

## Resumen ejecutivo

Los bosques tropicales albergan una gran diversidad de especies arbóreas. En cada hectárea de bosque pueden coexistir hasta 300 especies de árboles (Gentry 1988). En las últimas décadas una de las principales metas de la ecología tropical ha sido explicar esta gran diversidad. Como resultado de ello es que ahora existen diversas teorías e hipótesis sobre el tema (Wright 2002). Estas teorías e hipótesis explican en forma genérica la coexistencia de especies en relación a diferencias ínter-específicas de acuerdo a las condiciones de luz bajo las cuales se desarrollan. Para probar la validez de estas teorías se requiere información sobre la abundancia, distribución espacial, el crecimiento de las especies arbóreas en relación a las condiciones de luz y otras condiciones propias del lugar (e.g. Denslow 1980; Harms et al. 2001). En las últimas décadas se han establecido y monitoreado un gran número de parcelas permanentes de muestreo (PPM) en diversos bosques tropicales. Dichas parcelas han proporcionado los datos necesarios sobre abundancia, distribución y crecimiento de árboles (Condit 1995). Los estudios realizados han sido muy importantes para llegar al nivel de comprensión actual sobre la ecología de bosques tropicales y han permitido probar algunas de las hipótesis sobre la coexistencia de especies (Sheil & Burslem 2003). Los resultados han jugado un papel muy importante como fuente de colección de datos y como medio para ampliar los conocimientos sobre la ecología de árboles. Sin embargo, los datos provenientes de parcelas permanentes de muestreo (PPM) tienen la desventaja de que su alcance es limitado debido a su corto tiempo de observaciones (generalmente <20 años), lo que se puede considerar relativamente bajo si se toma en cuenta la expectativa de vida de árboles adultos en bosques tropicales (Lieberman et al. 1985a; Fichtler et al. 2003; Laurance et al. 2004). Para poder comprender adecuadamente la ecología y coexistencia de especies arbóreas tropicales de larga vida, se requieren datos de crecimiento y sobrevivencia a largo plazo. Por ejemplo, no tenemos información sobre el grado en el que las especies de árboles jóvenes dependen de los claros para alcanzar el dosel, la cantidad de claros que son necesarios para que se realice este proceso, y/o la edad en la que ellos alcanzan el dosel (Clark & Clark 2001). En esta tesis apliqué un método que proporciona datos de crecimiento a largo plazo, se trata del análisis de anillos de crecimiento (dendroecología). El uso de esta metodología permite responder a preguntas de ecología que aún no han sido respondidas por el método de parcelas permanentes de muestreo (PPM).

### Ecología de árboles tropicales

Luz es el principal factor que limita el crecimiento de los árboles en los bosques tropicales. Bajo un dosel cerrado, solamente un 1-2% de luz penetra al suelo del bosque (Chazdon *et al.* 1996). Estos niveles tan bajos de luz pueden ser temporalmente incrementados por efecto de la caída de ramas o de árboles (Canham et al. 1990; vanderMeer & Bongers 1996b). Los árboles jóvenes que crecen en el sotobosque pueden recibir mayores niveles de luz por efecto de las aperturas en el dosel, lo que puede resultar en altas tasas de crecimiento (Canham 1985). Sin embargo, se deben tomar en cuenta que las especies arbóreas difieren en sus repuestas a altos niveles de luz y en su capacidad de soportar periodos de baja disponibilidad de luz (Canham 1989). Estas diferencias interespecíficas en cuanto a requerimientos de luz han sido frecuentemente utilizadas para explicar la gran

diversidad de especies en los bosques tropicales. Muchos estudios usan los requerimientos de luz para la regeneración exitosa de especies como una base para la clasificación de especies en grupos funcionales (e.g. Clark & Clark 1992; Poorter 1998; Peña-Claros 2001). Hasta hoy se pueden distinguir claramente por lo menos dos grupos de especies de árboles: las especies pioneras ('especies pioneras de corta vida', *sensu* Swaine & Whitmore 1988) y las especies no-pioneras (clasificadas como 'especies tolerantes a la sombra' o 'especies primarias'). Las especies pioneras tienen requerimientos de luz altas para su germinación y crecimiento, y son generalmente de vida corta. Las especies tolerantes a la sombra no necesitan grandes cantidades de luz para su germinación y son capaces de sobrevivir por prolongados periodos de tiempo en la oscuridad del sotobosque, mostrando bajas tasas de crecimiento.

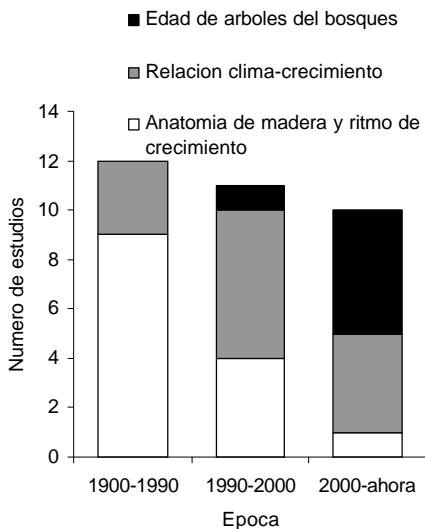
Las diferencias entre estos dos principales grupos son bastante conocidas, pero la mayoría de las especies de árboles tropicales pertenecen al grupo de las especies tolerantes a la sombra entre las cuales se pueden presentar diferentes grados de tolerancia (Swaine & Whitmore 1988). Actualmente se discute hasta qué punto la coexistencia de muchas de estas especies puede ser explicada por las diferencias en sus requerimientos de luz. Uno de los criterios más importantes que se utiliza para el estudio de las diferencias en luz en diferentes especies es establecer ¿hasta qué punto las especies requieren de un claro para su regeneración exitosa? (Clark & Clark 1992). Usualmente, se sugiere que las especies de dosel dependen de los claros para su regeneración exitosa (Hartshorn 1978; Denslow 1980; Brokaw 1985). Sin embargo, esta dependencia puede variar con respecto al tamaño del claro y a la frecuencia con la que se necesitan estos claros para alcanzar una regeneración exitosa. Para la mayoría de las especies de árboles tolerantes a la sombra el acceso al dosel es un proceso que fácilmente puede tomar más de 50 años (Clark & Clark 2001). Este lapso de tiempo es largo si lo comparamos con la duración de la mayoría de los estudios de crecimiento de árboles que se realizan en parcelas permanentes de muestreo (<20 años: Condit 1995). Los periodos de tiempo son claramente muy cortos si se pretende realizar el seguimiento de árboles en forma individual, desde su estado de plántula hasta que ellos alcancen el dosel. Hasta ahora no existen datos empíricos que describan la trayectoria de crecimiento de especies de árboles tropicales hasta alcanzar el dosel (Clark & Clark 2001). Por lo tanto no ha sido posible llegar a una estimación directa del grado de dependencia a los claros en árboles individuales a lo largo de toda su existencia. El análisis de anillos de crecimiento puede ser una herramienta muy útil para llenar este vacío y puede permitir la reconstrucción de patrones históricos de crecimiento a lo largo la existencia de los árboles. Estos datos de crecimiento a largo plazo pueden revelar diferencias entre especies en cuanto a patrones temporales de crecimiento hacia al dosel, como indicadores de diferencias en historias del desarrollo de los árboles. Por ejemplo, la duración de periodos de crecimiento lento que son observados en las series de anillos de crecimiento pueden indicar el grado de tolerancia a la sombra (Orwig & Abrams 1994; Landis 1999) y el número de aumentos abruptos en la tasa de crecimiento, puede también indicar el número de disturbios que las especies requieren para alcanzar el dosel (Lorimer et al. 1988). El análisis de anillos de crecimiento ha contribuido significativamente a entender mejor la ecología de árboles y la dinámica de los bosques de climas templados, (cf. Canham 1985; Orwig & Abrams 1994; Lusk & Smith 1998; Cao & Ohkubo 1999; Wright et al. 2000), una contribución similar se espera para los bosques tropicales.

