

PERIODICIDAD DE LOS ANILLOS DE CRECIMIENTO EN *Pinus caribaea* var. *hondurensis* PROVENIENTE DE UNA PLANTACIÓN DEL ESTADO MÉRIDA, VENEZUELA

Growth ring periodicity in Pinus caribaea var. *hondurensis*
from a Mérida State plantation, Venezuela

José Luis Melandri^{1,2}, Nelda Dezzeo² y Narcisana Espinoza de Pernía¹

¹Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Laboratorio de Anatomía de Maderas. Mérida, Venezuela. Email: melandri@ula.ve, nepernia@ula.ve

²Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Laboratorio de Ecología de Suelos. Centro de Ecología. Caracas. Venezuela. Email: ndzzeo@ivic.ve

RESUMEN

El análisis de los anillos de crecimiento constituye una fuente de información para diversos estudios científicos, relacionados con la edad y crecimiento de los árboles, factores climáticos, producción de madera, conservación y restauración. En este trabajo se investiga el potencial dendrocronológico de la especie *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, en una plantación establecida en el Jardín Botánico (8° 30' N y 71° 14' W) del estado Mérida, en Venezuela. Se relacionó la actividad cambial con la edad de la plantación y las condiciones de precipitación, para lo cual se extrajeron 40 núcleos de madera de 20 árboles. Se midió el ancho de los anillos de crecimiento y se estandarizó en series cronológicas para minimizar la tendencia por edad. La data climática reveló un régimen de precipitación bimodal, que explica la variación del ancho de los anillos y la presencia de anillos falsos estrechos, caracterizados por una débil transición en el espesor de las paredes de las traqueidas. En un 27,5% de los núcleos el número de anillos de crecimiento coincidió con la edad de la plantación, mientras que en el resto, la dificultad para coincidir con la médula de los árboles fue el factor principal que originó diferencias entre la edad y número de anillos. A pesar de la aparente presencia de anillos de crecimiento anuales en la especie *P. caribaea* var. *hondurensis*, es necesario corroborar esta observación en secciones transversales completas. La correlación entre las series de todos los árboles y entre ésta y la precipitación total durante el periodo lluvioso, arrojó coeficientes significativos que indica una señal común importante, y atribuible a la influencia climática.

Palabras clave: Dendrocronología, edad, crecimiento, precipitación, cronologías, anillos falsos.

ABSTRACT

Tree ring analyses constitute an information source for diverse scientific studies, related to tree age and growth, climatic factors, wood production, conservation and restoration. In this paper, the dendrochronological potential of the species *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, in a plantation established in the Botanical Garden (8° 30' N y 71° 14' W) in Mérida state, Venezuela is examined. The cambial activity was related to the plantation age and precipitation conditions. To do this, 40 wood cores of 20 trees were extracted. The width of ring growth was measured and it was standardized in chronological series to minimize the tendency for age. The climatic data revealed a bimodal precipitation regime that explains ring width variation and narrow false ring presence, characterized by a weak transition in the walls thickness of the tracheids. In 27,5% of the cores the number of growth rings coincided with the plantation age, whereas in the others, the difficulty to coincide with the pith of the trees was the main factor that originated differences between the age and number of tree-rings. In spite of the apparent annual growth rings presence in the species *P. caribaea* var. *hondurensis*, it is necessary to corroborate this observation in full stem discs. The correlation between tree ring chronologies and this average, as well as the total precipitation during the rainy period showed significant coefficients indicating an important common signal, and a related climate influence.

Key words: Dendrochronology, age, growth, precipitation, chronologies, false rings.

INTRODUCCIÓN

Los anillos de crecimiento en los árboles son inducidos por la alternancia estacional entre condiciones favorables y desfavorables para el crecimiento. El cambium vascular responsable del crecimiento en diámetro de los árboles, alterna entre estados de

mayor actividad y estados de latencia, originando diferencias estructurales en las células de la madera que definen los anillos de crecimiento (Fritts, 1976; Fahn *et al.*, 1981; Worbes, 1995). Generalmente, durante el periodo de mayor actividad del cambium vascular los elementos anatómicos producidos poseen un lumen amplio y una pared celular delga-

da, constituyendo la madera temprana del anillo de crecimiento. Posteriormente, el cambium vascular entra en una etapa de menor actividad o latencia durante la cual produce células con paredes más gruesas y lumen reducido, constituyendo la madera tardía del anillo de crecimiento. Este cambio en la forma de las células es lo que determina que los anillos de crecimiento sean visibles (Fritts, 1976; Hoadley, 1990).

La relación entre la edad del árbol y el número de anillos, así como entre el clima y el ancho de los anillos, surge debido a que el crecimiento de las plantas es afectado por ciertas condiciones del medio ambiente. Un gran número de estas condiciones varía a través de la vida de la planta, y al mismo tiempo puede limitar el crecimiento y afectar de muchas formas la estructura de las plantas. El crecimiento de las plantas, especialmente de los árboles, está básicamente influenciado por factores internos relacionados con las características genéticas propias de cada especie, como edad, tasa de división del cambium vascular, actividad fotosintética y liberación de fitohormonas, entre otros. Sin embargo, el crecimiento también está influenciado en gran medida por factores externos bióticos y abióticos, como competencia e interrelación con otros organismos, ataque de patógenos, clima, condiciones geográficas, luz, nutrientes, disponibilidad de agua, entre otros (Fritts 1976; Panshin & de Zeeuw, 1980; Schweingruber, 1988, 1996).

