibilidad de agua en el suelo tiene sobre el incremento diametral estacional del árbol, no puede ser analizado adecuadamente cuando la frecuencia de las mediciones sucesivas es solamente anual. Para ello se requieren mediciones más frecuentes, a nivel mensual o diario. En general, la mayoría de los estudios sobre la relación entre el crecimiento arbóreo y la precipitación en bosques tropicales encontraron relaciones positivas entre el crecimiento arbóreo y la precipitación (Clark & Clark 1994; Pereira da Silva *et al.* 2002; Rozendaal & Zuidema 2011; Volland-Voigt *et al.* 2011; Schippers *et al.* 2015 ). Incluso, aún en sitios bajo clima tropical montano muy húmedo se ha determinado que el crecimiento arbóreo reacciona de manera sensible y que las tasas de incremento diamétrico de los árboles están limitadas por la humedad disponible (Bräuning *et al.* 2008). Correlaciones negativas entre el incremento mensual y la temperatura del aire fueron encontradas por Breitsprecher & Bethel (1990), Gliniars *et al.* (2013); Schippers *et al.* (2015). En este orden de ideas, Brienen *et al.* (2016) sugieren que el crecimiento de árboles tropicales es moderadamente sensible a la lluvia y la temperatura, indicando una tendencia de reducción del crecimiento durante años muy secos y años muy calientes.

Ningún estudio sobre crecimiento arbóreo en bosques naturales de la Guayana venezolana (Veillon 1985; Serrano 2002; Hernández & Castellanos 2006; Ortiz *et al.* 2006; Terborgh *et al.* 2006), había analizado hasta ahora el crecimiento arbóreo mensual y su relación con la disponibilidad hídrica, la temperatura y la fenología. Hernández & Castellanos (2006) publicaron el único estudio, conocido hasta ahora, sobre crecimiento arbóreo en bosques montanos del Escudo de Guayana. A partir de mediciones sucesivas de árboles en parcelas permanentes de bosques a lo largo de un gradiente altitudinal en Sierra de Lema, estos autores encontraron diferencias significativas del incremento diamétrico anual entre árboles con diferente diámetro y grado de iluminación de la copa, donde las mayores tasas de crecimiento correspondieron a árboles emergentes con los mayores diámetros, sugiriendo que la luz es el principal factor determinante del crecimiento arbóreo anual en estos bosques.

El clima en Sierra de Lema es tropical y por ende de régimen isotermal, es decir, con escasa variación de la temperatura durante el año. La precipitación, por el contrario, muestra una mayor oscilación a lo largo del año y de año en año. Sin embargo, la distribución mensual de la precipitación carece de una estacionalidad marcada, los registros pluviométricos mensuales

indican la ausencia de déficit hídrico estacional para las plantas. En esta región se desconoce cómo es la relación del crecimiento arbóreo estacional (intra-anual) con la temperatura del aire y la humedad del suelo. El análisis de la variación del crecimiento mensual de los árboles podría servir para detectar si tiene lugar un patrón de crecimiento estacional asociado (Pereira da Silva *et al.* 2002). Dicho análisis permitiría también determinar la respuesta del crecimiento mensual a los menores niveles de precipitación y humedad edáfica en el transcurso del año. Las variables climáticas y edáficas no son los únicos factores determinantes del crecimiento. La fenología reproductiva y foliar de algunas especies pueden influenciar el ritmo de crecimiento del árbol (Worbes 1995). Otros rasgos biológicos que podrían afectar el crecimiento son, por ejemplo, el tamaño arbóreo y la iluminación de la copa.

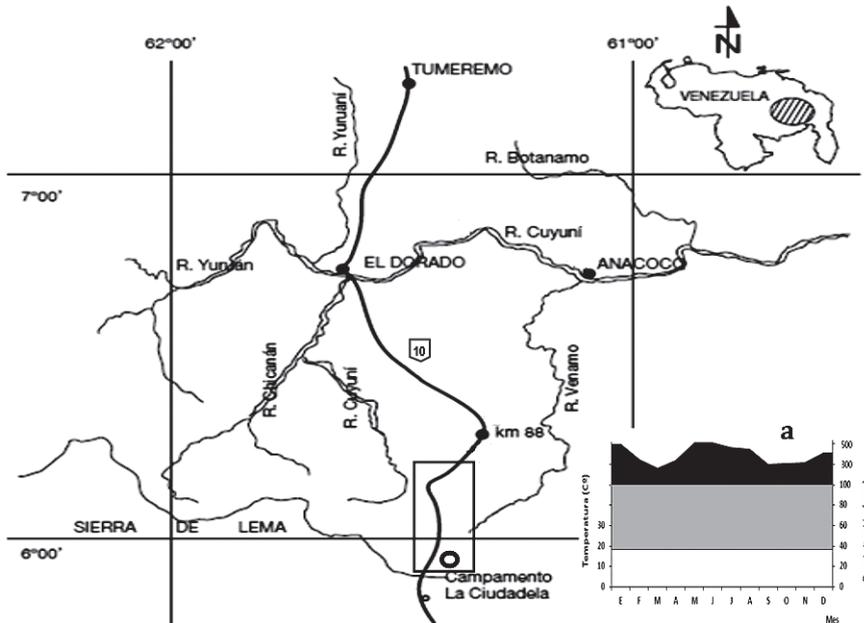
Este trabajo analiza el efecto de la precipitación, la humedad del suelo y la temperatura del suelo y del aire sobre el crecimiento diamétrico mensual de once especies arbóreas en un bosque nublado de Sierra de Lema (estado Bolívar). Asimismo, se discute la interacción del incremento mensual del diámetro con las fases fenológicas y los atributos arbóreos de diámetro e iluminación de la copa.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

La cadena montañosa de Sierra de Lema se extiende aproximadamente 70 km en dirección oeste-este. Esta sierra, con altitudes entre 200 y 1650 m snm, forma parte de las tierras intermedias de la Guayana venezolana (Huber 1995). La Sierra de Lema es el límite septentrional entre las tierras bajas de la cuenca del río Cuyuní y la altiplanicie de la Gran Sabana y constituye la divisoria de aguas entre las cuencas de los ríos Cuyuní al norte y la cuenca del río Caroní al sur. El área específica de muestreo está localizada a 1416 m snm en el tramo La Escalera de la Troncal 10 entre los kilómetros 738 y 758 de la carretera El Dorado-Santa Elena de Uairén (Fig. 1) y abarca una superficie aproximada de 25 ha. El bioclima es muy húmedo premontano (Ewel *et al.* 1976), la distribución de precipitación muestra poca o ninguna estacionalidad. El bosque nublado, perhúmedo y siempreverde en el área de estudio presenta una cobertura extensa y continua que se desarrolla sobre mesetas escalonadas, disectadas y poco inclinadas. La única estación pluviométrica en Sierra de Lema, a 1334 m snm de altitud está ubicada a unos 12 km del área de muestreo. Entre 1989 y 2012, fue registrado un promedio de 18,5°C de temperatura y uno de precipitación anual de 4599 mm (Fig. 1a). La precipitación

depende del desplazamiento de la zona de convergencia intertropical y de los vientos alisios con dirección noreste enriquecidos con humedad procedente del océano Atlántico, que producen altas precipitaciones e inducen la formación de neblinas orográficas (Vareschi 1992; Moreno 1994; Berry *et al.* 1995; Huber & Febres 2000).



**Fig. 1.** Área de estudio indicada en un círculo, ubicada en el km 755 de la Troncal 10, en la parte alta de la Escalera (área del rectángulo) en Sierra de Lema. Fuente: Modificado de Ortiz *et al.* (2006). **a.** Climadiagrama de la estación Sierra de Lema. Considerando solamente los promedios no se evidencia déficit hídrico cuando existen meses y años secos.

Litológicamente se distinguen rocas del basamento ígneo-metamórfico de edad proterozoica, rocas sedimentarias del Grupo Roraima representadas por areniscas blancas de edad precámbrica de la Formación Uairén, e intrusiones de rocas básicas de diabasas de edad mesozoica (Huber & Febres 2000). Los suelos predominantes son entisoles, inceptisoles y ultisoles, los dos primeros generalmente están asociados a rocas sedimentarias (areniscas) y los últimos a intrusiones o afloramientos de rocas básicas ferromagnesianas del tipo diabasa (CVG-TECMIN 1987). En Sierra de Lema, a partir de los 800 m snm, aparecen suelos fuertemente ácidos, lixiviados, con bajas concentraciones de cationes básicos, altas concentraciones de cationes ácidos,

bajo intercambio catiónico en la solución del suelo y altos contenidos de materia orgánica, principalmente en el mantillo orgánico (Dezzeo & Fölster 1994; Durán 2001). Estas características edáficas determinan condiciones de estrés nutritivo y acidez que limitan la actividad biótica del suelo, fomentan la acumulación de material orgánico sobre la superficie y propician enraizamiento superficial y elevada mortalidad de raíces en el suelo mineral. Ante tal situación las raíces finas se concentran en el mantillo orgánico y evitan el suelo mineral (Dezzeo & Fölster 1994; Fölster *et al.* 2001; Dezzeo *et al.* 2004). En suelos de un bosque ubicado a 6 km al sur del área de muestreo han sido reportados altos contenidos de raíces finas en el mantillo (41,1 Mg/ha) y cantidades significativamente menores en suelo mineral (0,7-2,1 Mg/ha) (Dezzeo *et al.* 2004).

En bosques montanos de Sierra de Lema las familias con mayor número de especies arbóreas son: Lauraceae, Clusiaceae, Rubiaceae, Sapotaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Moraceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae y Euphorbiaceae (Sanoja 2009). Las especies más importantes en términos de abundancia y área basal en estos bosques montanos son *Dimorphandra macrostachya*, *Licania intrapetiolaris*, *Sextonia rubra*, *Micropholis spectabilis*, *Dictyocaryum ptarianum* y *Elaeagia maguirei* (Durán 2001; Hernández *et al.* 2012a, b). En el área específica de muestreo, las especies más importantes son *Dimorphandra macrostachya*, *Sextonia rubra*, *Dictyocaryum ptarianum*, *Elaeagia maguirei*, *Parkia nitida*, *Tachigali* sp., *Richeria grandis*, *Dacryodes roraimensis* y *Emmotum fulvum* (L. Aguirre, C. González & E. Sanoja, datos inéditos).

A partir de un inventario de árboles (DAP > 10 cm) en dos parcelas de 1 ha del bosque en el área de muestreo fueron determinados niveles de densidad de 680 y 747 árboles/ha, área basal de 41 y 46 m<sup>2</sup>/ha y riqueza de 64 y 69 especies arbóreas por ha (L. Aguirre, C. González & E. Sanoja, datos inéditos compilados en el repositorio de datos de la red RAINFOR y se conservan en la red Forest Plots.net, ver Malhi *et al.* 2002; López-González *et al.* 2009; López-González *et al.* 2011). La altura arbórea máxima registrada en los bosques montanos de Sierra de Lema fue de 45 m (Hernández *et al.* 2012a).

