

## Crecimiento radial de *Tachigali* y *terminalia* en bosques de tierra baja al sureste de Venezuela

Jacqueline ORTIZ<sup>1</sup>, Lionel HERNÁNDEZ<sup>1</sup> y Martin WORBES<sup>2</sup>.

1 Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana CIEG, Universidad Nacional Experimental de Guayana UNEG.

Puerto Ordaz. 2 Institut für tropischen und subtropischen Pflanzenbau, GeorgAugust Universität Göttingen, Göttingen Alemania.

### RESUMEN

Se realizó un análisis dendrocronológico de tres especies de *Tachigali* y dos de *Terminalia* para estimar su crecimiento radial. En el bosque siempreverde, el crecimiento fue  $5,48 \pm 2,74$  mm/año para *Tachigali* sp. 1 y  $3,23 \pm 0,63$  mm/año para *Terminalia* cf. *amazonia*, con tasas de densidad de madera menores para la primera ( $0,432 \pm 0,04$  g/cm<sup>3</sup>) y mayores para la segunda ( $0,708 \pm 0,05$  g/cm<sup>3</sup>). En el bosque semideciduo *Tachigali* cf. *guianensis* presentó  $5,85 \pm 0,49$  mm/año y  $0,683 \pm 0,07$  g/cm<sup>3</sup> y *Terminalia amazonia*  $2,40 \pm 0,24$  mm/año y  $0,705 \pm 0,03$  g/cm<sup>3</sup>. A pesar de algunas limitaciones, los resultados indican la aplicabilidad del método en bosques con poca estacionalidad, cuando los anillos presentan un nivel aceptable de nitidez.

**Palabras clave:** Anillos de crecimiento, Bosque húmedo tropical, Crecimiento radial, Datación de radiocarbono, Dendrocronología, *Tachigali*, *Terminalia*

### Radial growth of *Tachigali* and *Terminalia* in lowland forests in Southeast Venezuela

### ABSTRACT

A dendrochronological analysis was carried out for three species of *Tachigali* and two of *Terminalia* to estimate radial growth. In the evergreen forest, *Tachigali* sp. 1 grew  $5,48 \pm 2,74$  mm/year and *Terminalia* cf. *amazonia*  $3,23 \pm 0,63$  mm/year. The wood density rate of the first species was low ( $0,432 \pm 0,04$  g/cm<sup>3</sup>), and the second high ( $0,708 \pm 0,05$  g/cm<sup>3</sup>). In the semideciduous forest, *Tachigali* cf. *guianensis* grew  $5,85 \pm 0,49$  mm/year and *Terminalia amazonia*  $2,40 \pm 0,24$  mm/year, the wood density was  $0,683 \pm 0,07$  g/cm<sup>3</sup> and  $0,705 \pm 0,03$  g/cm<sup>3</sup>, respectively. Dendrochronology represents, with some limitations, a viable approach applicable in forests with no seasonality, when growth rings show enough sharpness.

**Key words:** Dendrochronology, Growth rings, Radiocarbon dating, *Tachigali*, *Terminalia*, Tree ring analysis, Tropical moist forest

### INTRODUCCIÓN

La Región Guayana permanece aún como una de las áreas de Venezuela más desconocidas con relación a su diversidad biológica, aspectos taxonómicos y características ecológicas (Huber & Frame 1989; Huber 1990; Huber *et al.* 1998). A pesar de los diversos estudios ecológicos realizados en la región son pocas las investigaciones sobre

regeneración y crecimiento de especies arbóreas, aspectos clave en el desarrollo silvigenético del bosque húmedo tropical (Lamprecht 1990; Steege 2003). La información sobre el crecimiento en diámetro y la edad de los árboles es fundamental para entender la dinámica y la productividad de los bosques tropicales y sus especies arbóreas; sin embargo, éste ha sido un aspecto poco estudiado en los trópicos (Mariaux 1981; Worbes 1997, 1999a). La determinación del crecimiento diamétrico anual de los árboles mediante mediciones directas y sucesivas a lo largo del tiempo en parcelas permanentes de crecimiento representa una labor que demanda largos períodos de medición, gran esfuerzo y elevados costos, además de prolongados tiempos de espera para obtener resultados satisfactorios. En estos casos, la edad de los árboles sólo podrá ser estimada con base en la relación entre clases de diámetro y tasa de crecimiento de las diferentes especies (Mariaux 1981; Luna 1994; Serrano 2002).

A excepción de las parcelas establecidas por Veillon (1985), la mayoría de las mediciones en las parcelas permanentes forestales establecidas en la región de la Guayana no han tenido la continuidad, la sistematicidad ni la coherencia necesaria, incluso en algunas ocasiones han sido abandonadas. En vista de tales limitaciones, se ha iniciado el ensayo de nuevas técnicas alternativas para realizar estimaciones del crecimiento diamétrico de los árboles de manera más económica y en lapsos de tiempo más cortos. En este contexto, surge la dendrocronología como una disciplina que estudia los anillos (incrementos o zonas) de crecimiento de la madera, en función del tiempo y de factores ambientales como el clima (Schweingruber 1988, 1996). El desarrollo y crecimiento de los árboles está determinado por aspectos genéticos y ambientales, reflejándose las variaciones del crecimiento de la madera a través de capas de distinto grosor, que corresponden a los anillos de crecimiento (Fahn 1982; Johnson 1978; Schweingruber 1988).

La definición de los anillos de crecimiento depende de varios factores externos, como el clima y las condiciones edáficas, e internos como la especie, carácter caducifolio, madurez del árbol y estructura de la madera (Worbes 1997). La presencia de anillos definidos se puede observar en algunas especies de familias como Meliaceae, Myrtaceae y Leguminosae, entre otras. Worbes (1995) indica que climas con períodos secos anuales de dos a tres meses de duración y con menos de 60 mm de precipitación mensual, inducen la formación de anillos anuales en árboles tropicales (un mes se considera húmedo si la precipitación media mensual es superior a 60 mm). En climas tropicales de montaña con mayor altitud, dicho umbral se puede reducir hasta a 30 mm por mes (Sotomayor 1994; Berry *et al.* 1995).

En el Neotrópico existen numerosos estudios sobre crecimiento arbóreo y dendrocronología. Por ejemplo, se puede citar en Brasil a Camargo *et al.* (1994), Worbes (1997) y Póvoa (1999); en Costa Rica a Loján (1957, 1967), Lieberman *et al.* (1985) y Fichtler *et al.* (2003); en Guayana Francesa a Détienne *et al.* (1988) y Détienne (1995); en Colombia a Del Valle (1995, 1997) y Del Valle & Lema Tapias (1999); en Ecuador a Korning & Balslev (1994) y en Panamá a Devall *et al.* (1995).

En los llanos occidentales de Venezuela se realizaron investigaciones dendrocronológicas de 37 especies arbóreas en bosques de la Reserva Forestal de Caparo bajo un bioclima en transición entre seco y húmedo tropical (Fuchs 1992; Worbes 1999b), mientras que en parcelas permanentes en un bosque seco tropical de la Reserva Forestal de Ticoporo se ha medido el crecimiento y edad de 20 especies arbóreas (Luna 1994). En un bosque seco tropical inundable del Río Mapire de los llanos orientales venezolanos se realizaron estudios dendrocronológicos de cuatro especies arbóreas (Dezzeo *et al.* 2003).

Worbes (1999b) realizó estudios dendrocronológicos de diversas especies en bosques húmedos premontanos de la Gran Sabana (al sur del área de estudio). En ese trabajo, la mayoría de las especies arbóreas presentaron anillos de

crecimiento débilmente demarcados o con una nitidez deficiente, pudiéndose determinar edades en sólo 40% de las especies muestreadas. *Tachigali* sp. se caracterizó por una alta variabilidad en la nitidez de sus anillos detectándose "una estructura doble en los anillos de crecimiento" con la parte interna nítida y la parte externa imprecisa, planteándose la incógnita de si cada anillo correspondía a un año o si los dos anillos fueron formados en un solo año.