En áreas con clima estacional los árboles son capaces de formar un anillo de crecimiento cada año. Usualmente, estas especies presentan un mayor crecimiento al comienzo de la estación favorable, formando la madera temprana la cual es relativamente menos densa y por lo tanto más clara. Posteriormente, el árbol reduce su actividad fisiológica durante la estación menos favorable, formando la madera tardía la cual es mucho más densa y frecuentemente más oscura (Panshin & de Zeeuw, 1980; Hoadley, 1990; Schweingruber 1996). Para los árboles que crecen en ecosistemas tropicales, se había asumido erróneamente hasta hace poco tiempo, que la actividad cambial se mantenía prácticamente constante durante todo el año, considerándose impracticable el análisis de los anillos de crecimiento por la ausencia de alguna estacionalidad, que indujera a una reducción de los procesos fisiológicos de crecimiento de los árboles. Estudios, recientes han demostrado que muchas latifoliadas arbóreas tro-

picales presentan un crecimiento intermitente, con la consecuente formación de anillos de crecimiento anuales (Coster 1927; Mariaux, 1967, 1978, 1981; Jacoby, 1989; Worbes, 1989, 1995, 1999; Worbes & Junk, 1989,1999; Pumijumnong *et al.*, 1995; Botosso *et al.*, 2000; Dezzeo *et al.*, 2003; Brienen & Zuidema 2005; López *et al.*, 2005). En otros estudios con coníferas de distribución tropical también se han obtenido excelentes resultados en el fechado exacto de árboles (Eckstein *et al.*, 1981; Jacoby, 1989; Buckley *et al.*, 1995; Van der Burgt, 1997; Chernavskaya *et al.*, 1999).

Los estudios anteriormente mencionados demuestran que las condiciones climáticas no pueden ser consideradas uniformes sobre el rango de la zona del bosque tropical, debido a que en algunas regiones existen períodos secos anuales o épocas de inundaciones bien definidas, que inducen la formación de anillos de crecimiento anuales en ciertos árboles. En estos casos, el análisis de los anillos de crecimiento permite determinar la edad de los árboles y proporciona la base para una estimación de la edad del bosque (Eckstein *et al.*, 1981; Worbes, 1989).

A partir del análisis de los anillos de crecimiento es posible obtener registros para realizar diversos estudios de ecología de bosques, autoecología de especies forestales, dinámica sucesional, evaluación de perturbaciones antropogénicas y reconstrucción de los eventos climáticos del pasado (Fritts 1976; Schweingruber, 1996). El entendimiento de la periodicidad de crecimiento en las plantaciones comerciales de especies de coníferas introducidas en zonas tropicales, como la especie *P. caribaea* var. *hondurensis* en la región Oriental Venezolana, es un importante prerrequisito para el cronometraje de las medidas silviculturales de las plantaciones. Además, el estudio de los anillos de crecimiento proporciona información sobre la edad de los árboles y los factores que influyen el crecimiento diamétrico y la calidad de la madera del bosque. Una evaluación continua de los anillos de crecimiento posibilita, a mediano y largo plazo la determinación del ritmo de crecimiento, la periodicidad de la actividad cambial y la influencia de los factores climáticos. Un indicador clave en el manejo sustentable y la estimación de captura de carbono del bosque se obtiene también del análisis de los anillos de crecimiento. Worbes (2001), señala que el conocimiento de las tasas de crecimiento de árboles tropicales es extremadamente escaso. Las estimaciones son vagas y

varían considerablemente dependiendo del sitio, el método de medición usado y el interés político.

El propósito de esta investigación es estudiar la periodicidad de los anillos de crecimiento de *P. caribaea* var. *hondurensis*, especie de distribución tropical, establecida en el bosque experimental "La Hechicera", ubicado en el Jardín Botánico de Mérida, con la finalidad de relacionar la actividad cambial con la edad de la plantación y las condiciones de precipitación de la zona.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue realizado en la plantación experimental de *P. caribaea* var. *hondurensis* Barr. en el sector "La Hechicera", la cual se estableció en el mes de mayo de 1969 por el Instituto de Silvicultura de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes, como un ensayo de procedencias de 25 especies de coníferas de distribución tropical. La plantación está localizada dentro del Jardín Botánico de Mérida, Estado Mérida, Venezuela. Se ubica entre los 8° 30' N y 71° 14' W, a una altura aproximada a 1800 m.s.n.m. Posee suelos arcillosos a franco-arcillosos, con una pedregosidad media y un pH ácido. El clima general de la zona es bastante húmedo y corresponde, según Koppen, a Gwi o clima de montaña (Zerpa, 1980; Guilarte, 1984). La temperatura promedio anual es de 17,1 °C para el período 1987-2000 (Jaimez *et al.*, 2001), mientras que la precipitación promedio es de 1861,41 mm anuales para el período 1967-2006, según las mediciones de la estación climatológica de Santa Rosa del Instituto de Investigaciones Agropecuarias de la Universidad de Los Andes.