Hace aproximadamente 10 años el bosque del área de muestreo fue perturbado por actividades de extracción de madera para uso de pobladores locales y apertura de senderos desde la carretera hacia el tendido eléctrico. Asimismo, al borde del área de muestreo se encuentra un bosque secundario resultante de un conuco abandonado. Las huellas de esas perturbaciones se observan bajo la forma de frecuentes claros del dosel y tocones de árboles en el área de muestreo.

### **Especies estudiadas**

La selección de las especies a estudiar fue realizada a partir de la información obtenida de investigaciones anteriores en el área de estudio (Heyn & Georg 1999; Durán 2001; Sanoja 2008; Hernández *et al.* 2012a, b), recorridos en el terreno y un inventario inicial de 360 árboles correspondientes a 17 especies. La muestra resultante totaliza 33 árboles pertenecientes a 11 especies, es decir, tres árboles por especie (Tabla 1). El tamaño de la muestra de 33 árboles fue condicionado por la cantidad total de bandas dendrométricas disponibles para el estudio.

Las especies seleccionadas corresponden a representantes de diferentes gremios o grupos arbóreos, caracterizados por atributos indicadores de requerimientos de luz y características silvigenéticas de las especies (ter Steege 2003). Los atributos considerados fueron: presencia de al menos tres árboles en el área de muestreo, categoría de dureza de la densidad de madera, diámetro mayor de 35 cm (con excepción de los árboles de la especie de sotobosque *Anaxagorea petiolata*) y la iluminación de la copa a la luz. La posición sociológica o iluminación de la copa de cada árbol fue clasificada en emergente, dosel y sotobosque de acuerdo a Dawkins (1958, modificada por Synnott 1979). Para la selección se diferenciaron tres categorías de dureza de la densidad de madera: blanda 0,2-0,49 g/cm<sup>3</sup>, semidura 0,5-0,79 g/cm<sup>3</sup> y dura 0,8-1,2 g/cm<sup>3</sup> (Verburg & van Eijk-Bos 2003). Los valores de densidad de madera para cada especie fueron compilados a partir de diferentes fuentes (Brown 1997; Fearnside 1997; Worbes 1999; Méndez 2006; Ortiz *et al.* 2006; Mojica 2007; Zanne *et al.* 2009). Todos los árboles seleccionados fueron marcados. En cada árbol fue medido el diámetro (DAP), la altura total y el área aproximada de la copa. La identificación taxonómica de los árboles seleccionados fue hecha tomando como referencia la lista de Sanoja (2009), y comprobada por el botánico Dr. Elio Sanoja. En casos dudosos se recolectaron muestras botánicas que fueron depositadas en el herbario de referencia de la Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG) en Upatá, estado Bolívar. El reconocimiento y la verificación del nombre indígena de los árboles *in situ* fueron realizadas por el Sr. Leandro Salazar, baquiano pemón-arekuna.

### **Incremento mensual del diámetro**

Para el registro mensual del incremento diamétrico se utilizaron bandas dendrométricas manuales-Serie 5 (Agricultural Electronics Corporation, U.S. Patente 6009631), con un rango máximo de lectura visual de 25 mm, y una apreciación mínima de 0,1 mm (AEC 2013, [www.phytogram.com/manualband.htm](http://www.phytogram.com/manualband.htm)). Las bandas dendrométricas fueron colocadas en los fustes de

**Tabla 1.** Registro de especies y árboles estudiados.

Familia Especie	Nombre indígena	Número de árbol	Posición de iluminación de la copa	DAP (cm)	Altura total (m)	DAP máximo (cm)
Anacardiaceae		1	Dosel	48	35	53
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	Akorkadek	2	Id.	48	29	n = 26
		3	Id.	44	38	
Annonaceae		1	Sotobosque	14	14	14
<i>Anaxagorea petiolata</i> R.E. Fr.	Karapipodek	2	Id.	14	13	n = 13
		3	Id.	13	11	
<i>Annona symphyocarpa</i> Sandwith	Wekupidek	1	Dosel	34	31	38
		2	Id.	31	20	n = 22
		3	Subdosel	38	29	
Bombacaceae	Perepodek	1	Dosel	40	34	40
<i>Catostemma lemense</i> Sanoja		2	Id.	33	25	n = 25
		3	Id.	32	28	
Caesalpinaceae	Awarkaidek	1	Emergente	82	39	82
<i>Dimorphandra macrostachya</i> Benth.		2	Id.	83	35	n = 23
		3	Dosel	65	38	
Chrysobalanaceae	Warkandek	1	Dosel	57	28	58
<i>Licania intrapetiolaris</i> Spruce ex Hook. f.		2	Id.	38	28	n = 23
		3	Id.	37	32	
Euphorbiaceae	Araimawadek	1	Dosel	61	4	61
<i>Richeria grandis</i> Vahl		2	Id.	56	25	n = 28
		3	Id.	56	37	
Icacinaceae	Aporuandek	1	Dosel	59	33	59
<i>Emmotum fulvum</i> R.H. Howard		2	Subdosel	43	35	n = 9
		3	Id.	35	35	
Lauraceae	Pakirayudek	1	Emergente	147	39	147
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff		2	Id.	90	37	n = 26
		3	Id.	45	35	
Mimosaceae	Mökdek	1	Emergente	80	33	92
<i>Parkia nitida</i> Miq.		2	Id.	71	37	n = 32
		3	Id.	64	36	
Sapotaceae	Saunandek	1	Dosel	76	38	84
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> T.D. Penn.		2	Id.	70	28	n = 24
		3	Id.	68	34	

DAP = diámetro a la altura de pecho; Id. = ídem; n = número total de árboles inventariados por especie.

los 33 árboles muestreados a una altura de 1,3 m del suelo (DAP), de esta manera fueron realizadas mediciones mensuales del incremento diamétrico (IDM) a razón de tres árboles por especie.

Con el fin de evitar registrar IDM negativos, por la posible contracción de fustes en períodos con menor humedad (Daubenmire 1972; Bräuning *et al.* 2008), el punto inicial para la medición no fue colocado a partir del valor

0 mm sino a partir de los valores 2-3 mm de la escala de vernier de la banda dendrométrica, equivalente a un rango de incremento diamétrico entre 0,64-0,95 mm, distancia que fue considerada en el cálculo del primer incremento mensual. Las bandas fueron colocadas cuidadosamente y de manera bien ajustada. En el caso de árboles con diámetros que sobrepasaron la escala de medición del equipo, la lectura de la banda dendrométrica fue reiniciada (O'Brien *et al.* 2008). Con esta estrategia fue posible evitar los tiempos de espera por ajuste de la banda, sugeridos por Pereira da Silva *et al.* (2002) y Sheil (2003). Cuando el incremento acumulado alcanzaba un valor cercano al máximo de lectura de 25 mm, se procedía al ajuste de la banda. Para los meses sin registro de incremento, el valor mensual asignado fue cero. En los meses durante los cuales el incremento decrecía, el valor mensual adjudicado fue negativo. En resumen, hubo tres tipos de registro: positivo, negativo y nulo. Del total de 918 registros mensuales durante todo el período de evaluación, solamente fue necesario realizar 10 correcciones o ajustes a las mediciones (1,09% del total) que mostraron valores extremos o errados por algún factor externo. Tomando como base las mediciones anteriores y posteriores se realizaron 17 ajustes de escala o reinicio (1,85%) durante 26 meses de monitoreo. La medición mensual fue realizada durante los primeros cinco días de cada mes, desde el mes de junio del año 2009 hasta el mes de agosto 2011. Cada medida dendrométrica fue registrada gráficamente con una fotografía digital usando una cámara fotográfica marca Sony® modelo Power Shot SD550 Digital Elph de 7,1 mega pixeles. Para el cálculo mensual, los días por mes fueron contabilizados por mes calendario. En la Tabla 2 se pueden observar los valores del incremento diamétrico acumulado (IDac), incremento diamétrico promedio anual (IDpa) e incremento diámetro mensual promedio (IMDp) por especie.

### **Humedad y temperatura**

Para la medición mensual de las variables abiótico-ambientales de humedad del suelo mineral, temperatura del suelo mineral y temperatura del aire fue utilizado un equipo tipo Data Logger con cinco termohigrómetros o sensores con registro y almacenamiento automático y digital, marca Decagon® Devices Inc., Modelo EM-50 ECH20 Logger, Data trac y Utility. Los sensores 1, 2 y 3 registraron simultáneamente la humedad y temperatura del suelo a 5 cm de profundidad (sensores dieléctricos con sondas de 5 cm); el sensor 4 registra la humedad del suelo a 20 cm de profundidad, de igual manera es un sensor dieléctrico pero con una sonda de 20 cm de longitud; el sensor 5 registra la temperatura del aire a una altura de 50 cm del suelo. Los



sensores del 1 al 4 calculan la humedad del suelo mediante la respuesta a cambios en la constante dieléctrica del suelo, una medida sensible del contenido de agua. Las mediciones registradas equivalen al contenido volumétrico de agua (VWC) representando la cantidad de agua que contiene una unidad de volumen de suelo ( $\text{m}^3/\text{m}^3$ ), incluyendo el agua no aprovechable por la planta (Decagon Devices Inc. 2007; Linares 2012). La cantidad total de agua disponible para la absorción vegetal está representada por la diferencia entre la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente, a menudo expresada como el VWC (Casanova 1996). Típicamente, la humedad del suelo puede oscilar entre 0 y  $0,4 \text{ m}^3$  de agua por  $\text{m}^3$  de suelo, un valor de 0 a  $0,1 \text{ m}^3/\text{m}^3$  indica el rango de un suelo seco o cerca del punto de marchitez permanente, y un valor de  $0,3$  a  $0,4 \text{ m}^3/\text{m}^3$  representa el rango de valores de humedad del suelo entre capacidad de campo y un suelo saturado (Enciso *et al.* 2007). El equipo Data Logger fue instalado en septiembre 2009 y retirado en julio 2011, alcanzando un período de registro de dos años, con la excepción de cuatro meses (diciembre 2009-marzo 2010) sin registros por fallas técnicas del equipo. Como las mediciones fueron registradas diariamente de manera automática, los valores mensuales calculados a partir de ellas corresponden al valor promedio del mes calendario. Para la instalación del equipo Data Logger fue seleccionado un sitio con: 1) suelo no pedregoso con textura arenosa, con capacidad mínima de retención de humedad, 2) posición fisiográfica de tope o ladera con buen drenaje superficial y, 3) ubicación a más de 300 m del borde del bosque. La textura fue evaluada por el método organoléptico de estimación de la clase textural en campo (Casanova 1996; FAO 2009), en transectos a lo largo del área de estudio.

