

Dendrocronología en bosques neotropicales secos : métodos, avances y aplicaciones

H.A. Mendivelso^{1,2,3,*}, J. J. Camarero^{1,2}, E. Gutiérrez³

(1) Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Montañana 1005, Apdo. 202, 50059 Zaragoza, España.

(2) Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF), P.O. Box 6204, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.

(3) Department d'Ecologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona, España.

* Autor de correspondencia: Hooz A. Mendivelso [hangelachaparro@gmail.com]

> Recibido el 27 de marzo de 2016 - Aceptado el 22 de junio de 2016

Medivelso, H.A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E. 2016. Dendrocronología en bosques neotropicales secos: métodos, avances y aplicaciones. *Ecosistemas* 25(2): 66-75. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-2.08

Los bosques neotropicales secos (BTSs) se caracterizan por una sequía marcada que permite la formación de anillos anuales de crecimiento en diversas especies de árboles. La aplicación de la dendrocronología en los BTSs requiere identificar, datar y medir los anillos de crecimiento. Esto permite tener una visión retrospectiva del crecimiento de los árboles a una escala temporal acorde con su longevidad. Para tal fin, es necesario tener un buen conocimiento de la anatomía de la madera. Por ejemplo, la mayoría de las especies de angiospermas utilizadas en estudios dendrocronológicos en BTSs presentan anillos de crecimiento delimitados por una banda de parénquima marginal. La información que proporcionan los anillos de crecimiento ha permitido: (i) cuantificar cómo el crecimiento de las especies de árboles de los BTSs responde a las variables climáticas (principalmente a la precipitación) y determinar cómo está relacionado con patrones atmosféricos a gran escala (El Niño-Oscilación del Sur) (dendroclimatología), y (ii) reconstruir y comprender diversos aspectos fundamentales de la historia de vida de las especies arbóreas de los BTSs (dendroecología), permitiendo conocer la edad y las tasas de crecimiento. La dendroecología es una herramienta útil que permitirá a los gestores forestales cuantificar o proyectar ciclos de corta específicos para cada especie arbórea, lo que contribuirá a un manejo sostenible de los BTSs.

Palabras clave: anillos anuales de crecimiento; dendroecología; dendrómetros; relaciones crecimiento-clima; xilogénesis

Medivelso, H.A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E. 2016. Dendrochronology in Neotropical dry forests: methods, advances and applications. *Ecosistemas* 25(2): 66-75. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-2.08

Neotropical dry forests (TDFs) are characterized by a dry season which allows some tree species forming annual rings. In TDFs the study of tree rings using dendrochronology involves their identification, dating and measurement. In this way, we gain a retrospective view of tree growth at a temporal scale in agreement with tree longevity. Having a good knowledge of wood anatomy and phenology is necessary to perform dendrochronological studies in TDFs. For instance, most angiosperm tree species which have been studied in TDFs from a dendrochronological point of view present ring boundaries characterized by a band of marginal parenchyma. The information recorded in tree rings has allowed (i) quantifying how growth of TDF trees responds to climatic variables (mainly precipitation) and determining if it is related to large scale atmospheric patterns (El Niño-Southern Oscillation) (dendroclimatology); (ii) reconstructing the dynamics of many TDFs (dendroecology) by improving our knowledge of tree ages and growth rates. Dendroecology will provide forest managers with objective tools to quantify and forecast cutting cycles, making the management of TDFs more sustainable.

Key words: annual tree rings; dendroecology; dendrometers; climate-growth relationships; xylogenes

Introducción a la dendrocronología: definición y aplicación en bosques tropicales

La palabra dendrocronología deriva del griego *dendron* (árbol), *chronos* (tiempo) y *logos* (conocimiento). Esta disciplina científica estudia los anillos anuales de crecimiento en plantas leñosas, principalmente árboles, a través del tiempo (Fritts 2001). La dendrocronología está conformada por un conjunto de principios y métodos que permite asignar a cada anillo de crecimiento el año calendario en el cual se formó con exactitud (datación), e interpretar la información contenida en los anillos, es decir, identificar los diferentes factores internos y externos que han influido en el crecimiento del árbol a lo largo de su vida (Cook y Kairiukstis 1990; Gutiérrez 2009).

La dendrocronología se originó en zonas templadas donde existe una marcada estacionalidad del clima, asociada principalmente a la variación de las temperaturas y a la duración del fotoperíodo (Schweingruber 1988). En estas zonas, el período de crecimiento secundario o radial de los árboles está muy bien delimitado; suele extenderse desde la primavera hasta el otoño, mientras que durante el invierno los árboles detienen su crecimiento. Este patrón anual de actividad (crecimiento) y reposo queda registrado en la madera en forma de capas concéntricas, las cuales en un corte transversal se ven como anillos (Fritts 2001). Posteriormente, la dendrocronología comenzó a aplicarse en zonas tropicales (Worbes 2002; Tomazello Fo et al. 2009; Giraldo-Jiménez 2011; Rozendaal y Zuidema 2011) una vez se demostró la existencia de anillos anuales de crecimiento (Coster 1927). En contraste con las

zonas templadas, el ritmo anual del crecimiento radial de los árboles en el trópico está inducido por tres factores ambientales: (i) presencia de una estación seca anual asociada a una disminución o ausencia de las precipitaciones, (ii) períodos anuales de inundación como sucede en la Amazonía y (iii) fluctuación anual de la salinidad del agua en el caso de los manglares (Borchert 1999; Schöngart et al. 2002). Sin embargo, no en todas las especies de árboles tropicales resulta posible identificar los anillos anuales de crecimiento (Worbes y Fichtler 2010), debido en parte, a la complejidad de la anatomía de la madera (Stahle 1999).

En este trabajo presentamos varios métodos relacionados con la dendrocronología, ciencia que estudia los anillos de crecimiento, que han permitido profundizar en el conocimiento de la ecología de los bosques neotropicales secos (BTSs) y que abren nuevos avances para su estudio. El objetivo del trabajo es describir estos métodos poniendo como ejemplo casos de estudio en los que hemos trabajado y que conocemos con cierto detalle. Aunque se hace una relación de especies de árboles de angiospermas, dada su predominancia en los BTSs respecto a las gimnospermas, que muestran potencial dendrocronológico, en ningún caso pretendemos realizar una enumeración exhaustiva de estas especies, dado que ya existen revisiones previas (Worbes 1995; 2002) y recientes que cumplan dicho propósito (Brienen et al. 2016). En este trabajo seguimos dos criterios para comparar nuestros resultados con la bibliografía. Primero, nos centramos en los bosques neotropicales secos porque América contiene en torno al 67% de los bosques tropicales secos del mundo (Miles et al. 2006). Segundo, realizamos una selección de estudios que han usado dendrocronología para cuantificar las relaciones entre crecimiento y variables climáticas de especies de angiospermas arbóreas, dominantes en los BTSs. Mediante el análisis retrospectivo y a largo plazo del crecimiento de los árboles, la dendrocronología permite progresar en líneas que esperamos se desarrollen más en el futuro como: caracterizar aspectos de la dinámica en zonas tropicales (p. ej. sucesión, reconstrucción de estructuras de edades para inferir tasas de regeneración o de mortalidad), mejorar el manejo de bosques tropicales gestionados obteniendo un conocimiento adecuado de turnos de corta en función de la edad y las tasas de crecimiento, y entender la respuesta a largo plazo de estos bosques cuantificando los cambios de crecimiento en grosor del tronco en relación al aumento de temperaturas o al incremento de la concentración de CO₂ atmosférico o en respuesta a sequías severas.

La sequía y su papel en la formación de los anillos anuales de crecimiento

En los BTSs la sequía puede inducir la parada del crecimiento radial, lo que anatómicamente se manifiesta como una o varias filas de células con menor lumen y paredes más engrosadas en una sección transversal, dando lugar a la formación de líneas más o menos concéntricas en la madera que constituyen los límites de los anillos de crecimiento. Los BTSs se localizan en regiones tropicales caracterizadas por una estación seca que dura al menos cuatro meses (Fig. 1), con una precipitación mensual inferior a 100 mm (Dirzo et al. 2011). La disponibilidad de agua es uno de los factores más importantes que determinan el crecimiento y la productividad de estos bosques (Toledo et al. 2011). En especial, la estacionalidad anual de las precipitaciones en los BTSs genera la alternancia de períodos favorables (época húmeda) y desfavorables (época seca) para la actividad del cambium, el meristema secundario que forma la madera (xilema). Por lo tanto, la activación del cambium y el crecimiento radial son estacionales en árboles de los BTSs, reflejando así la influencia de la hidratación en el desarrollo de las células del xilema (Worbes 1995; Borchert 1999; Volland-Voigt et al. 2010). En los BTSs suele observarse una reducción de la actividad del cambium después del inicio de la época seca, lo que da lugar a la formación del límite del anillo anual de crecimiento (Borchert 1999; Worbes 1999; Worbes et al. 2013; Mendivelso et al. 2016). Esto explica que los BTSs sean unos de los tipos de bosques tropicales donde se ha identificado un mayor número de es-

pecies de árboles con anillos anuales de crecimiento (Alves y Angyalossy-Alfonso 2000; Roig et al. 2005; Lisi et al. 2008). Sin embargo, en las regiones secas del trópico que experimentan un cambio en el régimen de precipitación anual, pasando de ser unimodal a multimodal, esto se complica, ya que pueden existir anillos ausentes o aparecer anillos múltiples (Worbes 1995).