Empleando un medidor de incrementos o taladro Pressler de 12 mm de diámetro y 30 cm de longitud, se extrajeron 48 núcleos de madera de 24 árboles dominantes con diámetros uniformes y fustes rectos, provenientes en su mayoría de una misma parcela o de parcelas contiguas a ésta. De cada árbol se extrajo dos núcleos de madera, diametralmente opuestos (Norte-Sur), a una altura aproximada de 30 cm del suelo. El número de árboles y núcleos seleccionados corresponde al tamaño de muestra recomendados por la International Tree-Ring Data Bank (Fritts, 1976). En la actualidad, la plantación experimental "La Hechicera" tiene una edad de 38 años.

En el laboratorio, los núcleos se revisaron cui-

dadosamente eliminando aquellos que presentaron daños externos o defectos por ataque de hongos e insectos, o excesiva presencia de madera de compresión. Finalmente, fueron seleccionados 40 núcleos de 20 árboles para realizar el análisis de los anillos de crecimiento, de los cuales 12 núcleos fueron extraídos en agosto del 2005 y 28 en enero del 2007. Las muestras se deshidrataron en alcohol (90%) y se secaron a temperatura ambiente, posteriormente se montaron sobre regletas de madera para pulir cuidadosamente una superficie trasversal, empleando para tal fin, pliegos de papel lija de textura progresivamente más fina, hasta lograr una adecuada visualización de los incrementos de crecimiento. Posteriormente, utilizando una lupa estereoscópica marca LEICA, modelo MZ6; se midieron y analizaron el ancho de los anillos de crecimiento de cada núcleo con una precisión de 0,01 mm.

La asociación entre el ancho de los anillos de crecimiento dentro de un mismo árbol (2 series por árbol) y entre todos los árboles muestreados (20 series en total), se evaluó por medio del coeficiente de correlación. Para analizar la variabilidad común de las secuencias de crecimiento datadas para cada árbol, es indispensable aplicar un proceso conocido como estandarización de las muestras, que busca a través de diversos modelos, minimizar la tendencia debida principalmente a la edad de los árboles y transformar las secuencias del ancho de los anillos de crecimiento en series temporales estacionarias respecto a la media (Fritts, 1976; Cook & Kairiukstis, 1990). En nuestro caso, la estandarización de la secuencia del ancho de los anillos de cada árbol, se realizó dividiendo el ancho de los anillos de crecimiento por el incremento promedio cada cinco anillos, de manera de obtener una serie estacionaria con la menor tendencia por edad que conservará las oscilaciones de periodo corto, especialmente las anuales.

Para el análisis entre el ancho de los anillos de crecimiento y los datos de precipitación, el coeficiente de correlación es el método más común para medir la asociación entre éstas variables (Fritts, 1976; Schweingruber, 1996). Correlacionar estos datos significa construir a partir de las gráficas de crecimiento radial en el tiempo y de precipitación, asociaciones entre el índice del ancho de los anillos de crecimiento y los períodos más húmedos o secos del año, con el propósito de obtener grupos o clases con datos equivalentes, a través de las cuales se establece una correlación entre los datos.

RESULTADOS Y ANÁLISIS

Número de anillos de crecimiento y edad de la plantación

El Cuadro 1 muestra el resumen de algunas características y mediciones evaluadas en esta investigación. Para un total de 40 núcleos examinados de 20 árboles de *P. caribaea* var. *hondurensis*, lo cual representa 27,5% de los núcleos, el número de anillos de crecimiento coincidió con la edad de la plantación. En el resto de las muestras, la dificultad para coincidir con la médula de los árboles al momento de barrenar el tronco, fue el factor fundamental que originó diferencias entre el número de anillos y la edad de los árboles, 36 y 38 años respectivamente. Sin embargo, el promedio general para las muestras extraídas en el 2007, fue de 37,43 ($\pm 2,17$) años y para las muestras extraídas en el año 2005, el promedio general fue de 36,25 ($\pm 1,91$), ambos valores muy cercanos a la edad de la plantación para el momento del muestreo.

Estos valores indican una estimación aceptable de la edad de los árboles a través del análisis de los núcleos, no obstante, para determinar la naturaleza anual de los anillos de crecimiento es necesario estudiar secciones transversales completas del tallo.

El régimen de precipitación de ésta localidad es clave para entender las variaciones en los anillos de crecimiento. Los datos de precipitación revelan un régimen bimodal en la mayoría de los años, desde el año 1967 hasta el 2006. La Figura 1 muestra el promedio de precipitación mensual en la localidad estudiada. Claramente se observan dos períodos de mayor precipitación, uno de abril a mayo y otro de septiembre a noviembre; siendo mayo y octubre los meses de mayor pluviosidad promedio. Mientras que enero, febrero y julio corresponden a los meses más secos.

Debido a éste régimen bimodal de precipitación, se origina en muchos anillos de crecimiento un seudo anillo o falso anillo, mucho más estrecho y caracterizado por un cambio leve en la intensidad de la coloración en comparación con la clara transición

Cuadro 1. Resumen de algunas características de los árboles estudiados.