### **Observación fenológica**

Las observaciones fenológicas mensuales fueron registradas entre septiembre 2010 y agosto 2011, siguiendo la metodología propuesta por Fournier (1974) para caracterizar la floración, la fructificación y el follaje. Para ello fueron anotadas las distintas condiciones del follaje (sin hojas, hojas recientes y hojas maduras), mediante la asignación de los siguientes valores que representan la proporción de su presencia en la copa: 0 (carácter ausente), 1 (presente en 1-25% del área de la copa), 2 (26-50%), 3 (51-75%) y 4 (76-100%), además fue registrada la presencia de flores y/o frutos.

En el área de muestreo fueron identificados dos ecotipos funcionales basados en las diferencias en el comportamiento de la caída de las hojas, siempreverde y brevicaducifolio. El tercer ecotipo, el caducifolio, no fue

incluido por no haber sido observado en el área de estudio. Brevicaducifolios son considerados aquellos árboles con un período sin hojas menor que 30 días, donde todas las hojas caen y luego son reemplazadas por otras nuevas (Borchert 1994, 1996; Worbes *et al.* 2013).

### **Análisis de los datos**

La normalidad de la distribución de las variables IDM por especie, precipitación, contenido volumétrico de agua y temperaturas del suelo y del aire, fue verificada con el Test de normalidad de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk 1965), según la versión de Dittami (2009), en función de que las variables provenían de muestras pequeñas (todas las variables con  $n < 30$ ).

Para evaluar la relación entre pares de variables que incluyen el IDM y variables abióticas (VWC5, VWC20, temperatura del suelo y del aire) se utilizó el método paramétrico denominado coeficiente básico de correlación lineal simple de Pearson R con un nivel de significancia de  $p = 0,05$ .

Con el fin de evaluar tanto la relación entre el IDM<sub>p</sub> a nivel de árbol (de las 11 especies) y las variables ambientales como la relación entre el IDM<sub>p</sub> a nivel de especie y las variables abióticas, fue aplicada la técnica estadística multivariante de Análisis de Componentes Principales (ACP). Este análisis facilita la interpretación de la matriz de correlación entre el IDM y las variables ambientales. El ACP representa las variables en un espacio factorial que permite reducir la dimensionalidad de los datos, indicar la dirección e intensidad de la relación de las variables, indicar las causas de la variabilidad y ordenarlas por importancia. Simplificando las variables a través de nuevos agrupamientos llamados factores o ejes factoriales, cada factor representa la información que tienen en común las variables pertenecientes a ese factor y donde está representada la variabilidad total de la muestra y de cada variable. Específicamente, las variables consideradas en este análisis fueron el IDM y las abiótico-ambientales. Asimismo, fueron incluidos solamente los datos de los meses con registro completo para todas las variables, excluyendo los meses con datos faltantes. En consecuencia, la submuestra con datos completos para todas las variables abarca un lapso de 15 meses ( $n = 15$ ).

Con el objeto de clasificar las especies estudiadas en grupos jerárquicos de acuerdo a sus similitudes fue instrumentado un análisis de agrupamiento, específicamente fue aplicado el método Ward (suma de cuadrados), de tipo aglomerativo y jerárquico, que maximiza la homogeneidad dentro de los grupos, usando la distancia euclídeana como indicador de similitud entre las especies. Todos los datos registrados de IDM durante los 26 meses ( $n = 26$

meses) de monitoreo fueron considerados. Los resultados representados a través de un dendrograma, jerarquizan los agrupamientos según la distancia de cada grupo. Para este análisis se consideraron las variables arbóreas, a saber: IDMp, DAP máximo, área de copa y clase de iluminación de la copa. Las variables abiótico-ambientales no fueron incorporadas en el análisis porque presentan el mismo valor constante para cada una de las especies. Para el análisis estadístico se utilizó el programa Statistica 10 (Stat Soft, Inc., USA).

## RESULTADOS

### Precipitación, humedad del suelo y temperatura

En el área de estudio hay dos períodos de menor precipitación, entre febrero y abril y entre septiembre y noviembre. Sin embargo, incluso durante ambos períodos, la evapotranspiración no logra sobrepasar la precipitación, lo que indica la ausencia de déficit hídrico climático (Fig. 1a). El valor promedio (4599 mm) oculta la amplia variabilidad interanual de la lluvia, que oscila entre 2061 mm registrados en 1992 hasta 7040 mm en el año 2000. A lo largo del período de medición pluviométrica se ha observado una gran variabilidad de la precipitación mensual. Si se adopta un umbral de 100 mm/mes para identificar meses secos, entonces el período más prolongado de sequía registrado en la estación pluviométrica fue en el año 1998, durante el cual fueron registrados tres meses consecutivos (enero a marzo) con precipitaciones mensuales menores que 100 mm. Durante los 24 años de registro pluviométrico se registraron solamente dos meses con menos de 60 mm, en febrero del año 1995 con 47 mm y en marzo del año 2010 con 75 mm. En Sierra de Lema fueron registrados 2601 mm durante 1992, representando el año con el menor registro de precipitación anual durante todo el período de registro; sin embargo, el menor valor mensual de precipitación de ese mismo año fue de 102,8 mm.

Durante el período evaluado el VWC 5 presentó un promedio de  $0,381 \pm 0,039 \text{ m}^3/\text{m}^3$  con un rango entre 0,290 y  $0,452 \text{ m}^3/\text{m}^3$ , lo que corresponde al rango de humedad entre capacidad de campo y suelo saturado ( $0,3\text{-}0,4 \text{ m}^3/\text{m}^3$ ) (Enciso *et al.* 2007). Por otra parte, el promedio de VWC 20 fue  $0,135 \pm 0,026 \text{ m}^3/\text{m}^3$ , con un rango registrado entre 0,085 y  $0,171 \text{ m}^3/\text{m}^3$ , es decir, oscilando entre valores de capacidad de campo y valores cercanos al punto de marchitez (Enciso *et al.* 2007). El VWC 20 equivale a 35% de VWC 5, en la Fig. 2 se pueden observar ambas curvas además de la curva de precipitación mensual. Cabe destacar que los sensores o termohigrómetros fueron



**Fig. 2.** Curvas de precipitación mensual vs. promedios mensuales del contenido volumétrico de agua (VWC, m<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>) en el suelo a 5 y 20 cm de profundidad. Los meses sin registro de datos del VWC entre los meses de noviembre 2009 y abril 2010 se indican en la gráfica con líneas continuas más delgadas y claras.

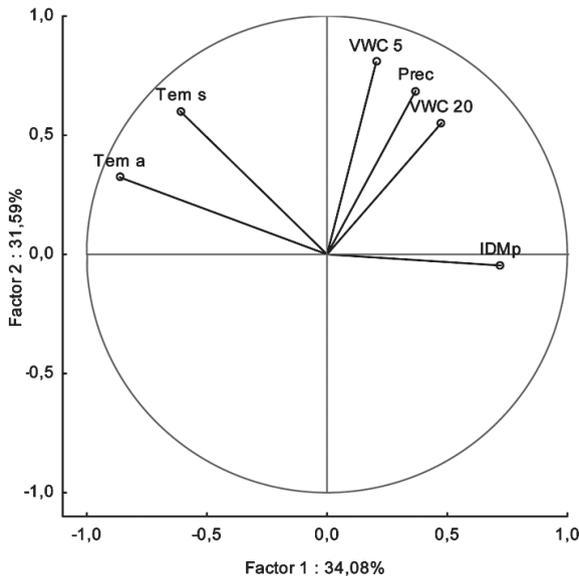
instalados en el suelo mineral por no estar diseñados para ser usados en el mantillo orgánico. Como fue mencionado antes, las raíces finas encargadas de la absorción de agua y nutrientes están concentradas en el mantillo orgánico y son escasas en el suelo mineral (Dezzeo & Fölster 1994; Fölster *et al.* 2001).

El promedio mensual de temperatura del aire registrado fue de 18,27 °C, con un rango de 17,14 a 18,79°C, es decir, una diferencia entre valores máximo y mínimo de 1,65°C. El promedio mensual de la temperatura del suelo fue 19,73 con un rango entre 19,25 y 20,14°C, es decir, una diferencia de 0,89 °C. Cabe notar el menor rango de la temperatura del suelo.

## Relaciones entre incremento diamétrico y variables abiótico-ambientales

### A nivel del conjunto de especies

El ACP de la relación entre el IDMp global (del conjunto de las 11 especies) y las variables abiótico-ambientales generó seis ejes factoriales, donde fue explicada integralmente la variabilidad total de la muestra y la variabilidad de cada variable en cada uno de los ejes factoriales. Los dos primeros ejes factoriales (F1 y F2), mostrados en la Fig. 3, explicaron 66% de la varianza de todas las variables, donde el primer eje factorial explicó 34,08% y el segundo eje factorial explicó 31,59% de la varianza total. En la



**Fig. 3.** Análisis de Componentes Principales del IDM y las variables ambientales para el conjunto de especies. IDMp = incremento diamétrico mensual promedio de las 11 especies (mm); prec = precipitación mensual (mm); VWC 5 = contenido volumétrico promedio mensual de agua del suelo a 5 cm de profundidad ( $m^3/m^3$ ); VWC 20 = contenido volumétrico promedio mensual de agua del suelo a 20 cm de profundidad ( $m^3/m^3$ ); Tem s = temperatura promedio mensual del suelo a 5 cm de profundidad ( $^{\circ}C$ ); Tem a = temperatura promedio mensual del aire ( $^{\circ}C$ ). A mayor longitud de vectores, mayor es la participación en la variabilidad por factor; a mayor cercanía de vectores, mayor relación.

Fig. 3 y en la Tabla 3 se aprecia la correlación significativa y negativa entre el IDMp y la temperatura del aire y la correlación significativa y positiva entre las temperaturas del aire y del suelo. Asimismo, se observan las relaciones positivas entre la precipitación y las variables de contenido de humedad VWC 5 y VWC 20, destacando la correlación significativa positiva entre la precipitación y VWC 5.

Cabe destacar que la temperatura del aire no solo es la única variable abiótico-ambiental que presenta una correlación significativa con el IDM del conjunto de especies, sino que ella es también la variable con la mayor participación en la varianza del conjunto total de variables abiótico-ambientales (Fig. 3, Tabla 3). En la Fig. 3 se puede observar que el vector de la temperatura del aire tiene la mayor longitud de todas las variables debido a su alta participación en la variabilidad, el vector más próximo es el de la temperatura del suelo, lo que indica la fuerte correlación (positiva significativa)

(Tabla 3) entre estas dos variables. El IDM presentó una débil relación positiva con la precipitación, tal como lo indica su nivel de correlación (Tabla 3).