Técnicas para identificar especies de árboles con potencial dendrocronológico en los BTSs

Para que una especie arbórea tropical sea considerada con potencial dendrocronológico debe presentar dos características: (i) la presencia de estructuras de crecimiento que puedan ser reconocidas y delimitadas y (ii) que dichas estructuras correspondan con los incrementos anuales del crecimiento en grosor de los árboles (anillos anuales de crecimiento). Esto permitirá la datación cruzada o sincronización de las muestras, es decir, asignar con exactitud el año en que fue formado cada anillo (Worbes 1995). En la actualidad, se conocen varias decenas de especies de árboles que presentan un claro potencial dendrocronológico en los BTSs (Tabla 1). La mayoría de las especies que presentan este potencial son caducifolias, muestran un límite de anillo caracterizado por una banda de parénquima marginal y pertenecen a la familia Fabaceae (Tabla 1). Se estima que en torno al 23% de las especies leñosas de dicotiledóneas de zonas tropicales presentan anillos de crecimiento frente al 76% de las especies de zonas templadas del hemisferio norte (Wheeler et al. 2007). En cuanto a los árboles tropicales, al menos 230 especies pertenecientes a 46 familias forman anillos anuales de crecimiento (Worbes 1995; Brienen et al. 2016).

El estudio de la anatomía de la madera en angiospermas arbóreas tropicales es fundamental para la identificación de los anillos anuales de crecimiento. La alternancia entre las estaciones húmeda y seca permite la reactivación y detención de la actividad del cambium, generando zonas de crecimiento que pueden ser identificadas en los cortes transversales de los troncos (Fig. 2). Worbes (2002) identificó cuatro tipos de anatomía de la madera en los anillos anuales de crecimiento para 139 especies de árboles tropicales: (i) bandas de parénquima marginal al final de la zona de crecimiento (p. ej. *Acosmium cardenasii*, Fabaceae; *Cedrela odorata*, Meliaceae), (ii) bandas de parénquima y fibras a lo largo de la zona de incremento (p. ej. especies del género *Ficus*, Moraceae), (iii) variación de la densidad de la madera (p. ej. especies del género *Ocotea*, Lauraceae), y (iv) madera de anillo poroso caracterizada por la existencia de vasos grandes al principio del anillo (p. ej. la teca, *Tectona grandis*, Lamiaceae, y algunas especies de la familia Meliaceae). La madera de poro difuso delimitada por bandas de parénquima marginal (Fig. 2) es el tipo más común en las especies de árboles de los BTSs (Roig et al. 2005; Lisi et al. 2008). Sin embargo, muchas especies presentan dificultades en la delimitación de los anillos debido a la complejidad de la anatomía de la madera y a la presencia de anillos falsos o en cuña, razón por la cual se aconseja disponer de rodajas de madera para su estudio (Brienen y Zuidema 2003).

Una vez identificado el anillo de crecimiento, se debe determinar si es anual. Por ello, es recomendable conocer la fenología del xilema (xilogénesis) a escala intra anual para determinar la estacionalidad del crecimiento radial y evaluar si está relacionado con la fenología de las hojas y el clima. Sin embargo, este tipo de estudios son aún escasos en los BTSs (Coster 1927; Schöngart et al. 2002; Lisi et al. 2008; Worbes et al. 2013; Mendivelso et al. 2016). La xilogénesis puede ser evaluada mediante la extracción de pequeñas muestras radiales de madera (*microcores*) del tronco utilizando una barrena tipo *Trephor* (Rossi et al. 2006). Los muestreos pueden ser semanales, quincenales o mensuales y deben cubrir al menos un año. De cada muestra se obtienen secciones transversales que se tiñen para la identificar los tejidos en formación del xilema. Luego se realizan montajes permanentes de los cortes para evaluar el proceso de formación de la madera (xilogénesis) a escala intra anual (Fig. 3).

Tabla 1. Selección de estudios de especies de árboles con potencial dendrocronológico en bosques neotropicales secos. Leyenda: hábito foliar, Ca, caducifolia; Sc, semi caducifolia; Pe, perennifolia; anatomía del anillo, Ap, anillo poroso; Asd, anillo semi-difuso; Bpf, bandas alternas de parénquima y fibras; Pm, parénquima marginal; Vdv, variación en la densidad de vasos; Tr, traqueidas con paredes gruesas. Las columnas abreviadas como P, T y SOI indican si el correspondiente estudio encontró relaciones del crecimiento positivas (+) o negativas (-) con la precipitación (P), temperatura media (T) o del índice de la Oscilación del Sur (SOI), respectivamente. (*) Datos no publicados.

Table 1. Selected studies of tree species with dendrochronological potential in neotropical dry forests. Legend: leaf habit, Ca, deciduous; Sc, semi deciduous; Pe, evergreen; ring anatomy, Ap, ring porous; Asd, semi-ring porous; Bpf, alternating bands of parenchyma and fibers; Pm, marginal parenchyma band; Vdv, variation in vessel density; Tr, tracheids with thick cell walls. Columns abbreviated by P, T and SOI indicate if the corresponding study found positive (+) or negative (-) growth relationships with precipitation (P), mean temperature (T) or the Southern Oscillation Index (SOI), respectively. (*) Unpublished data.

Familia	Nombre científico	Hábito foliar	Anatomía del anillo	Relaciones con el crecimiento			Latitud, Longitud	Referencia
				P	T	SOI		
Apocynaceae	<i>Aspidosperma tomentosum</i>	Ca	Pm	(+)	(-)		16° 07' S, 61° 43' O	Mendivelso et al. 2014
Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysantha</i>	Ca	Pm	(+)		(-)	04° 21' S, 80° 15' O	C.I. Espinosa-J.J. Camarero (*)
Bignoniaceae	<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Ca	Pm	(+)	(-)		16° 07' S, 61° 43' O	Mendivelso et al. 2014
Bignoniaceae	<i>Zeyheria tuberculosa</i>	Ca	Pm	(+)			16° 07' S, 61° 43' O	Mendivelso et al. 2014
Burseraceae	<i>Bursera graveolens</i>	Ca		(+)		(-)	04° 45' S, 80° 18' O	Rodríguez et al. 2005
Capparidaceae	<i>Capparis indica</i>	Pe		(+)			10°45' N, 85° 30' O	Enquist y Leffler 2001
Capparidaceae	<i>Capparis odoratissima</i>	Pe	Pm	(+)	(-)	(+)	11° 30' N, 72° 20' O	Ramírez y del Valle 2011
Combretaceae	<i>Terminalia guianensis</i>	Pe	Pm	(+)			07° 20' N, 70° 30' O	Worbes 1999
Fabaceae	<i>Acosmium cardenasii</i>	Ca	Pm	(+)	(-)		16° 07' S, 61° 43' O	Mendivelso et al. 2014
Fabaceae	<i>Amburana cearensis</i>	Ca	Pm	(+)	(-)		16° 09' S, 60° 47' O	Paredes-Villanueva 2015
Fabaceae	<i>Anadenanthera macrocarpa</i>	Ca	Pm	(+)	(-)		16° 07' S, 61° 43' O	Mendivelso et al. 2014
Fabaceae	<i>Caesalpinia pluviosa</i>	Ca	Pm	(+)	(-)		16° 07' S, 61° 43' O	Mendivelso et al. 2014
Fabaceae	<i>Centrolobium microchaete</i>	Ca	Pm	(+)	(-)		16° 07' S, 61° 43' O	Mendivelso et al. 2014
Fabaceae	<i>Centrolobium microchaete</i>	Sc	Pm	(+)	(-)		16° 12' S, 62° 01' O	López y Villalba 2011
Fabaceae	<i>Geoffroea spinosa</i>	Ca	Pm	(+)			04° 21' S, 80° 15' O	C.I. Espinosa-J.J. Camarero (*)
Fabaceae	<i>Machaerium scleroxylon</i>	Sc	Pm	(+)	(-)	(+)	18° 19' S, 59° 46' O	Paredes-Villanueva et al. 2013
Fabaceae	<i>Mimosa acantholoba</i>	Ca	Asd	(+)	(-)	(+)	16° 39' N, 95° 00' O	Brienen et al. 2010a
Fabaceae	<i>Mimosa tenuiflora</i>	Ca	Pm	(+)			08° 04' S, 37° 12' O	Mattos et al. 2015
Fabaceae	<i>Parkinsonia praecox</i>	Ca	Pm	(+)	(-)	(+)	11° 46' N, 72° 47' O	Ramírez y del Valle 2012
Fabaceae	<i>Prosopis pallida</i>		Pm	(+)		(-)	05° 10' S, 80° 38' O	López et al. 2005
Fabaceae	<i>Prosopis sp</i>	Pe		(+)			04° 41' S, 80° 27' O	Rodríguez et al. 2005
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i>	Ca		(+)	(-)		16° 08' S, 62° 01' O	Paredes-Villanueva et al. 2016
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	Ca	Pm	(+)			19°03' N, 90° 00' O	Brienen et al. 2010b
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	Ca		(+)			10° 45' N, 85° 30' O	Enquist y Leffler 2001
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Sc - Ca	Pm	(+)			04° 02' N, 76° 10' O	H.A. Mendivelso et al. (*)