## Los anillos en el trópico

En 1927 en Indonesia, Coster reportó la existencia de anillos anuales de crecimiento en árboles de bosques tropicales. A partir de ese momento se ha utilizado este método en más de 20 diferentes países y con diferentes especies de árboles en diversos bosques tropicales (Worbes 2002). La ocurrencia de anillos de crecimiento se ha reportado en más de 35 estudios y muchos de estos estudios han probado que los anillos se formaron anualmente. A pesar de estos hallazgos, varios autores sostienen que los árboles tropicales no producen anillos de crecimiento anuales (Lieberman et al. 1985a; Whitmore 1998) y otros autores han enfatizado los problemas que se presentan en el uso de los anillos de crecimiento para el caso de árboles tropicales (Bormann & Berlyn 1981; Chambers et al. 1998; Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1998; Laurance et al. 2004).

La formación de anillos de crecimiento anuales en especies de árboles tropicales puede ser causada por inundaciones anuales (Schongart et al. 2002; Dezzeo et al. 2003), la variación estacional en la duración del día (Borchert & Rivera 2001), la variación estacional en la intensidad de lluvias (Worbes 1999; Borchert 1999), y posiblemente el efecto de ritmos internos no identificados (Alvim et al. 1978). En la mayoría de las áreas boscosas no sujetas a inundaciones, la formación de anillos de crecimiento es inducida probablemente por la ocurrencia de una estación seca anual que tiene una duración de varios meses (Coster 1927; Worbes 1999; Dünisch et al. 2002). Durante la estación seca, debido al déficit de agua, ciertas especies de árboles muestran con frecuencia un crecimiento en diámetro reducido o una dormancia del tejido cambial, lo que resulta en la formación de un tejido distintivo visible como un anillo de crecimiento (Worbes 1999). Muchas de las especies que forman anillos son deciduas o cambian sus hojas durante el periodo seco (Worbes 1999; Borchert 1999).

Actualmente se puede observar un gran avance en el campo de investigación de anillos de crecimiento en el Trópico (Fig 1). Los primeros estudios antes de 1990 fueron realizados con el propósito de probar si los anillos de crecimiento se formaban anualmente, con el objetivo de describir y clasificar las diferentes zonas de crecimiento (e.g., Coster 1927; Worbes 1995) y para probar la naturaleza anual de los anillos de crecimiento (e.g., Mariaux 1967, Baas & Vetter 1989). Posteriormente, muchos investigadores utilizaron los anillos de crecimiento de árboles tropicales para estudiar las relaciones entre crecimiento y clima y



**Figura 1**

Desarrollo de estudios de anillos de crecimiento en el trópico. Los estudios han sido clasificados de acuerdo a su objetivo principal, distinguiéndose de entre estudios que se realizaron puramente para probar la naturaleza anual de los anillos (anatomía de la madera y ritmos de crecimiento), los que trataban sobre la relación entre el crecimiento y el clima, y los que presentan datos fundamental sobre la edad de los árboles y la dinámica del bosque.

para desarrollar cronologías de anillos de crecimiento sensibles a cambios climáticos (e.g., Jacoby & D'Arrigo 1990; Pumijumnong et al. 1995; Buckley et al. 1995; Stahle et al. 1999; Enquist & Leffler 2001). Solamente en los últimos cinco años, los anillos de crecimiento han sido utilizados en forma intensiva para obtener información sobre la edad de los árboles, la dinámica del bosque y la historia de los bosques (e.g., Worbes et al. 2003; Dezzeo et al. 2003; Fichtler et al. 2003; Baker et al. 2005; Baker et al. 2005). Esta tesis se ha enfocado en la aplicación del análisis de anillos de crecimiento en la ecología de los árboles y en el manejo forestal.

### **El manejo forestal en Bolivia**

La industria maderera de Bolivia es de gran importancia para la economía nacional: es el sector más creciente en Bolivia. Este sector conjuntamente con los productos forestales no maderables generaron un valor de exportación de ~117 millones US\$ en 2003, lo que significó el 11% del total de exportaciones nacionales (BOLFOR 2005). Especialmente en el norte de Bolivia –área donde se desarrolla este estudio – la economía regional depende principalmente de los productos forestales, los que constituyen cerca del 60% del ingreso monetario de la región (Bojanic 2001). En este estudio se incluyeron cuatro especies maderables. Tres de estas especies, Tumi (*Amburana cearensis*), Cedro Colorado (*Cedrela odorata*) y Mara Macho (*Cedrelinga catenaeformis*) se encuentran entre las especies más aprovechadas en la región, y significan cerca del 80% del ingreso regional de la industria maderera en el norte de Bolivia en 1998 (Bojanic 2001). Estas especies arbóreas se encuentran en los primeros lugares de especies maderables en la lista nacional, y entre las diez especies más aprovechadas en Bolivia en el año 2004 (Superintendencia Forestal 2005). Estas especies representan más de 100.000 m<sup>3</sup> de madera aserrada en el año 2004 y 15% del volumen total de madera extraída en Bolivia (Superintendencia Forestal 2005).

En 1996 Bolivia adoptó la nueva Ley Forestal (MDSMA 1997) con el objetivo de estimular el manejo forestal sostenible, que garantice el rendimiento de madera bajo parámetros de sostenibilidad y largo plazo (Bojanic 2001). La nueva ley requiere que se ejecuten inventarios forestales y planes de manejo forestal para la mayoría de los aprovechamientos de madera. Cerca de 8.5 millón de hectáreas (~25% de las áreas forestales de Bolivia) se encuentran bajo este régimen controlado de aprovechamiento (Superintendencia Forestal 2005; BOLFOR 2005). Las tres principales restricciones de esta ley son: (1) el diámetro mínimo de corte (DMC) para cada especie (entre 35-70 cm. de diámetro a la altura del pecho), (2) una intensidad de cosecha de 80%, dejando intacto el 20% de árboles arriba del diámetro mínimo de corte para efectos de producción de semillas (van Rheenen 2005), (3) un ciclo de corta de por lo menos 20 años. Se espera que estas normas técnicas probablemente resulten en el mejoramiento del manejo forestal en Bolivia. Este hecho se puede observar en la certificación de casi 2 millones de hectáreas según los estándares del FSC (FSC 2005). Sin embargo no se ha comprobado que las normas técnicas incluidas en la Ley Forestal sean suficientes para garantizar la regeneración de las especies maderables (van Rheenen 2005), y para asegurar un aprovechamiento sostenible en futuras cosechas.

### **Este estudio**

El objetivo de este estudio es ampliar el conocimiento de la ecología de bosques tropicales usando el análisis de anillos de crecimiento. La ocurrencia de estos anillos en seis especies de árboles tropicales en el norte de Bolivia, nos permitirá reconstruir la historia de las tasas de crecimiento de árboles a lo largo de toda su vida y por lo tanto proveerá datos sobre la

edad de los árboles. Utilizar estos datos me ha permitido estudiar las diferencias entre especies en cuanto a su edad y los patrones de crecimiento. Asimismo, he utilizado estos datos también para determinar ¿cómo árboles individuales difieren en su rendimiento? y ¿cómo este hecho puede influenciar la dinámica de la población de las especies?

Los datos de crecimiento a largo plazo fueron aplicados para evaluar el potencial de aprovechamiento sostenible de las especies estudiadas. La información de árboles tropicales a largo plazo es muy escasa y parte del análisis que se presenta en esta tesis tienen un carácter de innovación en la investigación forestal tropical. Los resultados presentados en este trabajo de tesis son relevantes para la ecología forestal tropical, pero también para el manejo forestal. El análisis de anillos de crecimiento tiene un gran potencial como herramienta para evaluar las prácticas de manejo forestal, ya que provee información directa sobre la edad de árboles cosechables (Stahle et al. 1999; Worbes et al. 2003), Asimismo, provee datos confiables sobre crecimiento que pueden ser utilizados para proyectar el futuro rendimiento de madera. Este estudio es uno de los primeros en los que se utilizan los datos de anillos de crecimiento con este propósito y que explora el potencial del uso de una nueva metodología para quienes se dedican al manejo de bosques tropicales.