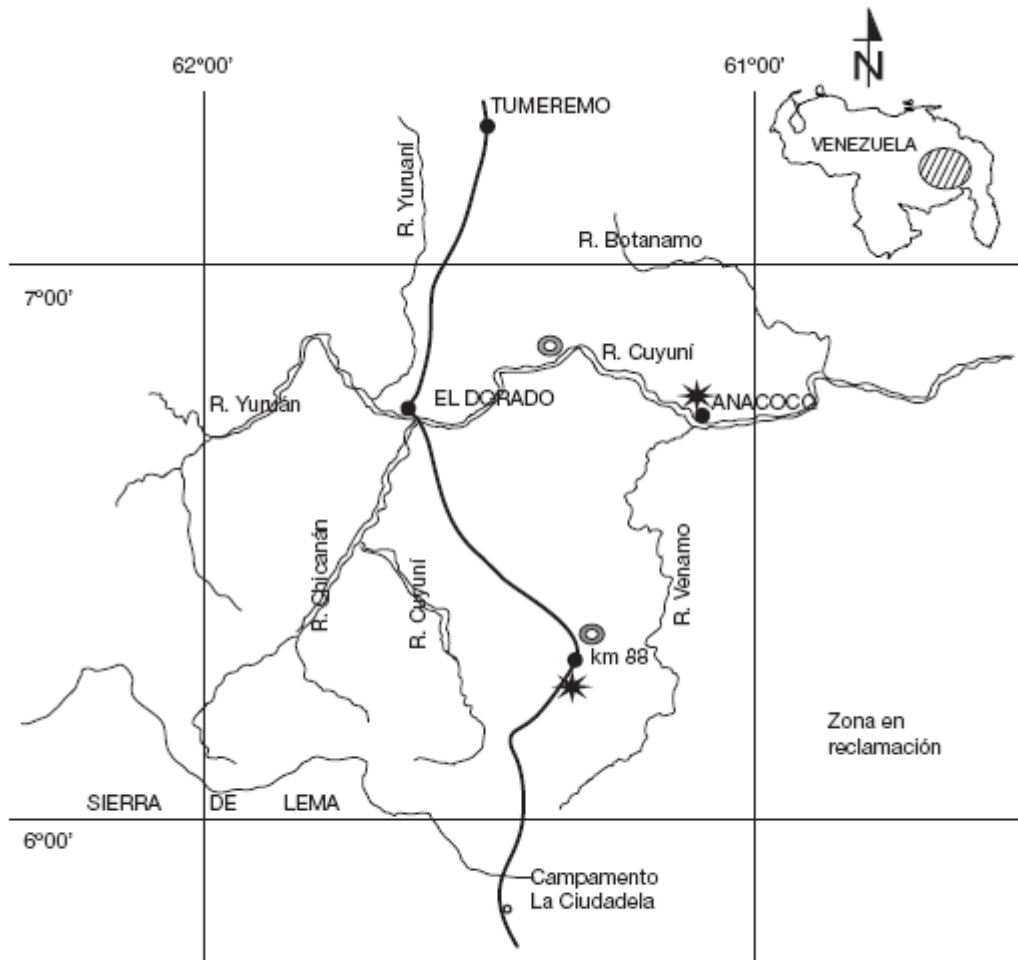
Desde 1956 ha sido establecida y medida una red de 62 parcelas permanentes en bosques venezolanos bajo nueve bioclimas diferentes con el fin de estudiar su crecimiento mediante mediciones sucesivas (Veillon 1985). Esta red posee el registro temporal más largo y la mayor cobertura geográfica de bosques en Venezuela, por tanto constituye el principal patrón de comparación de crecimiento a nivel nacional. La localización geográfica de cuatro de las parcelas de dicha red, con un registro de medición de 29 años, coincide con el área de estudio de la presente investigación (Serrano 2002).

En este trabajo se plantean dos propósitos: 1) ensayar técnicas dendrocronológicas en bosques con poca o sin estacionalidad marcada en su distribución de precipitación anual, y 2) estimar las tasas de crecimiento radial de árboles pertenecientes a los géneros *Tachigali* y *Terminalia* en bosques subsiempreverdes y siempreverdes de tierras bajas al sureste de Venezuela.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

El área de estudio comprende dos sitios de colección ([Fig. 1](#)). El sitio I corresponde a un bosque semidecíduo bajo un bioclima en transición entre seco tropical y húmedo tropical ubicado en el Lote Boscoso Dorado-Tumeremo (06° 55' 08" Lat. N, 61° 24' 33" Long. O, 165 m snm). El sitio II es un bosque siempreverde bajo bioclima húmedo tropical y se ubica en el piedemonte de Sierra de Lema, a la altura del km 98 de la carretera El Dorado-Santa Elena de Uairén (06° 06' 03" Lat. N, 61° 23' 49" Long. O, 390 m snm).

La precipitación en el área de estudio depende principalmente del desplazamiento de la convergencia intertropical y de los vientos alisios (Elaboración de Maderas Bosco 1994; Sotomayor 1994; Berry *et al.* 1995; Huber & Febres 2000). Por ser el parámetro climatológico de mayor variabilidad interanual y por su relación directa con la humedad relativa y agua disponible en el suelo, la precipitación fue analizada como indicadora de la disponibilidad de humedad para la vegetación a lo largo del tiempo con el fin de poder apreciar si existen cambios estacionales (períodos secos - húmedos).



**Fig. 1.** Ubicación relativa de los sitios de colección. Sitio I: Lote Boscoso Dorado-Tumeremo. Sitio II: Parte baja de Sierra de Lema-km 98. ⊙ Sitios de colección, \* Estaciones meteorológicas. (Tomado de CVG EDELCA 1994).

Se procesaron y analizaron los datos de precipitación de cinco estaciones, por su cercanía a los sitios de colección. Se seleccionaron dos estaciones climatológicas como principales: Anacoco y km 88 (Fig. 1), cuyas curvas de precipitación anual presentaron una buena correlación ( $R^2 = 0,6499$ ) entre ellas. De manera complementaria se tomaron dos estaciones como auxiliares: Tumeremo y El Dorado. A fin de apreciar el promedio y los extremos entre períodos de déficit, suficiencia y exceso de humedad para la vegetación, se elaboraron climadiagramas y climatogramas para las estaciones Anacoco y km 88, ejemplos durante años particularmente húmedos y secos.

En los climadiagramas (Fig. 2) se puede apreciar que no necesariamente los años con los mayores valores totales de precipitación se corresponden con los más húmedos, ya que ello depende de la distribución de la precipitación en el tiempo, representada aquí por el número de meses secos del año.

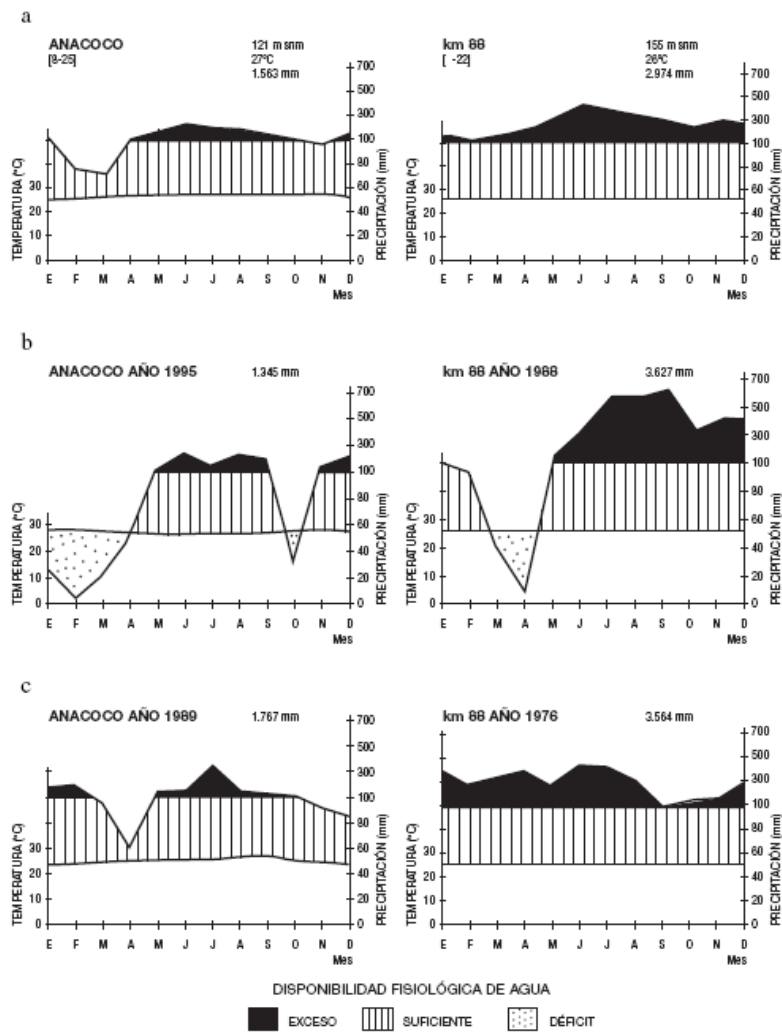


Fig. 2. Diagramas climáticos de las estaciones Anacoco y km 88. a. Climadiagrama promedio. b. Climatograma años secos. c. Climatograma años húmedos.

Los géneros *Tachigali* y *Terminalia* fueron seleccionados por su presencia en el área de estudio y nitidez de los anillos de crecimiento. Con el fin de coleccionar discos de madera y muestras botánicas se derribaron cinco árboles por especie y sitio, y se tomaron discos a tres niveles de altura del fuste. Cada disco fue codificado y se le aplicó una capa de sellador para evitar la excesiva pérdida de humedad, rajaduras y ataque de hongos.

La [Tabla 1](#) muestra las especies estudiadas y su ubicación. La dificultad para coleccionar muestras botánicas con flores y/o frutos determinó la predominancia de muestras estériles en el material botánico recolectado y la dificultad de identificación en campo y herbario. A lo anterior se suma la deficiente correspondencia entre nombres vulgares y científicos, limitación evidenciada en otros estudios regionales (Hernández *et al.* 1994; Hernández 1999; Durán 2001; Sanoja *et al.* 2001).