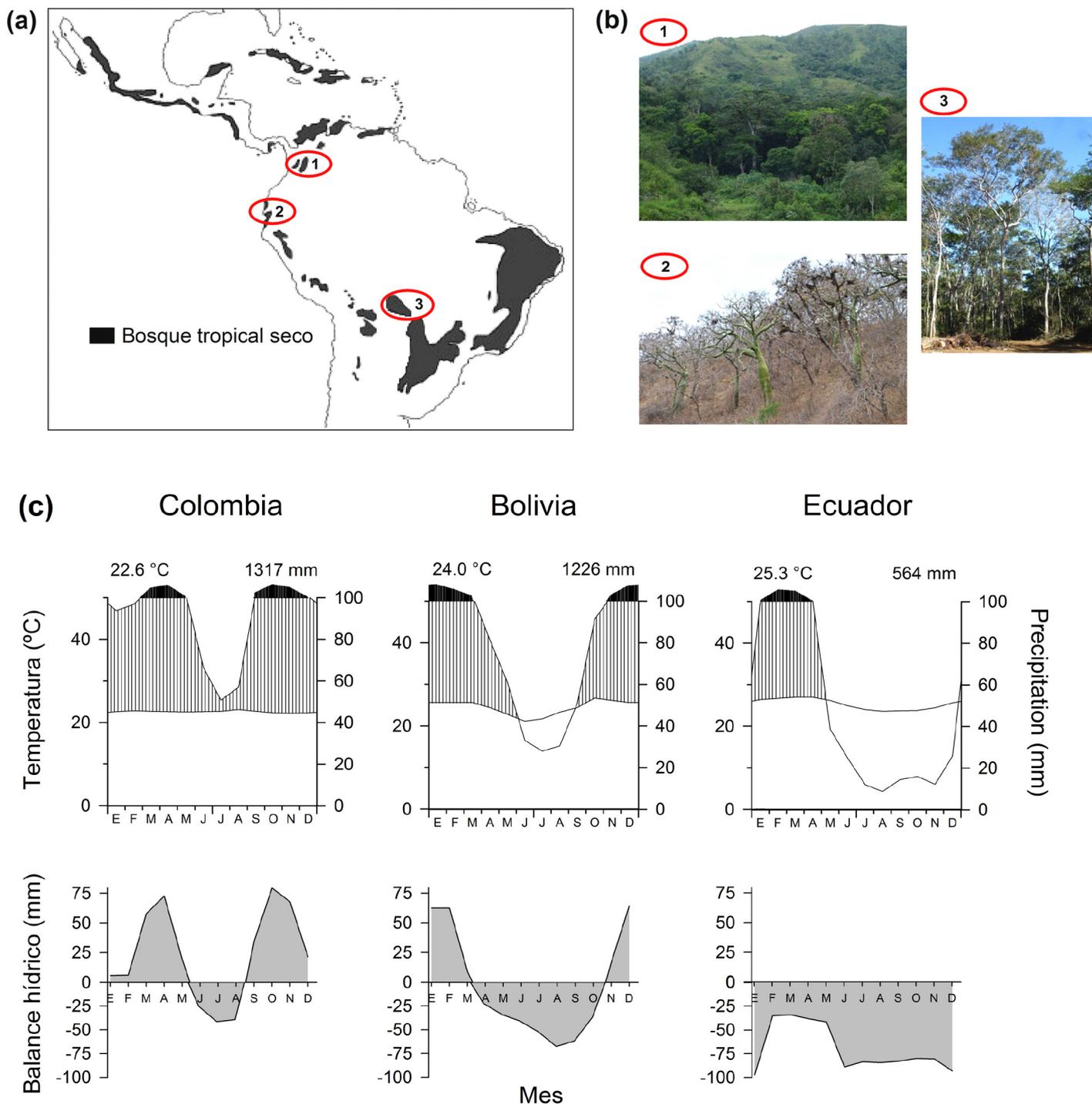


Figura 1. Mapa (a), imágenes (b) y diagramas climáticos con los correspondientes balances hídricos (c), calculados como diferencias entre la precipitación y la evapotranspiración potencial, en tres bosques neotropicales secos ubicados en Colombia (bosque interandino; número 1 en el mapa), Ecuador (bosque tumbesino; número 2 en el mapa) y Bolivia (bosque chiquitano; número 3 en el mapa). Los valores indicados en los diagramas climáticos corresponden a la temperatura media anual y la precipitación total anual obtenidas para estaciones próximas a los tres sitios de estudio (Colombia, Tuluá-Farfán 4° 06' N, 76° 14' W, 955 m s.n.m.; Ecuador, Arenillas, 3° 55' S, 80° 08' E, 15 m s.n.m.; Bolivia, Concepción, 16° 15' S, 62° 06' W, 410 m s.n.m.). El mapa fue modificado de Pennington et al. (2000). La foto del bosque ecuatoriano fue tomada por C.I. Espinosa.

Figure 1. Map (a), images (b) and climate diagrams and related water balances (c), calculated as differences between precipitation and potential evapotranspiration, in three neotropical dry forests located in Colombia (Inter-Andean forest; number 1 in the map), Ecuador (Tumbesian forest; number 2 in the map) and Bolivia (Chiquitano forest; number 3 in the map). Values shown in climate diagrams correspond to the mean annual temperature and the total annual precipitation obtained from nearby climatic stations (Colombia, Tuluá-Farfán 4° 06' N, 76° 14' W, 955 m a.s.l.; Ecuador, Arenillas, 3° 55' S, 80° 08' E, 15 m a.s.l.; Bolivia, Concepción, 16° 15' S, 62° 06' W, 410 m a.s.l.). The map was modified from Pennington et al. (2000). The image of the Ecuador forest was taken by C.I. Espinosa.

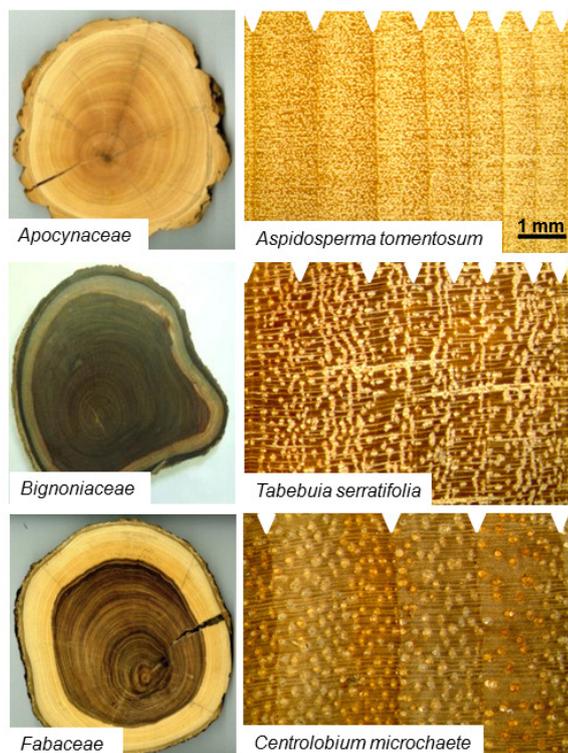


Figura 2. Rodajas y cortes transversales de madera de tres especies de árboles del BTS Chiquitano (Bolivia). Los límites de los anillos (bandas de parenquima terminal) están señalados por los triángulos blancos en las imágenes de la derecha en las que el crecimiento va desde la izquierda (médula) hacia la derecha (corteza). Modificado de Mendivelso et al. (2013).