Esta tesis es parte del Programa Manejo de Bosques de la Amazonía Boliviana (PROMAB), un programa de investigación, educación y extensión del Instituto para el Hombre, Agricultura y Ecología (IPHAE, Riberalta, Bolivia), la Carrera de Ingeniería Forestal de la Universidad Técnica del Beni (Riberalta, Bolivia) y la Universidad de Utrecht (Holanda). Las actividades principales del programa se iniciaron en el año 1995, con investigaciones ecológica y socio-económicas, asistencia técnica, entrenamiento a usuarios del bosque, (particularmente a campesinos y comunidades rurales), entrenamiento a estudiantes de la Carrera de Ingeniería forestal, y la disseminación de información a los usuarios del bosque y a las instancias gubernamentales. Uno de los objetivos principales del programa es el mejoramiento de las condiciones de vida de los habitantes del bosque del Norte de Bolivia, a través del uso sostenible y la conservación de sus bosques y recursos forestales.

Los objetivos de este estudio fueron:

1. Determinar si las especies de árboles de la región amazónica de Bolivia forman anillos de crecimiento anuales;
2. Estudiar la relación entre el crecimiento y la precipitación;
3. Analizar cómo los árboles alcanzan el dosel del bosque;
4. Cuantificar el efecto de variaciones temporales en el crecimiento para las edades de árboles del dosel,
5. Estudiar el grado de autocorrelación en las tasas de crecimiento de los árboles y su impacto en la variación en las tasas de crecimiento a largo plazo,
6. Evaluar el uso de los anillos de crecimiento para las evaluaciones de manejo forestal y la estimación del rendimiento futuro de madera.

### **Formación de los anillos de crecimiento y la relación entre el crecimiento y la precipitación**

En esta tesis, se ha comprobado que las seis especies incluidas en el estudio forman anillos de crecimiento anuales. La evidencia de la naturaleza anual de los anillos se obtuvo para cuatro de las seis especies, por medio de la correlación entre los datos del ancho del anillo y

la intensidad mensual de lluvia. Para las dos especies restantes, por medio del conteo de los anillos de árboles de edad conocida y con el uso de dataciones radiocarbónicas (determinación de edad por medio de la concentración de carbono radioactivo: capítulo 2). La formación de los anillos de crecimiento en el norte de Bolivia es probablemente causada por la cesación del crecimiento durante la época seca que ocurre más o menos tres meses por año (< 50 mm de precipitación por mes). Durante la época seca el crecimiento de los árboles es periódicamente limitado por la carencia de agua resultando en la formación de anillos anuales. Las especies estudiadas o perdieron completamente sus hojas por varias semanas (decíduas) o reemplazaron sus hojas en un periodo corto de tiempo (semi-decíduas).

La disponibilidad de agua tiene gran influencia en el crecimiento de árboles tropicales, no solamente como resultado del déficit de precipitación durante ciertas estaciones del año, sino también debido a la variación de la precipitación de año a año (Capítulo 2). En cuatro de las seis especies estudiadas, la variación en el crecimiento en diámetro (i.e., ancho del anillo) de año a año fue parcialmente determinada por la variación en la precipitación inter-anual. Se observó una relación positiva entre el crecimiento en diámetro y la cantidad de precipitación durante varios meses del año, lo que indica que la precipitación puede ser un factor limitante en el crecimiento de los árboles incluso en los bosques tropicales húmedos. Para tres de las cuatro especies estudiadas, se observó que la cantidad de precipitación influyó el crecimiento de los árboles en la misma forma; estas especies fueron sensibles a la cantidad de precipitación al inicio de la época de lluvia. Por consiguiente, su crecimiento en diámetro fue más alto (i.e., anillos más anchos) cuando esos meses fueron relativamente húmedos, y su crecimiento en diámetro fue más bajo cuando esos meses fueron relativamente secos, comparado con otros años. Estos primeros meses de la estación de lluvia son probablemente los más importantes para el crecimiento de los árboles, debido a que son el inicio de la época de crecimiento y la reserva de agua en el suelo del bosque es muy baja después de una época seca prolongada. Por lo tanto, el crecimiento en diámetro en la etapa inicial de la época de lluvia depende fuertemente de la precipitación, mientras que el crecimiento en la etapa final es menos limitado por la precipitación. Asimismo, los árboles probablemente presentan un mayor crecimiento durante la etapa inicial de la época de lluvia en comparación con el crecimiento en la etapa final de la época de lluvia, cuando probablemente una alta proporción de carbohidratos son almacenados. En Cedro colorado (*Cedrela odorata*), se encontró un patrón diferente: su crecimiento fue más dependiente de la cantidad de precipitación durante los meses de transición de la época de lluvia previa a la época seca. Este patrón puede deberse a la capacidad de acumulación de reservas de esta especie durante este periodo, y pueden ser utilizadas para incrementar el crecimiento durante la próxima época de crecimiento. Estos resultados muestran que el crecimiento de los árboles en bosques tropicales puede aún ser limitado por la precipitación y que las especies pueden diferir en su respuesta a los patrones de precipitación.

### **Alcanzando el dosel**

¿Cómo se explica que desde la oscuridad del sotobosque los árboles jóvenes alcancen el dosel del bosque? Los datos obtenidos de los anillos de crecimiento permiten analizar los patrones históricos de crecimiento desde la etapa de plántula hasta la edad de árbol maduro (capítulo 3). Los resultados de patrones de crecimiento temporales de cuatro especies arbóreas de dosel muestran que estas no alcanzaron el dosel como resultado de un crecimiento lento y consistente, sino más bien debido a patrones irregulares de incrementos y disminuciones abruptas en el crecimiento ('liberaciones' y 'supresiones'). La mayoría de

los árboles obtuvieron una posición en el dosel después de uno o más aumentos abruptos en su tasa de crecimiento, lo que probablemente fue causado por la variación temporal en la disponibilidad de luz, resultante de una apertura del dosel. Los patrones temporales de reemplazo de árboles en el dosel parecen ocurrir más por efecto de disturbios de menor escala, causados por la muerte (caída) de árboles individuales (cf. Runkle 1982). Estos reemplazos parecen no ser causados por grandes disturbios o catástrofes, que destruyen áreas de bosque de gran tamaño y resultan mayormente en rodales con árboles de la misma edad (cf. Zimmerman et al. 1994).

Las diferentes especies de árboles tropicales varían en su grado de tolerancia a la sombra y en sus respuestas a condiciones de alta luminosidad (Hartshorn 1978; Chazdon et al. 1996; Canham et al. 1999), lo que resulta en diferencias íter-específicas en su trayectoria de crecimiento hasta que alcanzan el dosel. Se analizaron estas diferencias para cuatro especies arbóreas. Con este objetivo, se identificaron cuatro patrones distintos de crecimiento que ocurren hasta alcanzar el dosel: (a) sin grandes cambios en su tasas de crecimiento, (b) un aumento abrupto en su tasa de crecimiento ('liberación'), (c) disminución abrupta en su tasa de crecimiento (supresión), o (d) diferentes cambios en sus tasas de crecimiento (aumentos y disminuciones). Asimismo, se evaluó la duración de los periodos de crecimiento lento y se utilizaron los resultados como indicadores de la capacidad de las especies para sobrevivir periodos de supresión (cf. Canham 1985; Orwig & Abrams 1994; Landis 1999).