**Tabla 3.** Correlaciones entre IDMp y variables ambientales.

Variables	Prec	VWC 5	VWC 20	Tem s	Tem a
IDMp	R = 0,0189 p = 0,947	R = 0,2000 p = 0,475	R = 0,2124 p = 0,447	R = -0,2837 p = 0,306	R = -0,5017 * p = 0,05
Prec		R = 0,5369 * p = 0,039	R = 0,3933 p = 0,147	R = -0,017 p = 0,952	R = -0,0746 p = 0,792
VWC 5			R = 0,2814 p = 0,310	R = 0,2945 p = 0,287	R = 0,0961 p = 0,733
VWC 20				R = 0,1596 p = 0,570	R = -0,2768 p = 0,318
Tem s					R = 0,6532 * p = 0,008

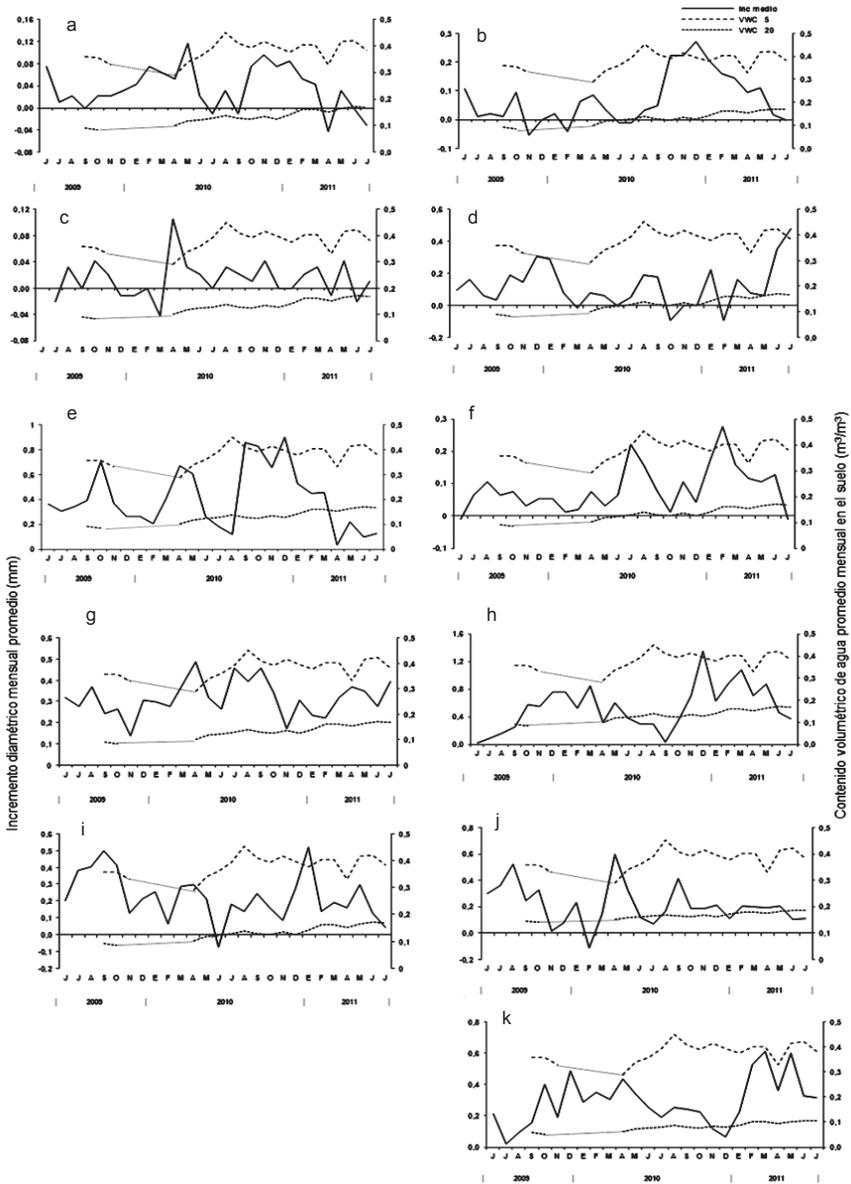
\* = Correlaciones significativas; IDMp = incremento diamétrico mensual promedio para las 11 especies (mm); prec = precipitación mensual (mm); VWC 5 = contenido volumétrico promedio mensual de agua del suelo a 5 cm de profundidad ( $\text{m}^3/\text{m}^3$ ); VWC 20 = contenido volumétrico promedio mensual de agua del suelo a 20 cm de profundidad ( $\text{m}^3/\text{m}^3$ ); Tem s = temperatura promedio mensual del suelo a 5 cm de profundidad ( $^{\circ}\text{C}$ ); Tem a = temperatura promedio mensual del aire ( $^{\circ}\text{C}$ ); n = 15.

### A nivel de especie

La Tabla 4 muestra las variables abiótico-ambientales que tienen más influencia sobre el IDMp de cada especie y el porcentaje de varianza acumulada de las variables que es explicado en la suma de los tres primeros ejes factoriales.

La humedad del suelo a 5 y 20 cm son las variables que a nivel de especie tienen mayor influencia en la variación del IDMp de seis especies (55% del total de especies), tanto de manera positiva como negativa (Tabla 4, Fig. 4). La varianza del resto de las especies fue influenciada principalmente por la temperatura del aire y en menor medida por la temperatura del suelo y la precipitación (Tabla 4). *T. spruceanum* fue la única especie que presentó una correlación significativa entre IDMp y una variable abiótico-ambiental, con una correlación significativa negativa entre IDMp y VWC 20 (Tablas 4 y 5).

La Tabla 5 muestra la matriz de correlaciones entre el IDMp y las variables abiótico-ambientales a nivel de especie. En la Fig. 4 y en las Tablas 4 y 5 es posible apreciar que las especies presentan diferentes respuestas ante las variables abiótico-ambientales, por lo que es difícil identificar un patrón que sea común para el conjunto de especies.



**Fig. 4.** IDM promedio por especie vs. el VWC promedio mensual en el suelo. Inc medio = incremento diamétrico mensual promedio (mm); VWC 5 = contenido volumétrico promedio mensual del agua en el suelo a 5 cm de profundidad ( $m^3/m^3$ ); VWC 20 = contenido volumétrico promedio mensual del agua en el suelo a 20 cm de profundidad ( $m^3/m^3$ ). Los datos faltantes del VWC entre los meses de noviembre 2009 y abril 2010 se indican en las gráficas con una línea más delgada y clara. **a.** *A. petiolata*. **b.** *A. symphyocarpa*. **c.** *C. lemense*. **d.** *C. sanguinolentum*. **e.** *D. macrostachya*. **f.** *E. fulvum*. **g.** *L. intrapetiolaris*. **h.** *P. nitida*. **i.** *R. grandis*. **j.** *S. rubra*. **k.** *T. spruceanum*.

**Tabla 4.** Varianza acumulada (%) de las variables por especie considerando los tres primeros ejes factoriales del ACP y la variable más influyente en el IDM de cada especie.

Especie	Varianza acumulada (%)	Variable más influyente en el IDMp (correlación)
<i>A. petiolata</i>	81,3	VWC 5 (+)
<i>A. symphyocarpa</i>	79,4	Tem aire (-)
<i>C. lemense</i>	81,6	VWC 5 (+)
<i>C. sanguinolentum</i>	82,3	VWC 20 (+)
<i>D. macrostachya</i>	81,4	VWC 20 (-)
<i>E. fulvum</i>	84,1	Tem suelo (-)
<i>L. intrapetiolaris</i>	76,7	Tem aire (+)
<i>P. nitida</i>	80,0	Tem aire (-)
<i>R. grandis</i>	82,2	Prec (-)
<i>S. rubra</i>	79,2	VWC 20 (-)
<i>T. spruceanum</i>	83,4	VWC 20 (+ *)

IDMp = incremento diamétrico mensual promedio (mm); Prec = precipitación mensual (mm); VWC 5 = contenido volumétrico promedio mensual de agua en el suelo a 5 cm de profundidad ( $m^3/m^3$ ); VWC 20 = contenido volumétrico promedio mensual de agua en el suelo a 20 cm de profundidad ( $m^3/m^3$ ); Tem suelo = temperatura promedio mensual del suelo a 5 cm de profundidad ( $^{\circ}C$ ); Tem aire = temperatura promedio mensual del aire ( $^{\circ}C$ ); correlación significativa; n = 15 meses.

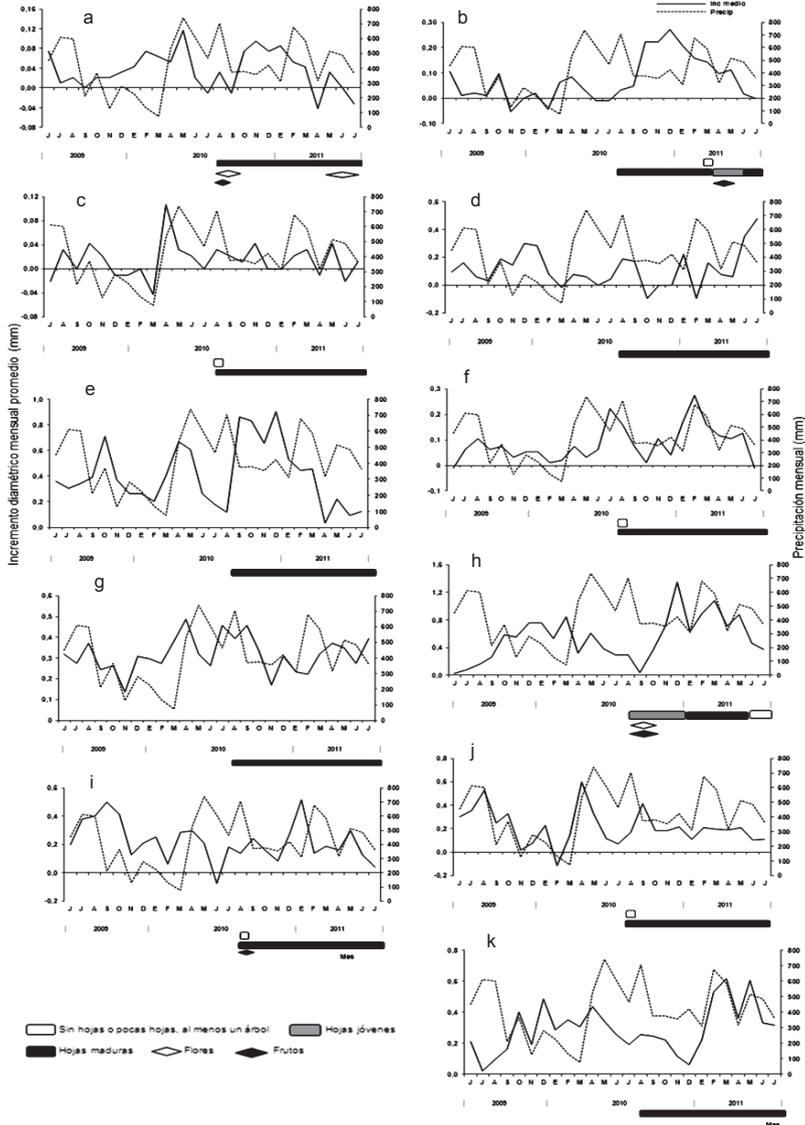
**Tabla 5.** Correlaciones entre el IDMp por especie y las variables ambientales.