Figure 2. Wood discs and transversal sections of three tree species from a Bolivian Chiquitano tropical dry forest. The ring boundaries (bands of marginal parenchyma) are indicated by white triangles in the right-hand images (growth goes from the left –pith– to the right –bark). Modified from Mendivelso et al. (2013).

Se pueden consultar detalles de este método para las especies del BTS en Mendivelso et al. (2016). Otro método para determinar la periodicidad anual de los anillos consiste en hacer una herida al cambium (Mariaux 1967), lo que generará una cicatriz que posteriormente será identificable en la madera (Worbes 1999; Lisi et al. 2008).

Los métodos anteriormente descritos requieren de una extracción de muestras del tronco que son procesadas en el laboratorio. Por el contrario, existe un método no invasivo para estimar el ritmo anual del crecimiento radial de los árboles usando dendrómetros manuales y automáticos de banda (Fig. 3), los cuales se han utilizado en varios BTSs (Worbes 1999; Lisi et al. 2008; Volland-Voigt et al. 2010; Mendivelso et al. 2016). El uso de dendrómetros de banda manuales permite registrar cambios temporales en el perímetro del tronco mediante mediciones periódicas (p.ej. quincenales o mensuales). Por su parte, el uso de los dendrómetros de banda automáticos además de registrar la variación del almacenamiento de agua en el tronco, manifestada como ciclos diarios de hinchamiento-contracción, sirve para complementar los datos de la xilógenesis (Fig. 3). En particular, los dendrómetros automáticos de banda registran cambios en el perímetro del tronco a escalas temporales muy pequeñas (minutos a horas), lo que permite identificar tres fases en la dinámica del incremento radial: contracción, recuperación e incremento (Fig. 4). La última fase es considerada como una estimación del crecimiento real, es decir, de la producción de células del xilema (Deslauriers et al. 2007). Se debe tener precaución en el uso de los dendrómetros como herramientas fiables para medir el crecimiento de árboles en los BTSs, ya que generalmente sobreestiman los valores con respecto a las mediciones obtenidas de las muestras de madera y además, recogen fases marcadas de contracción del tronco en respuesta a sequías prolongadas (Mendivelso et al. 2016).

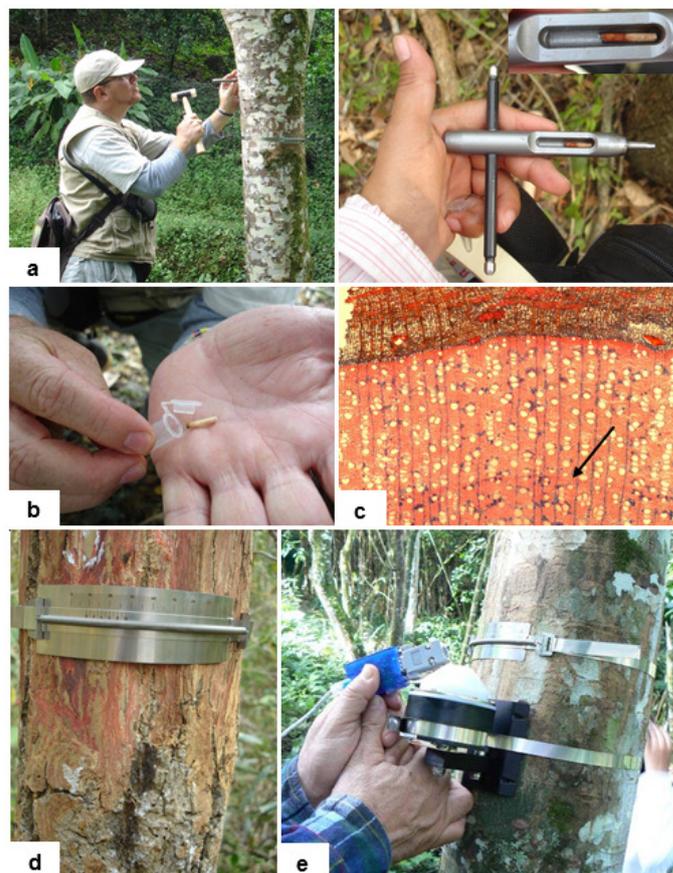


Figura 3. Métodos usados para evaluar el crecimiento radial de los árboles a escala intra anual. Extracción con el extractor Trephor (a y b) de un microcore (c), aspecto de un corte histológico (d) mostrando un límite de un anillo de crecimiento (flecha) en *Acosmium cardenasii*, una especie arbórea endémica del BTS Chiquitano (Bolivia). Las figuras inferiores muestran dendrómetros de banda manual (e) y automático (f) colocados respectivamente en *Aspidosperma cylindrocarpon* ubicado en el bosque chiquitano y en *Cordia alliodora* localizado en un bosque seco interandino de Colombia mostrando la descarga de datos.

Figure 3. Methods used to evaluate changes in radial growth of trees at intra-annual scales. Extraction of a microcore (c) using the Trephor mini-borer (a and b), aspect of an histological sample (d) showing the ring boundary (arrow) in *Acosmium cardenasii*, a tree species endemic to the Bolivian Chiquitano tropical dry forest. The lowermost plots show manual (e) and automatic (f) band dendrometers placed respectively in an *Aspidosperma cylindrocarpon* tree from the Chiquitano dry forest and in a *Cordia alliodora* tree located in a Colombian Inter-Andean dry forest (data downloading is shown in the last figure).

Todos los métodos descritos anteriormente implican un estudio temporal previo (mínimo de un año) para determinar la periodicidad anual de los anillos de crecimiento. Sin embargo, existen varias alternativas cuando no se dispone de ese tiempo antes de iniciar un estudio dendrocronológico. La primera alternativa consiste en realizar una revisión bibliográfica exhaustiva para determinar si existen estudios sobre la anatomía de la madera que permitan determinar la presencia de anillos de crecimiento en la especie (Stahle 1999); este tipo de información también puede ser consultada en bases de datos de libre acceso en Internet (p. ej. <http://insidewood.lib.ncsu.edu> y <https://www.wsl.ch/dendropro/xylemdb/>). La segunda alternativa es utilizar métodos indirectos, tales como el conteo de anillos en individuos con edad conocida (plantaciones de árboles) o realizar análisis con dataciones complementarias basadas en el contenido de ^{14}C de la madera y de la atmósfera, ya que este último casi se duplicó entre 1950 y 1964 por efecto de las pruebas nucleares que involucraron la explosión de bombas atómicas durante la “Guerra Fría” (Worbes 1995). Dentro de esta alternativa indirecta también se pueden obtener otras variables de la madera relacionadas con densitometría, dendroquímica y variación de distintos tipos de isó-