Se encontraron claras diferencias entre especies: los árboles de Cedro colorado y Morado (*Peltogyne* cf. *heterophylla*) que crecen en el dosel del bosque bajo tres patrones de crecimiento diferentes en proporción similar, mientras que Mara Macho entra en el dosel del bosque predominantemente como resultado de un aumento mayor en la tasa de crecimiento. Tumi presenta altas tasas de crecimiento en su etapa juvenil, lo que sugiere una mayor repuesta a los claros en su etapa temprana de desarrollo. Las especies difirieron en la duración de sus periodos de crecimiento lento. Cedro colorado y Morado mostraron periodos largos de crecimiento relativamente lento (~40 y con < 2 mm/y), mientras que otras especies no presentaron periodos largos. La ausencia de períodos largos o cortos de crecimiento pueden probablemente atribuirse a la baja sobre vivencia en la sombra, árboles que hayan experimentado largos periodos de supresión en su etapa juvenil probablemente murieron y por consiguiente no están presentes en nuestra muestra.

Estas diferencias son un indicativo de lo distinto que puede ser la historia de vida en las cuatro especies tolerantes a la sombra y sugiere la existencia de diferencias en el grado de dependencia de las especies a la ocurrencia de claros (o a su tolerancia a la sombra) y las diferencias en las respuestas en las tasas de crecimiento con relación a los claros. Este estudio muestra como el análisis de anillos de crecimiento puede ser utilizado para cuantificar la dependencia de los árboles tropicales a los claros, y por consiguiente ampliar los conocimientos sobre las diferencias en la historia de vida de diversas especies de árboles, que de otra forma no podría ser obtenida en base a datos sobre cortos periodos de tiempo.

### **Autocorrelación en el crecimiento**

Los árboles tropicales muestran gran variación en sus tasas de crecimiento, no solo entre especies sino también entre individuos de las mismas especies. En estudios de población y demográficos se presta poca atención a esta variación o se la considera casual. Sin embargo, en este estudio probamos que las tasas de crecimiento no están distribuidas en forma casual entre árboles, y que tampoco están distribuidas en forma casual durante el tiempo de crecimiento de un mismo individuo (capítulo 4). Por el contrario, algunos de los

árboles crecen persistentemente más rápido que otros y las tasas de crecimiento tienden a ser similares de un año a otro.

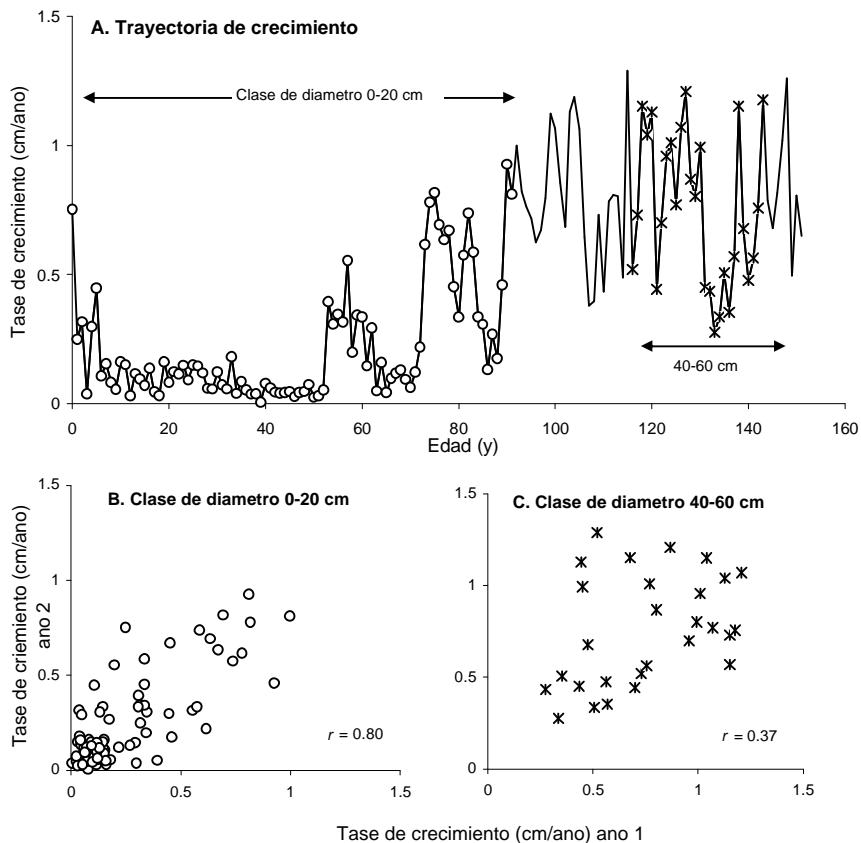
Las autocorrelaciones en las tasas de crecimiento son usualmente calculadas considerando a todos los individuos de una población de tal manera que durante un intervalo de tiempo, se correlaciona su crecimiento con el crecimiento durante el intervalo siguiente. Se hace referencia a este tipo de correlación de crecimiento usando el término *autocorrelación total en el crecimiento*, el cual se deriva de dos componentes: *autocorrelación en el crecimiento del mismo árbol* y *autocorrelación en el crecimiento entre diferentes árboles*. La autocorrelación en el mismo árbol está referida a la correlación en las tasas de crecimiento temporal de dicho individuo (i.e., correlacionando la tasa de crecimiento en un año con la tasa de crecimiento en el siguiente año). La autocorrelación entre árboles se ocupa de la correlación que existe entre las tasas de crecimiento de diferentes individuos de una población, y difiere de la autocorrelación total ya que no incluyen la correlación temporal en el crecimiento del mismo árbol.

La autocorrelación en el crecimiento entre árboles fue alta y persistente: árboles de crecimiento rápido tienden a mantener tasas altas de crecimiento por largos periodos de tiempo. Las autocorrelaciones totales fueron altas (Pearson's  $r \sim 0.75$ ) calculado entre tasas de crecimiento de años siguientes (i.e., entre el crecimiento en año 1 y año 2). Estas tasas decrecieron gradualmente cuando se calcularon estas correlaciones entre años con lapsos del tiempo más largos (i.e., entre año 1 y años 3, 4, 5, etc.). En algunas especies las autocorrelaciones en el crecimiento se mantuvieron positivas por un lapso del tiempo de 20 años.

Separar los dos componentes de autocorrelación total (i.e., autocorrelación del mismo árbol y entre diferentes árboles) fue crucial para comprender mejor las causas y los procesos que determinan la autocorrelación en el crecimiento. En árboles pequeños las autocorrelaciones en el crecimiento del mismo árbol fueron más altas y contribuyeron considerablemente a aumentar la autocorrelación total, mientras que la autocorrelación del mismo árbol para individuos grandes fue más baja. Altas autocorrelaciones del mismo árbol para individuos pequeños fue causada mayormente por periodos distintos de crecimiento alto y bajo ('liberaciones y supresiones'). Estos periodos distintos no se encontraron en árboles grandes (capítulo 3). En la figura 2, se presenta un ejemplo de autocorrelación temporal en el crecimiento del mismo árbol de la especie Cedro colorado. En la parte superior de la figura (Fig. 2A) se muestra la trayectoria de crecimiento y en la parte inferior de la figura se muestra la correlación de datos de crecimiento en años consecutivos. Los distintos periodos de tasas de crecimiento alto y bajo en árboles pequeños (0-20 cm. diámetro) conllevan claramente a autocorrelaciones en el crecimiento positivas y más altas (cf. Fig. 2B) en comparación con las autocorrelaciones en los árboles grandes (40-60 cm. diámetro, cf. Fig. 2C). La variación temporal en las tasas de crecimiento de árboles grandes fue alta de año a año y en una parte substancial fueron determinadas por la variación en la precipitación anual (capítulo 2). La variación anual en precipitación tiene temporalmente menor correlación que la variación en luz experimentada por los árboles juveniles que se encuentran en el sotobosque. Los factores que pueden causar altas correlaciones temporales en el crecimiento en árboles, ya que incluyen la recuperación de daños físicos y el uso de las reservas de carbono. Reconocer la importancia de estos factores en las variaciones del crecimiento (persistente) entre árboles es muy útil para entender mejor la ecología de los árboles y para desarrollar modelos de crecimiento más realistas.