N° de Árbol	DAP (cm)	Mes/Año de barrenado	N° de anillos		Crecimiento por año (mm)
			Núcleo A	Núcleo B	
1	54,88	01/2007	34	38	4,33 \pm 2,20
2	51,35	01/2007	40	33	2,79 \pm 1,45
3	57,77	01/2007	38	35	4,02 \pm 1,98
4	55,20	01/2007	41	36	3,36 \pm 2,48
5	53,60	01/2007	38	39	4,22 \pm 3,43
6	54,56	01/2007	39	38	4,73 \pm 3,20
7	56,48	01/2007	39	39	4,40 \pm 3,56
8	52,31	01/2007	40	37	3,79 \pm 1,56
9	54,56	01/2007	38	38	4,52 \pm 3,69
10	54,56	01/2007	33	36	2,29 \pm 1,77
11	52,95	01/2007	40	35	1,86 \pm 1,38
12	51,99	01/2007	38	38	4,93 \pm 3,63
13	53,60	01/2007	36	37	2,55 \pm 1,87
14	52,95	01/2007	35	40	3,78 \pm 2,03
15	55,84	08/2005	36	37	4,37 \pm 3,97
16	50,07	08/2005	37	39	2,57 \pm 1,83
17	48,14	08/2005	37	39	3,16 \pm 1,08
18	46,54	08/2005	36	36	4,22 \pm 2,61
19	43,97	08/2005	36	32	4,56 \pm 3,13
20	47,18	08/2005	36	34	2,44 \pm 1,61

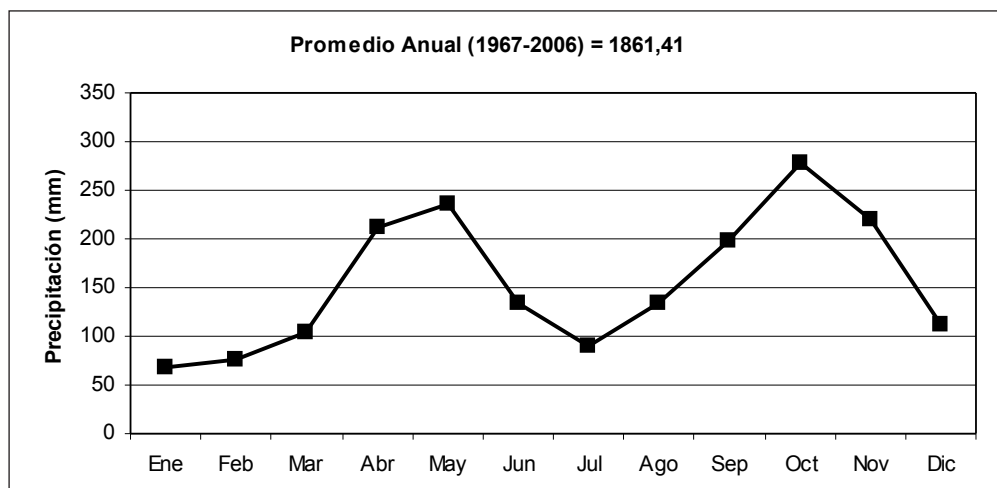


Figura 1. Precipitación promedio mensual para el periodo 1967-2006 de la estación Santa Rosa, Mérida.

en la intensidad de la coloración entre la madera temprana y tardía de los anillos verdaderos. Estos cambios de intensidad de color son el resultado de variaciones en el grosor de paredes de las traqueidas y en el caso de los anillos falsos se presenta una transición ligeramente gradual del espesor de las paredes de las traqueidas, desde el final del falso anillo hacia el supuesto anillo siguiente (Figura 2). La presencia de estos anillos falsos es consecuencia de un corto periodo seco en el mes de julio que alterna con un segundo periodo de lluvias al final del año. Esta condición, también explica la ocurrencia de un mayor número de anillos con respecto a la edad de la plantación en algunos árboles, puesto que en los núcleos, posiblemente estos anillos falsos pudieron presentar transiciones graduales y contabilizarse como un anillo individual.

Estos resultados coinciden con las observaciones realizadas por Jacoby (1989) en una plantación de *Cupressus lusitanica* en Nairobi-Kenia, para la cual reporta dos anillos de crecimiento por año, el primero formado durante un largo período de lluvias al final del año y el otro corresponde a un corto período de lluvias a mitad de año. Este autor señala, que los anillos formados durante los períodos largos de lluvias fueron consistentemente más anchos, que los anillos formados durante los períodos cortos.