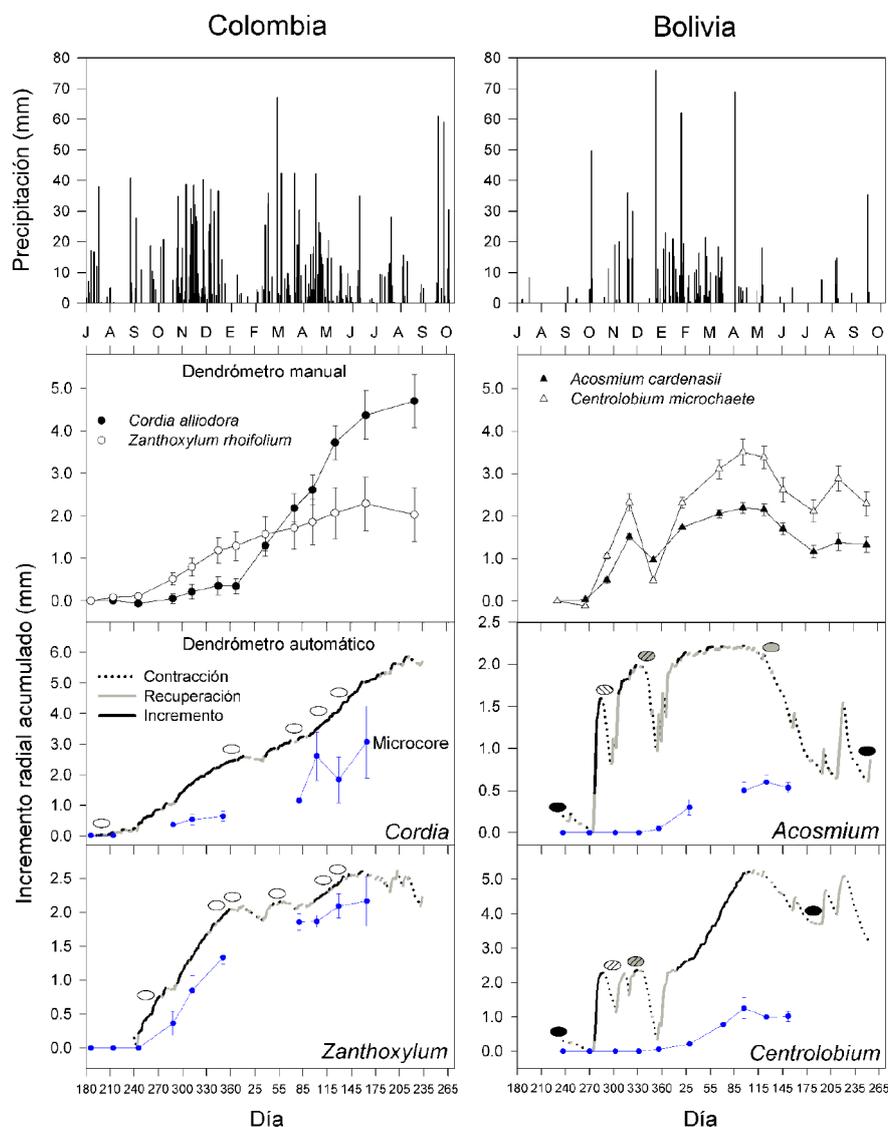


Figura 4. Variaciones de las precipitaciones (gráficas superiores) y del incremento radial acumulado del tronco en dos BTSs estudiados en Tuluá (Colombia) y Concepción (Bolivia). El crecimiento se cuantificó extrayendo microcores (líneas azules con símbolos). Se indican tres fases de cambios del grosor del tronco (contracción, recuperación, incremento). Los óvalos blancos lisos representan la producción de nuevas hojas en dos especies semi-caducifolias del BTS de Colombia, y los óvalos blancos rayados en las dos especies caducifolias del BTS de Bolivia, los óvalos grises rayados representan el momento en el que las copas están cubiertas en su totalidad por hojas, los óvalos grises muestran el inicio de la caída de las hojas y los óvalos negros la pérdida total del follaje. Los valores son medias \pm error estándar. Modificado de Mendivelso et al. (2016).

Figure 4. Variability of precipitation (uppermost plots) and trunk cumulative radial increment in two tropical dry forests (TDFs) studied in Tuluá (Colombia) and Concepción (Bolivia) sites. The radial growth was quantified by extracting microcores (blue lines with symbols). Three phases of changes in trunk thickness are shown (contraction, recovery, increment). Open ovals show the production of new leaves in two semi-deciduous species from the Colombian TDF, whereas hatched ovals show the production of new leaves in two deciduous species from the Bolivian TDF. Hatched grey ovals represent the moment when canopies are fully covered by leaves, grey ovals indicate the beginning of leaf shedding, and black ovals show the full leaf shedding. Values are means \pm standard error. Modified from Mendivelso et al. (2016).

topos, aunque la naturaleza anual de las fluctuaciones observadas en estos datos no siempre está clara (Worbes 1995; Brienen y Zuidema 2003; Dezzeo et al. 2003; del Valle et al. 2012). La tercera alternativa es trabajar directamente con las muestras de madera usando métodos dendrocronológicos como la datación visual cruzada o sincronización que se explica después con más detalle (Worbes 1995; Stahle 1999). En bosques tropicales se recomienda trabajar con secciones transversales de los troncos (rodajas), que pueden ser obtenidas en zonas de aprovechamiento forestal (Figs. 5c-d) o a partir de árboles muertos por causas naturales. Sin embargo, también se puede trabajar con testigos cilíndricos de madera extraídos con barrena de Pressler en especies con madera de baja densidad (Figs. 5a-b). Se puede consultar lo referente a los métodos empleados en el campo y laboratorio para trabajar con especies arbóreas tropicales en Brienen y Zuidema (2003).

Una vez las muestras están listas para ser observadas con una lupa binocular (Fig. 5f), se procede a realizar la datación visual de los anillos de cada individuo con relación a los otros individuos de la misma especie que crecen en la misma zona. Posteriormente,

se mide la anchura de los anillos en cada muestra datada, con una resolución de 1 o 10 μm (Fig. 5f). La validación estadística de las dataciones se lleva a cabo determinando el grado de sincronía entre las muestras mediante estadísticos como el coeficiente de correlación. El objetivo final de la datación de las muestras es la obtención de una serie media o cronología para cada población. Esta cronología puede utilizarse después para analizar las relaciones entre el clima y el crecimiento (Fritts 2001). Si se evidencia una correlación significativa entre la cronología y la variabilidad anual del clima, se puede inferir que los anillos de crecimiento son de carácter anual (Fig. 6). La precipitación y la temperatura, especialmente las temperaturas mínimas que muestran cierta oscilación estacional, son las variables climáticas que más se utilizan para analizar el efecto del clima sobre el crecimiento de las especies arbóreas en los BTSs mediante análisis de correlaciones (Enquist y Leffler 2001; Paredes-Villanueva et al. 2013). Sin embargo, también se pueden utilizar otras variables ambientales como el balance hídrico del suelo e índices de sequía (Fig. 6) (López y Villalba 2011; Mendivelso et al. 2013, 2014).



Figura 5. Métodos de campo y laboratorio: extracción de muestras de madera con la barrena de Pressler (a), testigos cilíndricos de madera recolectados (b), muestras recolectadas a partir de tocones usando una motosierra en zonas de aprovechamiento forestal (c), rodajas de madera recolectadas, nótese la ausencia de la médula y el duramen en algunas de ellas (d), lijado de las rodajas (e), datación cruzada o sincronización visual y medición de los anillos anuales de crecimiento (f).

Figure 5. Field and laboratory methods: extraction of wood samples using a Pressler increment borer (a), collected cores (b), wood disc samples taken from stumps using a chain saw in areas of recent timber exploitation (c), collected discs, note the lack of pith and heartwood in some samples (d), sanding of discs (e), cross-dating or visual synchronization and measuring of tree-ring widths (f).

Evaluación del efecto del clima sobre los BTSs usando la dendrocronología

El uso de la dendrocronología en los BTSs permite evaluar la sensibilidad del crecimiento de los árboles a las condiciones climáticas locales (precipitación, temperatura, balance hídrico) y su relación con fenómenos atmosféricos que actúan a escala global tales como El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, de *El Niño-Southern Oscillation*). Los estudios dendrocronológicos realizados en diversos BTSs, muestran que el crecimiento de los árboles responde positivamente a las precipitaciones (p. ej. [Mattos et al. 2015](#)), reflejando la influencia de la disponibilidad hídrica en el desarrollo de las células del xilema. En la selección de estudios de la [Tabla 1](#) se encontraron relaciones positivas entre crecimiento y precipitación de algún mes o grupo de meses, principalmente durante la época húmeda del año. Sin embargo, cuando se evalúa la relación crecimiento-precipitación en especies arbóreas que coexisten, se ha encontrado que las respuestas a las precipitaciones son específicas de cada especie y se manifiestan con más fuerza en distintas escalas temporales, sugiriendo que los árboles poseen diferentes estrategias para crecer y usar el agua en los BTSs ([Enquist y Leffler 2001](#); [Mendivelso et al. 2013, 2014](#)). No obstante, estas conclusiones podrían ser incompletas ya que los estudios de la [Tabla 1](#) no comprenden todas las especies arbóreas tratadas en BTSs como por ejemplo las gimnospermas.

Se ha observado también que el crecimiento de algunas especies arbóreas de los BTSs responde a los cambios de temperatura. En la selección de estudios de la [Tabla 1](#), en casi la mitad de las

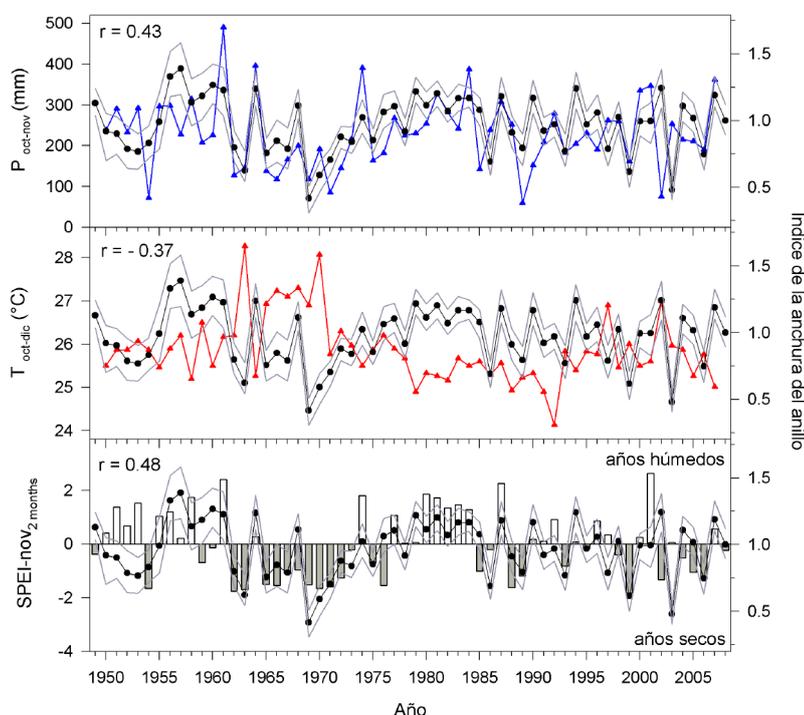


Figura 6. Relación entre los índices de la anchura del anillo (escala derecha) de *Acosmium cardenasii* (línea negra con círculos; las líneas grises muestran el error estándar), la precipitación total (línea azul con triángulos), la temperatura media (línea roja con triángulos, gráfica intermedia) y el índice de sequía SPEI (Standardized Precipitation Evapotranspiration Index, gráfica inferior). Los datos se muestran para el periodo 1949-2008 y corresponden al BTS Chiquitano (Bolivia). Se muestra el coeficiente de correlación de Pearson (r) entre las variables comparadas en cada gráfica. Estos coeficientes fueron en todos los casos significativos ($P < 0.05$). Modificado de [Mendivelso et al. \(2014\)](#).