## Consecuencias de autocorrelación en el crecimiento para estimaciones de edades y modelos de crecimiento

Las persistentes diferencias en crecimiento entre árboles deben ser incluidas en los modelos de crecimiento, ya que ellas tienen gran importancia para el cálculo del crecimiento a largo plazo, edad (capítulo 4) y el rendimiento en madera (capítulo 5). Tales diferencias pueden ser incorporadas por medio de la simulación explícita de los procesos que causan estas diferencias. Para esto se requiere de un conocimiento detallado de los mecanismos y de los factores medioambientales que influyen en el crecimiento de los árboles. En la mayoría de los casos, especialmente en árboles tropicales se carece de esta información y por consiguiente se aplican mayormente modelos simples de crecimiento con bajos requerimientos de datos. La incorporación de autocorrelación en los modelos de crecimiento puede ser una herramienta muy útil, que da como resultado una persistente variación en el crecimiento entre árboles. Y asimismo puede resultar en predicciones más realistas sobre la variación en edad de los árboles (capítulo 4).

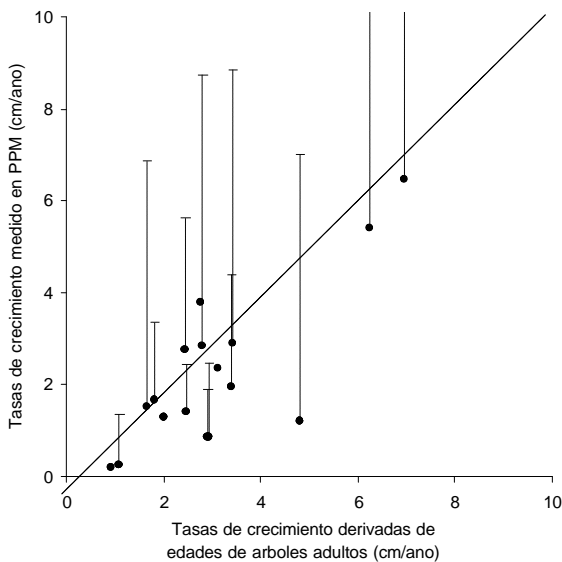


**Figura 2**

Autocorrelación de crecimiento temporal entre un árbol individual de *Cedrela odorata*. Gráfica superior (A) muestra la trayectoria de crecimiento, y gráficas inferiores (B,C) muestran la correlación entre el crecimiento en un año y el crecimiento en los años siguientes – para la clase de tamaño 0-20 cm. de diámetro (gráfica de la izquierda, B) y 40-60 cm. de diámetro (gráfica de la derecha, C). Nota que la alta correlación en la clase de tamaño menor es causada por los periodos alternados de crecimiento lento y crecimiento rápido en estos tamaños específicos.

Una de las consecuencias más importantes del uso de autocorrelación en el crecimiento es que los árboles con crecimientos persistentemente bajos tienen un riesgo de mortandad acumulado mayor, lo que puede significar que los individuos mueren antes de alcanzar grandes tamaños comparados con los individuos de crecimiento rápido (capítulo 4). Por ejemplo, la probabilidad total acumulada de muerte de un árbol de Cedro colorado que es una especie de crecimiento lento y que toma 120 años de alcanzar 30 cm. de diámetro es de 91%, en comparación a la probabilidad de mortalidad de 45% para un árbol que actualmente toma 30 años de alcanzar 30 cm. de diámetro (asumiendo que la tasa de mortalidad anual es de 2%). Por esta razón, los árboles de crecimiento rápido son más propensos a alcanzar alturas de árboles maduros y las tasas por encima del promedio de crecimiento deberían ser usadas para estimar la edad de los árboles y calcular el rendimiento en términos de madera.

Si los árboles que alcanzan exitosamente el dosel tienen unas tasas de crecimiento por encima del promedio, se espera que las edades obtenidas por medio del uso del análisis de anillos de crecimiento sean más bajas que aquellas obtenidas en base a las tasas de crecimiento promedio. Las edades calculadas para las especies objeto de este estudio son más bajas que la mayoría de las edades proyectadas para árboles tropicales. Sin embargo, se requiere una comparación directa de las edades observadas y proyectadas para las mismas especies en la misma área. En el estudio se ha comparado el promedio de las tasas de crecimiento de las parcelas permanentes de muestreo con aquellas derivadas de la edad de árboles grandes utilizando el análisis de anillos de crecimiento o dataciones radiocarbónicas (Fig. 3). Tal como se esperaba, para la mayoría de las especies, el crecimiento previsto por los anillos de crecimiento o por la aplicación de dataciones radiocarbónicas en árboles grandes fue más alto que el crecimiento medido en las parcelas permanentes de muestreo. Esto sugiere que los árboles que alcanzan exitosamente el dosel, han tenido una tasa de crecimiento por encima del promedio. Otros estudios han encontrado que las estimaciones indirectas de edad fueron más altas que aquellas inferidas por los anillos de crecimiento (Baker 2003; Baker et al. 2005) o por otros métodos (Terborgh et al. 1997; Martinez-Ramos & Alvarez-Buylla 1998). Estos resultados sugieren que las tasas promedio de crecimiento tienden a sobreestimar la edad de los árboles. Muchos autores



**Figura 3**

Comparación entre las tasas de crecimiento promedio de 19 especies en la misma región derivadas de la determinación de edad de árboles adultos obtenido por dataciones radiocarbónicas o por análisis de anillos de crecimiento (eje X), y tasas de crecimiento medidas directamente en las parcelas permanentes de muestreo (eje Y). El límite superior de la barra de error indica las tasas de crecimiento máximas (no para todas las especies). Cada punto representa a diferentes especies, estudios comparativos de Laurance et al. (2004) vs. Chambers et al. (2001), Fichtler et al. (2003) vs. Clark & Clark (1992) y Condit et al. (1993), y comparaciones en Ogden (1981) y en Zagt (1997). Casi todas las puntas están debajo de la línea X=Y, lo que demuestra que el crecimiento de árboles que han alcanzado el dosel es más rápido que el crecimiento basado en mediciones de parcelas permanentes de muestreo.

reconocen este fenómeno y por consiguiente utilizan las tasas de crecimiento por encima del promedio (cf. Clark & Clark 1992; Condit et al. 1993; O'Brien et al. 1995; Terborgh et al. 1997; Laurance et al. 2004), sin embargo, no incluyen la base para el grado de ajuste de la edad. La inclusión de niveles realistas de autocorrelación en el crecimiento puede ayudar a mejorar las predicciones de edad y los modelos de crecimiento. Sin embargo, para poder estimar la validez de los resultados del modelo, se requiere de la validación de estos modelos con determinaciones independientes de edad.

La incorporación de las tasas de crecimiento también tiene importantes consecuencias para las predicciones del crecimiento en los volúmenes de madera. En primer lugar, tal como se explico anteriormente, el árbol presentará un crecimiento mayor, resultando en predicciones de volumen de madera más altos. En segundo lugar, cuando se permiten variaciones realistas en las tasas de crecimiento entre árboles a largo plazo, se consiguen predicciones de volumen de madera más altos en comparación con una situación en la que se utiliza tasas de crecimiento determinísticas (capítulo 5). Estas diferencias se deben a una proporción pequeña de árboles de rápido crecimiento, que contribuyen desproporcionalmente al crecimiento de los volúmenes de madera cuando se permiten variaciones en las simulaciones.