Índices de crecimiento y precipitación

La Figura 3 muestra dos series del ancho de los anillos de crecimiento y la curva exponencial que describe la tendencia por la edad. En ambos casos, se observa claramente cómo por efecto de la edad, los

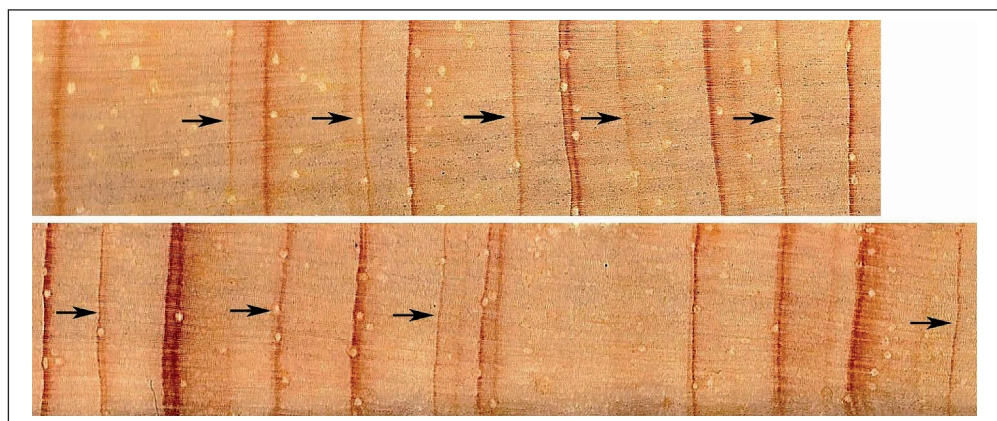


Figura 2. Seudo-anillos o falsos anillos (indicados por las flechas), en secciones transversales de dos núcleos de *P. caribaea* var. *hondurensis*, originados por un corto periodo seco en el mes de julio que alterna con un segundo periodo de lluvias al final del año.

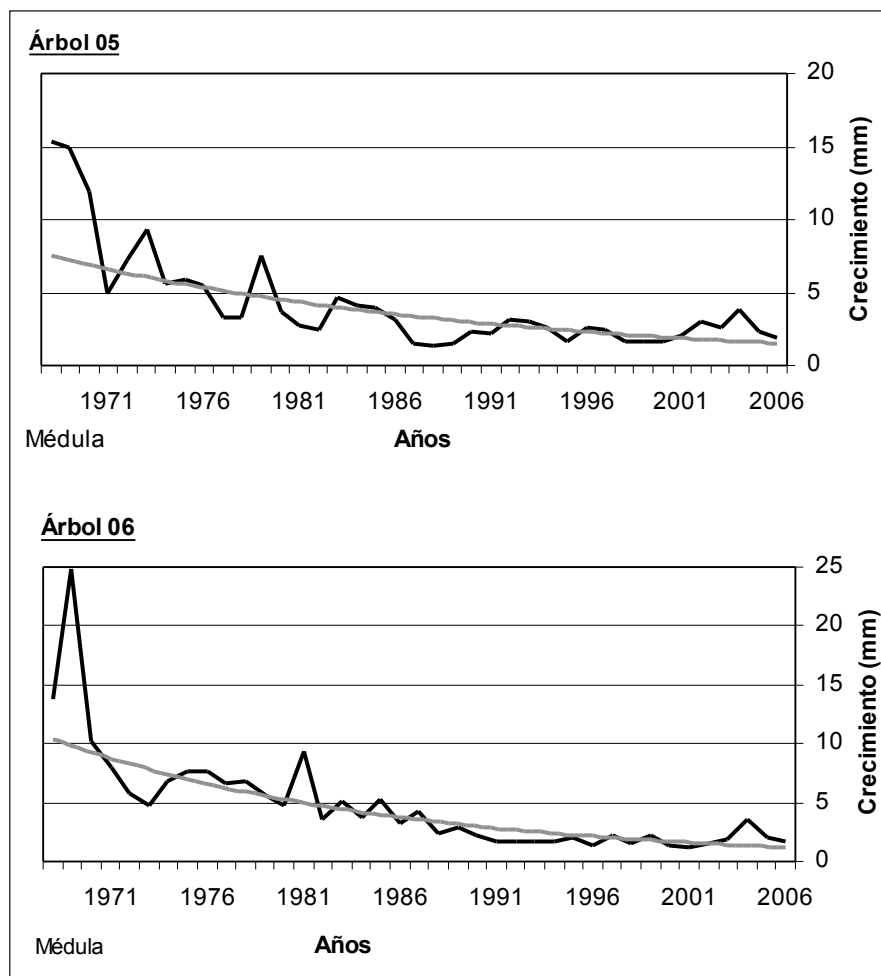


Figura 3. Variación del ancho de anillos de crecimiento y tendencia de la curva de crecimiento desde la médula hasta la región cambial del árbol, para dos árboles estudiados.

anillos más anchos se encuentran cerca de la médula del árbol, zona de la madera que representa el estado juvenil de crecimiento del árbol, y luego, progresivamente, a medida que madura el árbol el crecimiento es más lento hacia la corteza o región cambial.

A partir de las medias individuales de crecimiento de cada núcleo se calculó la curva promedio de crecimiento (Figura 4), en la cual se observó la misma tendencia por la edad, descrita anteriormente. Adicionalmente, a partir de esta curva puede estimarse la edad o el anillo aproximado promedio entre el estado juvenil y adulto de los árboles. En este caso, una condición adulta empieza aproximadamente, a partir del anillo de crecimiento 25 desde la médula del árbol.

La remoción de la tendencia por edad, la edad y la transformación de las series de ancho de los anillos en series estacionarias adimensionales, permiti-

te comparar y promediar la señal climática de cada árbol. La sincronización de los núcleos de cada árbol es fundamental cuando se trabaja con muestras de árboles barrenados, a través de la presencia de anillos indicadores y la comprensión del régimen de precipitación anual, se elaboró cada serie cronológica. La Figura 5 muestra el promedio del índice del ancho de los anillos de crecimiento, es decir el resultado de la estandarización. Claramente se observa que, gran parte de la tendencia por la edad ha sido eliminada y por lo tanto, éstos índices de crecimiento pueden ser promediados y correlacionados entre ellos y con la precipitación.