Figure 6. Relationship between tree-ring width indices (right scale) of *Acosmium cardenasii* (black line with circles; grey lines show the standard error), total precipitation (blue line with triangles), mean temperature (red line with triangles, middle plot) and the SPEI (Standardized Precipitation Evapotranspiration Index) drought index (lower plot). Data correspond to the Bolivian Chiquitano tropical dry forest for the 1949-2008 period. Pearson (r) coefficients are shown for each pair of variables compared, being significant in all cases ($P < 0.05$). Modified from [Mendivelso et al. \(2014\)](#).

especies estudiadas se encontró una relación negativa entre crecimiento y temperatura media mensual. Las especies que crecen cerca del ecuador no parecen responder a la temperatura, probablemente debido a la baja variabilidad inter-mensual ($\leq 3^\circ\text{C}$) allí presente. Estudios en varias especies arbóreas de los BTSs a latitudes $\leq 10^\circ$ no detectaron respuestas del crecimiento a la variabilidad de la temperatura ([Enquist y Leffler 2001](#)). Por el contrario, a latitudes mayores ($> 11^\circ$), donde existe una mayor variabilidad inter-mensual de la temperatura ($\geq 5^\circ\text{C}$), sí se ha registrado un efecto negativo en el crecimiento, principalmente durante la época húmeda ([López y Villalba 2011](#); [Ramírez y del Valle 2011, 2012](#); [Paredes-Villanueva et al. 2013, 2016](#); [Mendivelso et al. 2014](#)). No obstante, estas conclusiones podrían estar sesgadas ya que la selección de estudios en los BTS de la [Tabla 1](#) no es exhaustiva.

El crecimiento también está relacionado con índices de sequía que integran la temperatura y la precipitación en un sólo parámetro. En el trabajo realizado por [Mendivelso et al. \(2014\)](#) en Bolivia, se utilizó el índice de sequía SPEI (por las siglas en inglés de *Standardized Precipitation Evapotranspiration Index*), el cual considera de manera explícita el efecto de la temperatura en la disponibilidad de agua a distintas escalas temporales ([Vicente-Serrano et al. 2010](#)). En general, las especies toleran las sequías intra anuales, mientras que el crecimiento es particularmente sensible a las sequías multianuales y tal sensibilidad es específica de cada especie ([Mendivelso et al. 2014](#)). Además, esta distinta sensibilidad del crecimiento a sequías de distinta duración se relaciona de manera inversa con variables funcionales como la densidad de la madera ([Mendivelso et al. 2013](#)).

Los fenómenos climáticos que actúan a gran escala como el ENSO afectan a las condiciones locales y pueden quedar registrados en los anillos de crecimiento (Brienen et al. 2010a). En los BTSs Tumbesinos del norte de Perú y sur de Ecuador, el Niño causa un inusual incremento de las precipitaciones, que conduce a un aumento del crecimiento correspondiente a asociaciones negativas entre el SOI –*Southern Oscillation Index*– y el crecimiento (Tabla 1) (ver p.ej. López et al. 2005; Rodríguez et al. 2005). Por el contrario, se ha observado una correlación positiva entre el crecimiento de los árboles y el SOI en BTSs de Colombia, Bolivia y México asociados a condiciones secas (Brienen et al. 2010a; Ramírez y del Valle 2011, 2012; Paredes-Villanueva et al. 2013). En contraste, en BTSs venezolanos no se encontró una relación SOI-crecimiento significativa (Worbes 1999). Sin embargo, estos patrones pueden estar sesgados porque no en todos los trabajos de BTSs se evalúa la relación del crecimiento con el SOI.

Varias publicaciones mencionan el potencial que tienen distintas especies arbóreas para realizar reconstrucciones de variables climáticas locales (p. ej. precipitación) y globales (ENSO) en los BTSs (Boninsegna et al. 2009). Sin embargo, son pocos los trabajos que han publicado reconstrucciones climáticas en este tipo de bosques. Así, *Centrolobium microchaete* se ha utilizado para reconstruir las precipitaciones del BTS Chiquitano (Bolivia) para un período de 180 años (López y Villalba 2011), mientras que *Capparis odoratissima* y *Parkinsonia praecox* se utilizaron en La Guajira (Colombia) para realizar reconstrucciones más cortas de 60 años (Ramírez y del Valle 2011, 2012). Cabe mencionar reconstrucciones dendroclimáticas más largas desde 1700 como la publicada por Anchukaitis et al. (2015) para Guatemala basada en una conífera (*Abies guatemalensis*).

Comprensión de la dinámica de los BTSs a través de los anillos anuales de crecimiento

La información almacenada en los anillos anuales de crecimiento permite reconstruir y comprender diversos aspectos del ciclo biológico de las especies arbóreas de los BTSs (dendroecología). Por ejemplo, determinar la longevidad de los árboles tropicales ha sido uno de los grandes enigmas en ecología. Para tal fin, se han utilizado algunos métodos indirectos como estimas derivadas de datos demográficos usando parcelas permanentes o la datación mediante ^{14}C antes explicada (Worbes 1995). Sin embargo, estos métodos presentan diversos inconvenientes y generalmente sobreestiman la edad. El único método directo y fiable para determinar la edad de los árboles tropicales con exactitud es contar los anillos anuales de crecimiento (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1998), pero no puede ser aplicado a todas las especies de árboles tropicales, ya que en algunas es difícil identificar los anillos, mientras que en otras es frecuente la presencia de huecos en el tronco (ver Fig. 5d). El trabajo realizado por Worbes y Junk (1999) registra edades de 400 a 500 años en la especie arbórea tropical *Cariniana legalis*, mientras que Rozendaal y Zuidema (2011) indican que la edad promedio para 19 especies arbóreas tropicales es de 101 años, con valores máximos de 241 años. En el caso de los BTSs bolivianos las edades máximas varían entre 96 y 223 años para *Aspidosperma tomentosum* y *Amburana cearensis*, respectivamente (Mendivelso et al. 2014; Paredes-Villanueva 2015).

Aunque no es una revisión específica para BTSs, Rozendaal y Zuidema (2011) recopilaron muchos de los principales estudios realizados sobre dendroecología en bosques tropicales. Clasificaron estos casos en tres grupos: (i) el desarrollo de cronologías largas para entender la respuesta del crecimiento o de otras variables fisiológicas (a menudo caracterizadas usando análisis cuantitativos de la anatomía de la madera o datos de isótopos estables como ^{13}C y ^{18}O) al cambio climático o al aumento de la concentración de CO_2 atmosférico a partir de la Revolución Industrial; (ii) la caracterización de la edad y de los patrones de crecimiento de árboles individuales que permite conocer cómo o cuándo al-

canzan el dosel del bosque (Brienen et al. 2010b) en relación a las perturbaciones que condicionan la dinámica forestal (p.ej. huracanes, sequías severas); y (iii) el uso de datos dendrocronológicos en modelos de crecimiento, que permite por ejemplo construir modelos de crecimiento y mejorar las estimaciones de los ciclos de corta o los tiempos necesarios para alcanzar el diámetro mínimo para el aprovechamiento forestal (Brienen et al. 2003; Brienen y Zuidema 2007). Específicamente, para los BTSs de Bolivia se determinó que los ciclos de corta, con el fin de lograr un aprovechamiento forestal sostenible, deben ser superiores a los 20 años que están estipulados en la ley forestal boliviana actual (López 2011; Paredes-Villanueva et al. 2013). Además, en los BTSs la disponibilidad de agua puede magnificar las diferencias intrínsecas en las tasas de crecimiento entre árboles de la misma especie. Por lo tanto, cuantificar a largo plazo la tasa de crecimiento individual (rápido o lento) mediante dendrocronología permite determinar de forma más precisa el turno de corta de una especie o de una población concreta de árboles explotados para la producción de madera (Brienen y Zuidema 2007). Por ejemplo, en el caso de tres especies de árboles caducifolios del BTS Chiquitano al SE de Bolivia, que pertenecen a la misma familia (Fabaceae) pero difieren en su tolerancia a la sombra y en la posición en el dosel, se observa que hay diferencias en el crecimiento radial acumulado (diámetro) entre los individuos de una misma especie (Fig. 7). Además, se observa que *Caesalpinia pluviosa*, una especie de dosel, parcialmente tolerante a la sombra y con una alta densidad de la madera es más longeva que *Centrolobium microchaete* (especie del dosel intolerante a la sombra) y *Acosmium cardenasii* (especie del sub-dosel tolerante a la sombra), ambas especies con densidades más bajas de la madera (Fig. 7).