Las tasas de crecimiento juegan un rol muy importante en los modelos de población. La demografía de especies de árboles tropicales se analiza mayormente utilizando modelos de matrices (Zagt 1997; Zuidema 2000b; Caswell 2001). Tasas de crecimiento positivas pueden llevar a marcadas diferencias en las trayectorias de crecimiento y se contraponen al supuesto de proyecciones de modelos de matrices donde se asume implícitamente que el comportamiento de los individuos no es influenciado por su historia (Ehrlen 2000; Caswell 2001). Un estudio realizado por Pfister y Stevens (2003) muestra que altas tasas de crecimiento en combinación con un crecimiento y sobrevivencia dependiente del tamaño, afectan fuertemente el resultado de los modelos de matrices, y conlleva a subestimar la abundancia de individuos en comparación con los modelos individuales (Pfister & Stevens 2003). Lo anteriormente mencionado nos da una señal para ser más cautelosos con el uso de modelos de matrices o adaptar estos modelos incorporando autocorrelación en las tasas de crecimiento. Los modelos basados en individuos son probablemente más útiles, ya que estos son más adecuados para incorporar la autocorrelación en el crecimiento (DeAngelis et al. 1993; Fox et al. 2001; Pfister & Stevens 2002; Bullock et al. 2004; Arets 2005).

### **Que edad tienen los árboles tropicales?**

Esta pregunta ha intrigado los científicos desde hace mucho tiempo, y ha sido el centro de atención de varios seminarios internacionales (e.g., Bormann & Berlyn 1981; Baas & Vetter 1989). Desde la publicación del hallazgo de árboles milenarios en la Amazonia (Chambers et al. 1998) el debate sobre la posibilidad de ocurrencia de árboles milenarios se ha incrementado y la presición de los diferentes métodos de determinación de la edad de los árboles han sido extensamente discutido (cf. Worbes & Junk 1999; Chambers & Trumore 1999; Williamson et al. 1999; Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1999, 1998). En este párrafo tratare de aclarar algunos puntos de esta discusión comparando las estimaciones de edad de árboles encontrados en la literatura con los resultados de este estudio y otros estudios sobre anillos de crecimiento.

La edad de los árboles puede ser obtenida por medio del uso de métodos directos o indirectos. Los métodos directos involucran el conteo del numero de los anillos de crecimiento o el uso de dataciones radiocarbónicas (este último solamente es confiable

**Tabla 1**

Revisión de estimaciones de edad de árboles tropicales de hojas anchas: el promedio observado y las edades proyectadas para árboles a un diámetro en particular o al máximo diámetro observado (*Max*), y la edad máxima observada o máxima expectativa de vida. Los valores indicados en *itálicas* son proyecciones de edad basadas en las tasas de crecimiento encima del promedio (ver referencias).

Método utilizado	Promedio de edad (observada/proyectada)			Edad Máxima (observada/proyectada)			
	Edad(es) (año)	Diametro (cm)	# Especies	Edad(es) (año)	Diametro (cm)	Especies	Fuente
<b><u>Dataciones Radiocarbónicas (solo &gt;350 años)</u></b>							
Central Amazon	370-750	80-180	8	1370 ± 80	180	<i>Cariniana micrantha</i>	Chambers et al (2001)
Sarawak	625	60-126	1	>> 838 <sup>1</sup>	121	<i>Eusideroxylon zwageri</i>	Kurokawa et al. (2003)
Brasil	-	-	1	440± 60	233	<i>Bertholletia excelsa</i>	Camargo et al. (1994)
Eastern Australia	620-630	58-155	2	620 ± 100	58	<i>Xanthophyllum octandrum</i>	Ogden (1981) <sup>2</sup>
Guyana	-	-	1	350	110	<i>Chlorocardium rodiei</i>	Zagt (1997)
<b><u>Análisis de anillos</u></b>							
Costa Rica	70-416	38-128	5	650 <sup>3</sup>	156	<i>Hymenolobium mesoamericanum</i>	Fichtler et al. (2003)
Cameroon			21	220	-	<i>Celtis zenkeri</i>	Worbes et al. (2002)
<i>emergents</i>	85-124	> 10	2	124	-		
<i>canopy species</i>	42-91	> 10	12	220	-		
<i>understory sp</i>	41-70	> 10	7	146	-		
Zimbabwe	90,120	~35	1	>200	-	<i>Pterocarpus angolensis</i>	Stahle et al. (1999)
Thailand	42-257	-	12	257	-	<i>Azelia xylocarpa</i>	Baker, pers comm..
Bolivia	50-170	60	6	427	180	<i>Bertholletia excelsa</i>	This study
<b><u>Proyecciones</u></b>				<b><u>Expectancia de vida proyectada</u></b>			
Costa Rica	284-608 92-125 <sup>5</sup>	100	6	608	100	<i>Lecythis ampla</i>	Clark & Clark (1992)
Costa Rica	-		45	52-442 <sup>3</sup>	<i>Max</i>		Lieberman et al. (1985)
Ecuador	-		22	54-529 <sup>3</sup>	<i>Max</i>		Korning&Balsev (1994)
Central Amazon	-		93	981 <sup>4</sup>	<i>Max</i>	<i>Pouteria manaosensis</i>	Laurance et al. (2004)
<i>Pioneers</i>	-			104±118 <sup>4</sup>	<i>Max</i>		
<i>Subcanopy</i>	-			326±118 <sup>4</sup>	<i>Max</i>		
<i>Canopy species</i>	-			320±200 <sup>4</sup>	<i>Max</i>		
<i>Emergents</i>	-			438±175 <sup>4</sup>	<i>Max</i>		
Panama							
<i>Fastest growers</i>	32-111 19-69 <sup>6</sup>	60	15	-			Condit et al. (1993)
<i>Timber species</i>	140-250; 75-120 <sup>6</sup>	60	7	-			Condit et al. (1995a)
Panama	88-205 <sup>7</sup>	30 m Alt.	8	-			O'Brien et al (1995)
Australia	500-3955 253-2594 <sup>5</sup>	20-140	11	3955	80	<i>Xanthophyllum octandrum</i>	Ogden (1981)
Guyana	-		2	450-575	<i>Max</i>		Zagt (1997)
Mexico	-		7	22-1030 ~600 <sup>5</sup>	<i>Max</i>	<i>Brosium alicastrum</i>	Martinez-Ramos & Alvarez Buylla (1998)
<b><u>Proyección basada en tasas de mortalidad</u></b>							
Panama	-			>35-2000	<i>Max</i>	<i>Swartzia simplex</i>	Condit et al (1995b)

<sup>1</sup> Esperanza de vida predicha es de 1207 años; <sup>2</sup> Datos presentados por Ogden en este artículo, pero originados de datos y proyecciones de ejecutados por D.I.Nicholson; <sup>3</sup> Basado en la combinación de análisis de anillos de crecimiento y proyecciones; <sup>3</sup> Esperanza de vida calculada desde 10 cm de diámetro hasta el diámetro máximo observado; Basado en la tasa de crecimiento <sup>4</sup> encima del promedio; <sup>5</sup> la tasa de crecimiento máximo; <sup>6</sup> una tasa de crecimiento + SD; <sup>7</sup> 30 metros de altura.

cuando se trata de edades > 350 años, cf. Stuiver & Becker 1986), mientras que los métodos indirectos, estiman la longevidad de los árboles proyectando las tasas de crecimiento a corto plazo sobre un periodo largo de tiempo y de manera determinística

(Clark & Clark 1992; Condit et al. 1993); o al azar (Lieberman & Lieberman 1985, capítulo 4); o mediante la inferencia de las estimaciones de longevidad a partir de las tasas de mortalidad (Condit et al. 1995b). Las estimaciones de longevidad generalmente se obtienen por la determinación de la edad de los árboles más grandes en una determinada población, asumiendo que estos son también los más viejos.

