

CRECIMIENTO DE CUATRO ESPECIES DE LOS HUMEDALES FORESTALES DEL LITORAL PACIFICO COLOMBIANO

por

Jorge Ignacio del Valle - Arango¹

Resumen

Del Valle -Arango, J.I.: Crecimiento de cuatro especies de los humedales forestales del litoral Pacífico colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **21**(81): 445-466, 1997. ISSN: 0370-3908.

Durante 12 años se estudió el crecimiento en diámetro de *Otoba gracilipes* (Cuángare), *Eugenia* spp. (guayabillo), *Swartzia amplifolia* var. *rigida* (cuña) y *Pithecellobium latifolium* (pinde) en asociaciones de “guandal” y “cuangarial” en el delta del río Patía. Para estas especies disetáneas del sotobosque, el subdosel y el dosel, y mediante métodos estadísticos se establecieron modelos de las tasas de crecimiento según el modelo de von Bertalanffy en cuatro formas. Se obtuvieron ecuaciones de crecimiento diamétrico para cuatro variables, las cuales se discuten críticamente.

Palabras claves: Modelos de crecimiento, humedales forestales *Otoba gracilipes*, *Swartzia amplifolia*, *Pithecellobium latifolium*, costa pacífica, modelo de von Bertalanffy. Colombia. Bosques tropicales.

Abstract

During 12 years, growth in diameter of *Otoba gracilipes* (Cuángare), *Eugenia* spp. (Guayabillo), *Swartzia amplifolia* var. *rigida* (Cuña) and *Pithecellobium latifolium* (Pinde) was studied in “guandal” and “cuangarial” associations in the delta of the Patía river. For these species of the understory, the subcanopy and the canopy, models of growth were established using von Bertalanffy’s model in four forms. Equations of growth in diameter were obtained for four variables, which are discussed critically.

Key words: Growth models, Pacific coast, swamp forest, Colombia, von Bertalanffy’s model.

¹ Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Medellín. Apartado Aéreo 1779, Medellín. E mail: jidvalle@perseus.unalmed.edu.co

Introducción

El estudio y modelación del crecimiento de los árboles tropicales es un tema de gran importancia en varios campos de las ciencias biológicas, en especial, en la demografía, la teoría sucesional y la silvicultura. La ausencia de anillos de crecimiento en muchas especies, o sus irregularidades en otras, han conducido a un precario desarrollo de la epidimetría en especies naturales del trópico húmedo. Esta investigación intenta hacer un aporte a los métodos de la epidimetría y, en especial, al estudio del crecimiento de tres especies nativas de los humedales forestales turbosos del Pacífico Sur colombiano, localmente conocidos como bosques de *guandal*; son ellas: cuángare (*Otoba gracipiles* (Smith) Gentry: Myristicaceae), cuña (*Swartzia amplifolia* var *rigida* Cowan: Fabaceae), pinde (*Pithecellobium latifolium* (L.) Benth.: Mimosaceae) y de tres morfoespecies aun indeterminadas conocidas con el nombre de guayabillo (*Eugenia* spp.: Myrtaceae).

El problema

Gran parte de los estudios del crecimiento diamétrico de los árboles tropicales que no forman anillos anuales de crecimiento se han basado en el seguimiento del diámetro normal o a "la altura del pecho" (D) de numerosos árboles cuyos diámetros se marcan y miden en el mismo lugar durante varios años. Por lo regular, se establecen clases diamétricas de amplitudes relativamente arbitrarias, pudiendo ser mayores las de las especies de mayor tamaño. Luego se saca el promedio del crecimiento anual de los árboles ubicados en dicha clase al inicio del experimento. A partir de este punto se puede, bien estimar, o trazar una curva del diámetro en función del tiempo t (edad). Para ello se divide la amplitud de la primera clase diamétrica entre su crecimiento promedio, obteniendo su "tiempo de paso"; esto es, los años requeridos para que el "árbol promedio" atraviese la clase diamétrica menor; a esta se le suman los sucesivos "tiempos de paso" de las siguientes clases diamétricas. De esta manera se van obteniendo los años acumulados para alcanzar los sucesivos límites superiores de cada clase diamétrica. Con base en estos puntos se puede trazar una curva a través de los puntos del diámetro en función del tiempo. A veces se armoniza una curva entre los crecimientos medios por clase diamétrica *versus* las marcas de cada clase, ya sea a "mano alzada" o mediante modelos matemáticos apropiados (Foggie, 1945; Miller, 1952; Keay, 1961; Prince, 1971; Bell, 1971; Misra, 1974; Dance y Malleux, 1976; del Valle, 1979, 1985; Rai, 1980; Enright y Hartshorn, 1981; Luna, 1981), entre otros. Pocos han

empleado modelos compatibles de derivación-integración mediante los cuales se ajustan ecuaciones de la tasa de crecimiento diamétrica en función del diámetro ($dD/dt = f(D)$) los cuales, al integrarlos, producen una función $D = f(t)$ (del Valle, 1986; Vásquez, 1988; Chauchard, 1993; González, 1994); para ello se ha empleado la ecuación diferencial de crecimiento de von Bertalanffy (1976), también llamada de Richards y Chapman (Richards, 1959; Chapman, 1961). Hasta ahora pocos han registrado la varianza del crecimiento diamétrico o del área basal (Manokaran y Swaine, 1994; Alder, 1995; Contreras *et al.*, 1996), aunque sin consecuencias en el resultado final. Excepcionalmente (del Valle, 1996a) se han empleado los valores individuales del crecimiento diamétrico de cada uno de los árboles de la muestra, aunque Alder (1995) si lo hizo con los incrementos en el área basal. Autores como Lieberman y Lieberman (1987) han optado por una aproximación no determinística sino estocástica y proponen un método que permite determinar la trayectoria mínima, máxima y mediana del diámetro en función del tiempo. Esta es una aproximación interesante pero tiene el inconveniente de que las tres curvas se juntan en el diámetro máximo presente en la muestra, no permitiendo estimar la edad de árboles de la misma especie pero de dimensiones mayores de los muestreados, aunque crezcan en el mismo bosque.

Las aproximaciones determinísticas descritas son deficientes cuando se trata de determinar la curva de crecimiento de los árboles de grandes dimensiones de una especie, empleando el crecimiento promedio de todos los brinzales, latizales y fustales contenidos en la muestra por cuanto la mortalidad natural tiende a ser mayor en los árboles pequeños con menores tasas de crecimiento. En relación con este asunto Manokaran y Swaine afirman, basándose en experimentos de muy largo plazo (1949-85, 1947-85) realizados en las selvas malayas, lo siguiente: "Tanto en las parcelas de Bukit Lagong como de Sungei Menyala, la mortalidad fue significativamente mayor que el promedio en los árboles con incremento diamétrico negativo o que casi no crecieron y significativamente menor en los árboles de más rápido crecimiento" (Manokaran y Swaine, 1994 pág. 61). Las tasas de crecimiento bajas y aun negativas aportadas por los individuos que mueren en estadios juveniles afectan las curvas del $D = f(t)$ tendiendo a aumentar las edades requeridas para que los árboles alcancen un determinado diámetro. Si tal planteamiento es correcto, tendría sentido proponer que al construir la curva de crecimiento diamétrico de los árboles de grandes dimensiones, con base en la información de crecimiento aportada por ár-

boles de la misma especie, desde brinzales hasta los árboles más grandes disponibles en la muestra, sólo deben tenerse en cuenta los ejemplares de crecimiento más rápido. Esta hipótesis no es nueva; ya había sido planteada por **Nicholson** en 1965 según cita tomada de **Enright** y **Hartshorn** (1981); pero surge la pregunta "cuáles son los árboles de mayor crecimiento? Según **Whitmore** (1975) **Nicholson** empleó para estimar la edad de los árboles más grandes de Sepilok, Sabah, sólo el árbol de más rápido crecimiento en cada clase diamétrica de 9,55 cm de amplitud con el fin de determinar la "edad mínima" requerida para alcanzar su diámetro máximo. La "edad promedio" la determinó empleando todos los árboles de cada clase diamétrica. Tal respuesta motiva entonces otros interrogantes como estos: "por qué sólo un individuo? "no habrá un procedimiento más adecuado? "qué verificación o validación da fuerza a tal procedimiento? En particular, la validación es una de las mayores falencias en este tipo de estudios (**Alder**, 1995). Aquí se pretende abordar este tema empleando algunas especies de árboles que crecen en humedales forestales turbosos del delta del río Patía en Colombia.

Se conoce muy poco acerca del crecimiento de los árboles esciófitos cuyos individuos rara vez o nunca alcanzan el dosel y, por tanto, casi toda su vida transcurre en condiciones de penumbra. Ello se debe, muy probablemente, al poco interés que para la economía maderera tienen estas especies de tamaño pequeño, maderas densas, bajas tasas de crecimiento y, por lo regular, poco abundantes. En efecto, la gran mayoría de los estudios publicados se han concentrado en las llamadas especies comerciales de elevado valor económico y características contrastantes con el grupo antes mencionado; no obstante, las bajas tasas de crecimiento registradas para las especies del sotobosque y del subdosel, sugieren que algunos de sus ejemplares pueden ser tan o más viejos que los de especies emergentes; tal hipótesis se intentará verificar en esta investigación.

Materiales y métodos

Area de estudio

La información procede de los bosques de *guandal* del delta del río Patía en el Pacífico Sur colombiano. Aquí existen unas 125.000 ha de estos humedales forestales turbosos (Figura 1), en las llanuras de inundación localizadas entre los ríos del delta y la llanura mareal habitada por manglares (**del Valle**, 1996b). El clima ecuatorial con alta nubosidad durante gran parte del año sólo per-

mite 3,6 horas diarias en promedio de brillo solar; la temperatura promedio anual es de 26°C con muy pocas variaciones mensuales. La precipitación en los sitios de registro, según las isoyetas, varía de 3.500 a 4.000 mm anuales; la humedad relativa promedio es 89% (**del Valle**, 1994).

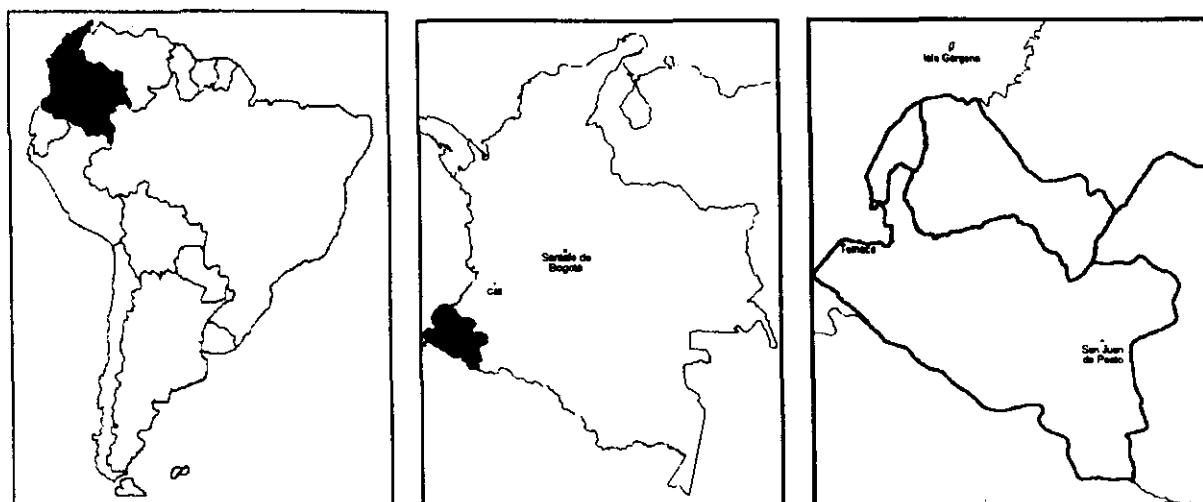
Los suelos, son histosoles formados por capas alternas de turba y sedimentos; se clasifican dentro del suborden Tropofibríst y se encuentran permanentemente saturados de agua dulce producto de las lluvias y, por tanto, oligotróficas; estas aguas son de color marrón rojizo oscuro, negras en apariencia, por su alto contenido de sustancias orgánicas; sus pHs entre 3,7 y 4,5 son extremadamente ácidos (**del Valle**, 1996b).

Parcelas permanentes

La información acerca del crecimiento de las especies procede de 12 parcelas permanentes cuyos diámetros normales (D); esto es, medidos a 1,30 m sobre el suelo, se midieron cada uno o dos años entre 1984 y 1996 (Tabla 1); el área total de las parcelas suma 8,0 ha. En los árboles con D ³ 10 cm se pintó una marca perimetral de color amarillo con pintura de alta calidad resistente a la intemperie, en lo posible de sólo un centímetro de ancho. Sobre esta misma franja se ha colocado la cinta diamétrica metálica (0,5 mm de precisión), en todas las mediciones. Los árboles con D ³ 10 cm de la parcela "El Esteron 4" se midieron con Microdendrómetro Sueco y precisión de 0,01 mm. Los árboles se numeraron consecutivamente tanto con pintura como con etiqueta de aluminio cuando su tamaño lo permitió; en los más pequeños sólo se empleó la etiqueta. Los árboles cuyas dimensiones se encuentran entre 1 y 10 cm se midieron con calibrador digital. (precisión de 0,01 mm); en éstos sólo se marcaron cruces en los puntos de apoyo iniciales del calibrador; sobre estos mismos puntos se efectuaron las mediciones todos los años. El diámetro mínimo de medición sobre todos los árboles de las parcelas fue de 10 cm en unas parcelas y de 5 cm en otras. Los árboles de tamaño menor se midieron en subparcelas contenidas dentro de algunas de las parcelas.