Otra aplicación de la dendroecología consiste en reconstruir la dinámica de los bosques tropicales estimando las tasas de crecimiento y la edad de todas las especies presentes en una parcela y relacionándolas con la regeneración (reclutamiento) presente en el sotobosque (Worbes et al. 2003). En particular, el uso de los anillos anuales de crecimiento de las especies arbóreas de los BTSs ha permitido: (i) evaluar los patrones de establecimiento, inferidos a través de las distribuciones de edad; (ii) determinar el efecto de las perturbaciones naturales en la dinámica poblacional; (iii) estudiar la sucesión en bosques secundarios; y (iv) cuantificar la biomasa almacenada en la parte aérea de los árboles.

Las perspectivas de desarrollo de la dendroecología en BTSs son muy numerosas y abarcan múltiples escalas. Por un lado, permitirán conocer con más detalle los cambios de crecimiento a lo largo del tiempo en los BTSs en respuesta a perturbaciones (huracanes, incendios, deslizamientos de tierra, plagas) incluidas las talas o eventos climáticos. Además, el uso de los anillos anuales de crecimiento junto a otras herramientas (p. ej. análisis de isótopos estables, experimentos manipulativos, modelos de crecimiento) permitirán evaluar mejor el efecto de los cambios en las condiciones climáticas o de manejo forestal sobre el crecimiento y la supervivencia de los árboles para así obtener predicciones más realistas sobre las respuestas de los bosques tropicales al cambio global (Zuidema et al. 2013).

Para concluir, queremos destacar la necesidad de conocer la anatomía de la madera y su fenología (xilogénesis) como base para continuar con la identificación de especies potenciales para los estudios dendrocronológicos en los BTSs. Por su parte, la obtención de muestras de madera apropiadas (preferiblemente rodajas) junto a un conocimiento técnico adecuado permitirá reconocer, datar y medir los anillos anuales de crecimiento. Esto conllevará la reconstrucción y comprensión de diversos aspectos relacionados con los rasgos del ciclo biológico de las especies arbóreas de los BTSs, tales como la edad y las tasas de crecimiento. Esto a su vez, ayudará a comprender la dinámica de los BTSs a diferentes escalas temporales (décadas-siglos), y permitirá cuantificar o proyectar los turnos y diámetros mínimos de corta adecuados para cada especie de árbol, lo que conllevará un manejo más sostenible de los BTSs.

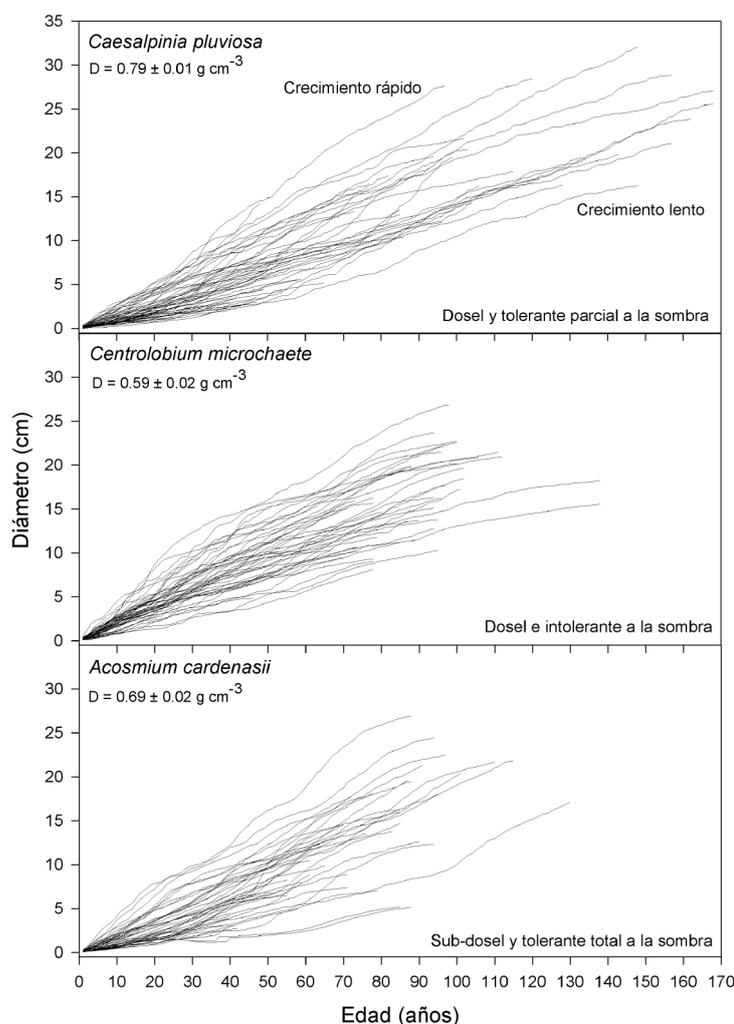


Figura 7. Relación entre el diámetro y la edad de los árboles de tres especies caducifolias de la familia Fabaceae en el BTS ChiQuitano (Bolivia). Cada línea corresponde a un individuo. Se indican los valores medios (\pm error estándar) de la densidad (D) de la madera (albura) para cada especie.

Figure 7. Relationship between age and diameter in trees of three deciduous species (Fabaceae) from ChiQuitano tropical dry forest (Bolivia). Each line corresponds to a different individual. The mean (\pm standard errors) values of wood (sapwood) density (D) are shown for each species.

Agradecimientos

Este estudio fue posible gracias al apoyo económico de los proyectos “Análisis retrospectivos mediante dendrocronología para profundizar en la ecología y mejorar la gestión de los bosques tropicales secos” (Fundación BBVA) y “Regeneración, crecimiento y modelos dinámicos de bosques tropicales secos: herramientas para su conservación y para el uso sostenible de especies maderables” (AECID 11-CAP2-1730, Ministerio de Asuntos Exteriores). Agradecemos a los revisores y a la editora por sus valiosos comentarios, los cuales permitieron mejorar la primera versión de este manuscrito.

Referencias

Alves, E.S., Angyalossy-Alfonso, V. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21: 3–30.

Anchukaitis, K.J., Taylor, M.J., Leland, C., Pons, D., Martin-Fernandez, J., Castellanos, E. 2015. Tree-ring reconstructed dry season rainfall in Guatemala. *Climate Dynamics* 45: 1537–1546.

Boninsegna, J.A., Argollo, J., Aravena, J.C., Barichivich, J., Christie, D., Ferrero, M.E. et al. 2009. Dendroclimatological reconstructions in South America: A review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281: 210–228. doi: 10.1016/j.palaeo.2009.07.020

Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20: 239–247.

Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A. 2003. Anillos de crecimiento de árboles maderables en Bolivia: su potencial para el manejo de bosques y una guía metodológica (Informe técnico No. 7), PROMAB / IGEMA. Riberalta, Bolivia.

Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A. 2007. Incorporating persistent tree growth differences increases estimates of tropical timber yield. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 302–306.

Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., Gómez, J.L. 2003. Recuperación del volumen de madera bajo diferentes ciclos de corta: resultados de simulaciones para seis especies maderables en el norte de Bolivia (Informe técnico No. 9), PROMAB. Riberalta, Bolivia.

Brienen, R.J.W., Lebrija-Trejos, E., Zuidema, P.A., Martínez-Ramos, M. 2010a. Climate-growth analysis for a Mexican dry forest tree shows strong impact of sea surface temperatures and predicts future growth declines. *Global Change Biology* 16: 2001–2012. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02059.x

Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., Martínez-Ramos, M. 2010b. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163: 485–496. doi:10.1007/s00442-009-1540-5.