**Tabla 1.** Características de los árboles estudiados por sitio de colección.

Sitio de colección	Nombre común	Nº árbol	Especie	Número de colección*	
I - Lote Boscoso Dorado-Tumeremo-C1	Guamillo	I 21	<i>Tachigali cf. guianensis</i>	4462	
		I 22		4463	
		I 23		4464	
		I 24		4465	
		I 25		4466	
	Pata de danto	I 11	<i>Terminalia amazonia</i>	4467	
		I 12		4468	
		I 13		4469	
		I 14		4470	
		I 15		4471	
	II- km 98 - Parte baja de Sierra de Lema	Guamillo	II 21	<i>Tachigali sp. 1</i>	4450
			II 22		4452
			II 23		4454
			II 24		4455
			II 25		4460
Pata de danto		II 11	<i>Terminalia sp.1</i>	4451	
		II 12	<i>Terminalia cf. amazonia</i>	4453	
		II 13		4456	
		II 16		4459	
		II 17		4461	

\*Los números de colección son de Picón

Se identificaron dos especies de *Tachigali*, utilizando la forma de las estípulas como característica básica de identificación. Solamente se encontraron individuos de *Tachigali cf. guianensis* en el bosque semidecíduo (sitio I) a 165 m snm. Se determinaron dos especies diferentes de *Terminalia*. Se colectaron ejemplares de *Terminalia cf. amazonia* en ambos sitios, mientras que en el sitio II se colectó además un único individuo perteneciente a otra especie de *Terminalia* no identificada, diferenciada por su madera y morfología foliar. Las muestras botánicas fueron identificadas por el Dr. Elio Sanoja y están depositadas en el Herbario Regional de Guayana (GUYN) del Jardín Botánico del Orinoco, Ciudad Bolívar.

Los discos de madera fueron preparados en el laboratorio mediante un proceso de lijado con diferentes niveles de granulometría a fin de obtener una superficie lisa y pulida donde se destaquen los anillos de crecimiento. El análisis dendrocronológico comprendió la caracterización anatómica, la medición y sincronización de anillos, la prueba de radiocarbono <sup>14</sup>C, la comparación entre el ancho de los anillos y la distribución de la precipitación y el cálculo de la densidad de la madera.

Mediante la caracterización anatómica macroscópica (con lupas de bajo aumento de 5x, 10x y microscopio estereoscópico) de los anillos de crecimiento se analizó: el aspecto general de los anillos (ancho, continuidad y anomalías traumáticas en el tejido xilemático), su nitidez, sus características (bandas de parénquima, alternancia de coloración, posición de la médula o presencia de médulas dobles o múltiples, señales de heridas y zonas de cicatrización, presencia de manchas o vetas más oscuras que la coloración del duramen, huecos o rajaduras y marcas de ramificación) y cualquier otro aspecto que ayudará a seleccionar el radio o los radios de medición en el disco.

La sincronización de anillos de crecimiento se realizó a través de la identificación y comparación de anillos resaltantes o indicadores ("pointer rings") similares en discos de diferentes árboles (Schweingruber 1988, 1996; Kaennel & Schweingruber 1995; Worbes 1999a).

La datación de los anillos de crecimiento seleccionados fue realizada a través de la prueba de radiocarbono  $^{14}\text{C}$  basada en el efecto de las armas nucleares sobre sus niveles de concentración atmosférica, metodología propuesta por Stuiver *et al.* (1981) para determinar la edad de árboles tropicales y aplicada por Mozeto *et al.* (1988) y Worbes & Junk (1989). Las muestras de anillos de crecimiento utilizadas para realizar dicha prueba fueron tomadas a partir de algunos discos seleccionados de las especies estudiadas, usando como criterio el diámetro del disco y la nitidez y ancho de los anillos. En cada disco se seleccionaron y marcaron 2-3 anillos. Con ayuda de una sierra de cinta pequeña se cortaron secciones de esos anillos. Cada muestra codificada fue analizada en el Laboratorio de Isótopos de la Universidad de Göttingen en Alemania.

Para la determinación de la densidad básica de la madera se usaron discos de la mitad del fuste. A partir de cada disco fueron extraídas, codificadas y secadas en la estufa 10 probetas de aproximadamente 3 x 3 x 3 cm. El volumen de cada una de las probetas fue estimado por el método de inmersión o desplazamiento de agua (Hoheisel 1968; Durán 1999).

## RESULTADOS

### Características y sincronización de los anillos de crecimiento

En la [Tabla 2](#) se presentan de manera resumida los aspectos de los anillos de crecimiento para ambos géneros por sitios de colección. En las secciones transversales de *Tachigali cf. guianensis* y *Terminalia cf. amazonia* ([Fig. 3](#)) destaca la mayor nitidez de los anillos de crecimiento de la madera de *T. guianensis*, atribuida principalmente a la alternancia y contraste de la coloración entre leño temprano y leño tardío.

**Tabla 2.** Comparación del aspecto de los anillos de crecimiento entre los géneros y los sitios de colección.

Géneros	Sitio de colección	Aspecto de los anillos de crecimiento							
		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Tachigali</i>	I	-	+	+	+	±	-	+	+
	II	-	±	±	±	±	-	+	±
<i>Terminalia</i>	I	+	-	+	+	+	+	-	+±
	II	+	-	+	+	+	+	-	+±

1: Presencia de banda de parénquima marginal. 2: Diferenciación clara entre el leño temprano y tardío. 3: Presencia de zonas algo más oscuras (leño tardío) y casi ausente de poros. 4: Presencia de anillos discontinuos. 5: Presencia de vetas concéntricas, de color oscuro. 6: Presencia de conductos gomíferos longitudinales traumáticos. 7: Presencia de anillos indicadores. 8: Posibilidad de lectura. (+) Frecuente, fácil de identificar, (±) esporádico, difícil de identificar, (-) Ausente o imposible.

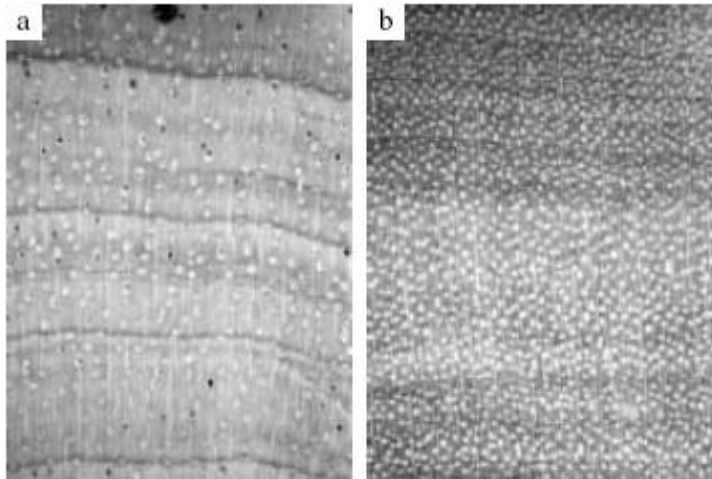


Fig. 3. Aspecto general macroscópico de los anillos de crecimiento. a. *Tachigali cf. guianensis*, disco II-23B. b. *Terminalia amazonia*, disco I-12B.

La sincronización para *Tachigali* fue realizada en primer lugar para todos los discos del sitio de colección I, tomando como base tres discos en donde estos anillos indicadores eran más evidentes. Posteriormente, haciendo uso de estos discos como referencia, se logró la sincronización con todos los discos tanto del sitio I como del sitio II. En la [Fig. 4](#) se puede apreciar la sincronización de anillos en discos provenientes de dos árboles diferentes.

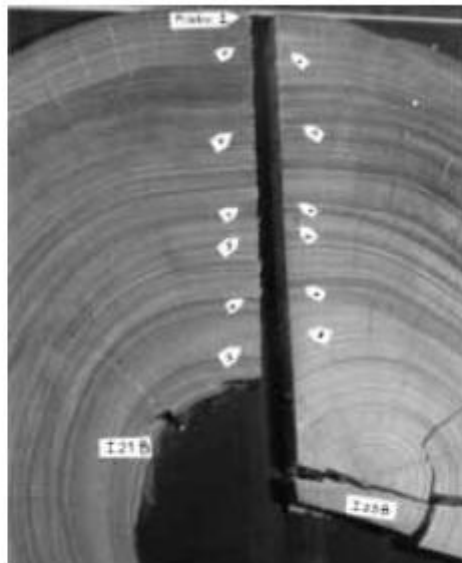


Fig. 4. Sincronización de anillos en discos de dos árboles diferentes del género *Tachigali* ubicados en el sitio de colección I. Discos I 21 B y I 23 B.

#### Densidad de la madera

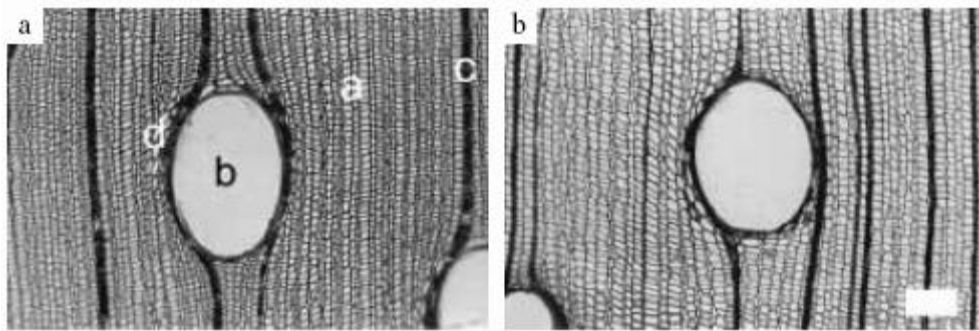
En la [Tabla 3](#) se presentan los valores promedio de la densidad básica para ambos géneros en los diferentes tipos de bosque. La presencia de especies distintas de *Tachigali* explica la diferencia entre los resultados promedio de la densidad de su madera (sitio I 0,683 g/cm<sup>3</sup> y sitio II 0,432 g/cm<sup>3</sup>). Los valores presentan una diferencia poco marcada en el género *Terminalia*. Una vista microscópica del corte transversal del tallo de dos especies de *Tachigali* correspondientes a los sitios I y II ([Fig. 5](#)), muestra las diferencias en el grosor de la pared de las fibras de ambas especies.



**Tabla 3.** Valores promedio de la densidad básica para las especies de *Tachigali* y *Terminalia*.

Sitio de colección y bioclima	Especie	Nº árboles	Densidad promedio (g/cm <sup>3</sup> )
I Transición: BST-BHT	<i>Tachigali cf. guianensis</i>	5	0,683 ± 0,07
II BHT	<i>Tachigali</i> sp. 1	5	0,432 ± 0,04
I Transición: BST-BHT	<i>Terminalia amazonia</i>	5	0,705 ± 0,03
II BHT	<i>Terminalia</i> sp. 1	1	0,679 ± 0,03
	<i>Terminalia cf. amazonia</i>	4	0,702 ± 0,05

(BST) Bioclima seco tropical. (BHT) Bioclima húmedo tropical (sensu Holdridge 1947, modificado por Galán 1984).



**Fig. 5.** Vista microscópica de madera en secciones transversales. a. *Tachigali guianensis*, sitio I bosque semideciduo. b. *Tachigali* sp. 1, sitio II bosque siempreverde. Fibras (a), poro (b), radio (c), parénquima (d). Escala = 100 µm.

#### **Datación de Radiocarbono (14C)**

En la [Tabla 4](#) se detallan los resultados obtenidos de la prueba de Radiocarbono 14C para las especies estudiadas de *Tachigali* y *Terminalia*. La datación preliminar de los anillos de *Tachigali cf. guianensis* resultante del marcaje y medición de los discos fue similar a la datación 14C, presentándose sólo una diferencia de dos a tres años. Esto se facilitó por la clara definición de los anillos de crecimiento y la presencia de anillos indicadores. Tal precisión se asocia además al patrón de la distribución anual de la precipitación en el sitio I, caracterizado por una estacionalidad más pronunciada. A partir de la datación 14C obtenida para el disco I-24B y a la sincronización de anillos indicadores, se logró datar a todos los individuos colectados del género *Tachigali* en los sitios I y II.

**Tabla 4.** Datación con radiocarbono ( $^{14}\text{C}$ ) de anillos de crecimiento.

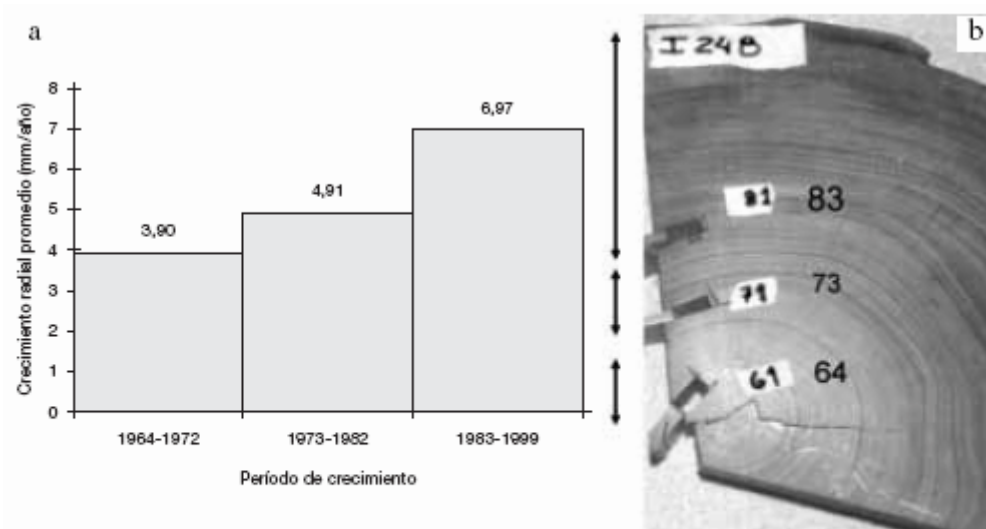
Especie	Código disco	Sitio de colección y tipo de bosque	Datación preliminar (año)	Contenido delta $^{14}\text{C}$ (% modem)	Datación $^{14}\text{C}$	Definitiva
<i>Tachigali guianensis</i>	I-24B	I Transición BST-BHT	1961	154	1964	1964
			1971	130	1973	1973
			1981	120	1983	1983
<i>Terminalia amazonia</i>	I-12B	I Transición BST-BHT	1954	91	< 1955	No datable*
			1974	89	< 1955	1938
			1970	98	< 1955	1945
			1989	132	1979	1979
	II-12B	II BHT	1960	90	< 1955	1943
			1964	88	< 1955	1947
			1979	141	1963	1975

\*a causa de la concentración de varios anillos débilmente definidos en un espacio reducido adyacente a la médula.

En la datación para *Terminalia* en ambos sitios se puede apreciar una subestimación preliminar que varía entre 4 y 36 años, presentando la menor diferencia en los anillos más externos o cercanos a la corteza y la mayor diferencia en los anillos intermedios y/o cercanos a la médula. La poca nitidez de los anillos y el color oscuro del duramen dificultaron la datación  $^{14}\text{C}$ . Sin embargo, los resultados de esta datación permitieron detectar tal subestimación y proceder a su corrección mediante un nuevo marcaje y medición de los anillos en cada disco.

#### **Crecimiento radial de *Tachigali guianensis* por períodos en el bosque semideciduo**

Considerando la estacionalidad más pronunciada en el bosque semideciduo (sitio I) y la presencia de anillos indicadores en *Tachigali guianensis* (a diferencia de *Terminalia*) se emprendió un análisis referencial del género en este sitio, tomando como base la datación  $^{14}\text{C}$ . Todos los árboles de este sitio presentaron un patrón similar de crecimiento en los tres períodos considerados (1964-1972, 1973-1982 y 1983-1999). Las tasas de crecimiento radial (mm/año) por período ([Fig. 6](#)) permiten identificar los diferentes ritmos de crecimiento de las fases de la vida arbórea. Mientras el mayor promedio por período (6,97 mm) corresponde a los anillos más externos y recientes (período 1983-1999), el menor promedio (3,90 mm) corresponde a los anillos más internos. Estos últimos son más delgados y probablemente se formaron durante etapas tempranas de crecimiento del árbol, cuando el mismo se encontraba a la sombra de otros árboles. Por el contrario, los anillos más recientes de mayor crecimiento corresponden probablemente a una fase donde el árbol ya había alcanzado el dosel.



**Fig. 6.** a. Crecimiento radial promedio (mm/año) de *Tachigali cf. guianensis* en el bosque semideciduo (Sitio I) en tres períodos de crecimiento (1964-1972, 1973-1982 y 1983-1999). b. Datación con radiocarbono  $^{14}\text{C}$ . Fechas de datación preliminar en fondo blanco y de la datación  $^{14}\text{C}$  en negro.

#### Crecimiento y edades estimadas de *Tachigali*

En la [Tabla 5](#) se presentan algunas características de los árboles y el crecimiento promedio estimado a partir de la medición directa de los anillos de crecimiento de los árboles de *Tachigali* para los bosques semideciduos (sitio I) y siempreverdes (sitio II). Con excepción de la clase diamétrica 20-30 cm del sitio II, los árboles presentan tasas de crecimiento similares según su categoría de tamaño (diámetro y altura) y sitio.

**Tabla 5.** Tasa de crecimiento radial (mm/año) y edades estimadas de cinco árboles del género *Tachigali*, en los sitios de colección.

Sitio I - Bosques semidecíduos (transición BST-BHT). <i>Tachigali guianensis</i>										
Nº Disco	DAP (cm)	Altura		PS	Período de crecimiento (PC)	N	Longitud disco (mm) (LD)	Crecimiento radial prom./año (mm/año) (CR)	Edad mínima del disco (EMD)	Observaciones
		Fuste (m)	Total (m)							
I-24B	51,40	15,8	26	E	1964 – 1998	35	217,10	6,20 ± 3,12	35	Prueba <sup>14</sup> C
I-21B	47,35	13,1	24	D	1973 – 1998	26	172,40	6,63 ± 2,82	No fue posible	Disco con hueco central
I-23B	41,45	15	22	D	1961 – 1998	38	204,60	5,38 ± 2,63	38	
I-22B	40,00	12	20	D	1965 – 1998	34	192,20	5,65 ± 3,08	34	Médula muy excéntrica, anillos muy irregulares
I-25B	35,95	12	20	D	1965 – 1998	34	182,80	5,38 ± 2,21	34	
Promedio =								5,85 ± 0,49		
Sitio II- Bosques siempreverdes (BHT). <i>Tachigali</i> sp. 1										
II-21B	75,82	20,4	34	E	1964 - 1998	35	283,30	8,09 ± 2,28	35	Médula excéntrica
II-23B	56,30	19,6	26	E	1972-1998	27	252,50	9,35 ± 2,98	27	
II-22B	39,50	14,9	23	D	1964 - 1998	35	143,80	4,11 ± 1,59	35	
II-24B	28,80	18,2	23	D	1961-19 98	38	134,40	3,54 ± 1,29	38	Médula excéntrica
II-25B	28,20	18,3	24,5	D	1949 -19 98	50	115,80	2,32 ± 1,08	50	Anillos muy delgados. Árbol de poco diámetro
Promedio =								5,48 ± 2,74		

El diámetro del disco (DAP), fue tomado a 1,3 m del suelo. (PS) Posición sociológica, según grado de iluminación de copas: E: Emergente o dominante. D: Dosel o codominante. Para el período de crecimiento (PC), no se consideró el anillo del año 1999, ya que fue el año de tumba y dicho anillo está incompleto. La longitud medida (LD) no coincide en ningún caso a la mitad del diámetro que equivale al radio (distancia entre la médula y la corteza), ya que los anillos adyacentes a la médula no se midieron. La edad mínima (EMD) del árbol se contabiliza a partir de la médula, es decir a partir del momento en que el árbol inicia su crecimiento secundario. (N) Número de anillos.

En el sitio II resultó difícil evaluar y medir los anillos de crecimiento en los árboles con diámetros menores a 30 cm de DAP, ya que varios anillos resultaron ser muy delgados y débilmente definidos. Esto constituye una fuente posible de error para la datación y estimación del crecimiento. Además, la ausencia de anillos indicadores imposibilitó la sincronización de anillos.

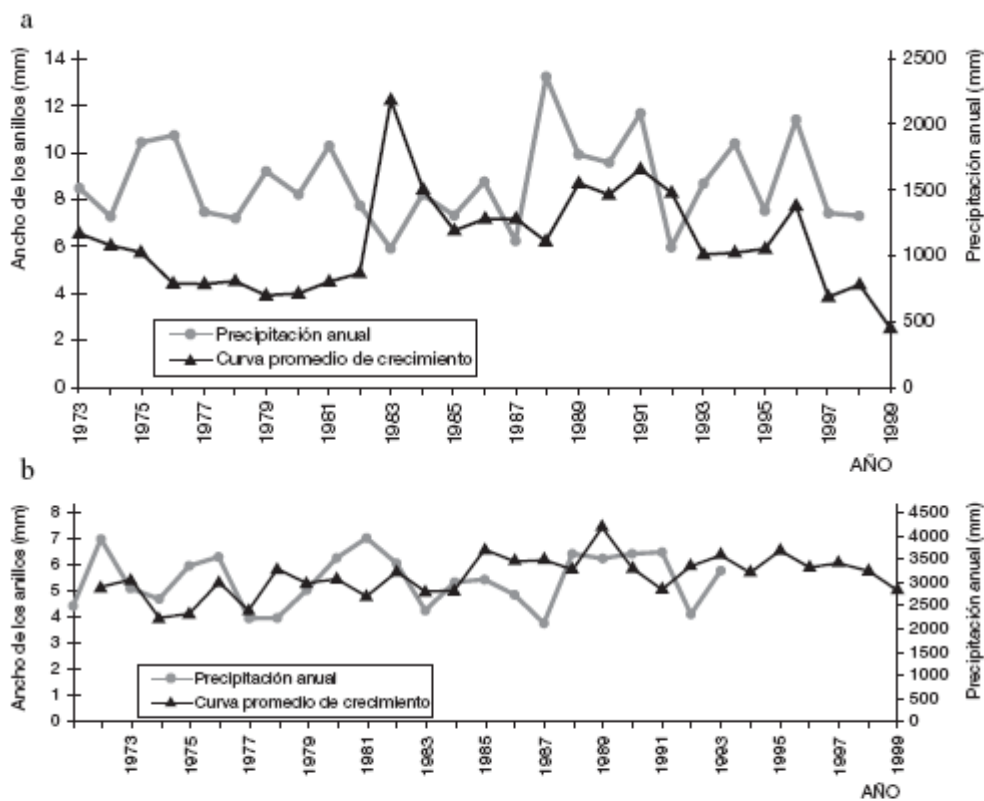
En el bosque siempreverde (sitio II), los árboles con mayores diámetros (II-21B y II-23B) y posición emergente, presentan las mayores tasas de crecimiento radial anual, mientras que los árboles de menor diámetro (II-24B y II-25B) presentan las menores tasas de crecimiento (Tabla 5).

La [Fig. 7a](#) presenta la relación entre la curva de precipitación y la curva promedio de crecimiento de los árboles del género *Tachigali guianensis* en el bosque semidecíduo. Durante el período entre 1989 y 1997 el patrón de crecimiento tiene una relación aceptable con el patrón de precipitación, no obstante, en algunos períodos como entre 1974 y 1984, esto no ocurre. Entre ambas curvas existe 50% de coincidencia. Una de las causas de la escasa correspondencia para algunos años podría atribuirse a la dificultad para diferenciar los anillos correspondientes a esos años. Por ejemplo, para el período 1983-1984 con bajo nivel de precipitación se observa un anillo ancho, pudiese ser que dicho anillo considerado como uno solo correspondiese a dos anillos, mientras para el período 1987-1988 con abundante precipitación y anillo estrecho, es posible que se hubiese pasado por alto un anillo.

En la [Fig. 7b](#) se presenta la precipitación y la curva promedio de crecimiento para los árboles de *Tachigali* sp.1 en el bosque siempreverde (sitio II). Se aprecia menor coincidencia (36%) entre las curvas al compararla con la [Fig. 7a](#). Ello puede ser explicado por tratarse de otra especie de *Tachigali* y por la menor estacionalidad del sitio II, atributo útil para la mejor definición de los anillos. A ello se suma la presencia de dos árboles con diámetros menores de 30 cm de DAP, donde predominan los anillos delgados.

### Crecimiento y datación de *Terminalia*

En la [Tabla 6a y b](#) se presentan algunas características arbóreas y el crecimiento promedio de *Terminalia* en dos sitios de colección. En el bosque siempreverde (sitio II), el crecimiento a nivel del promedio global y a nivel de categorías de tamaño, independientemente de la especie, es superior al bosque semidecíduo (sitio I). En el bosque siempreverde se observó mayor crecimiento radial en aquellos discos con médulas excéntricas (II-12B, II-13B y II-17B). La mayor tasa de crecimiento la presenta el único árbol colectado de *Terminalia* sp.1. En el sitio II el árbol con menor tamaño de *Terminalia* cf. *amazonia* presenta un crecimiento menor a los árboles del dosel con mayor tamaño de esa especie. En el sitio I no fue posible identificar ninguna correspondencia entre crecimiento, categoría de tamaño y posición sociológica.



**Fig. 7.** a. Curva promedio de crecimiento radial de *Tachigali guianensis* en bosque semidecíduo de tierras bajas – Sitio I y la precipitación anual de la estación Anacoco. b. Curva promedio de crecimiento radial de *Tachigali* sp. 1 en bosque siempreverde - Sitio II y la precipitación anual de la estación km 88.

**Tabla 6.** Tasa de crecimiento radial (mm/año) y edades estimadas de cinco árboles del género *Terminalia*.

Sitio de colección I – Bosques semidecíduos de tierras bajas (transición BST-BHT). *Terminalia amazonia*

Nº Disco	DAP (cm)	Altura		PS	Período de crecimiento (PC)	N	Longitud disco (mm) (LD)	Crecimiento radial prom./año (mm/año)	Edad mínima del disco (EMD)	Observaciones
		Fuste (m)	Total (m)							
I-12B	44,00	17	23	E	1919 - 1998	80	193,2	2,42 ± 0,98	80	Prueba <sup>14</sup> C
I-11B	40,75	13,9	20,9	D	1931 - 1998	68	166,0	2,44 ± 1,04	68	Médula excéntrica
I-14B	36,85	12,5	20	D	1994 - 1998	105	208,2	1,98 ± 0,84	105	
I-13B	33,55	10,6	21	D	1940 - 1998	59	145,1	2,46 ± 1,15	59	Algunos anillos muy irregulares (vestigios heridas)
I-15B	21,75	14	19	M	1960 - 1998	39	105,6	2,71 ± 1,10	39	Médula algo excéntrica
Promedio =								2,40 ± 0,24		

Tabla 6 continuación

Sitio de colección II – Bosque siempreverde. *Terminalia* sp. 1

Nº Disco	DAP (cm)	Altura		PS	Período de crecimiento (PC)	N	Longitud disco (mm) (LD)	Crecimiento radial prom./año (mm/año)	Edad mínima del disco (EMD)	Observaciones
		Fuste (m)	Total (m)							
II-11 B	31,5	9,8	17	D	1954 - 1998	45	225,60	5,01 ± 2,97	45	
<i>Terminalia cf. amazonia</i>										
II-12 B	49,5	16	22	D	1912 - 1998	87	295,90	3,40 ± 1,46	87	Médula excéntrica Prueba <sup>14</sup> C
II-16 B	40,0	9,7	16	D	1942 - 1998	57	159,80	2,80 ± 0,88	57	
II-17 B	28,5	13	19	D	1957 - 1998	42	175,40	4,18 ± 2,20	42	Médula excéntrica
II-13 B	19,5	9,8	15	M	1966 - 1998	33	84,00	2,55 ± 1,40	33	Médula excéntrica
Promedio =								3,59 ± 0,91		

El diámetro del disco (DAP), fue tomado a 1,3 m del suelo. (PS) Posición sociológica, según grado de iluminación de copas: E: Emergente o dominante. D: Dosel o codominante. Para el período de crecimiento (PC), no se consideró el anillo del año 1999, ya que fue el año de tumba y dicho anillo está incompleto. La longitud medida (LD) no coincide en ningún caso a la mitad del diámetro que equivale al radio (distancia entre la médula y la corteza), ya que los anillos adyacentes a la médula no se midieron. La edad mínima (EMD) del árbol se contabiliza a partir de la médula, es decir a partir del momento en que el árbol inicia su crecimiento secundario. (N) Número de anillos.

Las curvas de precipitación y crecimiento de *Terminalia cf. amazonia* para los sitios I y II (no presentadas) coinciden en 50%, tal como ocurre con *Tachigali guianensis* (Fig. 7a) En otras palabras, para la primera especie se presenta nuevamente una escasa coincidencia entre las curvas. Al respecto cabe indicar que además de la dificultad para diferenciar los anillos, otra de las posibles causas de dicha falta de correspondencia para varios períodos podría atribuirse a la variación de los niveles del agua almacenada en el suelo.

En los árboles estudiados de este género no se presentaron anillos indicadores ni se pudo lograr sincronizar anillos en ninguno de los discos estudiados en ambos sitios de colección.

Se muestra a título ilustrativo un resumen de las tasas de crecimiento estimadas en el presente trabajo comparándolas con otras investigaciones de diversas localidades y países (Tabla 7). En el mismo, exceptuando *Terminalia guianensis* en la Reserva Forestal de Ticoporo y *Terminalia* sp.1, es posible observar que *Tachigali guianensis* y las otras especies de *Tachigali* presentan tasas de crecimiento mayores a las alcanzadas por *Terminalia amazonia* y *Terminalia guianensis*, resultados que coinciden con los hallazgos del presente trabajo. Asimismo, el crecimiento promedio de las especies es superior al estimado por Serrano (2002) para el conjunto de especies arbóreas en bosques siempreverdes de Imataca y por Veillon (1985) para bosques húmedos tropicales de Venezuela.

Tabla 7. Comparación del crecimiento promedio radial con otras investigaciones.

Especie	Tipo de bosque	País	Lugar	Fuente	DAP (cm)	Crecimiento medio radial (mm/año)	Observaciones
<i>Tachigali guianensis</i>	BST-BHT	Venezuela	LBDT	Este estudio	35-52	5,85 ± 0,49	Unidad I-C 1#
<i>Tachigali</i> sp. 1	BHT	Venezuela	RFI		28-76	5,48 ± 2,74	km 88 #
<i>Terminalia amazonia</i>	BST-BHT	Venezuela	LBDT		21-44	2,40 ± 0,24	Unidad I-C 1 #
<i>Terminalia</i> sp. 1	BHT	Venezuela	RFI		31	5,01 ± 2,97	km 88. 1 árbol #
<i>Terminalia</i> cf. <i>amazonia</i>	BHT	Venezuela	RFI		19-49	3,23 ± 0,63	km 88. 4 árboles #
<i>Sclerobium guianensis</i> (Sin. <i>Tachigali guianensis</i> )	BST-BHT	Venezuela	RFI	Serrano 2000	-	5,8	PP. 12 árboles
<i>Sclerobium paniculatum</i>	-	-	-	-	-	29 am	PP. 13 árboles
<i>Terminalia amazonia</i>	-	-	-	-	-	4,5	PP. 51 árboles
<i>Sclerobium</i> sp.	BST	Venezuela	Gran Sabana	Worbes 1999b	> 5	4,2 ± 1,3	Localidad Tucumontá #
<i>Terminalia guianensis</i>	BST	Venezuela	RFC	Worbes 1999a	19 - 44	3,5 ± 3,2 6 árboles #	Unidad I
<i>Terminalia guianensis</i>	BST	Venezuela	RFC	Fuchs 1992		2,75 ± 0,20 10 árboles #	Unidad I
<i>Terminalia obovata</i>	BST	Venezuela	RFT	Luna 1994	> 10	3,20 (1,85-5,1)	41 árboles Amarillón
<i>Terminalia guianensis</i>					> 10	5,35 (2,3-10,15)	74 árboles Guayabón
Todas las especies	BHT	Panamá		Lang & Knight 1983, en Worbes 1999b	> 2,5	1,3 (0,1-5,8)	PP. 3590 árboles
	BHT	Costa Rica		Lieberman <i>et al.</i> 1985	> 10	1,3 (0,2-4,6)	PP. 2010 árboles
	BST	Venezuela		Veillon 1985	> 10	1,75 (0,75-2,75)	PP
	BHT	Venezuela	El Dorado		> 10	0,85-1,35	4 PP. 8,7 am
	BHT	Venezuela			> 10	2,25 (0,5-4)	PP
	BHPT	Venezuela			> 10	1,25 (0,75-1,75)	PP
	BHT	Brasil	Bosque primario	Carvalho 1992	> 5	1	
	BHT	Brasil	Bosque inundable	Nacional en Comité Tapajós <i>et al.</i> 1998	> 5	3,5 (0,7-12,3)	158 árboles. Varzea #
	Bosque ombrófilo	Brasil	Estado Amapá	Gomide <i>et al.</i> 1998*	> 5	0,7	Bosque primario denso climax. 11 am
	BST	Venezuela	Gran Sabana	Worbes 1999a	> 5	2 (0,9-6,1)	52 árboles #
	BST	Venezuela	RFC	Worbes 1999b	> 10	4,3 (0,9-12,5)	56 árboles #
	BHT	Venezuela	RFI	Serrano 2002	> 10	1,5	5,913 árboles

(BST) Bosque seco tropical. (BHT) Bosque húmedo tropical. (BST-BHT) Transición. (BHPT) Bosque húmedo premontano tropical. (LBDT) Lote boscoso dorado Tumeremo. (RFI) Reserva Forestal Imataca. (RFT) Reserva Forestal Ticoporo. (RFC) Reserva Forestal Caparo. (PP) Parcelas permanentes. (am) Años de medición. (C1) Compartimiento 1. #: análisis dendrocronológico

\* Para el grupo I (especies comerciales) el incremento radial medio anual reportado es de 1 mm/año.

Finalmente, al comparar el conjunto de árboles muestreados de ambos géneros, *Tachigali* muestra las mayores tasas de crecimiento y *Terminalia* las mayores edades. Asimismo, al comparar *Tachigali guianensis* con *Terminalia amazonia* es posible apreciar en la primera una mayor variación de las tasas de crecimiento, algo que no ocurre al incluir en esta comparación a *Tachigali* sp.1.

## DISCUSIÓN

Para la datación dendrocronológica del disco de madera, específicamente en la estimación de la edad real de los árboles, es necesario agregar a dicha datación, el tiempo transcurrido entre el establecimiento de la plántula y el inicio de la formación del xilema secundario (grosor mínimo donde los primeros anillos se puedan diferenciar). Por su difícil estimación en el bosque natural se conoce poco sobre esta fase inicial (Clark & Clark 2001). Las plántulas de las especies arbóreas esciófitas pueden permanecer varios años en el bosque tropical sin crecer o crecer lentamente (Lamprecht 1990), y las de especies oportunistas pueden sobrevivir con relativa facilidad sin perder su capacidad de reacción pero dependen de la formación de claros para su crecimiento y desarrollo (Hartshorn 1978). Dado este período de latencia, individuos de una misma especie con igual diámetro pueden presentar diferencias de edad de hasta varios cientos de años (Lamprecht 1990; Worbes & Junk 1989). Recientemente se ha estimado para un grupo de nueve especies arbóreas en un bosque húmedo tropical en Costa Rica, que un individuo establecido de 50 cm de altura requiere entre 2 y 15 años para alcanzar un DAP de 1 cm (Clark & Clark 2001).

Exceptuando *Terminalia* sp.1, las tasas de crecimiento entre *Tachigali* y *Terminalia* mostraron diferencias notables. El crecimiento promedio de las dos especies de *Tachigali*, tanto en el sitio I como en el sitio II, fue superior al crecimiento de *Terminalia amazonia*.

Las tasas de crecimiento para las dos especies de *Tachigali* no mostraron diferencias apreciables entre los bosques semideciduo y siempreverde de tierras bajas, lo cual si ocurre con *Terminalia amazonia*. Esta última especie, a pesar de presentar valores de densidad de madera similares en ambos sitios, alcanzó un crecimiento radial promedio mayor en el bosque siempreverde, lo cual permite inferir que para *Terminalia amazonia* el régimen de humedad climática posiblemente sea un factor con mayor influencia en las tasas de crecimiento.

Los árboles de ambas especies de *Tachigali* pertenecientes a las categorías dímétricas superiores y con posición emergente alcanzan las mayores tasas de crecimiento en los sitios I y II. Por el contrario, en los árboles de *Terminalia amazonia* en ambos sitios no se aprecia de manera clara una tendencia de mayores tasas de crecimiento en árboles con mayores tamaños, tal como fue observada en *Tachigali*.

En la literatura consultada, el rango de valores de densidad de madera reportado oscila entre 0,577 - 0,68 g/cm<sup>3</sup> para *Tachigali guianensis* y entre 0,58

-0,8 g/cm<sup>3</sup> para *Terminalia amazonia* (JUNAC 1981; Chudnoff 1984; Fearnside

1997; Brown 1997; Worbes 1999a; Steege 2000; Serrano 2002). Los resultados obtenidos en el presente estudio para *T. guianensis* y *T. amazonia* coinciden con los intervalos citados.

Solamente se logró detectar una relación directa entre las tasas de crecimiento y los valores de densidad de madera en los árboles de *Tachigali* sp.1 en el sitio II, que muestran una tasa de crecimiento mayor y una densidad de madera menor a *Terminalia amazonia* en el mismo sitio, mientras que en el sitio I los valores de densidad de madera para *Terminalia amazonia* y *Tachigali guianensis* son similares, con un promedio ligeramente menor para la última.

Los resultados obtenidos en la presente investigación constatan sólo parcialmente la tesis que postula mayores valores de incremento radial para las especies arbóreas con valores bajos de densidad y viceversa (Steege 2003). Tal diferencia es posible atribuirla en parte a la gran variabilidad de la densidad de madera entre localidades geográficas, entre individuos de una misma especie y dentro de las dimensiones verticales y radiales de árboles individuales.



Asimismo, existe una confusión considerable en la forma como se reportan los valores de densidad de madera con respecto al porcentaje de humedad para el momento de medición del peso y volumen (Fearnside 1997).

Una de las interrogantes planteadas al analizar la dinámica de crecimiento de especies arbóreas se refiere a su estrategia de desarrollo. La existencia de diferentes grupos de especies arbóreas pueden distinguirse según las estrategias de regeneración y crecimiento, las cuales constituyen mecanismos de respuesta ante la disponibilidad de luz y espacio (Swaine & Whitmore 1988). Tal disponibilidad se ve afectada a su vez por las perturbaciones y las condiciones del sitio, determinando por tanto la posibilidad de supervivencia, establecimiento y desarrollo de cada especie en el bosque. Las especies arbóreas tienen diferentes estrategias para alcanzar el dosel o estrato superior. Algunas presentan un elevado número de individuos y crecen rápidamente cuando existe una oportunidad, aunque ello sea a costa de una elevada mortalidad en la población (estrategia tipo "r", pioneras). Otras especies, con una estrategia a largo plazo, crecen más lentamente y con menor abundancia pero con menor mortalidad (estrategia tipo "k", especies esciófitas o climax) (Steege 2003).

De acuerdo a la clasificación de grupos funcionales arbóreos propuesta por Steege (2003), *Tachigali guianensis*, con densidad de madera inferior a 0,7 g/cm<sup>3</sup> y masa de semilla entre 0,01 a 0,1 g (Steege & Hammond 2001) corresponde al grupo de árboles de semilla pequeña y madera blanda y liviana. Sus semillas livianas y aladas tienen una dispersión eólica (Steege & Zondervan 2000). Estas características y observaciones en el campo sugieren que los árboles de las especies estudiadas de *Tachigali* requieren alta disponibilidad de luz para crecer, aprovechando para ello la apertura de claros en el dosel. Los valores de crecimiento radial obtenidos en esta investigación para tres períodos de desarrollo respaldan tal suposición. La interpretación del crecimiento radial de *Tachigali cf. guianensis* sugiere que durante el primer período de crecimiento era de porte reducido y se encontraba posiblemente bajo la sombra del dosel; por ello los anillos de crecimiento son más delgados, a diferencia de los anillos más externos del mismo árbol desarrollados en los períodos posteriores. El mayor crecimiento durante el segundo y tercer período, reflejado en anillos más anchos, se inició probablemente a partir del momento en que el árbol alcanzó el dosel y mayor disponibilidad de luz. Las tasas de crecimiento aún no estabilizadas indican que los árboles estudiados aún no habían iniciado la fase de vejez o decaimiento donde disminuyen las tasas de crecimiento. Todas las características mencionadas anteriormente indican que *Tachigali guianensis* posee un comportamiento de pionera tardía u oportunista, aunque tolere un poco de sombra. A una conclusión similar llegaron Steege & Zondervan (*op cit.*), quienes catalogan a *Tachigali* como pionera longeva.

Las especies estudiadas de *Tachigali* muestran crecimiento radial superior a las especies de *Terminalia*; sin embargo, estas últimas alcanzan mayores edades. Asimismo, los árboles de *Terminalia amazonia* presentan valores de densidad de madera similares o mayores a los presentados por *Tachigali guianensis*. Tales características indican que, al igual que *Tachigali guianensis*, *Terminalia amazonia* pertenece al grupo de especies oportunistas o intermedias; sin embargo su menor crecimiento sugiere que *Terminalia amazonia* se acerca más a la estrategia "k" de las especies esciófitas, mientras que *Tachigali guianensis* se aproxima más a la estrategia "r" del grupo de especies pioneras. Manco (1999), en su estudio de un bosque al norte de la Reserva Forestal Imataca, llega a una conclusión similar al catalogar a *Terminalia amazonia* como una especie "indiferente" en una clasificación que contempla tres categorías (pionera, indiferente y clímax), diferenciadas a partir de las estrategias de las especies en función de la demanda de la luz o la tolerancia a la sombra, estas especies indiferentes se presentan en pequeños claros del bosque.

Comparar las tasas de crecimiento de diferentes bosques y árboles tropicales es difícil, debido a la influencia de diversos factores intrínsecos y extrínsecos que afectan el crecimiento arbóreo, hecho reflejado en el amplio intervalo de valores de crecimiento observado en la literatura especializada (Gomide *et al.* 1998).

A diferencia de otros bosques con estacionalidad marcada (Dezzeb *et al.* 2003; Worbes 1997), la falta de correspondencia entre las curvas de precipitación y crecimiento promedio en el área de estudio refleja una estacionalidad menos marcada y sugiere una relación moderada entre niveles de precipitación y tasas de crecimiento, situación que se manifiesta nuevamente en la dificultad para identificar anillos anuales.

Este estudio coincide con la conclusión de Fichtler *et al.* (2003) sobre la factibilidad de aplicar técnicas dendrocronológicas (aunque con ciertas limitaciones en este caso), como el análisis de los anillos de crecimiento, en zonas de bosque que no experimentan una estación seca fuerte ni inundación anual. Este caso está ejemplificado por el bosque siempreverde del sitio II, donde la nitidez de los anillos constituye un aspecto esencial para la viabilidad del método. La presencia de anillos indicadores es fundamental en el caso particular de la técnica de sincronización de anillos. Por último cabe resaltar que para realizar análisis dendrocronológicos con el fin de estimar tasas de crecimiento, es necesario considerar para cada árbol aspectos como categoría de tamaño (diámetro y altura), posición sociológica, excentricidad de la médula y descomposición del duramen (hueco central). Asimismo, es importante recolectar un número suficiente de muestras de árboles emergentes, dominantes y pertenecientes a categorías diamétricas superiores a fin de poder estimar los tamaños máximos y tasas de crecimiento que estos árboles pueden alcanzar.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó gracias al apoyo logístico prestado por CVG-EDELCA, el financiamiento por el DLR de la pasantía de la autora en el Institut für Forstbotanik de la Georg August Universität Göttingen. Se agradece también a la empresa Elaboración de Maderas Bosco, C.A. concesionaria del Lote Boscoso Dorado Tumeremo y al MARN.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Berry, P., O. Huber, & B. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. I. Introduction (Berry, P., B. Holst & K. Yateskievych, eds.), pp. 161-192. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
2. Brown, S. 1997. *Estimating biomass and biomass change of tropical forest*. FAO Forestry paper, 134. Department of Natural Resources and Environmental Sciences. University Illinois.
3. Camargo, P., R. Salamao, S. Trumbore & L. Martinelli. 1994. *How old are large Brazil trees (Bertholletia excelsa) in the Amazon?* Universidade São Paulo. São Paulo.
4. Chudnoff, M. 1984. *Tropical timbers of the world*. Forest Products Laboratory Madison. Agriculture Handbook Number 607. United States Department of Agriculture. Wisconsin.
5. Clark, D. & D. Clark. 2001. Getting to the canopy: tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology* 282(5): 1460-1472.