La correlación entre todas las series cronológicas de los árboles estudiados, mostró una relación significativa ($r = 0,39$ para $P < 0,05$) lo cual indica una señal común importante y que podría ser atribuida a la influencia climática (Figura 5).

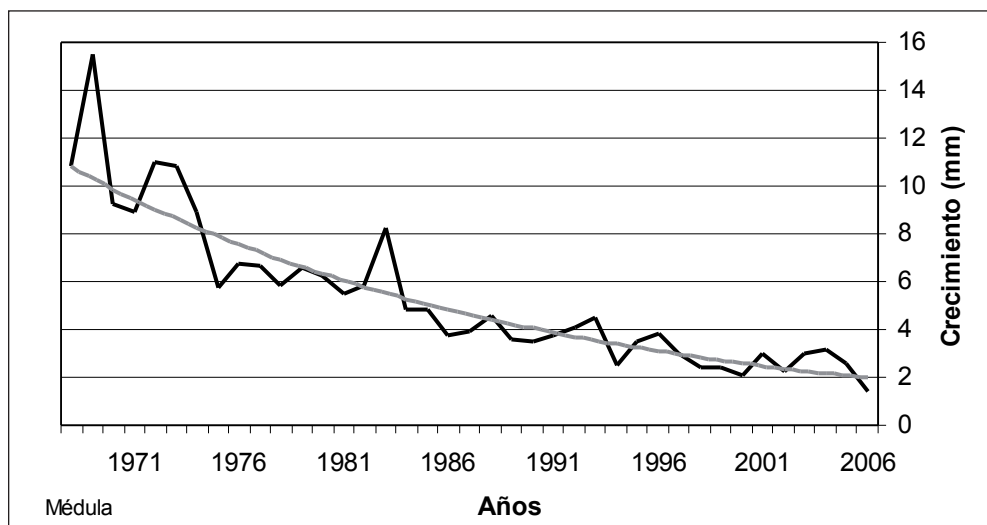


Figura 4. Variación promedio del ancho de anillos de crecimiento y tendencia de la curva de crecimiento, desde la médula hasta la región cambial del árbol para los árboles estudiados.

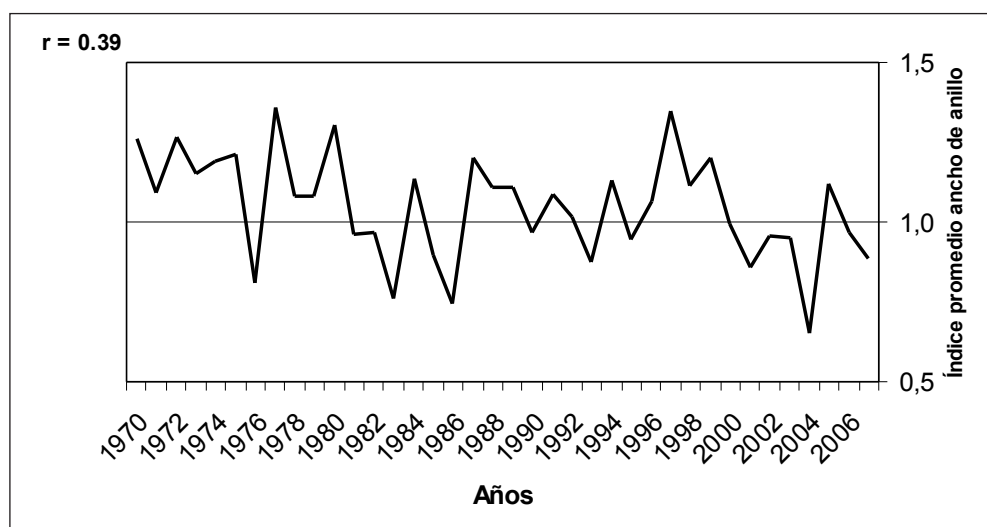


Figura 5. Curva promedio de las series estandarizadas y coeficiente de correlación ($r = 0,39$ para $P < 0,05$) entre las 20 series de los árboles estudiados, para el período 1969-2006.

La serie promedio también fue correlacionada con la precipitación total durante los meses lluviosos (abril-mayo y septiembre-noviembre) para el periodo comprendido entre los años 1969-2006, mostrando una relación significativa ($r = 0,45$ para $P < 0,05$). La representación simultánea de ambas curvas (Figura 6), muestra éste similar patrón descrito anteriormente entre ambas variables, y se observa además para algunos años, una tendencia de la curva de crecimiento a quedar desplazada hacia la derecha en ciertos puntos con respecto a la precipitación.

Este desplazamiento puede interpretarse como el desfase que existe entre la producción de tejido por el cambium vascular y el inicio del periodo lluvioso, puesto que, los árboles no siempre comienzan el desarrollo de madera temprana inmediatamente al aumentar la precipitación y viceversa. Además, el régimen de precipitación no cambia en el tiempo de manera abrupta sino gradual, y por lo tanto, no ocurrirá siempre una sincronía exacta en todos los años para ambas condiciones.