La comparación de edades de árboles publicados y las estimaciones de longevidad revelan una gran variación en cuanto a los métodos de estimación de longevidad, las áreas y las especies (Tabla 1). Algunas de las estimaciones de longevidad en la Tabla 1 no parecen ser realistas ya que son extremadamente altas en comparación con otras edades, o utilizan métodos dudosos (e.g., Condit et al. 1995b). Una edad proyectada para árboles de cerca de 4000 años con 80 cm. de diámetro en los bosques tropicales de Queensland (Nicholson en Ogden, 1981) es uno de los ejemplos más extremos. Dataciones de carbono aplicada a un árbol pequeño de la misma especie no confirmo esa edad (~620 años a 58 cm. DBH).

Otra de las estimaciones de edad extremadamente altas se presentan en Condit et al. (1995b), las cuales se basan en las tasas de mortalidad de las especies. El uso de estos cálculos matemáticos asume que la tasa de mortalidad es igual para todos los individuos de una población, independientemente de la edad o del diámetro, y asume que los árboles no experimentan un crecimiento senescente y que estos pueden volverse infinitivamente viejos. Estos supuestos muestran ser muy realistas, ya que la longevidad de los árboles depende de la inversión que ellos realicen en sus defensas y en la tasa de descomposición de la madera (Loehle 1988).

Si omitimos las edades no realistas, seguimos observando una variación muy alta en las estimaciones de longevidad: la estimación de longevidad promedio varía desde 22 años para especies pioneras (Martinez-Ramos & Alvarez-Buylla 1998) hasta ~1000 años para algunas especies no-pioneras de dosel (Laurance et al. 2004). La variación en las estimaciones de longevidad entre un grupo amplio de especies tolerantes a la sombra (i.e., especies del sotobosque, subdosel, dosel y especies emergentes) es alta, y puede diferir entre 10 a 20 veces (cf. Lieberman et al. 1985a; Korning & Balsev 1994; Laurance et al. 2004). Los resultados de este estudio muestran valores más bajos, y asimismo una variación considerable entre la edad máxima de las especies (70-430 años). Estos resultados demuestran que la longevidad máxima es muy variable entre diferentes especies de árboles, lo que refleja una alta diversidad en la historia de vida de las especies de árboles en bosques tropicales.

La comparación de diferentes métodos de estimación de edad parece mostrar que las edades máximas son más altas cuando son estimadas con el método del radiocarbono que cuando son obtenidas con el uso del análisis de los anillos. Una de las razones para esta diferencia es que las dataciones radiocarbónicas solamente son confiable cuando son utilizadas para árboles de edades mayor a 350 años (Stuiver & Becker 1986). Sin embargo, las edades más altas obtenidas en este estudio (430 años) y en Costa Rica (416 años; Fichtler et al. 2003) utilizando el método de análisis de los anillos son claramente más bajas que las edades de ~1400 años en la Amazonia Central (Chambers et al. 1998) las cuales han sido cuestionadas por otros investigadores (cf. Worbes & Junk 1999; Williamson et al. 1999; Martinez-Ramos & Alvarez-Buylla 1999). Dos edades altas determinadas con el método radiocarbonico fueron encontradas para árboles tropicales (838 años Kurokawa et al. 2003 y 620 años; Ogden 1981), pero estas son menores a las encontradas por Chambers et al. (1998). Lo que nos lleva a la conclusión que los hallazgos de edades mayores de 1000 años deben ser confirmadas con el uso de otros métodos. Laurance et al. (2004a) predijo que algunos árboles de la Amazonia Central pueden alcanzar hasta ~1000 años, estos datos

fueron obtenidos por medio de estimaciones indirectas. Los métodos de estimación directa, tales como el análisis de los anillos de crecimiento, aplicados a una muestra grande, pueden dar respuestas concluyentes a la incógnita sobre la existencia y abundancia de árboles milenarios en los bosques tropicales.

Si nos basamos en la revisión de las edades, la mayoría de las especies no crece más allá de los 500 años, lo que concuerda con la máxima longevidad de la mayoría de árboles de hoja ancha de climas templados (cf. Loehle 1988). Las especies que ocasionalmente crecen más allá de este límite son probablemente especies con alta densidad de madera y de crecimiento muy lento (eg. *Eusideroxylon*; Kurokawa et al. 2003) o que ocurren en áreas con tasas de recambio de árboles bajos (eg. Chambers & Trumore 1999), tal como en la Amazonia Central (cf. Vieira et al. 2004; Malhi et al. 2004).

### **Uso de los anillos de crecimiento para predecir volúmenes aprovechables**

El análisis de anillos de crecimiento puede ser una buena alternativa para realizar mediciones de tasas de crecimiento a corto plazo en parcelas permanentes de muestreo (PPM) y para reemplazar el uso de modelos de crecimiento complejos para la predicción de los volúmenes de madera. En el capítulo 5, ilustramos como los datos históricos de crecimiento son indicadores útiles para evaluar si es posible mantener volúmenes aprovechables sostenibles. La edad de los árboles aprovechados proporciona un estimado bruto sobre el tiempo requerido para reemplazar los árboles aprovechados. El tiempo de recuperación para alcanzar volúmenes de pre-cosecha después de la primera operación de corte fue calculado en base a las densidades de árboles ubicados bajo el diámetro mínimo de corte (DMC). Las trayectorias de crecimiento obtenidas proveen datos sobre el tamaño de árboles potenciales aprovechables para la próxima cosecha.

Los resultados en términos de volúmenes aprovechables después de un ciclo de corte fueron estimados de dos maneras: (1) basados en el crecimiento de árboles con diámetros menores al diámetro mínimo de corte hasta árboles aprovechables ('análisis prospectivo'), y (2) basados en el crecimiento de los últimos 20 años de aquellos árboles que actualmente se encuentran por encima del diámetro mínimo de corta ('análisis retrospectivo'). Según nuestros conocimientos el análisis retrospectivo no ha sido usado antes. Los dos métodos proporcionan resultados similares para dos de las cuatro especies, no obstante presentan predicciones diferentes para las otras dos especies. Estas diferencias se deben probablemente a la distribución por tamaño en la población de estas especies; es decir; altas densidades de árboles bajo el diámetro mínimo de corta resultan en altas estimaciones de volúmenes aprovechables cuando se utiliza el análisis prospectivo, mientras que cuando se hace uso del análisis retrospectivo se observan que altas densidades de árboles adultos resulta en estimaciones más altas. El análisis retrospectivo solamente puede ser usado en poblaciones no intervenidas y para especies que han tenido regeneraciones continuas y que no son dependientes de disturbios frecuentes a gran escala. Uno de los supuestos más importantes del análisis retrospectivo es que el crecimiento histórico es igual al crecimiento futuro, independientemente de los números de árboles disponibles bajo el diámetro mínimo de corte. Este método puede ser una herramienta conveniente para evaluaciones del manejo forestal por sus bajos requerimientos de datos: por ejemplo, no se requieren datos de tasas de mortalidad, y la densidad de árboles solamente es requerida para árboles que se encuentran sobre el diámetro mínimo de corte. Estos últimos datos se pueden encontrar frecuentemente en inventarios forestales. El análisis de anillos de crecimiento ofrece diversas ventajas en relación con el uso de datos de parcelas permanentes de muestreo

**Tabla 2**

Edades de cuatro especies maderables (a un diámetro mínimo de corte, DMC y al tamaño de cosecha), volúmenes iniciales de cosecha y volúmenes proyectados para la segunda cosecha- después de un periodo de 20 años, con un tiempo de recuperación de la especie – para recuperar 100% de su volumen – asumiendo una tasa de mortalidad de 2%.