Selección de las especies

Se seleccionó la especie cuángare (*Otoba gracilipes* (Smith) Gentry: Myristicaceae) que, aunque es esciófita en su edad juvenil, como lo demostró **Moreno** (1996), emerge sobre el dosel y alcanza alturas hasta de 40 m y diámetros normales de 100 cm. También se seleccionaron cuatro especies o grupos de especies afines esciófitas



SURAMERICA

COLOMBIA

NARIÑO

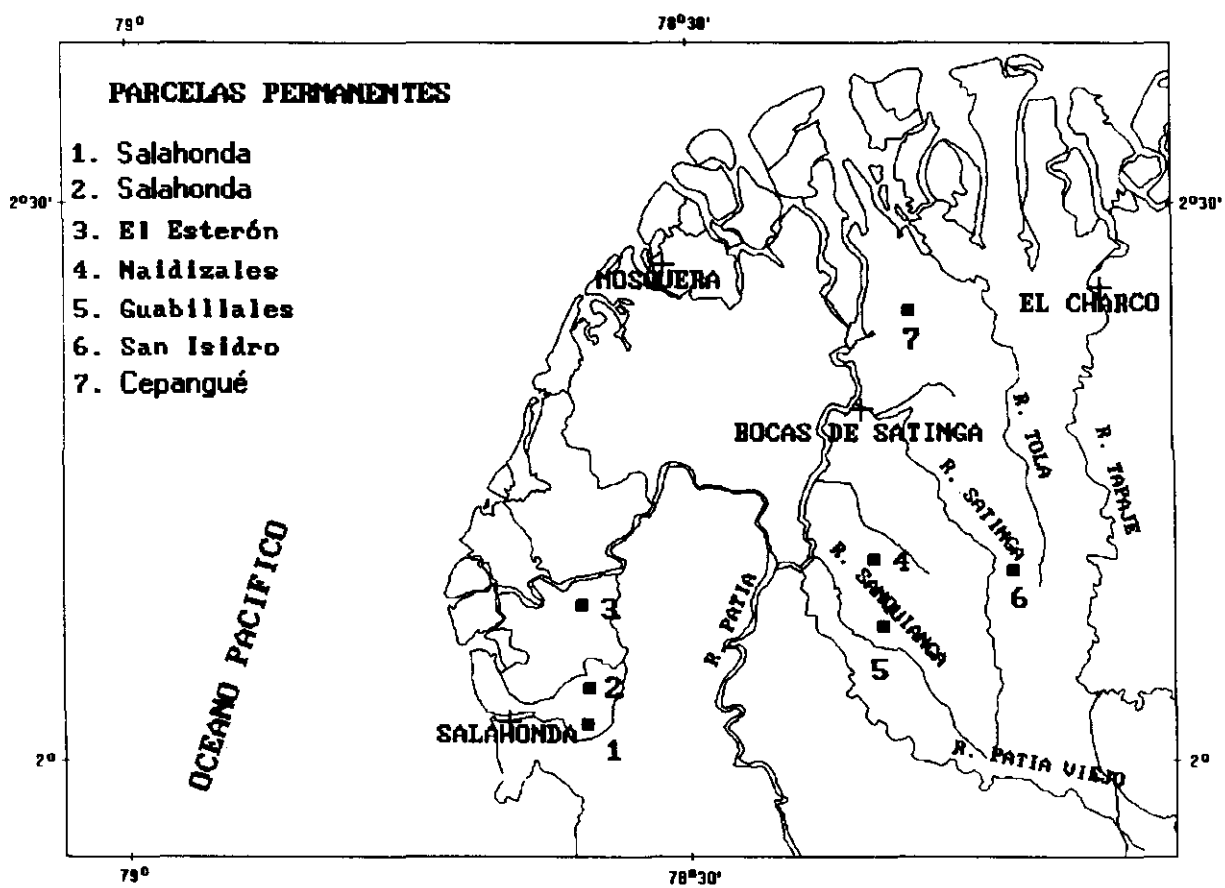


Figura 1: Area de estudio y localización de las parcelas permanentes.

cuyo tamaño casi nunca les permite llegar al dosel. Estas son: pinde (*Pithecellobium latifolium* (L.) Benth.: Mimosaceae), tres morfoespecies denominadas localmente guayabillo (*Eugenia* spp.: Myrtaceae) y cuña (*Swartzia amplifolia* var. *rigida* Cowan: Fabaceae). Pinde es una especie arbórea típica del sotobosque que rara vez sobrepasa los 15 cm de diámetro normal y excepcionalmente supera los 20 cm y 10 m de altura. Cuña rara vez sobrepasa los 25 cm de diámetro normal y excepcionalmente llega a los 35 cm y 15 m de altura. El complejo de tres morfoespecies denominado guabillo, comprende árboles cuya talla máxima es de 45 cm de diámetro y 25 m de altura; eventualmente estas especies pueden alcanzar el dosel, que en estos bosques se encuentra entre los 25 y 30 m de altura. Por sus tallas máximas se considera al pinde como especie del sotobosque, en tanto que a cuña y guayabillo del subdosel.

Cuángare es una especie de crecimiento relativamente rápido (del Valle, 1995) y muy abundante en estos bosques, al punto que en las asociaciones denominadas *guan dal* mixto y *cuangarial* tiende a ocupar el primero o segundo lugar en cuanto a su índice de valor de importancia (del Valle, 1996b), es una especie de madera sua-

ve (densidad \pm desviación estandar, $r = 0,308 \pm 0,050$; $n = 30$ árboles muestreados en el corazón a 1,30 m sobre el suelo) intensamente explotada para emplearla en la industria de la construcción. Su estructura diamétrica en J invertida da cuenta de su carácter disetáneo (Figura 2). Su arquitectura monopódica muestra un fuerte control epinástico, característica que sólo tiende a perderse en algunos ejemplares emergentes. Estas fueron las razones para seleccionar la especie. Pinde, guayabillo y cuña, aunque más escasas que el cuángare, se escogieron por cuanto se encuentran entre las especies más abundantes e importantes entre las dicotiledóneas del sotobosque y del subdosel; pero además, parecen ser muy ubicuas. Las tres especies tienen maderas relativamente densas (Pinde: $r = 0,608 \pm 0,038$; $n = 12$; Cuña: $r = 0,598 \pm 0,047$; $n = 10$. Guayabillo: $r = 0,668 \pm 0,046$; $n = 10$.) sus estructuras poblacionales tienden a ser disetáneas (Figura 2), crecen lentamente y revelan menor control epinástico predominando en ellas, por tanto, arquitecturas simpódicas.

Modelo de crecimiento

Se parte de la teoría del crecimiento expuesta por Ludwig von Bertalanffy en 1941 (Richards, 1959;

Tabla 1. Parcelas permanentes empleadas para el estudio

Parcela	Area m ²	Períodos de crecimiento años	Número de árboles							
			inicial ⁴		final ⁴					
El Esteron 1	7.740 ¹	1984/85-85/88-88/90-90/94-94/96	105	21	4	4	133	27	7	3
El Esteron 2	6.160 ¹	1984/85-85/88-88/90-90/92-92/95	132	27	0	0	196	20	0	0
El Esteron 3	5.000 ¹	1995/96	66	3	0	0	66	3	0	0
Salahonda 1	9.320 ¹	1988/90-90/92-92/95	195	39	3	8	93	24	0	0
Salahonda 2	4.200 ¹	1988/90-90/92-92/95	70	33	8	3	27	13	1	1
Cepangué 3	5.000 ²	1991/93-93/95	23	3	7	0	24	3	5	0
Cepangué 4	5.000 ²	1991/93-93/95	14	1	5	0	13	3	1	0
Naidizales 1	10.000 ¹	1990/92-92/94	87	6	0	0	102	16	1	0
Naidizales 2	5.000 ¹	1990/92-92/94	21	2	0	0	20	0	1	0
Naidizales 3	2.500 ³	1990/92-92/95	46	20	85	59	40	15	75	45
Guabillales	5.000 ²	1993/95	162	7	7	11	162	7	7	11
San Isidro	10.000 ¹	1993/95	51	0	8	0	51	0	7	0
Total	74.920		972	172	127	85	927	131	105	60

¹ D \geq 10 cm en toda la parcela; 1 cm \leq D < 10 cm en sub parcelas.

² D \geq 5 cm.

³ 1cm \leq D \leq 10 cm.

⁴ Cuángares, cuñas, guayabillos y pindes, respectivamente.

Chapman, 1961), e incluida en su libro años más tarde (von Bertalanffy, 1976). Para von Bertalanffy el crecimiento surge de la oposición entre el anabolismo y el catabolismo (Fotosíntesis y respiración en los vegetales, respectivamente); o sea, los árboles crecen cuando la fotosíntesis supera la respiración. Estas dos variables se expresan como funciones alométricas simples

$$dD/dt = h(D)^m - g(D) \quad m < 1, \quad (1)$$

donde: dD/dt = tasa de crecimiento diamétrico, cm año⁻¹,

D = diámetro normal, cm,

h = constante de proporcionalidad anabólica,

g = constante de proporcionalidad catabólica,

m = constante alométrica del anabolismo.

González (1994) propone la siguiente expresión

$$dD/dt = g'(D) - h'(D)^m \quad m > 1, \quad (2)$$

con $g' = -g$, y $h' = -h$.

La variable tiempo o edad (t) resulta de la integración de las ecuaciones (1) y (2). En $m = 1$ existe una indefinición matemática denominada "muro de Gompertz" (Osumi e Ishikawa, 1983); ello se subsana haciendo m muy próxima a la unidad por exceso o defecto. Si se establece la condición inicial: $D = D_0$ cuando $t = t_0$, entonces

$$D = A (1 - be^{-k(t-t_0)})^{1/(1-m)} \quad (3)$$

donde: $A = (h/g)^{1/(1-m)}$, asíntota del diámetro, cm,

$$k = (1-m)g,$$

$$b = 1 - (D_0/A)^{(1-m)},$$

$t - t_0$ es la edad (años) asociada con cada diámetro (D),

D_0 = diámetro inicial en t_0 , cm.

La forma de la curva depende del valor de m : si $m > 1$ la curva es sigmoideal, tipo logístico; en $m = 2$ se llama logística. Si $m < 1$ se llama tipo Mitscherlich y tiende a ser cóncava hacia abajo; en $m = 0$ se llama de Mitscherlich (Osumi e Ishikawa, 1983).

Con frecuencia sucede que en la muestra no se encuentran representados árboles de las mayores dimensiones de cada especie. Esta es la situación en los bosques de *guandal* del presente estudio por cuanto han sido intervenidos intensamente para la extracción maderera du-

rante las últimas cinco décadas (del Valle, 1993). Cuando esto sucede, la determinación de la asíntota basada en los estimadores de h , g y m , obtenidos mediante regresión de los modelos (1) y (2), empleando árboles muy pequeños en comparación con el máximo local de la especie, puede producir grandes sub o sobreestimaciones. En estas situaciones del Valle (1986) propone el siguiente procedimiento. En el mismo bosque se localizan y miden los árboles de mayor diámetro y que, de acuerdo con los habitantes locales, correspondan al máximo tamaño para la especie en el sitio; también es posible encontrar esta información en los registros de inventarios confiables realizados en el mismo bosque. Estimada la asíntota se procede así:

si $A = (h/g)^{1/(1-m)}$, entonces $g = h(A^{m-1})$; luego

$$dD/dt = h(D^m - A^{(m-1)} D), \quad (4)$$

donde: A = diámetro del árbol de mayor tamaño conocido en el bosque, el cual se asume como asíntota.

Con base en datos de inventarios y otras observaciones llevadas a cabo en los bosques de *guandal*, se obtuvieron las siguientes asíntotas para el diámetro normal: cuángare 100 cm, guayabillo 45 cm, cuña 35 cm, pinde 21 cm. Reemplazando estos valores en el modelo (4) se estiman h y m por mínimos cuadrados mediante regresión no lineal.

Algunas parcelas se han medido durante 12,5 años (El Esterón 1) en tanto que otras sólo durante año y medio a tres años (Guabillales, San Isidro, El Esterón 3); para hacer más comparable la información de crecimiento se ha fraccionado el aporte de los árboles de cada parcela entre un mínimo de 1,2 años y un máximo de cuatro años (Tabla 1). De esta manera cada árbol de las especies seleccionadas presente en la parcela El Esterón 1, por ejemplo, y que sobrevivió los 12,5 años, aportó cinco registros independientes: 1884/85, 85/88, 88/90, 90/94, 94/96. Tal fraccionamiento, además de homogenizar el aporte de las diferentes parcelas, está más de acuerdo con el cálculo diferencial que requiere que los Dd y Dt sean pequeños como para poder asumir las tasas de crecimiento anual diamétricas como dD/dt .

Con base en el método descrito se calculan las curvas de crecimiento de las cuatro especies en estas cuatro formas: 1. Con los registros individuales aportados por todos los árboles; 2. Con todos los registros de los árboles individuales a partir de la clase diamétrica de 30 cm en que los árboles superan el dosel (cuángare), o se pueden considerar "adultos" para las demás especies: 12 cm para

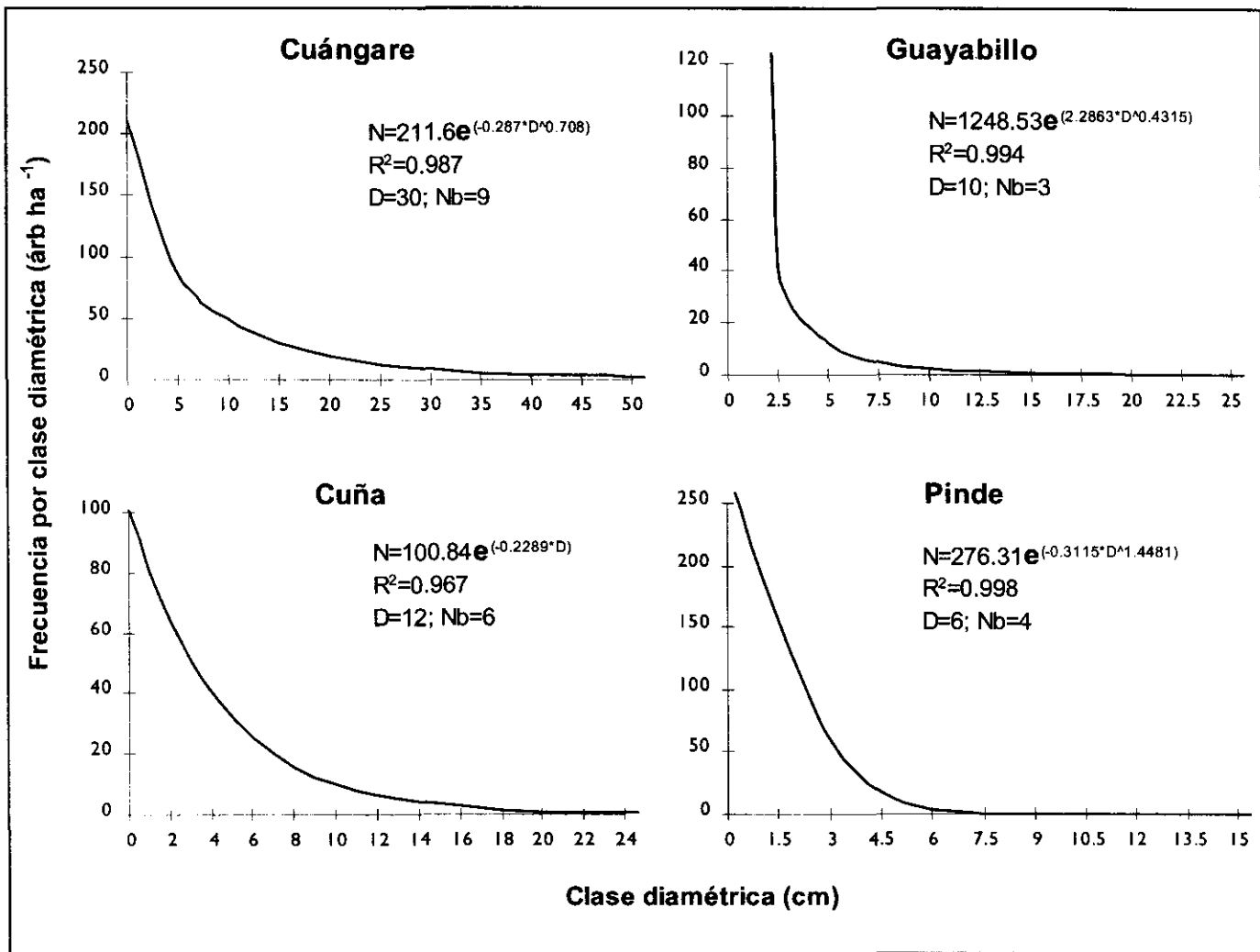


Figura 2. Estructura diamétrica de las cuatro especies; en cada una se señala el diámetro tope (D) y el número de árboles (Nb) tomados como base para calcular las curvas de mayor crecimiento. Para cuángare aportaron todas las parcelas de la tabla 1 excepto Naidizales 2, Naidizales 3 y El Esterón 3. Para guayabillo aportaron Naidizales 3, Cepangué 3 y 4 y San Isidro. Para cuña aportaron Naidizales 3, El Esterón 1 y 2 y Salahonda 1 y 2. Para pinde aportaron Naidizales 3, Salahonda y Guabillales.

cuña, 6 cm para pinde y 10 cm para guayabillo. Mediante las ecuaciones de las estructuras diamétricas contenidas en la Figura 2, se determinó el número de árboles por hectárea para éstos diámetros resultando para las cuatro especies 9, 3, 6 y 4 árboles ha^{-1} , respectivamente. Para las clases diamétricas inferiores a los límites previamente definidos, sólo se tuvo en cuenta la proporción correspondiente de los registros seleccionándolos por su mayor crecimiento. Así, por ejemplo, para la clase 30 cm cuángare, arrojó en una hectárea 9 árboles; para la clase

25-30 cm se tendrían en cuenta, entonces, sólo los 9 árboles; ha^{-1} de mayor crecimiento y no los de 11 restantes de la estructura diamétrica (Figura 1); pero como en esta clase hay 256 registros de crecimiento, este número equivalió a 209 registros seleccionados entre los de mayor crecimiento. De igual manera se procedió con todas las clases menores al límite establecido y para todas las especies. Este procedimiento se denominará en lo sucesivo árboles de mayor crecimiento; **3**. Con los promedios por clase diamétrica de todos los árboles ponderados por el número

de registros que aportan a cada promedio; 4. Con los promedios más la desviación estándar por clase diamétrica.

Validación

Se propone llevar a cabo una validación del método con base en las cuatro especies incluidas. Para ello se determinó la edad con C^{14} a muestras de madera extraídas del centro anatómico de secciones transversales en torno de 1,30 m sobre el suelo, o cuando el diámetro se normalizó si había contrafuertes en la base. Las muestras fueron cilindros torneados de 1,2 a 2,0 cm de diámetro y de 25 a 35 cm de longitud, cuyos pesos secos a 100 ± 1 °C oscilaron entre 30 y 90 gr. Este procedimiento permite determinar la edad de árboles cuya madera más antigua contenida en la sección se formó antes de 1950; esto es, la edad antes del presente (año de 1950). Cuando la madera se formó después de este año se empleó el llamado "efecto de las bombas" producido por las explosiones nucleares superficiales efectuadas en las décadas de los cincuenta y los sesenta (404 en esta última década según **Worbes** y **Junk** (1989). Estas explosiones aumentaron el contenido de C^{14} en la atmósfera alcanzando su máximo en el hemisferio norte entre 1963 y 1965 (**Stuiver et al.**, 1981; **Worbes**, 1995; **Worbes** y **Junk**, 1989). A partir de este punto nuevamente el contenido de C^{14} declinó. Entonces, determinando en una muestra extraída del centro del árbol su concentración de C^{14} (% moderno) y comparándola con los contenidos publicados para la evolución de estas variables en la atmósfera a partir de 1950, se determina la fecha de formación de esa madera y, por tanto, la edad del árbol debido a que la madera contiene C^{14} en igual proporción que el contenido de este isótopo en la atmósfera en el momento de su formación. Ahora bien, a una determinada concentración de C^{14} (% moderno) en la madera formada después de 1950, le pueden corresponder dos fechas diferentes por cuanto puede intersectar en dos puntos la curva del C^{14} atmosférico (Figura 3). Esta duda se resolvió determinando la concentración de C^{14} (% moderno) de una segunda muestra paralela al cilindro central de cada sección, pero situada unos 1,5 a 2,0 cm del centro. Ello permite dilucidar cual es la edad correcta en las edades posteriores a 1950. Pero, también, son una importante ayuda en muestras cuya madera se formó antes de ésta fecha. El pico de C^{14} (% moderno) es mayor en las altas latitudes que en el trópico y mayor en el hemisferio norte que en el sur (**Worbes** y **Junk**, 1989; **Stuiver et al.**, 1981); no obstante, como lo revelan las curvas de **Stuiver et al.** (1981), estas se juntan a partir de 1970. Para la datación se empleó la misma curva utilizada por **Worbes** y compañeros, tanto

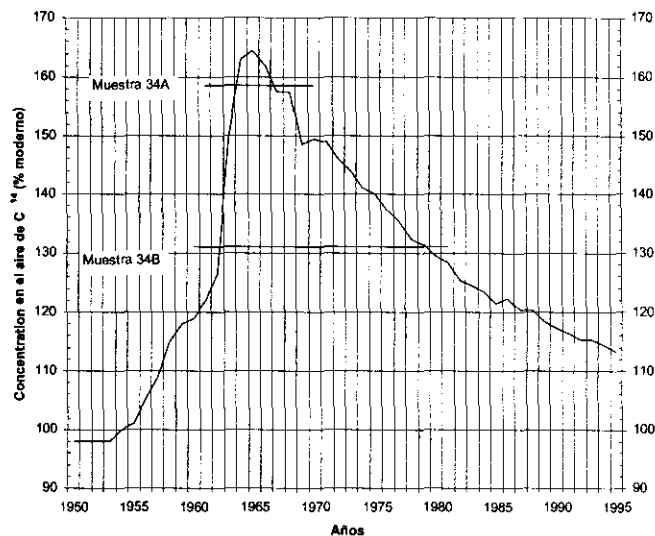


Figura 3. Niveles de radiocarbón en el aire del trópico de acuerdo con **Worbes** (1995) y **Worbes & Junk** (1989) hasta 1980; a partir de esta fecha se han empleado los datos gráficos de **Fruholmen**, Noruega, pero con el ritmo anual sugerido por los datos tabulares de **Smilde**, Holanda, (datos publicados por **Meijer et al.**, 1995). La muestra del centro del árbol 34 (34A) pudo haberse formado en 1964 o en 1967. La muestra lateral indica también dos fechas de formación posible: 1962 y 1978. Dado que esta muestra es más joven, se concluye que la fecha correcta de la muestra 34 A es 1967. El árbol tiene 29 años (1996-1967).

para el trópico sur en la Amazonia cerca de Manaus (**Worbes et al.**, 1992; **Worbes** y **Junk**, 1989) como en el trópico norte en las sabanas de Venezuela y en Costa Rica (**Worbes**, 1995; **Worbes** y **Junk**, 1989) la cual se extiende hasta 1980. A partir de este año y hasta 1994 se completó la curva con los datos gráficos de DC^{14} (‰) correspondientes a **Fruholmen**, Noruega, la cual presenta continuidad con la anterior, pero correlacionándola con los datos tabulares de **Smilde**, Holanda, para conservar las variaciones anuales según información publicada por **Meijer et al.** (1995). DC^{14} (‰) se transformó en C^{14} (% moderno) mediante la ecuación

$$C^{14} (\% \text{ moderno}) = (DC^{14} \text{‰}/10) + 100;$$

el resultado se aprecia en la Figura 3. Los análisis de C^{14} fueron realizados por el laboratorio *Beta Analytic Inc. de Miami, USA*, mediante la técnica radiométrica convencional: pretratamientos por lavado con alcali-ácido-alcali y síntesis final del benceno al que se le determinó el contenido de C^{14} en un espectrómetro de destellos (*Scintillation spectrometer*). El laboratorio empleó la dendrocalibración

de Pretoria (Vogel *et al.*, 1993) para transformar las edades AP en AD (*anno domine*) o edad calendario.

Selección de los árboles para análisis de C^{14}

Para el cuálgare se seleccionaron de las parcelas permanentes de El Esterón seis de los árboles de mayor diámetro. En cuanto a pinde, guayabillo y caña se seleccionaron de a cuatro: ocho en la parcela "El Esterón 1", uno en El Esterón 2, uno en guabillales y dos en el área de El Esterón fuera de las parcelas, buscando también los de mayores dimensiones.

Resultados y discusión

La Tabla 2 contiene las cuatro ecuaciones de regresión de las tasas de crecimiento, correspondientes al ajuste del modelo 4 para cada una de las cuatro especies; ellas son: 1, para todos los registros sin agrupar; 2, para los árboles de mayor crecimiento; 3, para los registros promediados por clase diamétrica; 4, para el promedio por clase diamétrica más la desviación estándar. A pesar de la amplia dispersión observada en los registros de crecimiento, y aún en sus promedios por clases diamétricas y en las desviaciones estándar (Figuras 5 a 8), 9 de las 16 regresiones fueron estadísticamente significativas ($p < 0,01$). En todos los casos la regresión que empleó el promedio de datos por clase diamétrica ponderada por el número de registros aportados mostró los mejores ajustes por cuanto explicó desde cerca del 81% de la varianza en el pinde hasta más del 98% en el cuálgare. El resultado es lógico por cuanto el promedio disminuye en gran medida la varianza asociada con el crecimiento dentro de cada clase diamétrica. Mientras en cuálgare y en guayabillo sólo las segundas regresiones no fueron significativas, en caña fueron significativas la segunda y la tercera y en el pinde la única que resultó significativa fue la tercera; en las demás, su coeficiente de determinación fue cero, reflejando el peor ajuste del modelo entre las cuatro especies.