Especie	Precipitación	Contenido volumétrico promedio mensual de agua en el suelo ( $m^3/m^3$ )		Temperatura promedio mensual del suelo a 5 cm de profundidad ( $^{\circ}C$ )	Temperatura promedio mensual del aire ( $^{\circ}C$ )
		a 5 cm de profundidad	a 20 cm de profundidad		
<i>A. petiolata</i>	0,1305	0,3448	-0,1327	-0,0807	-0,326
<i>A. symphyocarpa</i>	-0,1289	0,0858	0,014	-0,1016	-0,4532
<i>C. lemense</i>	0,4267	0,4693	0,0801	0,1313	0,2252
<i>C. sanguinolentum</i>	-0,1063	0,1507	0,4875	0,0953	-0,0946
<i>D. macrostachya</i>	-0,2537	0,1225	-0,4269	-0,0008	-0,1462
<i>E. fulvum</i>	0,4935	0,2361	0,2652	-0,5072	-0,4754
<i>L. intrapetiolaris</i>	0,0586	0,102	0,0729	0,1522	0,1975
<i>P. nitida</i>	0,1999	0,0107	0,3451	-0,1676	-0,4241
<i>R. grandis</i>	-0,5101	-0,1202	-0,3378	-0,4924	-0,3033
<i>S. rubra</i>	-0,1723	0,0923	-0,2735	-0,0096	0,1850
<i>T. spruceanum</i>	0,4901	0,1203	0,6963 *	-0,1657	-0,0928

\* = correlación significativa; n = 15 meses.

### Incremento diamétrico y fenología

A partir de los registros del cambio de follaje, seis especies (*P. nitida*, *A. symphyocarpa*, *C. lemense*, *R. grandis*, *S. rubra* y *E. fulvum*) fueron clasificadas como brevicaducifolias. El incremento diamétrico de estas especies disminuyó (menor actividad cambial) durante la fenofase sin hojas (Fig. 5).



**Fig. 5.** IDM promedio por especie, precipitación mensual y fenología. **a.** *A. petiolata*. **b.** *A. symphyocarpa*. **c.** *C. lemense*. **d.** *C. sanguinolentum*. **e.** *D. macrostachya*. **f.** *E. fulvum*. **g.** *L. intrapetiolaris*. **h.** *P. nitida*. **i.** *R. grandis*. **j.** *S. rubra*. **k.** *T. spruceanum*.

Al menos un individuo de estas seis especies presentó durante uno de los registros mensuales una cobertura del follaje entre 50-75%; aparentemente, la renovación total del follaje es breve con un lapso menor de un mes, tal como lo reportó Sanoja (2009) para las especies *C. lemense*, *P. nitida* e incluso para *C. sanguinolentum* en bosques de Sierra de Lema.

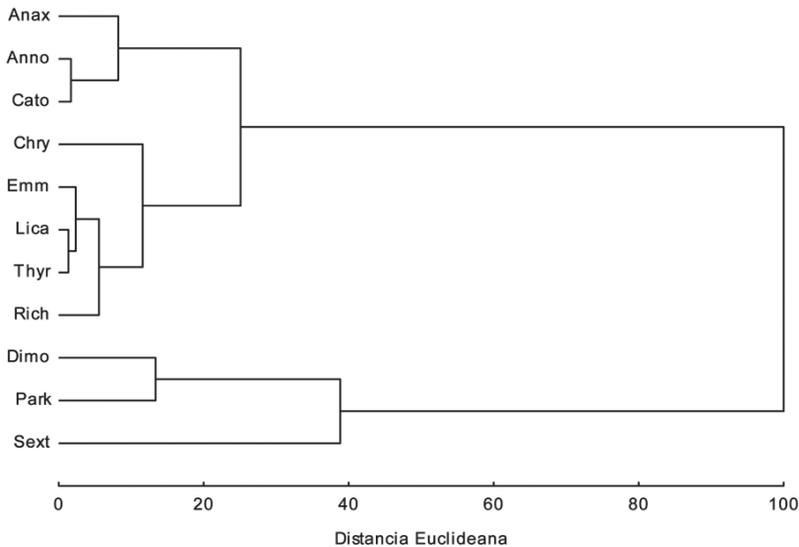
*P. nitida* presentó los menores IDMp durante la fenofase sin hojas entre julio y septiembre (Fig. 5h, Tabla 2). El menor IDMp de 0,03 mm/mes fue registrado durante el mes de septiembre. El mayor IDMp de 1,35 mm/mes fue alcanzado en diciembre, cuando comenzaba la fenofase de hojas maduras. Los mayores IDMp se registraron durante los meses de menor temperatura, con un rango de valores entre 17,14 a 17,92°C. Asimismo, *A. petiolata*, la especie siempreverde con floración caular y típica del sotobosque, presentó una reducción del incremento diamétrico durante los meses de junio a agosto, coincidiendo con las fenofases de floración y fructificación.

No fue posible la observación adecuada de las fenofases de floración y fructificación en *T. spruceanum*, *L. intrapetiolaris*, *C. sanguinolentum* y *D. macrostachya* debido principalmente a la difícil observación, de reducido tamaño y la posición oculta de las flores o inflorescencias, con excepción de *D. macrostachya* la cual a pesar de poseer largas inflorescencias terminales y frutos grandes pero ubicadas en la parte externa de la copa no pudieron ser observadas desde el bosque (Mitchell 1995; Barneby *et al.* 1998; Pennington & Edwards 2005).

### Grupos de especies

El dendrograma del análisis de agrupamiento de las once especies (Fig. 6) muestra dos grandes bloques o grupos. El grupo A con tres especies, *P. nitida*, *D. macrostachya* y *S. rubra*, abarca el 27,3% del total de especies y ostenta las mayores tasas de crecimiento promedio (0,53 y 0,41 mm/mes, respectivamente para *P. nitida*, y *D. macrostachya*) y las mayores áreas de copa del conjunto de especies estudiadas. Por su posición de dosel y emergentes, disfrutaban de mayor iluminación en las copas. Asimismo, son las especies que alcanzan los mayores diámetros. Además, ellas mostraron únicamente incrementos mensuales positivos durante todo el período de monitoreo, con la excepción de un solo registro mensual de IDM negativo de *S. rubra* (Tabla 2, Fig. 5). El grupo B comprende dos subgrupos: el subgrupo B1 está representado por tres especies, *A. petiolata*, *A. symphyocarpa* y *C. lemense*. En comparación con el resto de especies estudiadas, éstas presentaron las menores tasas de crecimiento mensual promedio (IDMp 0,07, 0,04,

0,01 mm/mes, respectivamente), las menores áreas de copa, los menores diámetros y el mayor número de meses con incrementos negativos y nulos. Los árboles de una de las especies del subgrupo B1, *A. petiolata*, crecen predominantemente en el sotobosque (Tabla 2, Fig. 5). El subgrupo B2 está formado por cinco especies, *C. sanguinolentum*, *E. fulvum*, *L. intrapetiolaris*, *T. spruceanum*, *R. grandis*, que representan el 45,5% del conjunto de especies; estas cinco especies, en comparación con los grupos anteriores, presentan valores intermedios de incremento diamétrico y áreas de copa, así como posiciones intermedias de copa (Fig. 6, Tabla 2).



**Fig. 6.** Dendrograma de las 11 especies estudiadas. Anax = *A. petiolata*; Anno = *A. symphyocarpa*; Cato = *C. lemense*; Chry = *C. sanguinolentum*; Dimor = *D. macrostachya*; Emmo = *E. fulvum*; Lica = *L. intrapetiolaris*; Park = *P. nitida*; Rich = *R. grandis*; Sext = *S. rubra*; Thyr = *T. spruceanum*. Variables consideradas: IDMp (mm) = número de meses con incrementos positivos en 26 meses de registro, número de meses con incrementos negativos, número de meses con incrementos nulos, DAP máximo (cm) = área de copa (m<sup>2</sup>).

## DISCUSIÓN

### Influencia de las variables abiótico-ambientales sobre el crecimiento A nivel global

Por tratarse de relaciones significativas, es necesario destacar tanto la correlación negativa entre el IDMp global (conjunto de las once especies) y la temperatura del aire como la correlación positiva ente la precipitación

y VWC 5. Precisamente, la temperatura del aire fue la variable abiótico-ambiental con mayor influencia sobre el IDMp a nivel global. En consecuencia, la tendencia general es que durante los meses con menores promedios de temperatura los árboles medidos alcanzaron mayores IDMp, lo cual coincide con los resultados obtenidos en otros bosques tropicales (Breitsprecher & Bethel 1990; Gliniars *et al.* 2013; Schippers *et al.* 2015; Brien *et al.* 2016). Es sorprendente que el nivel de contribución de la temperatura del aire en la variación del IDMp haya sido mayor que el nivel de contribución de la precipitación o de la humedad del suelo, sobre todo si se considera la escasa variación interanual de la temperatura del clima premontano y muy húmedo del área de estudio (Rozendaal & Zuidema 2011). De cualquier manera, la importancia de la temperatura es bien conocida. En este sentido, se ha postulado que el crecimiento de árboles tropicales es moderadamente sensible a la temperatura, por haberse observado una tendencia de reducción del crecimiento durante años muy calientes (Brien *et al.* 2016).

En un estudio que combina datos históricos de crecimiento arbóreo mediante análisis de anillos con modelos de simulación de crecimiento arbóreo, Schippers *et al.* (2015) analizaron el efecto de variables climáticas sobre la variación del crecimiento arbóreo de la especie *Toona ciliata* M. Roem. en un bosque tropical en Tailandia y encontraron que la temperatura máxima tuvo un fuerte efecto negativo sobre el crecimiento arbóreo a través del aumento de la respiración, la reducción de la conductancia estomática y, por tanto, mitigando una demanda de transpiración más elevada y -en menor medida- directamente mediante la reducción de la fotosíntesis. En otro estudio durante dos años del crecimiento diamétrico en dos comunidades boscosas de Costa Rica bajo diferentes condiciones de humedad del suelo (Breitsprecher & Bethel 1990), se encontraron relaciones inversas entre el crecimiento diamétrico y la temperatura del aire, duración del día y ángulo de insolación. Una correlación negativa entre crecimiento arbóreo y temperatura máxima también fue observada en un gran número de especies de un sitio de bosque húmedo de Malasia (Feeley *et al.* 2007). Por el contrario, en dos estudios en sitios muy húmedos (> 2500 mm de lluvia / año) en el Neotrópico (Panamá y Costa Rica) no se encontraron evidencias de que el crecimiento diamétrico haya sido influenciado por temperatura máxima. Sin embargo, en ambos sitios se encontraron correlaciones negativas significativas entre crecimiento diamétrico y temperatura mínima (Clark *et al.* 2003; Feeley *et al.* 2007). Aunque el número de estudios que evalúan los efectos de temperatura máxima sobre el crecimiento arbóreo es muy limitado, el hallazgo de estos efectos

en los bosques tropicales algo más secos sugiere un fuerte efecto inhibitor de las altas temperaturas (Schippers *et al.* 2015).

Por otra parte, los datos de precipitación mensual registrados durante 24 años y la humedad edáfica registrada coinciden en constatar la ausencia de períodos de déficit hídrico para las plantas a lo largo de todo el año. Ello sugiere que la disponibilidad de agua bajo el actual régimen climático no es un factor limitante para el desarrollo arbóreo y explica en parte que su influencia sobre el crecimiento en estos bosques nublados sea menor que la temperatura. Otra explicación parcial de la baja sensibilidad del crecimiento arbóreo ante la variación de las precipitaciones es que puede ser en gran parte compensada por la gran variación interanual en las precipitaciones (Schippers *et al.* 2015), la cual en los trópicos es usualmente superior a la de cualquier otra variable climática. El período de 26 meses de monitoreo del presente estudio es un lapso de tiempo corto que no capta la alta variabilidad de la distribución interanual de la precipitación.

Los hallazgos del presente trabajo no concuerdan con los resultados de estudios que analizan los efectos de las variaciones climáticas sobre el crecimiento arbóreo en bosques tropicales, donde la mayoría de los casos revelaron relaciones positivas (y en algunos casos significativas) entre la precipitación y el crecimiento interanual de los árboles (Détienne *et al.* 1988; Clark & Clark 1994; Pereira da Silva *et al.* 2002; Bräuning *et al.* 2008; Rozendaal & Zuidema 2011; Volland-Voigt *et al.* 2011; Schippers *et al.* 2015). No obstante, en este trabajo la relación entre el IDM y la precipitación fue positiva, aunque cabe recordar que la precipitación fue la variable abiótico-ambiental con menor influencia sobre el crecimiento. Curiosamente, este tipo de relaciones positivas significativas se encuentran incluso en bosques muy húmedos con una precipitación anual de más de 4000 mm, como en el área del presente estudio.

Bräuning *et al.* (2008) consideran que incluso bajo clima muy húmedo el crecimiento arbóreo se ve limitado durante cortos eventos de disminución en la disponibilidad de agua; las variaciones a corto plazo de crecimiento reflejan cambios de la situación del agua en el interior del árbol. La actividad cambial reacciona de manera muy sensible al suministro de humedad y después de apenas varios días sin lluvia. En un bosque tropical montano bajo en Ecuador, Volland-Voigt *et al.* (2011) determinaron una relación positiva entre el crecimiento diamétrico y la precipitación en *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson (*Handroanthus chrysanthus* (Jacq.) S.O. Grose) constataando además que condiciones secas y soleadas causaron déficit de agua

y contracciones en el diámetro arbóreo, variando la duración del período de actividad cambial entre 3 y 7 meses. Bräuning *et al.* (2009) detectaron que durante períodos húmedos las variaciones diamétricas diarias son considerablemente más pequeñas que durante períodos más secos en la especie *Cedrela montana* Moritz ex Turcz.; esto indica que la actividad cambial está condicionada por la disminución en la humedad aún en clima de montaña muy húmedo. Los resultados del presente estudio coinciden en parte con los resultados de Pereira da Silva *et al.* (2002), quienes no encontraron correlación significativa entre el crecimiento diametral anual y la precipitación en 272 árboles en un bosque húmedo tropical de tierra firme en Manaus, Brazil, donde el incremento fue menor durante la estación seca.

### **A nivel de especie**

El panorama a nivel de especies individuales cambia notablemente con respecto al anterior, debido a que no se repite la predominancia de la temperatura del aire como la variable con más influencia sobre el IDMp. El crecimiento de las especies parece responder a las variables abiótico-ambientales de dos maneras. La primera corresponde a siete especies (64% del total de especies), *A. petiolata*, *C. lemense*, *C. sanguinolentum*, *D. macrostachya*, *R. grandis*, *S. rubra* y *T. spruceanum*, con una correlación más fuerte hacia variables hídricas. La segunda representada por cuatro especies (36% de las especies), *A. symphyocarpa*, *E. fulvum*, *L. intrapetiolaris* y *P. nitida*, donde las variables térmicas mostraron una mayor influencia sobre el crecimiento. Estas respuestas específicas del crecimiento arbóreo ante la variabilidad climática para cada especie pudiesen reflejar las diferencias en las estrategias de crecimiento entre las especies (Rozendaal & Zuidema 2011).

Ninguna especie presentó correlación significativa entre el IDMp y el VWC5; esto podría estar relacionado con la colocación de los sensores únicamente en suelo mineral. Cabe recordar que en este estudio no fue medido un componente potencialmente clave en el ecosistema como es la humedad en el mantillo orgánico, el cual es el componente edáfico que retiene mayor humedad y presenta la más alta concentración de raíces finas (Dezzeo & Fölster 1994). De igual manera, no se logró determinar tendencias en función de los rasgos arbóreos por especie; esto quiere decir que ambos grupos, tanto el hídrico como el térmico, presentan especies con diferentes IDMp, DAPp, DAP máximo, área y posición de copa. Esto puede deberse a la necesidad de un mayor lapso de tiempo de monitoreo para poder evaluar mejor la sensibilidad climática a factores probables de estrés climático (Clark *et al.* 2013; Schippers *et al.* 2015).

## Fenología

Aunque se ha planteado que las relaciones entre el crecimiento diamétrico y la fenología reproductiva y foliar no son claras para los árboles tropicales (Couralet 2010), en el presente estudio fue posible identificar la existencia de seis especies brevicaducifolias y que sus tasas de crecimiento disminuyen durante la fenofase de brevicaducifolia en los bosques montanos de Sierra de Lema. Asimismo, en al menos una especie (*A. petiolata*) fue posible constatar que durante las fenofases de floración y fructificación la tasa de crecimiento disminuye. Tal disminución de la actividad cambial y la posible periodicidad en el crecimiento diamétrico de especies arbóreas brevicaducifolias y siempreverdes bajo climas muy húmedos sin una estación anual de sequía, coinciden con los hallazgos de Fichtler *et al.* (2003) en bosques tropicales de tierras bajas en Costa Rica. O'Brien *et al.* (2008) estudiaron diez especies arbóreas del dosel en bosques húmedos de Costa Rica y encontraron correlaciones significativas entre la variación estacional del incremento diamétrico y la caducifolia periódica. Asimismo, observaron que las tasas de crecimiento de las especies caducifolias disminuyeron durante la fase caducifolia y que las especies siempreverdes presentaron breves períodos de incrementos más bajos pero sin llegar a la latencia.

La categorización de *A. symphyocarpa* como brevicaducifolia en este estudio no concuerda con los hallazgos de Devall *et al.* (1995), quienes reportaron que los árboles del género *Annona* generalmente son siempreverdes, pero muestra una caducifolia facultativa, debido a la capacidad de perder sus hojas si las condiciones ambientales son desfavorables como, por ejemplo, ocurre con *A. spraguei* Saff. en bosques de Panamá. El carácter brevicaducifolio de *P. nitida* registrado en el presente estudio está posiblemente relacionado con la disminución o inactividad cambial de esta especie, la cual fue comprobada no solo mediante las menores tasas de crecimiento mensual registradas en este estudio, sino también a partir de las técnicas de la Ventana de Mariaux y el análisis de anillos de crecimiento (Ortiz *et al.*, en prep.). Villasana & Suárez (1997) reportaron que la pérdida del follaje y la fructificación de árboles de *P. nitida* en un bosque húmedo de tierras bajas de la Reserva Forestal Imataca ocurrió durante la época seca, mientras que la floración tuvo lugar dos veces al año, durante las épocas seca y lluviosa.

La estacionalidad del crecimiento detectada en especies como *A. petiolata*, *A. symphyocarpa*, *C. lemense*, *E. fulvum*, *P. nitida*, *R. grandis* y *S. rubra* parece estar determinada en mayor medida por las fenofases de cambio foliar, floración y fructificación, más que por la influencia directa de factores

abiótico-ambientales como, por ejemplo, la distribución estacional de la lluvia, aunque las fenofases a su vez están probablemente determinadas por variables climáticas (Borchert 1998, 1999). Un año de observaciones fenológicas es un lapso de tiempo limitado para determinar con certeza patrones fenológicos como, por ejemplo, cuando se desea diferenciar especies brevicaducifolias de especies con caducifolia facultativa, o para registrar eventos reproductivos supranuales como parece ser el caso de *C. lemense* (Sanoja 2004). Asimismo, la frecuencia mensual de las observaciones en el terreno posiblemente no fue lo suficientemente reducida como para poder registrar fases de follaje, floración y fructificación, cuya duración parece ser menor que 30 días (Dorais & Ortiz 1991).

### **Tipología de las especies**

Las respuestas específicas de las especies pueden reflejar diferencias en las estrategias de crecimiento de las mismas (Rozendaal & Zuidema 2011). Las características del grupo A, con las mayores tasas de crecimiento en árboles de gran tamaño y copas plenamente iluminadas, ejemplifican la estrategia de especies oportunistas o secundarias tardías (Budowski 1965; Lamprecht 1990). Además, concuerda con los resultados de Hernández & Castellanos (2006) quienes indican relaciones positivas y significativas entre el incremento diamétrico y el tamaño o la posición de la copa del dosel o emergente en árboles de bosques en Sierra de Lema. Otras características de las especies de este grupo, con la excepción de *S. rubra*, son la amplia variabilidad mensual de la actividad cambial y que el rango del incremento diamétrico anual (diferencia entre mínimo y máximo) es mayor que el rango del resto de las especies estudiadas (Ortiz *et al.*, en prep.). Esto coincide con la idea de Péliissier & Pascal (2000), quienes destacan que árboles con crecimiento rápido en un bosque húmedo tropical en India mostraron una alta variación estacional.

Las características predominantes del subgrupo B1 son tamaño más reducido, crecimiento lento y que las copas de sus árboles alcanzan desde el sotobosque hasta el dosel. Tales características son típicas de especies esciófilas, tolerantes de la sombra. Finalmente, por sus valores medios de crecimiento y de tamaño de copa, el subgrupo B2 se considera un grupo intermedio. Sin embargo, si se consideran variables como diámetro e iluminación de copa, el subgrupo B2 se asemeja más al grupo A. Este subgrupo está conformado por el mayor número de especies, lo que sugiere que podría ser la estrategia más común.

## CONCLUSIONES

Pese a que el presente trabajo ha constatado el carácter isotermal del clima y la ausencia de déficit hídrico en el suelo de los bosques montanos en Sierra de Lema, los hallazgos del estudio evidencian que el crecimiento arbóreo en estos bosques montanos no es continuo durante todo el año y que el crecimiento no está determinado por un único factor dominante del medio. Sin embargo, ciertas variables ambientales influyen en el crecimiento arbóreo de una manera más dominante, siendo en el caso de este estudio la temperatura del aire. No obstante, falta por comprobar el efecto que tienen sobre el crecimiento arbóreo otras variables abióticas como, por ejemplo, la humedad en el mantillo orgánico.

Aquí se aprecia de nuevo que las respuestas de los árboles tropicales en términos de crecimiento ante las variables de temperatura y disponibilidad de agua son complejas y no lineales (Brienen *et al.* 2016). El crecimiento más bien está determinado por una compleja interacción de varios factores abióticos y bióticos (Clark & Clark 1994). Los resultados obtenidos sugieren que cambios en la temperatura y la disponibilidad de agua podría tener importantes efectos en el crecimiento arbóreo. En este sentido, hay dos aspectos de los resultados que son de relevancia ante posibles escenarios futuros de cambio climático. El primer aspecto es que la sensibilidad del crecimiento arbóreo ante la temperatura del aire denota la vulnerabilidad de algunas especies arbóreas ante un posible aumento de la temperatura en el futuro. En este sentido, los resultados obtenidos por Gliniars *et al.* (2013) indican que el cambio climático conducirá a una reducción del incremento diamétrico, y que las especies sucesionales tempranas e intermedias están equipadas para un mejor desempeño ante las futuras condiciones climáticas que las especies sucesionales tardías. Asimismo, Clark & Clark (1994) afirman que la sensibilidad climática encontrada con relación al crecimiento arbóreo indica que el bosque húmedo tropical pudiese ser fuertemente afectado por los cambios climáticos globales. El segundo aspecto es que la ausencia de déficit hídrico indica que las especies de distribución geográfica restringida (por ejemplo, *C. lemense*, endémica de Sierra de Lema, y *E. fulvum*, endémica del Escudo de Guayana) están adaptadas a las condiciones continuas de elevada humedad y ausencia de déficit hídrico estacional, lo que significa que son especies especialistas muy vulnerables a la sequía. Por lo tanto, una mayor frecuencia e intensidad de las sequías y aumentos a largo plazo en la temperatura podrían constituir una seria amenaza a la existencia de esas especies en la región (Esquivel *et al.* 2016; Perez *et al.* 2016). Las

proyecciones de la región en estudio para el final de este siglo estiman que las cantidades totales de precipitación se reducirán y que la temperatura promedio anual aumentará (Durán & Guenni 2010).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana (CIEG) de la Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG) y Corporación Eléctrica (CORPOELEC) su apoyo institucional, logístico y financiero; al Instituto Nacional de Parques (INPARQUES) su apoyo logístico, al Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Brasil, la pasantía de trabajo de J. Ortiz. A la Dra. Bibiana Bilbao de la Universidad Simón Bolívar el uso de los termohigrómetros. A Leandro Salazar, baquiano, y Jesús Salazar por su colaboración en las labores de campo, al Perito Forestal Anselmo Ortega su colaboración con el apoyo logístico. Al Dr. Elio Sanoja y Dr. Ruperto Quesada la revisión y observaciones al documento y a un árbitro anónimo sus valiosas observaciones.

## BIBLIOGRAFÍA

- Barneby, R., B. Stergios, R. Cowan, P. Berry, J. Zarucchi, R. Wunderlin, D. Kearns, M. Freitas da Silva, A. Sprada, D. Velázquez, N. Xena & G. Aymard. 1998. Caesalpiniaceae. In: Berry, P.E., B. Holst & K. Yateskievych (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 4: Caesalpiniaceae-Ericaceae, pp. 1-121. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA.
- Berry, P.E., O. Huber & B. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography. In: Berry, P.E., B. Holst & K. Yateskievych (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. I: Introduction, pp. 161-192. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Borchert, R. 1996. Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *J. Trop. Ecol.* 12: 64-80.
- Borchert, R. 1998. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long term changes. *Climatic Change* 39: 381-393.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA J.* 20(3): 239-247.

- Bowman, D., R. Brienen, E. Gloor, O. Phillips & L. Prior. 2013. Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trends Pl. Sci.* 18(1): 11-17.
- Bräuning, A., P. von Schnakenburg, F. Volland-Voigt & T. Peters. 2008. Seasonal growth dynamics and its climate forcing in a tropical mountain rain forest in southern Ecuador. In: Elferts, D., G. Brumelis, H. Gärtner, G. Helle & G. Schleser (eds.). *TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. Vol. 6: Proceedings of the DENDROSYMPOSIUM 2007, May 3rd–6th 2007, pp. 27-30. Riga, Latvia. GFZ Potsdam, Scientific Technical Report STR 08/05, Potsdam.
- Bräuning, A., F. Volland-Voigt, I. Burchardt, O. Ganzhi, T. Nauss & T. Peters. 2009. Climatic control of radial growth of *Cedrela montana* in a humid mountain rainforest in Southern Ecuador. *Erdkunde* 63(4): 337-345.
- Breitsprecher, A. & J. Bethel. 1990. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* 71: 1156-1164.
- Brienen, R., J. Schöngart & P. Zuidema. 2016. Tree rings in the Tropics: Insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. In: Goldstein, G. & L. Santiago (eds.). *Tropical tree physiology adaptations and responses in a changing environment*. Vol. 6: Tree Physiology, pp. 439-461. Springer International Publishing Switzerland. DOI: 10.1007/978-3-319-27422-5\_20.
- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forest: a primer. FAO Forestry paper, 134. Department of natural Resources and Environmental sciences. University, Illinois, USA. <http://www.fao.org/docrep/w4095e/w4095e00.htm>.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light successional processes. *Turrialba* 15: 40-42.
- Casanova, E. 1996. *Introducción a la ciencia del suelo*. Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas, Venezuela.
- Clark, D.A. & D.B. Clark. 1994. Climate induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rica tropical rain forest. *Ecology* 82(4): 865-872.
- Clark, D.A., S. Piper, C. Keeling & D.B. Clark. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100(10): 5852-5857.

- Clark D.A., D.B. Clark & S. Oberbauer. 2013. Field-quantified responses of tropical rainforest aboveground productivity to increasing CO<sub>2</sub> and climatic stress, 1997-2009. *J. Geophys. Res.: Biogeosci.* 118: 1-12. doi:10.1002/jgrg.20067.
- Couralet, C. 2010. Community dynamics, phenology and growth of tropical trees in the rain forest Reserve of Luki, Democratic Republic of Congo. PhD thesis. Faculty of Bioscience Engineering, Ghent University, Belgium.
- CVG-TECMIN. 1987. Informe de avance clima. Hoja NB-20-8. CVG-Técnica Minera, C.A. Gerencia de Proyectos especiales. Proyecto Inventario de los recursos Naturales de la Región Guayana. Ciudad Bolívar, Venezuela.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. *Ecology* 60(1): 147-170.
- Decagon Devices, Inc. 2007. Em50/Em50R. Data collection System. User' manual. Version 4. 2365 NE Hopkins Court. Pullman WA 99163 USA.
- Détienne, P., C. Barbier, H. Ayphassorho & F. Bertin. 1988. Rytmes de croissance de quelques essences de Guyane Française. *Bois Forêts Trop.* 217(3): 63-76.
- Devall, M., B. Parresol & J. Wright. 1995. Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Peudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in Central Panama. *IAWA J.* 16(4): 411-424.
- Dezzeo, N. & H. Fölster. 1994. Los suelos. In: Dezzeo, N. (ed.). Ecología de la Altiplanicie de La Gran Sabana (Guayana Venezolana) I. *Scientia Guaianae* 4: 45-78.
- Dezzeo, N., N. Chacón, E. Sanoja & G. Picón. 2004. Changes in soil properties and vegetation characteristics along a forest-savanna gradient in southern Venezuela. *Forest Ecol. Managem.* 200: 183-193.
- Dittami, S. 2009. Shapiro-Wilk normality test. Versión online. <http://sdittami.altervista.org/shapirotest/ShapiroTest.html>.
- Dorais, P. & J. Ortiz. 1991. *Guía técnica para el establecimiento de áreas de observación fenológica y su evaluación*. Servicio Autónomo Forestal Venezolano SFORVEN, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR). Uputa, Venezuela.
- Durán, C. 2001. Estructura y composición florística de los bosques de Sierra de Lema, con especial énfasis en *Pourouma bolivarensis* C.C. Berg. Informe de Pasantía. Escuela de Ingeniería Forestal. Facultad

- de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Durán, A. & L. Guenni. 2010. Estimación probabilística del cambio climático en Venezuela mediante un enfoque bayesiano. *Revista Colomb. Estad.* 33(2): 191-218.
- Enciso, J., D. Porter & X. Périès. 2007. Uso de sensores de humedad del suelo para eficientizar el riego. Cooperativa de Texas Extensión. El Sistema Universitario Texas A&M. B-6194S 08/07. [http://repository.tamu.edu/bitstream/handle/1969.1/87470/pdf\\_2437.pdf](http://repository.tamu.edu/bitstream/handle/1969.1/87470/pdf_2437.pdf).
- Esquivel, A., T. Baker, R. Kyle, S. Lewis, H. ter Steege, G. Lopez-Gonzalez, A. Monteagudo, R. Brienen, T. Feldpausch, N. Pitman, A. Alonso, G. van der Heijden, M. Peña-Claros, M. Ahuite, M. Alexiaides, E. Álvarez, A. Araujo, L. Arroyo, M. Aulestia, H. Balslev, J. Barroso, R. Boot, A. Cano, V. Chama, J. Comiskey, F. Dallmeier, D. Daly, N. Dávila, J. Duivenvoorden, A. Duque, T.E. Di Fiore, T. Fredericksen, A. Fuentes, R. García-Villacorta, T. Gonzales, J. Andino, E. Honorio, I. Huamantupa-Chuquimaco, T. Killeen, Y. Malhi, C. Mendoza, H. Mogollón, P. Møller, J. Montero, B. Mostacedo, W. Nauray, D. Neill, P. Núñez, S. Palacios, W. Palacios Cuenca, N. Pallqui, J. Peacock, J. Phillips, G. Pickavance, C. Quesada, H. Ramírez-Angulo, Z. Restrepo, C. Reynel, M. Ríos, R. Sierra, M. Silveira, P. Stevenson, J. Stropp, J. Terborgh, M. Tirado, M. Toledo, A. Torres-Lezama, M. Umaña, L. Urrego, R. Vasquez, L. Valenzuela, C. Vela, E. Vilanova, V. Vos, P. von Hildebrand, C. Vriesendorp, O. Wang, K. Young, C. Zartman & O. Phillips. 2016. Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography* 39: 001–012. DOI: 10.1111/ecog.01904.
- Ewel, J., A. Madriz & J. Tosi. 1976. *Zonas de vida de Venezuela*. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 2da. edición. Editorial Sucre. Caracas, Venezuela.
- FAO. 2009. *Guía para la descripción de suelos*. 4º edición. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Fearnside, P. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecol. Managem.* 90: 59-87.
- Feeley, K., S. Wright, M. Nur, A. Rahman & S. Davies. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecol. Letters* 10: 461-469.
- Fichtler, E., D.A. Clark & M. Worbes. 2003. Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest, based on analysis of tree rings and 14C. *Biotropica* 35(3): 306-317.