Especies	Edad (año, media (min- max))		Volumen cosechable (m <sup>3</sup> /ha)			Tiempo de recuperación (años)
	a diámetro mínimo de corte	Tamaño de cosecha	Cosecha inicial	Segunda cosecha	% inicial	
<i>Tumi</i>	95 (61-135)	153 (94-243)	0.306	0.056	18%	>>84
<i>Cedro colorado</i>	95 (42-172)	140 (51-308)	2.190	0.623	29%	>>78
<i>Mara Macho</i>	61 (46-88)	90 (54-123)	5.192	1.127	22%	>>46
<i>Morado</i>	135 (89-221)	166 (97-254)	0.389	0.123	32%	44

(PPM). En primer lugar, las estimaciones de edad son calculadas directamente sin necesidad de complejos modelos de crecimiento con muchas supuestas, y por lo tanto es más confiable. En segundo lugar, las tasas de crecimiento proporcionados por los datos de anillos son representativos para árboles que alcanzan exitosamente el dosel del bosque y no incluyen a los individuos que probablemente presentan crecimiento lento que tienen menos oportunidades de alcanzar el dosel. Igualmente estos datos representan a los individuos que forman parte de la población comercialmente interesante y por lo tanto son datos que pueden ser usados en cálculos de estimaciones de volúmenes de madera. En tercer lugar, las tasas de crecimiento a lo largo de la vida de los árboles en gran número, permite realizar estimaciones adecuadas de la variación individual entre árboles en crecimiento a largo plazo y permite incorporar estas variaciones de crecimiento interespecíficas a largo plazo, lo que resulta en estimaciones más confiables de los volúmenes de madera (capítulo 5).

Se puede observar que el uso del análisis de anillos de crecimiento merece ser incluido como una de las metodologías para evaluar el manejo forestal y que puede ser usado como herramienta complementaria a las mediciones de parcelas permanentes de muestreo. Una de las ventajas del uso del análisis de anillos de crecimiento para el manejo forestal es que con un mínimo de tiempo se pueden obtener una mayor cantidad de datos de crecimiento a largo plazo por el conteo y medición de anillos de crecimiento en discos de árboles aprovechados.

Los resultados de este estudio indican que sería difícil mantener los volúmenes aprovechables para las cuatro especies estudiadas (ver resumen de resultados en Tabla 2). Las edades promedio de los árboles cosechados se encontraron entre 90 y 166 años y el árbol cosechado de más edad fue de ~300 años, lo que resulta preocupante desde la perspectiva de manejo forestal. Las predicciones de tiempos de recuperación para reemplazar los volúmenes iniciales después de la primera cosecha fueron largos (40 a más de 80 años). Estos tiempos dependen fuertemente de la abundancia de los árboles que se encuentran bajo el diámetro mínimo de corte; por ejemplo, Morado una de las especies de crecimiento lento y que mostró un tiempo de recuperación corto debido a que la abundancia de árboles bajo el diámetro mínimo de corte fue alta. La predicción de los volúmenes aprovechables para la próxima cosecha fueron bajos comparados con los de la primera cosecha (20-30%). Incluso para Mara Macho, que mostró la producción de volumen más alto, las predicciones de volúmenes aprovechables para la próxima cosecha después de 20 años fueron un poco más altos que 1 m<sup>3</sup>/ha. Dado que las tasas de recuperación son tan bajas, es claro que bajo el régimen forestal actual, el rendimiento en volumen para estas especies no es factible, a menos que los ciclos de corta sean más largos de 20 años y/o que se apliquen tratamientos silviculturales.

### **Posibilidades y limitaciones del análisis de anillos**

En este estudio, he mostrado el valor que tiene el uso del análisis de anillos de crecimiento, aplicado en seis especies de árboles tropicales como herramienta para ampliar los conocimientos sobre ecología forestal tropical y he demostrado las aplicaciones que tiene este método para el manejo forestal. La fortaleza del uso del método de análisis de anillos de crecimiento se incrementará conforme se vayan encontrando anillos anuales en más especies y en otras regiones. Las estimaciones del número de especies con anillos claramente distinguibles en el norte de Bolivia revelaron cerca del 50% de las especies (Brienen & Zuidema 2003), y yo estimo que estos anillos en la mayoría de estas especies tienen un carácter anual.

Para la mayoría de las especies se requerirá la colección de un disco completo de la base del tronco para lograr una cronología confiable de los anillos, esto debido a la ocurrencia de anillos irregulares o vagos (capítulo 2). Esta es una de las limitaciones que se tiene que considerar en el uso del análisis de los anillos de crecimiento en los trópicos, ya que en áreas protegidas estos discos podrían ser obtenidos solamente para el caso de árboles muertos, y la colección de muestras grandes puede ser solamente viable para el caso de especies maderables sujetas a aprovechamiento.

El análisis de anillos permite la reconstrucción de los patrones históricos de crecimiento, pero no provee datos de las condiciones exactas de crecimiento durante en estos periodos. Por ejemplo, para este estudio usamos patrones de crecimiento históricos a fin de detectar cambios abruptos en la tasa de crecimiento como indicadores de la dinámica del dosel (capítulo 4), pero los cambios en el crecimiento detectados pueden haber resultado por diversas causas y no necesariamente por la dinámica del dosel, como por ejemplo daño físico en los árboles, lianas, herbívora o enfermedades. El grado en el que cada uno de estos factores contribuye o afecta la variación en crecimiento no puede ser cuantificado con el análisis de anillos y requerirá de observaciones en el campo. Estas observaciones en el campo deben determinar la frecuencia y el tamaño de los claros que se requieren para asegurar una regeneración exitosa para cada especie. La combinación de observaciones en el campo y los patrones históricos de crecimiento son de gran utilidad para evaluar los requerimientos de cada especie para su regeneración en el dosel, y las diferencias que existen entre especies en cuanto a su tolerancia a la sombra. Tales métodos contribuyen al conocimiento sobre diferencias en historia de vida entre especies, que no pueden ser detectadas con el uso de datos de crecimiento a largo plazo.

### **Perspectiva**

Los anillos de crecimiento es una metodología que no se ha usado antes para realizar estudios de dinámica del bosque en los trópicos, a pesar que tiene un gran potencial para llenar los vacíos que existen en cuanto al conocimiento de los bosques tropicales. Los anillos de crecimiento han sido recientemente usados en Tailandia con el propósito de reconstruir la historia de la intervención de sus bosques tropicales, los resultados han revelando información muy importante sobre la influencia que tienen los disturbios en el mantenimiento de la diversidad de las especies (Baker et al. 2005). Esta información tiene gran valor para comprender mejor la dinámica de los bosques y merece ser ampliamente aplicada en bosques tropicales.

Los anillos de crecimiento de árboles tropicales pueden ser útiles para estudiar ¿cómo responden los árboles tropicales a los cambios climáticos? Actualmente se debate intensamente sobre la interrogante si el aumento en las tasas de crecimiento y la dinámica de los bosques ocurrida en las últimas tres décadas son producto de los cambios climáticos

(cf. Baker et al. 2004; Phillips et al. 2004; Lewis et al. 2004) o de otros factores (i.e., recuperación de algún tipo de disturbio, oscilaciones decenales en la radiación solar, etc.). Las mediciones que se realizan mediante el método de parcelas permanentes de muestreo cubren periodos muy cortos para proveer evidencias concluyentes, en tanto que los datos de crecimiento histórico a largo plazo que provienen de la aplicación del análisis de anillos de crecimiento pueden proporcionar una mejor respuesta.

La investigación de anillos de crecimiento en árboles tropicales es un campo relativamente poco explorado y puede ser más útil de lo que se espera, ya que puede contribuir significativamente a otras disciplinas empezando desde ecología forestal hasta climatología. Aún existen varias preguntas para las cuales el pasado puede guardar las respuestas.

### **Agradecimiento**

Quiero agradecer Carmen Boot por la traducción del texto en español y Galia Selaya por la revisión del texto. El texto original fue comentado por Pieter Zuidema y Marinus Werger.