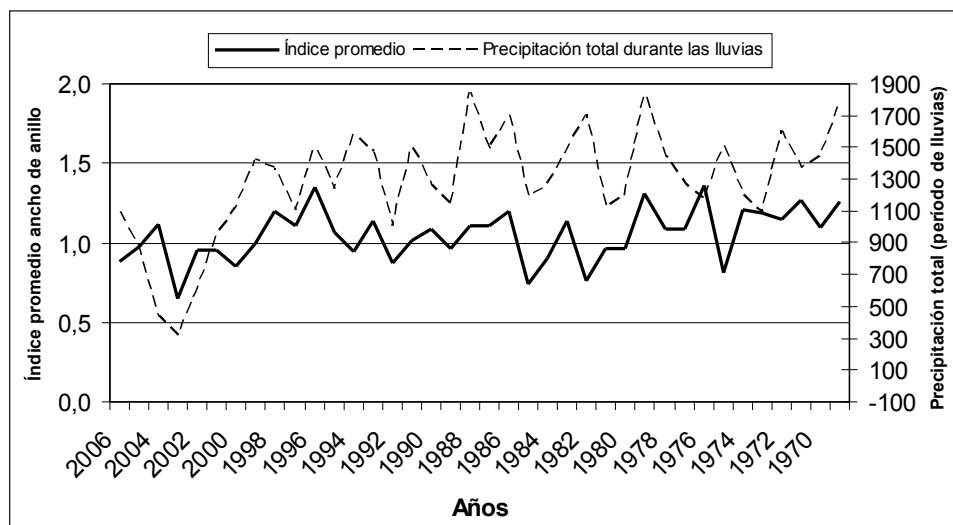


Figura 6. Serie cronológica promedio ($R = 0,39$ con $P < 0,05$) y correlación entre ésta y la precipitación total durante los meses lluviosos. ($R = 0,45$ con $P < 0,05$).

CONCLUSIONES

1. Este estudio revela la aparente presencia de anillos de crecimiento anuales en un grupo importante de árboles de la especie *P. caribaea* var. *hondurensis*, sin embargo, es necesario corroborar esta observación en secciones transversales completas del tallo.
2. A pesar de ser un método menos destructivo la obtención de muestras por barrenos, es razonable esperar una menor exactitud y mayor dificultad en la detección de los anillos de crecimiento más cercanos a la médula del árbol, por tal razón, la determinación de la edad en algunos casos fue menos precisa. Sin embargo, en los núcleos que coincidieron con la región central o médula del tallo, el número de anillos de crecimiento es similar a la edad de la plantación.
3. La interpretación del régimen de precipitación es fundamental para comprender la variación del ancho de los anillos de crecimiento, y explica la presencia de anillos falsos muy estrechos y débilmente definidos.
4. El proceso de estandarización por división para la remover la tendencia por edad de los árboles, mostró un comportamiento favorable a la preservación de la mayor cantidad de señal climática, arrojando coeficientes de correlación significati-

vos entre las series de todos los árboles y la serie promedio con la precipitación total, durante el periodo de lluvias de la zona. La representación simultánea de éstas variables describe un patrón muy similar.

5. El análisis de los núcleos de madera permite construir y describir de manera rápida y confiable la curva de crecimiento durante la vida del árbol, indispensable para los modelos de crecimiento de plantaciones, particularmente las comerciales, como las de *P. caribaea* var. *hondurensis*.
6. Finalmente, el análisis de los anillos de crecimiento en el bosque tropical, en general, depende de una clara definición del límite de los anillos, del reconocimiento de un comportamiento estacional climático, fundamentalmente de la precipitación, y del registro de datos climáticos precisos y confiables.