6. CVG-EDELCA. 1994. Mapa de la cuenca del Río Caroní. Gerencia de Cuencas e Hidrología. Escala 1:1.500.000. Puerto Ordaz.
7. Del Valle, J. I. 1995. Evaluación del crecimiento diamétrico de árboles de humedales forestales del Pacífico Colombiano. *Interciencia* 20(5): 273-282.
8. Del Valle, J. I. 1997. Crecimiento de cuatro especies de los humedales forestales del Litoral Pacífico Colombiano. *Revista Acad. Colomb. Ci.* 21(81): 445-466.
9. Del Valle, J. I. & A. Lema Tapias. 1999. Crecimiento de cohortes de árboles coetáneos en rodales espacialmente dispersos: el caso de *Camposperma panamensis*. *Revista Acad. Colomb. Ci.* 33(87): 249-260.
10. Détienne, P. 1995. Nature et périodicité des cernes dans quelques bois guyanais. *Bois et Forêt des tropiques*. 243: 65-75.
11. Détienne, P., C. Barbier, H. Ayphassorho & F. Bertin. 1988. Rythmes de croissance de quelques essences de Guyane Française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 217: 63-76.
12. Devall, M., B. Parresol & J. Wriqth. 1995. Dendroecological analisis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in Central Panama. *IAWA J.* 16(4): 411-424.
13. Dezzeo, N., M. Worbes, I. Ishii & R. Herrera. 2003. Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapiro River, a tributary of the lower Orinoco River, Venezuela. *Pl. Ecol.* 168:165-175.
14. Durán, J. 1999. *Manual de experimentos para la física de la madera. Higrometría, densidad, conductividad y difusividad térmica*. Consejo de Estudios de Postgrado. Universidad de los Andes. Consejo de Publicaciones. Mimeografiado. Mérida, Venezuela.
15. 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.
16. Elaboración de Maderas Bosco. 1994. *Plan de Ordenación y Manejo Forestal. Lote Boscoso "El Dorado-Tumeremo"*, Municipio Sifontes, Estado Bolívar. Mimeografiado. Caracas.
17. Fahn, A. 1982. *Anatomía Vegetal*. Ediciones Pirámide, S.A., Madrid.
18. Fearnside, P. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecol. Managem.* 90: 59-87.
19. Fichtler, E., D. Clark & M. Worbes. 2003. Age and longterm growth of trees in an oldgrowth tropical rain forest, based on analysis of tree rings and C. *Biotropica* 35(3): 306-317.

20. Fuchs, H. 1992. Untersuchungen zum Einsatz von Jahrring-analysen in der Waldreserve Caparo, Venezuela. Master Thesis. Forstwissenschaftliches Fachbereich, Georg-August Universität Göttingen. Germany.
21. Galán, C. 1984. *La protección de la Cuenca del Río Caroní*. CVG-EDELCA, Caracas.
22. Gomide, G., J. Macedo, C. Sanquetta & J. Arce. 1998. Crecimiento y dinámica de un bosque tropical primario en la región amazónica, Brasil. Primer Congreso IUFRO. Valdivia, Chile.
23. Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In: *Tropical trees as living systems* (Tomlinson, P.B. & M.M. Zimmermann, eds.), pp. 617-638. Cambridge University Press, Cambridge.
24. Hernández, L. 1999. 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. *Sci. Guianae* 9: 1-160.
25. Hernández, L., P. Williams, R. Azuaje, Y. Rivas & G. Picón. 1994. Nombres indígenas y usos de algunas plantas de bosques de la Gran Sabana. Una introducción a la etnobotánica regional. *Acta Bot. Venez.* 17(1-4): 69-127.
26. Hoheisel, J. 1968. *Estipulaciones para los ensayos de propiedades físicas y mecánicas de la madera*. Instituto Forestal Latinoamericano, Universidad de los Andes. Mérida.
27. Holdridge, L.R. 1947. Determination of word plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
28. Huber, O. 1990. Estado actual de los conocimientos sobre la flora y la vegetación de la región Guayana, Venezuela. In: *Ecosistema Orinoco: conocimiento actual y necesidades de futuros estudios* (Weibezahn, F., ed.), pp. 337-386. Universidad Simón Bolívar, Caracas.
29. Huber, O., R. Duno, R. Riina, F. Stauffer, L. Pappaterra, A. Jiménez, S. Llamozas & G. Orsini. 1998. *Estado actual del conocimiento de la flora en Venezuela*. Documentos técnicos de la Estrategia Nacional de Diversidad Biológica. N° 1. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Caracas.
30. Huber, O. & D. Frame. 1989. Venezuela. In: *Floristic inventory of tropical countries* (Campbell, D.G. & J.D. Hammond, eds.), pp. 362-374. The New York Botanical Garden, New York.
31. 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.
32. Johnson, H. 1978. *La madera*. Editorial Blume, Barcelona.
33. JUNAC - Padt. Refort. 1981. *Tablas de propiedades físicas y mecánicas de la madera de 20 especies de Venezuela*. JUNAC. Cartagena.
34. Kaennel, M. & F. Schweingruber. 1995. *Multilingual glossary of Dendrochronology. Terms and definitions in English, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, WSL/FNP, Birmensdorf.

35. Korning, J. & H. Balslev. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *J. Trop. Ecol.* 10: 151-166.
36. 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.
37. Lieberman D., M. Lieberman, G.S. Hartshorn & R. Peralta. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 1: 97-109.
38. Loján, L. 1957. Periodicidad del clima y del crecimiento de especies forestales en Turrialba, Costa Rica. Turrialba. *Revista Interamer. Ci. Agric.* 1: 71-83.
39. Loján, L. 1967. Cálculo de la edad en árboles sin anillos anuales. *Revista Interamer. Ci. Agric.* 4: 419-429.
40. Luna, A. 1994. *Estudio sobre el crecimiento y edad de 20 especies forestales comerciales de los bosques naturales venezolanos*. Parte I. Instituto Forestal Venezolano, Universidad de los Andes, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. Mimeografiado. Mérida.
41. Manco, F. 1999. *Synusial organisation of a lowland tropical forest of the Venezuelan Guayana*. Thesis. Laboratory of Vegetal Ecology and Phytosociology. University of Neuchatel. Neuchatel.
42. Mariaux, L. 1981. Past effects in measuring age and annual growth in tropical trees. In: *Age and growth rate of tropical trees: New directions for research school of forestry and environmental studies* (Bormann, F.H. & G. Berlin, eds.), pp. 20-30. Yale University, Massachusetts.
43. Mozeto, A., P. Frits, M. Moreira, R. Vetter, R. Aravena, E. Salati & R. Drimmie. 1988. Growth rates of natural Amazonian forest trees based on radio-carbon measurements. *Radiocarbon* 30: 1-6.
44. Póvoa de M., P. 1999. Identificação de anéis anuais de crescimento e estimativa de idade e incremento anual em diâmetro de espécies nativas do pantanal da Nhecolândia, ms. Tese de Douctor. Engenharia Florestal. Curitiba.
45. Sanoja, E., L. Hernández, H. Castellanos, R. Keller, & W. Díaz. 2001. *Levantamiento estructural de la vegetación boscosa en las áreas inmediatas del corredor de servicio de la línea de transmisión 230 Kv. Sector Las Claritas- Santa Elena de Uairén, Estado Bolívar*. CVG-EDELCA, Constructora Blanco, C.A. Ciudad Guayana.
46. Schweingruber, F. 1988. *Tree rings, basic and applications of dendrochronology*. D. Reidel Publishing Company, Birmensdorf.
47. Schweingruber, F. 1996. *Tree rings and environment dendroecology*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, WSL/FNP. Birmensdorf.
48. 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.

49. Sotomayor, M. 1994. *Climatología I y II*. Cátedra de Climatología Agrícola. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay.
50. Steege, H. 2000 (ed.). *Plant diversity in Guyana. With recommendations for a national protected area strategy*. The Tropenbos Foundation. Tropenbos Series 18. Wageningen.
51. Steege, H. 2003. *Long-term changes in tropical tree diversity studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia*. Tropenbos series 22. Wageningen.
52. Steege, H. & G. Zondervan. 2000. A preliminary analysis of large scale forest inventory data of the Guiana shield. In: *Plant diversity in Guyana: with recommendations for national protected area strategy* (Steege, H., ed.), pp. 35-54. The Tropenbos Foundation. Tropenbos Series 18. Wageningen.
53. Steege, H. & D. Hammond. 2001. Character convergence, diversity, and disturbance in a tropical rain forest in Guyana. *Ecology* 82(11): 3197-3212.
54. Stuiver, M., A. Rebelló, J. White & W. Broecker. 1981. Isotopic indicators of age/growth in tropical trees. In: *Age and growth rate of tropical trees: New directives for research* (Borman, F.H. & G. Berlin, eds.), pp. 75-82. Yale University, New Haven.
55. Swaine, M.D. & T. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75(1-2): 81-86.
56. 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.
57. Worbes, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees. A review. *IAWA J.* 16(4): 337-351.
58. Worbes, M. 1997. A study of forest dynamic and wood production in flooded forests (Várzea) in the Amazon basin, Brazil, using growth ring analyses for developing sustainable management systems. *Nat. Resources Developm.* 45/46: 54-75.
59. Worbes, M. 1999a. Degradación e historia de la vegetación boscosa de la Gran Sabana. In: *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* (Hernández, L., ed.). *Sci. Guianae* 9. pp. 84-107.
60. Worbes, M. 1999b. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and longterm growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *J. Ecol.* 87: 391-403.
61. Worbes, M. & W. Junk. 1989. Dating tropical trees by means of <sup>14</sup>C from bomb test. *Ecology* 70: 503-507.