- Fölster, H., N. Dezzeo & J. Priess. 2001. Soil-vegetation relationship in base-deficient premontane moist forest-savanna mosaics of the Venezuelan Guayana. *Geoderma* 104: 95-113.
- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4): 422-423. [http://201.207.189.75/repdoc/A0773e/A0773\\_e04.html](http://201.207.189.75/repdoc/A0773e/A0773_e04.html).
- Gliniars, R., G. Becker, D. Braun & H. Dalitz. 2013. Monthly stem increment in relation to climatic variables during 7 years in an east African rainforest. *Trees*. Doi: 10.1007/S00468-013-0863-3.
- Hernández, L. & H. Castellanos. 2006. Crecimiento diamétrico arbóreo en bosques de Sierra de Lema. Guayana Venezolana: primeras evaluaciones. *Interciencia* 31(11): 779-786.
- Hernández, L., H. Castellanos, S. Zent & M. Plonczak. 2005. Desarrollo sustentable del bosque húmedo tropical. Características, ecología y uso (con énfasis en Venezuela). In: Hernández, L. & N. Valero (eds.). *Desarrollo sustentable del Bosque húmedo tropical. Características, ecología y uso*, pp. 1-286. Fondo Editorial UNEG y Fundacite Guayana, The Nature Conservancy, Conservation International y Aserradero Hermanos Hernández. Puerto Ordaz, Venezuela.
- Hernández, L., L. Delgado, W. Meier & C. Durán. 2012a. Empobrecimiento de bosques fragmentados en el norte de la Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia* 37(12): 891-898.
- Hernández, L., N. Dezzeo, E. Sanoja, L. Salazar & H. Castellanos. 2012b. Changes in structure and composition of evergreen forests on an altitudinal gradient in the Venezuelan Guayana Shield. *Revista Biol. Trop.* 60(1): 11-33. ISSN 0034-7744. [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442012000100002](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442012000100002).
- Heyn, K. & H. Georg. 1999. Informe de avance Proyecto Dinámica forestal, crecimiento secundario y diversidad a lo largo de una transecta de bosques semidecíduos, húmedos y montanos entre El Dorado y Sierra de Lema. Luepa. CVG-EDELCA.
- Huber, O. 1995. Geographical and physical features. In: Berry, P.E., B. Holst & K. Yatskievych (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. I: Introduction, pp. 1-62. Missouri Botanical Garden Press. Portland, USA.
- Huber, O. & G. Febres (eds.). 2000. *Guía Ecológica de la Gran Sabana. Troncal 10: Piedra de la Virgen-Santa Elena de Uairén*. The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela.

- Kursar, T., B. Engelbracht & M. Tyree. 2005. A comparison for determining soil water availability in two sites in Panama with similar rainfall but distinct tree communities. *J. Trop. Ecol.* 21: 297-305.
- 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 Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ). Rossford, República Federal de Alemania.
- Linares, A. 2012. Aplicación de un modelo unidimensional para flujo en suelos saturados y no saturados y transporte de herbicidas. Aplicación en zona centro de la Provincia de Córdoba. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- López-González, G., S. Lewis, M. Burkitt, T. Baker & O. Phillips. 2009. ForestPlots.net Database <http://www.forestplots.net>. Septiembre 2015.
- López-González, G., S. Lewis, M. Burkitt & O. Phillips. 2011. ForestPlots.net: a web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *J. Veg. Sci.* 22: 610-613.
- Malhi, Y., O. Phillips, J. Lloyd, T. Baker, J. Wright, S. Almeida, L. Arroyo, T. Frederiksen, J. Grace, N. Higuchi, T. Killeen, W. Laurance, C. Leão, S. Lewis, P. Meir, A. Monteagudo, D. Neill, P. Núñez, S. Panfil, S. Patiño, N. Pitman, C. Quesada, A. Rudas, R. Salomão, S. Saleska, N. Silva, M. Silveira, W. Sombroek, R. Valencia, R. Vásquez, I. Vieira & B. Vinceti. 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *J. Veg. Sci.* 13: 439-450.
- Méndez, S. 2006. Caracterización anatómica de la madera con fines de análisis dendrocronológico de 8 especies, provenientes de un bosque húmedo premontano alto, ubicado en la parte alta de la escalera de Sierra de Lema, Edo. Bolívar. Informe de Pasantía. Universidad Nacional Experimental de Guayana-UNEG. Upata, Venezuela.
- Mitchell, J. 1995. Anacardiaceae. In: Berry, P.E., B. Holst & K. Yatskievych (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol 2: Acanthaceae-Araceae, pp. 291-300. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, USA.
- Mojica, N. 2007. Determinación de la densidad de madera de especies arbóreas en un bosque nublado de La Escalera (Sierra de Lema). Informe de Pasantía. Universidad Nacional Experimental de Guayana-UNEG. Upata, Venezuela.

- Moreno, A. 1994. *Climatología I y II. Cátedra de Climatología agrícola*. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela.
- O'Brien, J., F. Oberbauer, D.B. Clark & D.A. Clark. 2008. Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotropica* 40(2): 151-159.
- Ortiz, J., L. Hernández & M. Worbes. 2006. Crecimiento radial de *Tachigali* y *Terminalia* en bosques de tierra baja al sudeste de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 29(2): 211-234.
- Ortiz, J., J. Schöngart & L. Hernández (en preparación). Anillos de crecimiento en especies arbóreas en un bosque nublado de Sierra de Lema en el SE de Venezuela.
- Pélissier, R. & J. Pascal. 2000. Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *J. Trop. Ecol.* 16: 429-446.
- Pennington, T. & K. Edwards. 2005. Sapotaceae. In: Berry, P.E., K. Yatskievych & B. Holst (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol 9: Rutaceae-Zygophyllaceae, pp 89-137. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, USA.
- Pereira da Silva, R., J. Dos Santos, E. Tribuzy, J. Chambers, S. Nakamura & N. Higuchi. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecol. Managem.* 166: 295-301.
- Perez, T., J. Stroud & K. Feeley. 2016. Thermal trouble in the tropics: Tropical species may be highly vulnerable to climate change. *Science* 351(6280): 1392-1393.
- Rozendaal, D. & P. Zuidema. 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees* 25: 3-16.
- Sanoja, E. 2004. Diagnóstico y observaciones sobre la biología de *Catostemma lemense*, nueva Bombacaceae de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 27(2): 84-94.
- Sanoja, E. 2008. Caracterización fisionómica y dendrológica de bosques montanos en La Escalera, Sierra de Lema (estado Bolívar-Venezuela). Trabajo de Ascenso. Universidad Nacional Experimental de Guayana. Ciudad Guayana, Venezuela.
- Sanoja, E. 2009. Lista dendrológica de los bosques montanos de La Escalera, Sierra de Lema, estado Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 32: 79-111.

- Schippers, P., F. Sterck, M. Vlam & P. Zuidema. 2015. Tree growth variation in the tropical forest: Understanding effects of temperature, rainfall and CO<sub>2</sub>. *Global Change Biol.* 21: 2749-2761. DOI: 10.1111/gcb.12877.
- Schweingruber, F. 1996. *Tree rings and environment dendroecology*. Edited by Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, WSL/FNP. Birmensdorf.
- Serrano, J. 2002. Dinámica del bosque natural en tres sectores de la Reserva Forestal Imataca (BHT), estado Bolívar. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Shapiro, S. & M. Wilk. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52(3-4): 591-611.
- Sheil, D. 2003. Growth assessment in tropical trees: large daily diameter fluctuations and their concealment by dendrometer bands. *Canad. J. Forest Res.* 33(10): 2027-2035.
- Synott, T. 1979. *A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests*. Tropical Forestry Papers N° 14. University of Oxford. Oxford, England.
- Ter Steege, H. 2003. *Long-term changes in tropical tree diversity studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia*. Tropenbos series 22. Wageningen, The Netherlands.
- Terborgh, J., K. Feeley, M. Silman, P. Nuñez & B. Balukjian. 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Ecology* 94: 253-263.
- Van Laar, A. & A. Akça. 2007. *Forest Mensuration*. Springer. Dordrecht, The Netherlands.
- Vareschi, V. 1992. *Ecología de la vegetación tropical, con especial atención a investigaciones venezolanas*. Edición especial. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela.
- Veillon, J.P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forest. Venez.* 29: 5-122.
- Verburg, R. & C. van Eijk-Bos. 2003. Temporal changes in species diversity, composition, and plant functional types after logging in a bornean rain forest. In: ter Steege, H. (ed.). *Long-term changes in tropical tree diversity. Studies from the Guian Shield, Africa, Borneo and Melanesia*. Tropenbos series 22. Wageningen, The Netherlands.

- Villasana, R. & A. Suárez. 1997. Estudio fenológico de dieciséis especies forestales presentes en la Reserva Forestal Imataca, estado Bolívar-Venezuela. *Revista Forest. Venez.* 41(1): 13-21.
- Volland-Voigt, F., A. Bräuning, O. Ganzhi, T. Peters & H. Maza. 2011. Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. *Trees* 25: 39-48.
- Worbes, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees. A review. *IAWA J.* 16(4): 337-351.
- Worbes, M. 1999. Degradación e historia de la vegetación boscosa de la Gran Sabana. Cap. 5. In: Hernández, L. (ed.). Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana) II. Estructura, diversidad, crecimiento y adaptación en bosques de las subcuencas de los ríos Yuruaní y Alto Kukenán. *Scientia Guaianae* 9: 84-107.
- Worbes, M., S. Blanchart & E. Fichtler. 2013. Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica-a multifactorial study. *Tree Physiol.* 33: 527-536.
- Zanne, A., G. Lopez-Gonzalez, D. Coomes, J. Ilic, S. Jansen, S. Lewis, R. Miller, N. Swenson, M. Wiemann, & J. Chave. 2009. Global wood density database. Dryad. <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.
- Zobel, B. & J. Talbert. 1998. *Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales*. Editorial Limusa. México D.F., México.