La amplia dispersión de los registros de crecimiento individuales con crecimientos positivos muy altos e, inclusive, con crecimientos negativos, podría contener algunas observaciones extremas (*outliers*) y, por tanto, posibles de descartar desde la perspectiva estadística; ello no se hizo por cuanto la aleatoriedad de los errores implica que si se descartan los valores negativos la regresión se sesgaría hacia tasas de crecimiento mayores; además, el análisis cuidadoso de las mediciones sucesivas de los árboles que produjeron esos registros revelan que son coherentes y confiables.

La integración de las ecuaciones de tasas de crecimiento producen las respectivas ecuaciones de crecimiento diamétrico presentadas en la Tabla 3 y representadas en la Figura 9. Por su origen matemático y no estadístico se desconoce el ajuste de estas ecuaciones. Nótese en la citada figura que las ecuaciones para cada especie tienden a la equifinalidad en razón del empleo de la misma asíntota. Esta tendencia la concibió von Bertalanffy (1976) desde la formulación de su modelo.

Puesto que las edades estimadas con C^{14} corresponden al promedio del núcleo central analizado, cuyo diámetro fluctuó entre 1,2 y 1,5 cm, y no exactamente al centro del árbol, los diámetros de partida de las curvas (Do en la Tabla 3) que fluctúan entre 0,9 y 1,1 cm, tienen la virtud de compensar en gran medida el tiempo requerido por los árboles para la formación de dicho núcleo. No debe subestimarse la importancia de esta compensación por cuanto los modelos de este tipo son altamente sensibles a cambios en las condiciones iniciales como lo demostró Campos (1996) para el modelo logístico.

Las edades calibradas y sin calibrar de los 18 árboles analizados se presentan en la Tabla 4. Excepto los árboles 20, 14 y 8, a los que sólo se les analizó la muestra A, los demás presentan resultados de C^{14} para ambas muestras: A central, B lateral. Cuando ambas muestras fueron posteriores a 1950 sus contenidos de C^{14} (% moderno) permitieron una determinación muy segura de la edad. Además, las pequeñas desviaciones estándar de estas determinaciones (de $\pm 0,7\%$ a $\pm 0,9\%$) implican una probabilidad de error muy pequeña. Por ello, la determinación de la edad de los árboles 2, 10, 22, 19, 9 y 34, no presentó dudas. En dos árboles (5 y 15) la muestra A resultó posterior a 1950 y la B antes de este año, resultado contraevidente. Otro elemento que le agrega complejidad a la interpretación de las edades calibradas proviene del hecho de que en la porción de la curva de calibración útil para estos análisis, entre 1500 y 1950 AD, presenta cuatro máximos relativos y cuatro mínimos en razón de su trayectoria sinuosa (*wiggled*). Ello condujo a que las edades AP intersecaran en algunos casos varias veces la curva de calibración; como ocurre con la muestra 20A (200 ± 50 años AP) que la intersecó en cuatro puntos (Figura 8). Puesto que la mínima absoluta de la curva de calibración corresponde a $C^{14} \cong 92$ años AP y 1900 AD, las edades no calibradas (AP) menores de esta edad no intersecan la curva de calibración; por tanto, se desconocen sus edades calendario promedias, pero, de acuerdo con van Daalen *et al.* (1992), a quienes les resultaron varios árboles en esta situación, se puede afirmar que su madera se formó entre 1900 y 1950. Ello se

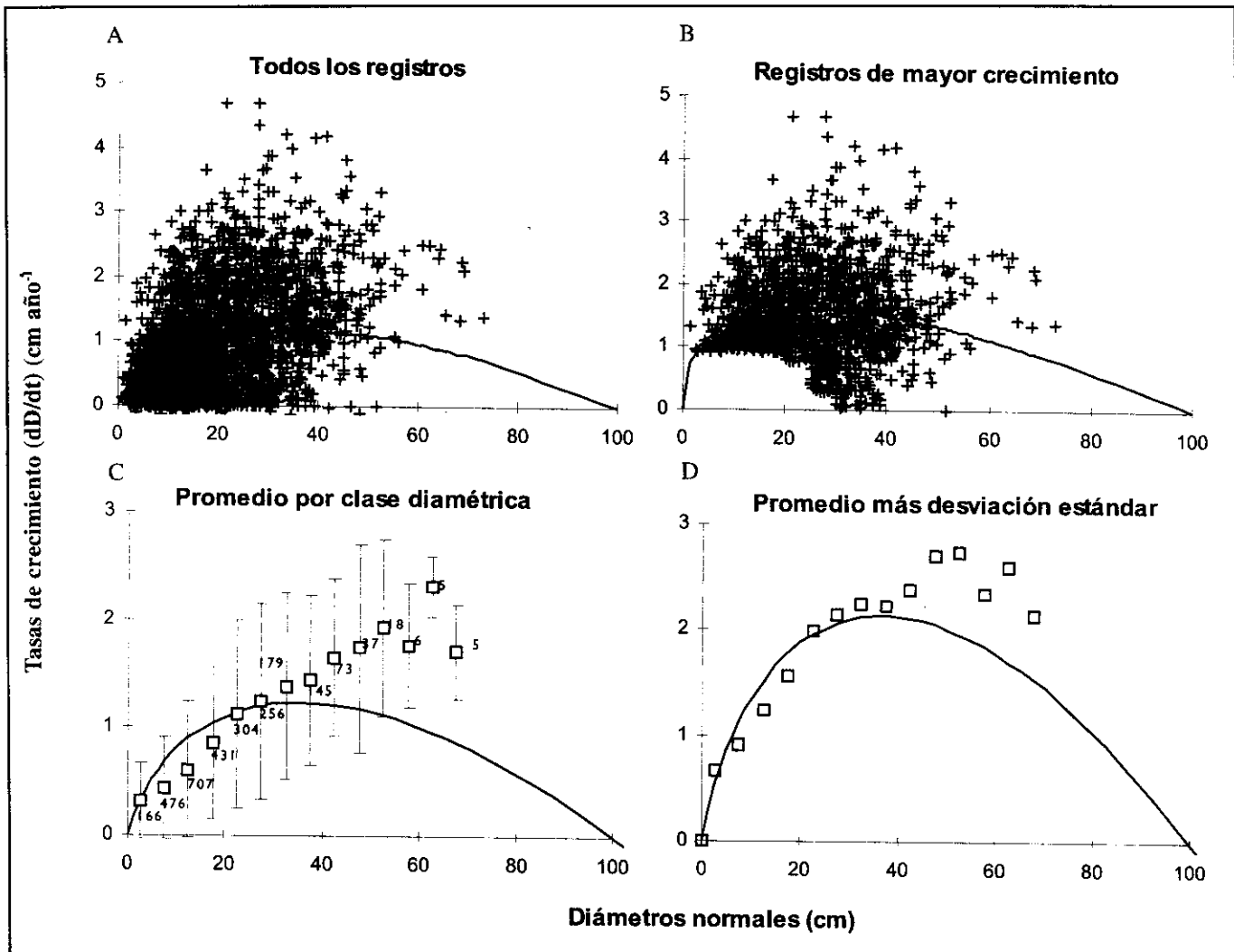


Figura 4. Datos experimentales y ecuación de las tasas de crecimiento para cuángare; **A** los registros de todos los árboles; **B** los registros de árboles de mayor crecimiento; **C** empleando el promedio ponderado por clase diamétrica, se presenta \pm la desviación estándar; **D** con base en el promedio de la desviación estándar.

presentó en ambas muestras del árbol 6 así como en la 17B, 15B y 18B. En estos casos, las intersecciones de 1σ ó 2σ aportan alguna ayuda. Finalmente, las edades C^{14} sin calibrar arrojaron desviaciones desde ± 50 hasta ± 60 años AP, muy altas comparadas con las obtenidas por van Daalen *et al.* (1992) para *Pterocarpus angolensis* en Sur Africa (de ± 15 a ± 21 años AP), pero de rango similar o inferior a las de Ash (1983, 1985, 1986) para *Agathis robusta* (± 55 a ± 85 años AP), *A. vitiensis* (± 48 a ± 100), así como las de Enright (citado por Enright y Hartshorn, 1981) para dos especies de *Araucaria* (± 80 a ± 115 años AP), todas estas especies del trópico de

Australia y de la isla de Fiji. Tan amplias desviaciones estándar en árboles relativamente jóvenes dificultan aún más el análisis en una porción de la curva considerada por Stuiver (1978), autor de una de las curvas de calibración más empleadas, como particularmente difícil de interpretar.

Se sabe que en los árboles pueden migrar compuestos orgánicos formados con posterioridad al núcleo central de la madera hacia el centro del árbol (Worbes y Junk, 1989; van Daalen *et al.*, 1992; Tamers y Hood, 1997). Estos "contaminantes" pueden dar lugar a dataciones con

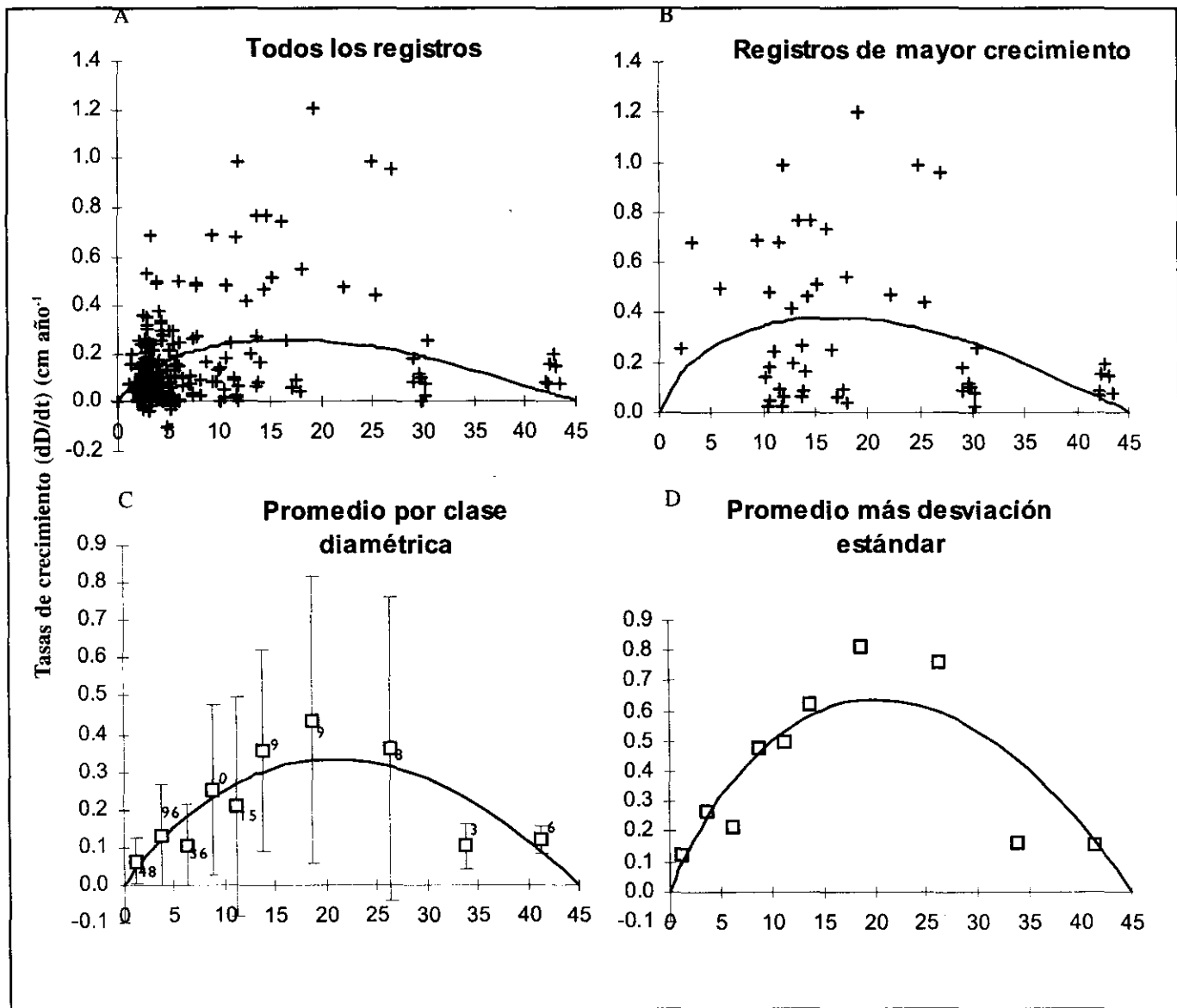


Figura 5. Como en la Figura 4 pero para guayabillo; más detalles en el texto.

radiocarbon muy jóvenes o muy viejas; los pretratamientos ácido-alcalí-acido tienden a eliminar tales compuestos orgánicos, en particular el lavado con NaOH pero, puesto que no aseguran su total eliminación, en ocasiones se acude al análisis de la celulosa pura (van Daalen *et al.*, 1992). El análisis por espectrometría de aceleración de masas, previa transformación de la muestra en grafito puro, también arroja resultados muy satisfactorios (Worbes y Junk, 1989), pero a menudo los hace prohibitivos. También debe tenerse en cuenta que las curvas de calibración se han elaborado analizando muestras compuestas de 10 a 20 años

de los árboles empleados en la calibración (van der Plich y Mook, 1987; Tamers y Hood, 1997); por tanto, poco detectan las variaciones del C^{14} producidas cada 11 años por las manchas solares (van der Plich y Mook, 1987). Puesto que muchas muestras pueden no cumplir con el criterio de los 10 a 20 años, las edades C^{14} se deben considerar como aproximaciones (Tamers y Hood, 1997).

Resta aún otro factor que puede disminuirle exactitud a la estimación de la edad de los árboles con C^{14} . En rodales densos los árboles juveniles presentes en el

Tabla 2. Ecuaciones de tasas de crecimiento de las cuatro especies, manipulando los datos en cuatro diferentes formas (véase nota de pie de página). Se incluye el tamaño de la muestra (n) y el coeficiente de determinación (% r²)

Especie	dD/dt (cm año ⁻¹) =	n ⁵	%r ²
Cuángare ¹	$3,6685(D^{0,9910} - 100^{(-0,0090)}. D)$	2808	17,27**
Cuángare ²	$0,6665(D^{0,4873} - 100^{(-0,5127)}. D)$	1253	0,00 ns
Cuángare ³	$0,6357(D^{0,9299} - 100^{(-0,0701)}. D)$	13	98,51**
Cuángare ⁴	$7,6150(D^{0,9908} - 100^{(-0,0092)}. D)$	13	65,48**
Guayabillo ¹	$0,9992(D^{0,9837} - 45^{(-0,0163)}. D)$	239	12,24**
Guayabillo ²	$1,2428(D^{0,9801} - 45^{(-0,0199)}. D)$	51	2,32 ns
Guayabillo ³	$-0,0034(D^{1,6494} - 45^{(0,6494)}. D)$	10	93,24**
Guayabillo ⁴	$-0,0103(D^{1,5661} - 45^{(0,5661)}. D)$	10	70,29**
Cuña ¹	$0,0747(D^{0,4415} - 35^{(-0,5585)}. D)$	250	0,001ns
Cuña ²	$0,3927(D^{-0,2665} - 35^{(-1,2665)}. D)$	106	14,81**
Cuña ³	$0,0799(D^{0,3646} - 35^{(-0,6354)}. D)$	11	94,17**
Cuña ⁴	$0,1572(D^{0,6087} - 35^{(-0,3913)}. D)$	11	19,5 ns
Pinde ¹	$1,1101(D^{0,9775} - 2I^{(-0,0225)}. D)$	151	0,00 ns
Pinde ²	$1,7537(D^{0,9718} - 2I^{(-0,0282)}. D)$	39	0,00 ns
Pinde ³	$1,8721(D^{0,9870} - 2I^{(-0,0130)}. D)$	6	80,75**
Pinde ⁴	$4,7251(D^{0,9867} - 2I^{(-0,0133)}. D)$	6	0,00 ns

¹Todos los registros individuales.

² Árboles de mayor crecimiento (Más detalle en el texto).

³Promedio ponderado de los registros por clase diamétrica.

⁴Promedio más la desviación estándar.

⁵Número total de registros (para 1 y 2) o de promedios por clase diamétrica (para 3 y 4).

**Significativo para p > 0,01.

ns. no significativo.

sotobosque captan CO₂ de la respiración del suelo y, por ello, tienen un contenido de radiocarbon diferente del atmosférico (Medina y Minchin, 1980)

A pesar de las dificultades mencionadas, la confrontación de los anillos de crecimiento en árboles tropicales

con su contenido de C¹⁴ ha demostrado ser de gran utilidad en estudios dendroclimatológicos y silviculturales (Ash, 1983, 1985, 1986; Worbes y Junk, 1989; Worbes, 1995) y ha servido para demostrar la existencia de anillos anuales tanto en árboles de las *várseas* amazónicas como del trópico australiano. Pero, a diferencia de los autores

Tabla 3. Ecuaciones de crecimiento de las cuatro especies correspondientes a la integración de las ecuaciones de las tasas de crecimiento (Tabla 2). Do es el diámetro menor registrado para cada especie ($D = D_0$ cuando $t = t_0$). Los superíndices de cada especie tienen igual significado que en la tabla 2, i en D_i tiene valores de 1 a 4 de acuerdo con el superíndice

Espece	D_0^s cm	$D_i =$ cm
Cuángare ¹	0,9	$100(1 - 0,0415 \exp[-0,0317(t - t_0)])^{111,1111}$
Cuángare ²	0,9	$100(1 - 0,9106 \exp[-0,0322(t - t_0)])^{1,9505}$
Cuángare ³	0,9	$100(1 - 0,2812 \exp[-0,0323(t - t_0)])^{14,2653}$
Cuángare ⁴	0,9	$100(1 - 0,0424 \exp[-0,0671(t - t_0)])^{108,6956}$
Guayabillo ¹	1,1	$45(1 - 0,0587 \exp[-0,0153(t - t_0)])^{61,3497}$
Guayabillo ²	1,1	$45(1 - 0,0712 \exp[-0,0229(t - t_0)])^{50,2512}$
Guayabillo ³	1,1	$45(1 + 10,1356 \exp[-0,0261(t - t_0)])^{-1,5399}$
Guayabillo ⁴	1,1	$45(1 + 7,1743 \exp[-0,0503(t - t_0)])^{-1,7665}$
Cuña ¹	1,1	$35(1 - 0,8552 \exp[-0,0057(t - t_0)])^{1,7905}$
Cuña ²	1,1	$35(1 - 0,9875 \exp[-0,0055(t - t_0)])^{0,7886}$
Cuña ³	1,1	$35(1 - 0,8890 \exp[-0,0530(t - t_0)])^{1,5738}$
Cuña ⁴	1,1	$35(1 - 0,7418 \exp[-0,0153(t - t_0)])^{2,5556}$
pinde ¹	1,0	$21(1 - 0,0662 \exp[-0,0234(t - t_0)])^{44,4444}$
Pinde ²	1,0	$21(1 - 0,0798 \exp[-0,0454(t - t_0)])^{35,4610}$
Pinde ³	1,0	$21(1 - 0,0388 \exp[-0,0234(t - t_0)])^{76,9231}$
Pinde ⁴	1,0	$21(1 - 0,0385 \exp[-0,0603(t - t_0)])^{75,1880}$

citados que contaron con árboles con anillos claramente visibles y concéntricos, los aquí estudiados carecen de ellos. A continuación se explica como se llegó a la edad calibrada de los árboles que presentaron dificultades.

Árbol 5: la muestra A arroja 41 años de edad de acuerdo con su contenido de C^{14} (% moderno), pero estas mediciones muy cercanas a 1950 pueden, en opinión de van Daalen *et al.* (1992), resultar con C^{14} (% moderno) levemente por encima del 100%, aunque hayan vivido durante poco tiempo después de 1950 y parte de su madera se haya formado antes de este año. Mediante tasas de crecimiento (diámetro dividido entre el crecimiento promedio anual basado en 12,5 años de mediciones) se estimó la edad en 30 años. En la muestra B, más joven, su edad C^{14} produce edades calibradas de 71, 181, 261 y

306 años, inconsistentes con la muestra A. Se decidió asignar a este árbol el promedio de la muestra A, 41 años, y la edad calibrada más reciente de la B 71 años, resultando 56 años. **Árbol 6:** ninguna de las dos fechas C^{14} sin calibrar intersectó la curva de calibración. Ello demuestra que su madera se formó entre los años 1900 y 1950. 2 s en la curva de calibración s = desviación estándar arroja edades para la muestra A, de 61 a 191 años y de 251 a 316 años; para la B estas son 271 a 321 años y 51 a 146 años; mediante tasas de crecimiento durante 12,5 años se estima la edad en 46 años. Por tanto, la edad más probable es de 61 años. **Árbol 7:** la edad C^{14} de la muestra A al intersectar la curva de calibración sugiere estas edades: 51, 196, 221 y 321 años; la muestra B: 81, 116, 161 y 171 años. La edad más cercana a la estimada con tasas de crecimiento (35 años para 12,5 años

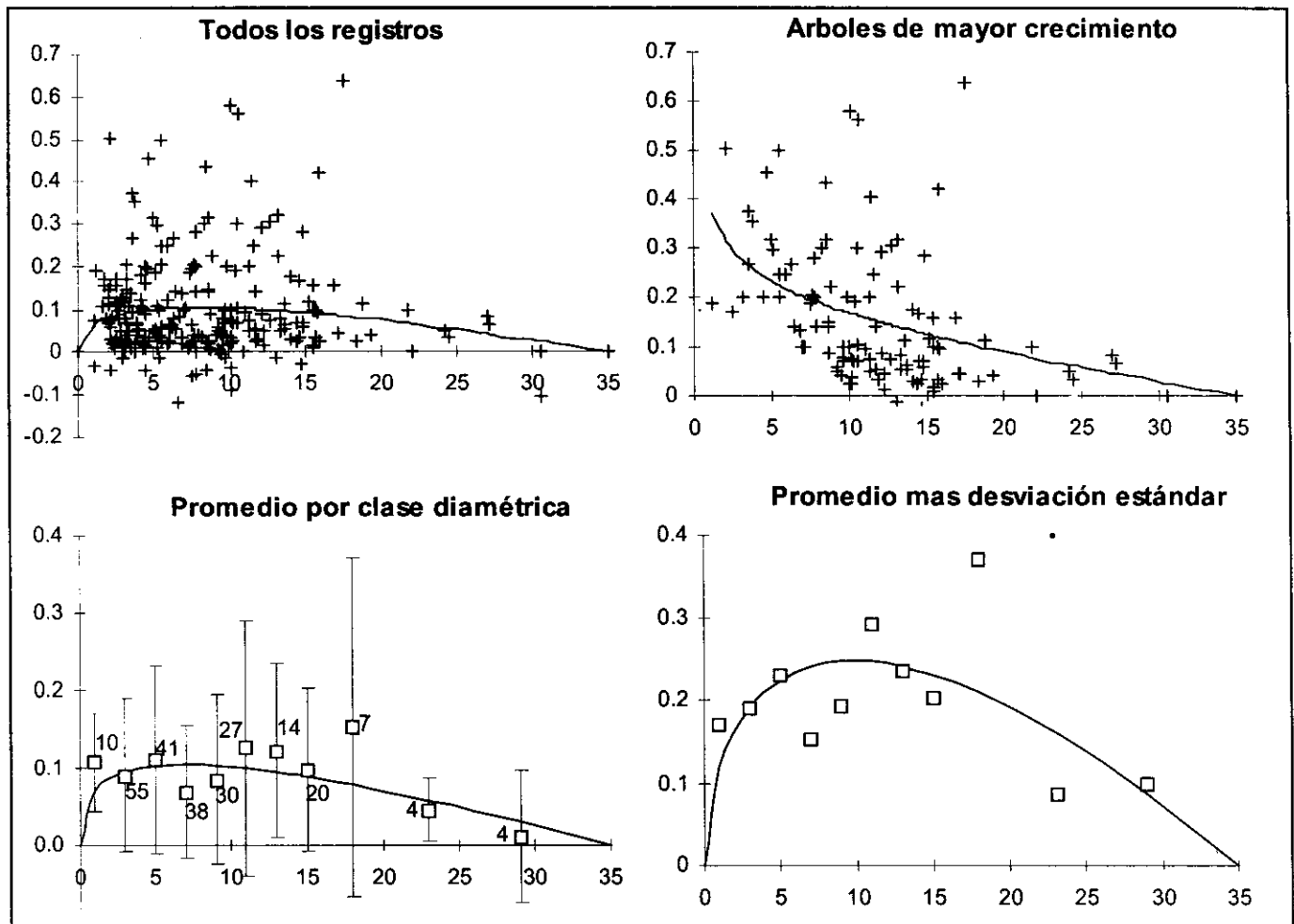


Figura 6. Como en la Figura 4 pero para cuña; más detalles en el texto.

de mediciones) son los 51 años de la muestra A; no obstante, los 81 años de la muestra B son contraevidentes por cuanto se sabe que esta muestra es más joven. Analizándola para 2σ A indica edades de 46 a 351 y la B de 46 a 331. Por tanto, se puede aceptar 51 años como la edad más probable del árbol. **Árbol 12:** la edad C^{14} de la muestra A interseca la curva de calibración en cuatro puntos correspondientes a las edades: 61, 191, 251 y 316 años. La muestra B arroja 40 años en la Figura 3. La edad más probable del árbol es de 61 años. Aunque pareciera demasiado tiempo 21 años entre la muestra central y la lateral, es muy posible que la muestra lateral tuviese compuestos de carbono formados tanto antes como después de 1950; otras fuentes de error, ya discutidas, tampoco se pueden descartar. **Árbol 17:** la edad C^{14} de la muestra A interseca en cuatro puntos la curva de cali-

bración sugiriendo estas edades: 56, 196, 226, 321 años; la edad C^{14} de la muestra B no interseca la curva de calibración, arrojando edades 1s de 76 a 136 años, 141 a 176 años y 276 a 296 años y 2σ de 56 a 196 años y 226 a 321 años. La edad estimada con tasas de crecimiento (mediciones durante 4,5 años) fue de 113 años. La edad más probable de este árbol es de 56 años. **Árbol 20:** con sólo información de la muestra A y sin datos de crecimiento por cuanto el árbol fue cortado fuera de las parcelas permanentes, la decisión sobre la edad probable es muy subjetiva. La edad C^{14} interseca la curva de calibración en cuatro puntos, cuyas edades son: 51, 201, 216, y 326 años; con 1s se obtiene: 46 a 66 años, 186 a 256 años y 311 a 341 años. Dentro del contexto del crecimiento de esta especie la edad más probable es de 201 años y 1s de 186 a 256 años. **Árbol 14:** su edad de acuerdo

con el C^{14} (% moderno) es de 42 años en la única muestra disponible; no habiendo otra muestra que aporte evidencias y dada la cercanía del árbol al origen de la curva donde esta es poco precisa, por cuanto la madera más cercana al centro del árbol pudo haberse formado antes de 1950 y, además, por la poca pendiente de la curva, se ha decidido considerar que su edad es mayor de 42 años, pero este dato no se tendrá en cuenta en análisis posteriores. **Árbol 15:** el C^{14} (% moderno) de la muestra A sugiere 42 años pero, podría ser que la muestra tuviese parte formada antes de 1950; la muestra B más joven, sugiere que su madera se formó poco antes de 1950 lo cual es contraevidente con la edad de la muestra A. En la muestra B la edad C^{14} de 40 años AP no interseca la curva de calibración; sólo lo hace con 2σ sugiriendo es-

tos rangos: 71 a 181 años y 261 a 300 años. Por estar muy por debajo de la mínima absoluta de la curva de calibración (1900 AD) sólo la edad de 71 años tiene sentido. Se decidió promediar la edad de la muestra A con ésta última edad y se le asignó a este árbol 56 años. **Árbol 16:** la edad C^{14} de la muestra A produce seis edades calibradas: 76, 136, 141, 176, 276 y 296 años; la edad C^{14} de la muestra B, arroja al calibrarla 331 años, mayor que todas las edades de la muestra A, a pesar de que se sabe que es más joven; no obstante, si la muestra B tuviese 205 años AP, edad comprendida entre 220 ± 60 años AP de la muestra, interseccionaría la curva de calibración en cuatro puntos arrojando edades de 51, 46, 205 y 313 años. Ello permite detectar dos edades posibles: 76 y 276 años. En el contexto del crecimiento de la especie es más probable

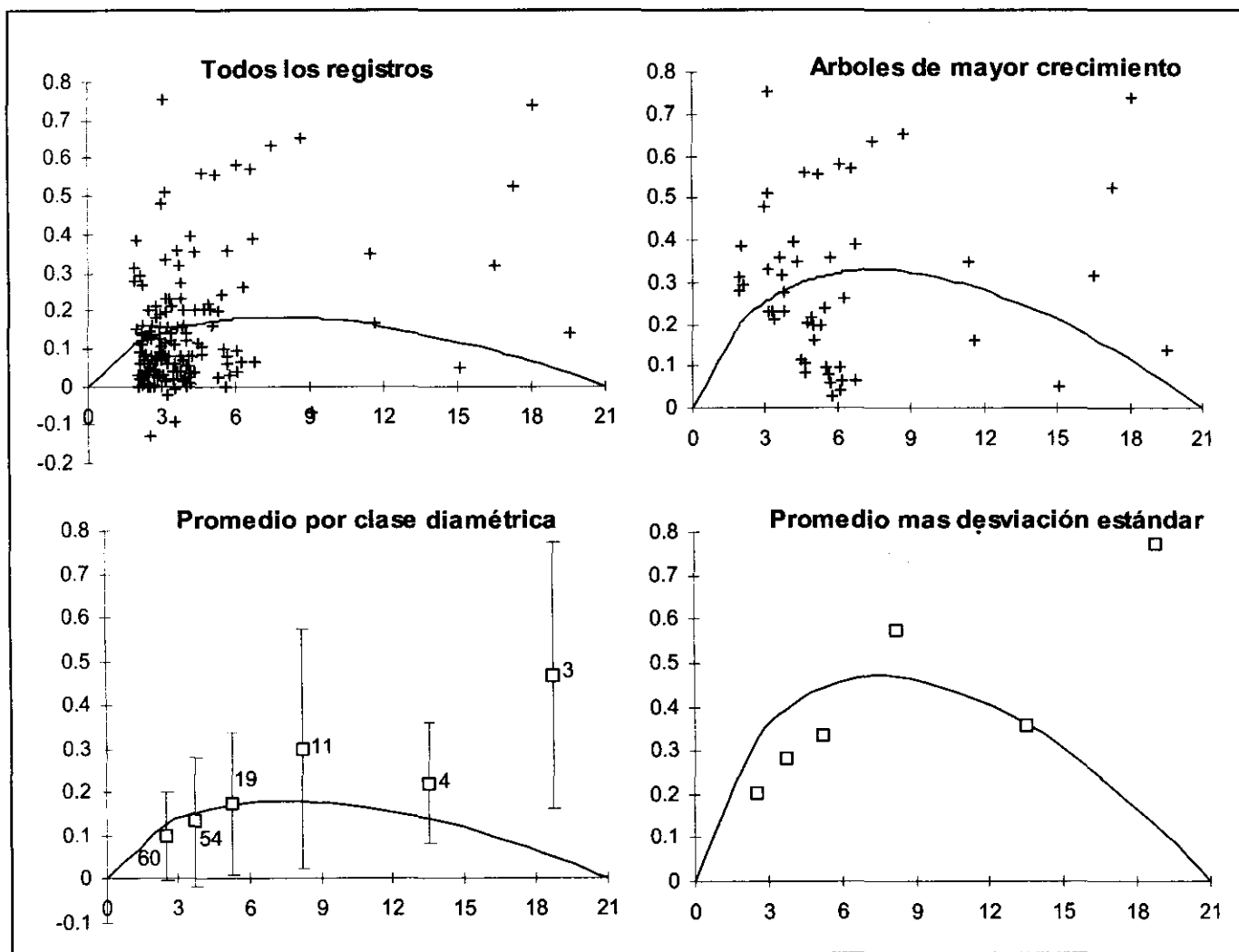


Figura 7. Como en la Figura 4 pero para pinde; más detalles en el texto.

Tabla 4. Resultados de la determinación de la edad de los árboles con C¹⁴. Los diámetros normales (D) y las edades en años corresponden a octubre de 1996

N ^{o1}	Muestra B. Analytic ²	Especie	D cm	Edad C ¹⁴ años	
				Sin calibrar ³	Calibrada
2A	099974	Cuángare	57,8	140,5 ± 0,9%	21
2B	099992			132,7 ± 0,8%	
5A	099975	Cuángare	62,5	102,5 ± 0,8%	56
5B	099993			140,0 ± 50AP	
6A	099976	Cuángare	51,4	40 ± 60 AP	61
6B	099994			90 ± 50 AP	
7A	099977	Cuángare	44,68	190 ± 50 AP	51
7B	099995			110 ± 60 AP	
10A	099980	Cuángare	59,4	118,0 ± 0,8%	37
10B	099997			150,4 ± 0,9%	
22A	099989	Cuángare	74,5	101,2 ± 0,6%	41
22B	100004			142,9 ± 0,8%	
12A	099981	Cuña	20,3	160 ± 50 AP	61
12B	099998			104 ± 0,7%	
17A	099985	Cuña	17,6	180 ± 60 AP	56
17B	100001			60 ± 60AP	
19A	099987	Cuña	14,1	142,3 ± 0,9%	23
19B	100003			131,9 ± 0,8%	
20A	099988	Cuña	31,3	200 ± 50 AP	201
14A	099982	Guayabillo	43,8	100,6 ± 0,7%	>42
15A	099983	Guayabillo	30,6	100,2 ± 0,7%	56
15B	099999			40 ± 50 AP	
16A	099984	Guayabillo	30,16	120 ± 50 AP	76
16B	100000			220 ± 60 AP	
18A	099986	Guayabillo	18,1	210 ± 50 AP	46
18B	100002			40 ± 50 AP	
8A	099978	Pinde	19,9	142 ± 0,8%	33
9A	099979	Pinde	12,06	105,8 ± 0,7%	40
9B	099996			121,0 ± 0,7%	
23A	099990	Pinde	17,08	110 ± 50AP	58
23B	100005			119,5 ± 0,7%	
34A	099991	Pinde	15,38	158,5 ± 0,8%	29
34B	100006			131,0 ± 0,8%	

¹ A corresponde al núcleo central extraído de cada árbol y B a la muestra auxiliar extraída a 1-2 cm del centro.

² Número del laboratorio Beta Analytic.

³ Los valores en % corresponden a C¹⁴ (% moderno) cuando la muestra es posterior a 1950. AP; antes del presente, significa antes de 1950.

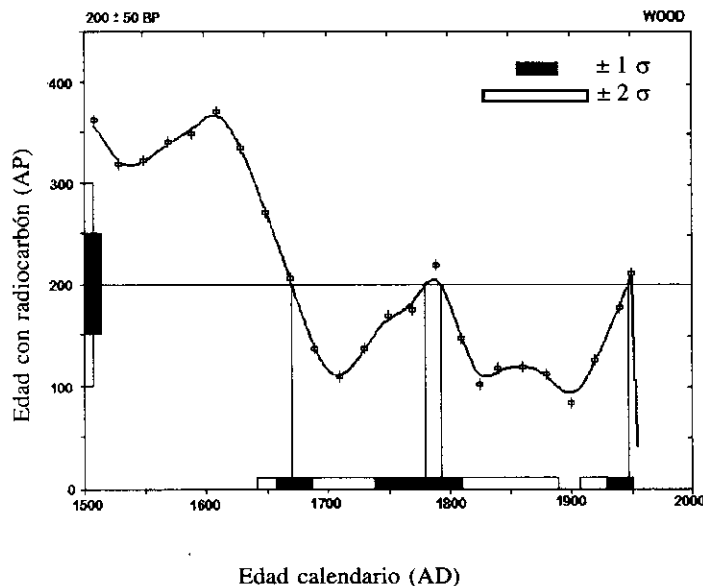


Figura 8. Porción de la curva de dendrocalibración de Pretoria (Vogel *et al.*, 1993) entre 1500 y 1950 AD y calibración de la muestra 20A con 200 ± 50 años AP; se presentan cuatro intersecciones o posibles edades calendario de la muestra. En la abscisa se incluyen también una o dos desviaciones estándar (1σ y 2σ), y sus intersecciones en la ordenada.

la edad menor. **Árbol 18:** la edad C^{14} de la muestra A transecta la curva de calibración en dos puntos que corresponden a 46 y 326 años; la edad C^{14} de la muestra B no toca la curva de calibración en ningún punto, sólo lo hace con 2σ y estos rangos de edades: 261 a 306 años y 71 a 181 años; pero al no atravesar la curva de calibración, la edad correspondiente al siglo XX es la única posible. Luego la edad más probable de este árbol es 46 años. **Árbol 8A:** la única muestra de C^{14} (% moderno) transecta la curva de calibración (Figura 3) en dos fechas sugiriendo dos edades de formación de la madera central de este árbol: 33 y 22 años, la edad estimada con tasas de crecimiento (medidas durante 12,5 años) es de 73 años; se considera entonces que la edad más probable del árbol es 33 años. **Árbol 23:** la edad C^{14} de la muestra A interseca la curva de calibración en cinco puntos que sugieren estas edades: 81, 116, 165 y 171 años. La muestra B evidencia que se formó después de 1950 por cuanto su contenido de C^{14} (% moderno) atraviesa la curva de calibración en dos fechas correspondientes a 36 u 8 años de edad siendo esta última muy improbable. Tampoco parece probable que el árbol haya requerido como mínimo 45 años (81-36) para crecer 1,0 cm, distancia promedio entre las muestras A y B. El promedio de estas dos edades, 58 años, se consideró como la edad más adecuada para el árbol.

Sobre los gráficos de la Figura 9 se representan los diámetros de las sucesivas mediciones de los árboles teniendo en cuenta la edad correspondiente al diámetro de la última medición (Tabla 4). Lo primero que se advierte es la gran similitud en las trayectorias de las ecuaciones

D_1 y D_3 correspondientes a la integración de las ecuaciones de tasas de crecimiento para todos los registros individuales y para los datos agrupados, al punto que para caña y pinde las dos curvas virtualmente se superponen durante todo su recorrido. Para cuángare y guayabillo D_3 siempre superó a D_1 aunque sus diferencias no alcanzaron a ser significativas (Tabla 5). Entonces, agrupar o no los registros de tasas de crecimiento, tiene poco o ningún efecto en las curvas de crecimiento, al menos para los cuatro casos aquí analizados. Por el contrario, las curvas D_2 y D_4 , se presentan con trayectorias distintas resultando significativamente diferentes para cuángare y guayabillo, más no para caña y pinde. En todos los casos los diámetros fueron mayores con la curva resultante de la integración de la ecuación de las tasas de crecimiento por clases diamétricas más la desviación estándar (D_4) que con los árboles de mayor crecimiento (D_2) (Figura 8). Para las cuatro especies y durante gran parte del recorrido de las curvas se cumple que, para igual edad, ellas predicen diámetros según la secuencia: $D_4 > D_2 > D_3 > D_1$. La observación visual de los diámetros de todas las especies permite afirmar que las curvas D_1 y D_3 tienden a subestimar el crecimiento de los árboles. En todos los casos las curvas D_2 o D_4 predicen mejor los diámetros de los árboles datados. Para una verificación más rigurosa de lo planteado se han efectuado varias pruebas presentadas en la Tabla 6. Para cuángare D_2 mostró los valores más bajos de residuales, diferencia agregada y *t* de Student, prueba mediante la cual no se rechaza la hipótesis nula, así como el mayor valor de *Z* en la prueba de

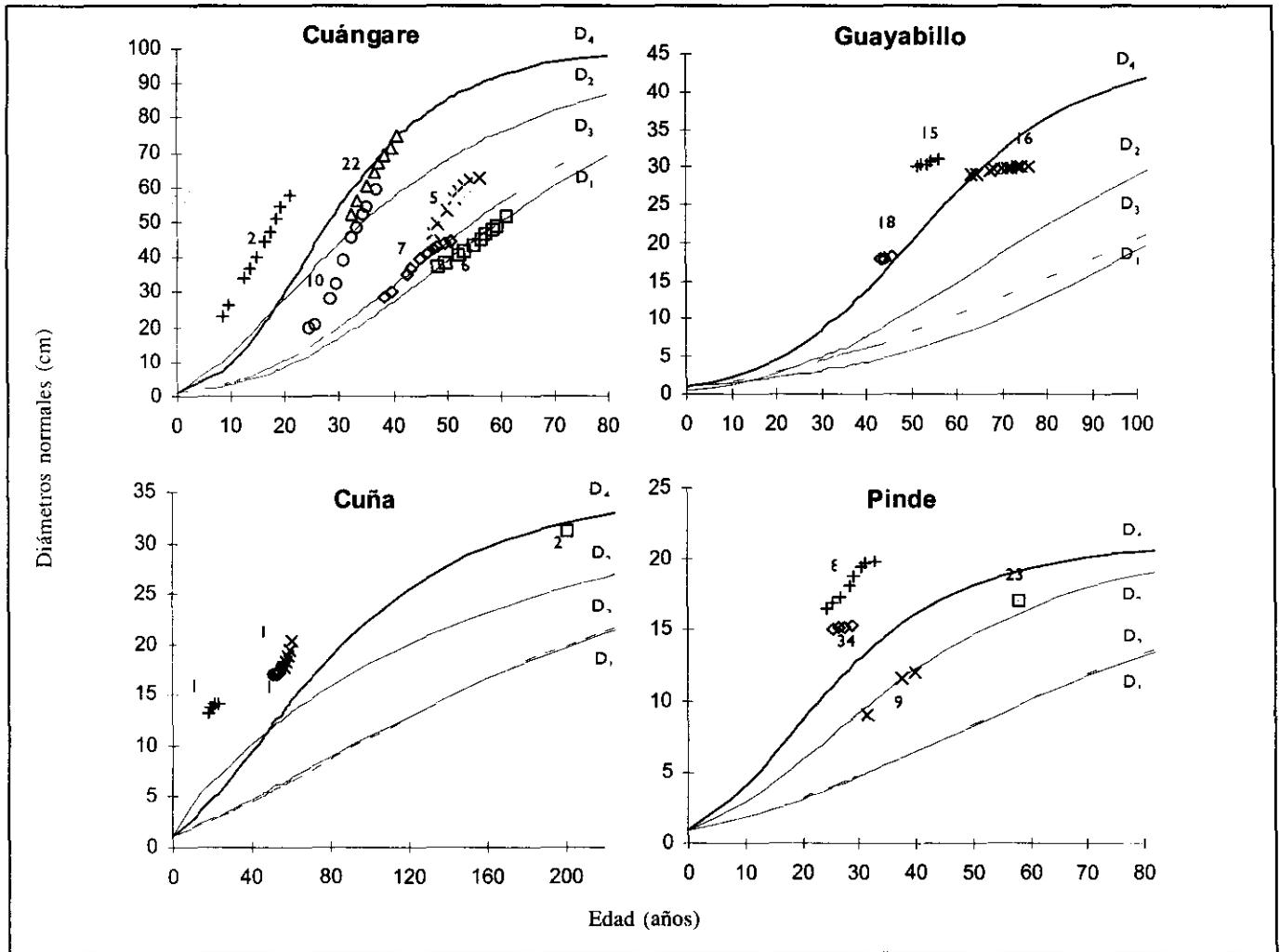


Figura 9. Curvas de crecimiento de las cuatro especies correspondientes a las ecuaciones de la tabla 3. D_1 , D_2 , D_3 y D_4 corresponden a la integración de las curvas de las tasas de crecimiento de todos los registros individuales, de los árboles de mayor crecimiento de las tasas de crecimiento promediadas por clases diamétricas y de los promedios más la desviación estándar, respectivamente.

rangos de Wilcoxon la cual conduce a aceptar la hipótesis nula. Por tanto, esta ecuación refleja mejor el crecimiento de la especie. Para guayabillo el conjunto de las pruebas conduce a seleccionar la ecuación D_4 , la cual no rechaza la hipótesis nula (valor de t), pero que si es aceptada por la prueba de Wilcoxon. En la especie cuña las ecuaciones D_2 y D_4 parecen similares en varias pruebas, no obstante, la disposición de los diámetros medidos en la Figura 8, el valor de t que acepta la hipótesis nula para $\mu = 0,05$ más no para $\mu = 0,01$, conduce a considerar D_4 como la curva más representativa. En pinde todas las pruebas son más favorables para D_4 a pesar de que t rechaza la hipótesis nula, pero la prueba de Wilcoxon la acepta para

$\mu = 0,05$, siendo este un argumento estadísticamente más contundente que el de la prueba anterior.

Las dificultades encontradas para datar con exactitud varios árboles mediante C^{14} no permiten una comprobación contundente de la hipótesis de partida, pero toda la evidencia parece demostrar que los modelos que emplean toda la información del crecimiento de los árboles, obtenida de la medición durante varios años de los diámetros en parcelas permanentes (Ecuaciones D_1 y D_3), subestiman el crecimiento de los árboles que pueden llegar al dosel o a su estado adulto. Para los árboles, materia de este documento, el procedimiento de sumarle al crecimen-

to medio por clase diamétrica su desviación estándar (Ecuaciones D_4) fue superior en tres de las cuatro especies. Sólo en cuángare el procedimiento denominado "árboles de mayor crecimiento" (ecuación D_2), estima mejor el crecimiento de los árboles datados. Obsérvese que se llegaría al mismo resultado si sólo se tuviesen en cuenta los cinco árboles datados con muy bajos márgenes de error (2, 10, 22, 19, 9, 54). En todos las curvas D_1 y D_3 subestimarían grandemente sus diámetros. Las curvas D_2 y D_4 representarían mejor sus crecimientos.

La especie con árboles más viejos fue cuña. Los cuatro árboles datados arrojan 85,2 años de edad promedio y 20,8 cm de diámetro normal. En segundo lugar se encuentra guayabillo; tres árboles con diámetro normal promedio de 26,3 cm arrojaron 59,0 años de edad promedio. Luego se encuentra cuángare con 44,5 años y 58,8 cm de diámetro normal promedio de seis árboles. Finalmente pinde: sus cuatro árboles arrojaron 40,0 años y 16,1 cm de diámetro normal promedio. Las tasas de crecimiento promedio fueron: cuángare 1,32 cm año⁻¹, guayabillo 0,44 cm año⁻¹, pinde 0,40 cm año⁻¹ y cuña 0,24 cm año⁻¹. Se verifica entonces la hipótesis planteada según la cual los árboles de pequeñas dimensiones del subdosel y del sotobosque son tan o más viejos que los árboles del dosel en virtud de sus bajas tasas de crecimiento; para los árboles datados ello implica que cuángare crezca desde más de cinco veces más rápido que cuña hasta tres o más veces que guayabillo o pinde.

Debe destacarse la poca edad de los árboles analizados a pesar de haber sido seleccionados entre los más grandes de las parcelas permanentes y aún, por fuera de ellas. Su edad promedio es apenas de 55,6 años, y si no se tuviese en cuenta el individuo más viejo, un cuña de

Tabla 5. Comparación de las ecuaciones correspondientes a las curvas de crecimiento D_1 vs. D_3 y D_2 vs. D_4 , mediante el empleo de ji-cuadrado y 15 valores de cada curva dentro del rango de las mediciones

Especies	χ^2	
	D_1 vs D_3	D_2 vs D_4
Cuángare	6,59 ns	30,90 **
Guayabillo	12,79 ns	71,79 **
Cuña	,05 ns	12,74 ns
Pinde	0,01 ns	12,77 ns

** Diferencias significativas $\mu = 0,01$.

ns No hay diferencias, se acepta la hipótesis nula.

201 años, el promedio de los restantes bajaría a 46, 6 años. Se afirma que estos árboles son jóvenes por cuanto al compararlos con las edades de otros árboles del trópico húmedo cuyas edades se han estimado por métodos diversos: anillos de crecimiento, C^{14} , tasas de crecimiento, ello se hace evidente. La mayoría de las siete *Araucaria hunsteinii* datadas por Enright (citado por

Tabla 6. Comparación entre los valores de diámetros predichos mediante las ecuaciones de crecimiento D_1 , D_2 , D_3 y D_4 y los diámetros medidos para las cuatro especies. La última edad de cada árbol se determina mediante C^{14} , las demás edades con las fechas de medición de los árboles

	D_1	D_2	D_3	D_4
Residuales al cuadrado¹				
Cuángare	41813,8	20509,0	34678,9	45899,3
Guayabillo	5489,81	3136,41	7219,76	419,42
Cuña	1823,6	492,1	1766,2	470,1
Pinde	2185,0	962,1	2204,1	393,2
Diferencia agregada²				
Cuángare	-87,3	8,4	-62,1	25,9
Guayabillo	-156,8	-82,8	-236,6	-4,6
Cuña	-187,0	-50,0	-178,8	-43,6
Pinde	-229,1	-73,1	-232,8	-24,2
Prueba de t de dos colas³				
Cuángare	8,9**	-1,5 ns	6,9**	-4,5**
Guayabillo	13,7**	8,7**	16,1**	0,7 ns
Cuña	6,9**	3,2**	6,9**	2,2*
Pinde	13,8**	7,7**	13,8**	3,5**
Prueba de Wilcoxon de dos colas (Z)				
Cuángare	9,28E-10**	9,69E-02 ns	5,16E-07**	4,78E-05**
Guayabillo	1,80E-04**	1,80E-04**	1,80E-04 ns	5,70E-01 ns
Cuña	1,94E-03**	1,94E-03**	1,94E-03**	2,53E-03**
Pinde	3,97E-04**	1,02E-03**	3,97E-04**	1,00E-02*

¹ $\sum_{i=1}^n (D_i - \hat{D}_i)^2$; n es 56,18,12 y 16 para las cuatro especies, respectivamente,

² $\left[\frac{\left(\sum_{i=1}^n \hat{D}_i - \sum_{i=1}^n D_i \right)}{\sum_{i=1}^n \hat{D}_i} \right] * 100$

³ Grados de libertad: 110, 34, 22 y 30 respectivamente,

* Diferencias significativas $\alpha=0,05$

** Diferencias significativas $\alpha=0,01$

ns Diferencias no significativas,

Enright y Hartshorn, 1981) empleando las tres técnicas previamente mencionadas, variaron entre 100 y 400 años; para *Agathis robusta* Ash (1983) encontró por C^{14} edades para cuatro árboles adultos entre 285 y 620 años. El mismo autor dató cinco *A. vitiensis* de la isla Fiji cuyas edades con anillos de crecimiento y con C^{14} fluctuaron entre 400 y 600 años (Ash, 1985). Ashton *et al.* (1980) recopilaron alguna información acerca de este tema; mencionan a Wyatt-Smith quien estima que las edades máximas de las Dipterocarpaceas de Malasia fluctúan entre 200 y 450 años, a Jones quien estima que las especies africanas *Lophira alata* y *Guarea cedrata* viven entre 300 y 350 años y a Heinsdijk quien atribuye 450 años como promedio para árboles de la selva amazónica con diámetros de 145 a 155 cm. Más aún, hay árboles gigantes en las selvas tropicales que pueden vivir hasta 1.400 años como un *Bertholletia exelsa* del río Jarí, Brasil, con 4,2 m de diámetro o el *Balanocarpus heimii* de Malasia que puede alcanzar también esta edad (Murça-Pires y Cousens, respectivamente, citados por Ashton *et al.*, 1980). Whitmore (1975) informa que un gigantesco árbol de *Nothofagus pullei* con 1,8 m de diámetro se dató en 550 ± 85 años, un *Shorea curtissii* en 800 ± 70 años, ambos de los trópicos asiáticos y que un enorme boabab (*Adansonia digitata*) de las sabanas africanas cuyo diámetro alcanzó 4,5 m se dató en 1.000 ± 100 años.

Mediante tasas de crecimiento Nicholson (citado por Whitmore, 1975) estimó la edad media y mínima de 19 especies de árboles de los bosques tropicales del norte de Borneo. Las especies emergentes y del dosel principal tardarían en promedio 110 a 300 años para alcanzar 38 cm de diámetro y, como mínimo, basándose en el árbol más precoz en cada clase diamétrica con amplitud de 9,55 cm, 60 a 170 años; para los del subdosel éstas edades fueron 310 a 720 años en los que podían alcanzar este diámetro; otras del subdosel, cuyo diámetro máximo no supera los 29 cm requerirían para alcanzar dicho diámetro entre 250 y 490 años en promedio y entre 110 y 250 años como mínimo.

Se puede tener una aproximación al ciclo vital de estas especies calculando el tiempo para que alcancen el 99% de sus asíntotas respectivas empleando la ecuación D_2 en cuángare y D_4 en las demás especies; igualmente, se puede calcular el crecimiento medio en dicho punto de la curva. Mediante este cálculo los ciclos de vida de cuángare, guayabillo, cuña y pinde son: 140, 160, 340 y 91 años, respectivamente, y los siguientes crecimientos medios: 0,71, 0,28, 0,10 y 0,23 cm año⁻¹. Cuángare se revela entonces como especie de rápido crecimiento no siendo pionera y a pesar de permanecer durante gran parte

de su vida bajo el dosel. Guayabillo y pinde tienen tasas de crecimiento bajas y las de cuña son muy bajas.

La juventud de los árboles puede atribuirse a los reiterados aprovechamientos a que han estado sometidos estos humedales forestales durante las últimas cinco décadas (del Valle, 1993). Aunque de las especies estudiadas sólo cuángare tiene valor en el comercio de la madera, las demás especies pueden también sufrir el impacto de las explotaciones. Parece entonces que la mayoría de estos árboles nacieron después de las primeras intervenciones madereras, o eran aún juveniles sobrevivientes del impacto de las explotaciones.

Existen razones para considerar que cuángare no es una especie muy longeva. El autor ha comprobado que, con frecuencia, árboles de esta especie con 70 a 80 cm de diámetro cortados por los campesinos, tienen podrido el corazón, síntoma de que su muerte está cercana; igualmente, tres árboles de esta especie se debieron descartar para datarlos en esta investigación por igual razón.

Agradecimiento

Decenas de mis alumnos del curso de Silvicultura Tropical han participado en el levantamiento de las parcelas y medición de los árboles entre 1984 y 1996; igualmente, muchos profesores e ingenieros forestales colegas. A todos les agradezco por igual su trabajo y dedicación aunque el espacio no me permite mencionarlos por sus nombres. Deseo dejar constancia explícita de reconocimiento a mis asistentes, ingenieros Javier Martínez y Hernán Darío Posada, por su gran ayuda en la obtención y preparación de las muestras para C^{14} y en el procesamiento de toda la información. También a mi secretaria Nelly Valencia por su empeño y dedicación en la digitación y corrección de todo el documento y al profesor Flavio Moreno quien leyó el manuscrito y me hizo varias sugerencias incluidas en el texto. Entre 1984 y 1991 la investigación fue financiada por la Universidad Nacional (CINDEC), entre 1992 y 1995 por el Proyecto Guandal PNUD Col 89/011. Finalmente, las últimas mediciones (1996) y todos los costos que hicieron posible la realización de esta investigación, los asumió íntegramente el IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales) mediante el contrato No 093/96 con la Universidad Nacional de Colombia.

Bibliografía

- Alder, D. 1995. Growth Modelling for Mixed Tropical Forests. Oxford Forestry Institute, Forestry Research Programme, Tropical Forestry Paper N° 30, 231 p.

- Ash, J. 1983. Growth rings in *Agathis robusta* and *Araucaria cunninghamii* from tropical Australia. *Australian Journal of Botany* 31: 269-275.
- _____. 1985. Growth rings and longevity of *Agathis vitiensis* (Seemann) Benth. & Hook. f. ex Drake in Fiji. *Australian Journal of Botany* 33: 81-88.
- _____. 1986. Growth rings, age and taxonomy of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in Fiji. *Australian Journal of Botany* 34: 197-205.
- Ashton, P.S., M. K. Hopkins, L. J. Webb, W.T. Williams & J. Palmer. 1980. El bosque natural: biología, regeneración y crecimiento de los árboles. En Unesco Cifca (eds.). *Ecosistemas de los Bosques Tropicales: Informe Sobre el Estado de los Conocimientos*, pp. 204 - 264. Paris.
- Bell, T. I. W. 1971. Management of Trinidad Mora Forest with Special Reference to Matura Forest Reserve. Forestry Division. Trinidad and Tobago. 70 p.
- Campos, D. 1996. Modelo logístico: un paradigma en la teoría del caos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 20 (78): 503-518.
- Contreras, F., W. Cordero & J.C. Licona. 1996. Tiempos de paso para cuatro especies forestales de lomerío. Informe Interno Proyecto Belfor (Bolivia), 4 p.
- Chapman, D. G. 1961. Statistical problems in population dynamics. In Proc. Fourth Berkeley Symp. Math. and Prob. Univ. of Calif. Press, Berkeley.
- Dance, C. & O. J. Malleux. 1976. Estudios de una metodología para la determinación de edades en bosques naturales. *Revista Forestal del Perú* 6(1-2): 33-40.
- Del Valle, J. I. 1979. Curva preliminar de crecimiento del cativo (*Prioria copaifera*) en bosque virgen empleando el método de los tiempos de paso. *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín* 32(2): 19-26.
- _____. 1985. Crecimiento del Roble (*Tabebuia rosea*) y del Cedro (*Cedrela odorata*) en la Región de Urabá, Antioquia. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Medellín, 106 p.
- _____. 1986. La ecuación de crecimiento de von Bertalanffy en la determinación de la edad y el crecimiento de árboles tropicales. *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín* 39(1): 61-74.
- _____. 1993. Silvicultura y uso sostenido de los bosques: referencia especial a los guandales, Nariño. En Leyva, P. (ed.), *Colombia Pacífico*. Tomo II, pp. 692-713. Fondo Fen, Santafé de Bogotá.
- _____. 1994. Anotaciones sobre el clima de los bosques de *guanadal* del delta del río Patía. *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín* 47 (1 y 2): 145 - 159.
- _____. 1995. Evaluación del crecimiento diamétrico de árboles de humedales forestales del Pacífico colombiano. *Interciencia* 20 (5): 273 - 282.
- _____. 1996a. Silvicultura en los bosques de *guanadal* del Pacífico Sur colombiano. En CIFOR Seminario-Taller "Experiencias Prácticas y Prioridades de Investigación en Silvicultura de Bosques Naturales en América Tropical". Center for International Forestry Research (Cifor), Pucallpa, Perú junio 17-21.
- _____. 1996b. Los bosques de *guanadal* del delta del río Patía (Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 20(78): 475-489.
- Chauchard, L. M. 1993. Modelo de crecimiento individual del raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst. *Revista de Agricultura, Piracicaba* 68 (fasc. 3): 247 - 267.
- Enright, M. J. & G. S. Harshorn. 1981. The demography of tree species in undisturbed tropical rain forests. In Borman, F. H. & G. Berlyn (eds.) *Age and Growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research*, pp. 107-120. Yale Univ. School of Forestry and Environmental Studies, Bulletin N° 94, New Haven.
- Foggie, A. 1945. On girth increment and age of trees with special reference to management in irregular tropical forest. *Empire Forestry Review* 24(2): 176-191.
- González, H. 1994. Generalización de un modelo determinístico para el análisis del crecimiento de organismos vivos. *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín* 47 (1 y 2): 89 - 98.
- Keay, R. W.J. 1961. Increment in the Okumi Forest Reserve, Benin, Nigeria. *Forestry Information Bulletin (New Series), IBADAN*, No. 11. 34 p.
- Lieberman, D. & M. Lieberman. 1985. Simulation of growth curves from periodic increment data. *Ecology* 66:632-635.
- Luna, A. 1981. Estudio preliminar sobre el crecimiento y edad del pino lazo *Podocarpus rospigliosii* P. en el bosque San Eusebio, Mérida, Venezuela. *Revista Forestal Latinoamericana (Venezuela)* 1:19-32.
- Manokaran, N. & M.D. Swaine. 1994. Population Dynamics of Trees in Dipterocarp Forests of Peninsular Malaysia. Forest Research Institute, Malaysia, *Malayan Forest Records* N° 40, Kuala Lumpur, 173 p.
- Medina, E. & P. Minchin. 1980. Stratification of ¹³C values in Amazonian forests. *Oecologia* 45: 377-378.
- Meijer, H. A. J., J. van der Plicht, J. S. Gislefoss & R. Nydal. 1995. Comparing long-term atmospheric ¹⁴C and ³H records near Groningen, the Netherlands with Fruholmen, Norway and Izaña, Canary Islands ¹⁴C Stations. *Radiocarbon* 37 (1): 39-50.
- Miller, R. G. 1952. A girth increment study of *Baikiaea plurijuga* in Northern Rhodesia. *Empire Forestry Review* 31(1): 42-45.
- Misra, R. 1974. Determination of age of trees in natural tropical deciduous forest of Chalkia. *Tropical Ecology (India)* 15 (1-2): 43-52.
- Moreno, F. H. 1996. Fotosíntesis y crecimiento en plántulas de sajo (*Camposperma panamensis*) y cuángare (*Otoba gracilipes*) bajo diferentes ambientes lumínicos. Tesis Magister en Silvicultura y Manejo de Bosques, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, 144 p.
- Ogden, J. 1981. Dendrochronological studies and the determination of tree ages in Australian tropics. *Journal of Biogeography* 8: 405-420.
- Osumi, S. & Y. Ishikawa. 1983. Applicability of the Richards growth function to analysis of growth of trees. Laboratory of Forest Management, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural Univ., Kyoto, Japan, Scientific Report 35: 49-76.

- Prince, A. J.** 1973. The rate of growth of Green Heart (*Ocotea rodiaei*). Commonwealth Forestry Review **52**(2): 143-146.
- Rai, S. N.** 1980. Diameter increment of *Terminalia paniculata* and *Lagerstroemia lanceolata*. Indian Forester **106**(12): 856-864.
- Richards, F. J.** 1959. A flexible growth function for empirical use. Journal of Experimental Botany **10**(29): 290-300.
- Stuiver, M.** 1978. Atmospheric CO₂ related to carbon reservoir changes. *Science* **199**: 253 - 258.
- Stuiver, M., A. de Luca Rebello, J. C. White & W. Broecker.** 1981. Isotopic indicators of age/ growth in tropical trees. In Bormann, F. H. & G. Berlyn (eds.) Age and growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research, pp. 75-82. Yale Univ., School of Forestry and Environmental Studies, Bulletin N° 94, New Haven.
- Tamers, M. & D. G. Hood.** 1997. Analytical procedures and final report. Beta Analytic Inc, Radiocarbon Dating Service, 7 p.
- Van Daalen, J. C., J. C. Vogel., F. S. Malan. & A. Fuls.** 1992. Dating *Pterocarpus angolensis* trees. South African Forestry Journal N° 162: 1-7.
- Van der Plicht, J. & W. G. Mook.** 1987. Automatic radiocarbon calibration: illustrative examples. *Paleohistoria* **29**: 173-182.
- Vásquez, G. L.** 1988. Crecimiento de un bosque de guandal explotado en el litoral Pacífico colombiano. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente (Medellín)* **5**: 35-62.
- Vogel, J. C., A. Fuls, E. Visser & B. Becker.** 1993. Pretoria calibration curve for short lived samples. *Radiocarbon* **35**(1): 73-86.
- Von Bertalanffy, L.** 1976. *Teoría General de Sistemas*. Trad. Del inglés por J. Almeda, Fondo de Cultura Económica, México.
- Whitmore, T. C.** 1975. Tropical Rain Forests of the Far East. Clarendon Press, Oxford, 282 p.
- Worbes, M.** 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana* **9**(3): 459-484.
- _____. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees. A review *Iawa-Journal*. **16**(4): 337 - 351
- Worbes, M & W.F. Junk.** 1989. Dating tropical trees by means of ¹⁴C from bomb test. *Ecology* **70** (2): 503-507.
- Worbes, M., H. Klinge, J. D. Revilla & M. Christopher.** 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* **3**: 553-564.