Brienen, R.J.W., Schöngart, J., Zuidema, P. 2016. Tree rings in the tropics: insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. En: Goldstein, G., Santiago, L.S. (eds.), *Tropical Tree Physiology: Adaptations and Responses in a Changing Environment*, pp. 439–461. Springer, Suiza.

Cook, E.R., Kairiukstis, L. 1990. *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Kluwer, Dordrecht, Países Bajos.

Coster, C. 1927. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresbildung in den Tropen. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 37: 49–160.

del Valle, J.I., Ramírez, J.A., Herrera, D.A. 2012. Experiencias dendroclimáticas con árboles de ecosistemas contrastantes de Colombia. *Cuadernos de Geografía - Revista Colombiana de Geografía* 21: 117–126.

Deslauriers, A., Rossi, S., Anfodillo, T. 2007. Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? *Dendrochronologia* 25: 113–124. doi:10.1016/j.dendro.2007.05.003

Dezzeb, N., Worbes, M., Ishii, I., Herrera, R. 2003. Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapipe River, a tributary of the lower Orinoco River, Venezuela. *Plant Ecology* 168: 165–175.

Dirzo, R., Young, H.S., Monney, H.A., Ceballos, G. 2011. *Seasonally dry tropical forest: Ecology and conservation*. Island Press, Washington, Estados Unidos.

Enquist, B.J., Leffler, A.J. 2001. Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: Individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology* 17: 41–60. doi: 10.1017/S0266467401001031

Fritts, H.C. 2001. *Tree Rings and Climate*. Blackburn Press, Caldwell, Estados Unidos.

Giraldo-Jiménez, J.A.G. 2011. Dendrocronología en el trópico: aplicaciones actuales y potenciales. *Colombia Forestal* 14: 97–111.

Gutiérrez, E. 2009. La dendrocronología: métodos y aplicaciones. En: Nieto, X., Cau M.A. (eds.), *Arqueología Nàutica Mediterrània*, pp. 309–322. Universitat de Barcelona, Barcelona, España.

Lisi, C.S., Tomazello Fo, M., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R.B., Ferreira-Fedele, L., Voigt, A.R. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *IAWA Journal* 29: 189–207.

López, B.C., Sabaté, S., Gracia, C.A., Rodríguez, R. 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. *Journal of Arid Environments* 61: 541–554. doi:10.1016/j.jaridenv.2004.10.008

López, L. 2011. *Una aproximación dendrocronológica a la ecología y el manejo de los bosques tropicales secos del cerrado boliviano*. Tesis de doctorado, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.

- López, L., Villalba, R. 2011. Climate influences on the radial growth of *Centropium microchaete*, a valuable timber species from the tropical dry forests in Bolivia. *Biotropica* 43: 41–49. doi:10.1111/j.1744-7429.2010.00653.x
- Mariaux, A. 1967. Les cernes dans les bois tropicaux africains. Nature et périodicité. *Revue bois et forêts des tropiques* 114: 23–37.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E.R. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science* 3: 400–405.
- Mattos, P.P., Braz, E.M., Domene, V.D., Sampaio, E.V. de S.B., Gasson, P., Pareyn, F.G.C., Alvarez, I.A., Baracat, A., Araújo, E.L. 2015. Climate-tree growth relationships of *Mimosa tenuiflora* in seasonally dry tropical forest, Brazil. *CERNE* 21: 141–149. doi: 10.1590/01047760201521011460
- Mendivelso, H.A., Camarero, J.J., Obregón, O.R., Gutiérrez, E., Toledo, M. 2013. Differential growth responses to water balance of coexisting deciduous tree species are linked to wood density in a Bolivian tropical dry forest. *PLoS ONE* 8: e73855. doi:10.1371/journal.pone.0073855
- Mendivelso, H.A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E., Zuidema, P.A. 2014. Time-dependent effects of climate and drought on tree growth in a Neotropical dry forest: Short-term tolerance vs. long-term sensitivity. *Agricultural and Forest Meteorology* 188: 13–23. doi:10.1016/j.agrformet.2013.12.010.
- Mendivelso, H.A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E., Castaño-Naranjo, A. 2016. Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 216: 20–36. doi: 10.1016/j.agrformet.2015.09.014
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491–505.
- Paredes-Villanueva, K. 2015. *Dendrochronological growth characterization of timber species from moist to dry tropical forests in Bolivia*. Tesis de doctorado, Universidad de Córdoba, Córdoba, España.
- Paredes-Villanueva, K., Sánchez-Salguero, R., Manzanedo, R.D., Sopena, R.Q., Palacios, G., Navarro-Cerrillo, R.M. 2013. Growth rate and climatic response of *Machaerium scleroxylon* in a dry tropical forest in Southeastern Santa Cruz, Bolivia. *Tree-Ring Research* 69: 63–79. doi:10.3959/1536-1098-69.2.63
- Paredes-Villanueva, K., López, L., Navarro-Cerrillo, R.M. 2016. Regional chronologies of *Cedrela fissilis* and *Cedrela angustifolia* in three forest types and their relation to climate. *Trees - Structure and Function* doi: 10.1007/s00468-016-1391-8
- Pennington, T.R., Prado, D.E., Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261–273.
- Ramírez, J.A., del Valle, J.I. 2011. Paleoclima de La Guajira, Colombia; según los anillos de crecimiento de *Capparis odoratissima* (Capparidaceae). *Revista de Biología Tropical* 59: 1389–1405.
- Ramírez, J.A., del Valle, J.I. 2012. Local and global climate signals from tree rings of *Parkinsonia praecox* in La Guajira, Colombia. *International Journal of Climatology* 32: 1077–1088. doi:10.1002/joc.2335
- Rodríguez, R., Mabres, A., Luckman, B., Evans, M., Masiokas, M., Ektvedt, T.M. 2005. “El Niño” events recorded in dry-forest species of the lowlands of northwest Peru. *Dendrochronologia* 22: 181–186. doi:10.1016/j.dendro.2005.05.002
- Roig, F.A., Jimenez Osornio, J.J., Villanueva Diaz, J., Luckman, B., Tiessen, H., Medina, A., Noellemeier, E.J. 2005. Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. *Dendrochronologia* 22: 187–193. doi:10.1016/j.dendro.2005.05.007
- Rossi, S., Anfodillo, T., Menardi, R. 2006. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal* 27: 89–97.
- Rozendaal, D.M.A., Zuidema, P.A. 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees* 25: 3–16. doi:10.1007/s00468-010-0480-3
- Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Ludwigshausen, S., Horna, V., Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18: 581–597. doi:10.1017/S0266467402002389
- Schweingruber, F.H. 1988. *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. Reidel, Dordrecht, The Netherlands.
- Stahle, D.W. 1999. Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA Journal* 20: 249–253.
- Toledo, M., Poorter, L., Peña-Claros, M., Alarcón, A., Balcázar, J., Leaño, C., Licona, J.C., Llanque, O., Vroomans, V., Zuidema, P.A., Bongers, F. 2011. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology* 99: 254–264. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01741.x
- Tomazello Fo, M., Roig, F.A., Zevallos Pollito, P.A. 2009. Dendrocronología y dendroecología tropical: Marco histórico y experiencias exitosas en los países de América Latina. *Ecología en Bolivia* 44: 73–82.
- Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S., López-Moreno, J.I. 2010. A multiscale drought index sensitive to global warming: The standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of Climate* 23: 1696–1718. doi:10.1175/2009JCLI2909.1
- Volland-Voigt, F., Bräuning, A., Ganzhi, O., Peters, T., Maza, H. 2010. Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. *Trees - Structure and Function* 25: 39–48. doi:10.1007/s00468-010-0461-6
- Wheeler, E., Baas, P., Rodgers, S. 2007. Variations in dicot wood anatomy: a global analysis based on the insidewood database. *IAWA Journal* 28: 229–258.
- Worbes, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees: a review. *IAWA Journal* 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. doi:10.1046/j.1365-2745.1999.00361.x
- Worbes, M. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics - a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20: 217–231. doi:10.1078/1125-7865-00018
- Worbes, M., Blanchart, S., Fichtler, E. 2013. Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica - a multifactorial study. *Tree Physiology* 33: 527–536. doi:10.1093/treephys/tpt028
- Worbes, M., Fichtler, E. 2010. Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology. En: Junk, W.J., Piedade, M.F.T., Parolin, P., Wittmann, F., Schöngart, J. (eds.), *Central Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*, pp. 329–346. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Worbes, M., Junk, W.J. 1999. How old are tropical trees? The persistence of a myth. *IAWA Journal* 20: 255–260.
- Worbes, M., Staschel, R., Roloff, A., Junk, W.J. 2003. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 173: 105–123.
- Zuidema, P.A., Baker, P.J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Sterck, F. 2013. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18: 413–419. doi:10.1016/j.tplants.2013.05.006.