AGRADECIMIENTO

Este trabajo fue realizado gracias al financiamiento del Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (CDCHT) de la Universidad de Los Andes, a través del proyecto FO- 490-01-01-C.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BOTOSO, P., R. E. VETTER y M. TOMAZELLO FO. 2000. Periodicidad e taxa de crescimento de arvores de cedro (*Cedrela odorata* L., Meliaceae) jacareuba (*Calophyllum angulare* A. C. Smith, Clusiaceae) e muirapiranga (*Eperua bijuga* Mart. Ex Benth, Leg. Caesalpinoideae) de floresta de Terra Firme, em Manaus-AM. En: F.A. Roig (Comp.). *Dendrocronología en América Latina*: 357-379. EDIUNC, Mendoza, Argentina.
- BRIENEN, R. y ZUIDEMA, P. A. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia*. 146:1-12.
- BUCKLEY, B. M., M. BARBETTI, M. WATANASAK, D. R. D'ARRIGO, S. BOONCHIRDCHOO y S. SARUTANON. 1995. Dendrochronological investigations in Thailand. *IAWA J.* 16: 393-410.
- CHERNAVSKAYA, M. M., H. D. GRISSINO-MAYER, A. N. KRENKE y A. V. PUSHIN, 1999. *Pinus tropicalis* growth responses to seasonal precipitation changes in western Cuba. In: R. Wimmer (ed.). *Tree Ring Analysis: Biological, Methodological and Environmental Aspects*. 185-190. University of Agricultural Sciences, Vienna, Austria and R. E. Vetter, INPA/CPPF, Manaus, Brazil.
- COOK, E. R. y L. A. KAIRIUKSTIS. 1990. *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. Dordrecht, Kluwer Academic Publisher.
- COSTER, C. 1927. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen I. *Annales Jardim Botanica Buitenzor*. 37: 49-161.
- DEZZEO N., WORBES M., ISHII I. y HERRERA R. 2003. Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapire River, a tributary of the lower Orinoco River, Venezuela. *Plant Ecology*. 168: 165-175.
- ECKSTEIN, D., J. OGDEN, G. G. JACOBY y L. ASH. 1981. Age and growth rate determination in tropical trees: The application of dendrochronological methods. En: F.H. Bormann & G. Berlyn (eds.): *Age and growth rate of tropical trees: New directions for research*, pp 83-106. Yale University School of Forestry & Environm. Studies, Bull. N° 94.
- FAHN, A., J., BURLEY, K. A. LONGMAN, A. MARIAUX y P. B. TOMLINSON. 1981. Possible contributions of wood anatomy to the determination of the age of tropical trees. En: F.H. Bormann & G. Berlyn (eds.): *Age and growth rate of tropical trees: New directions for research*, pp 31-54. Yale University School of Forestry & Environm. Studies, Bull. N° 94.
- FRITTS, H. C. 1976. *Tree rings and climate*. Academic press, London, New York, San Francisco, Academic Press: 567 p.
- GUILARTE, O. J. 1984. *Evaluación de un ensayo de especies y procedencias de coníferas en La Hechicera, Mérida, Venezuela*. Tesis de Grado. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida - Venezuela.
- HOADLEY, B. 1990. *Identifying wood. Accurate results with simple tools*. Third Ed. (USA): Newtown, CT: The Taunton Press: 223 p.
- JACOBY, G. C. 1989. Tree-ring analysis in tropical regions. *IAWA Bull.* 10: 97-108.
- JAIMEZ, R. E., F. CASTRO y P. ALIZO. 2001. Promedios mensuales de precipitación, temperatura máxima y mínima y evaporación registrados en la estación Climatológica Santa Rosa (1967-2000). *Boletín Divulgativo IIAP*. Año 26. Números 3 y 4: 28-29.
- LÓPEZ, B. C., S. SABATE, C. A. GRACIA y R. RODRÍGUEZ. 2005. Wood anatomy, description of annual rings, and responses to ENSO events of *Prosopis pallida* H.B.K., a wide-spread woody plant of arid and semi-arid lands of Latin America. *J. of Arid Environments*. 61:541-554.
- MARIAUX, A. 1967. Les cerne dans les bois tropicaux africains, nature et periodicite. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*. 114, 23-37.
- MARIAUX, A. 1978. *Método de estudio de los anillos de crecimiento en los bosques tropicales*. Informe de misión en la Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes – Ministerio de Relaciones Exteriores, Mérida, Venezuela – Centro Técnico Forestal Tropical, Nogent Sur Marne, Francia.
- MARIAUX, A. 1981. Past effects in measuring age and annual growth in tropical trees. En: F. H. Bormann & G. Berlyn (eds.): *Age and growth rate of tropical trees: New directions for research*, pp 20-30. Yale University School of Forestry & Environm. Studies, Bull. N° 94.
- PANSHIN, A. J. y C. DE ZEEUW. 1980. *Textbook of Wood Technology*, 4th Edition. McGraw- Hill Book Company, New York.
- PUMIJUMNONG, N., D. ECKSTEIN y U. SASS. 1995. Tree-ring research on *Tectona grandis* in Northern Thailand. *IAWA J.* 16: 385-392.
- SCHWEINGRUBER, F. H. 1996. *Tree rings and environment dendroecology*. Stuttgart Swiss Federal Institute, Snow and Landscape Research, WSL/FN Birmensdorf.

- SCHWEINGRUBER, F. H. 1988. *Tree rings. Basics and applications of dendrochronology*. Reidel, Dordrecht.
- VAN DER BURGT, X. M. 1997. Determination of the age of *Pinus occidentalis* in La Celestina, Dominican Republic, by the use of growth rings. *IAWA J.* 18: 139-146.
- WORBES, M. 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. *IAWA Bull.* 10: 109-122.
- WORBES, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees, a review. *IAWA J.* 16: 337-351.
- WORBES, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve, in Venezuela. *Journal of Ecology* 87:391-403.
- WORBES, M. 2001. *Forest growth in the tropics*. Short Script. Freiburg, Germany.
- WORBES, M. y W. J. JUNK. 1989. Dating tropical trees by means of C-14 from bomb tests. *Ecology* 70:503-507.
- WORBES, M. y W. J. JUNK. 1999. How old are tropical trees? The persistence of a myth. *IAWA J.* 20: 255-260.
- ZERPA, R. R. 1980. *Influencia de los factores edáficos en el crecimiento de Cupressus lusitanica, Pinus caribaea y Pinus oocarpa en la plantación "Emilio Menotti Sposito"*. Tesis de Grado. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela.