



Determinación de la edad en especies maderables del trópico y subtrópico

Pamela Anabel Canizales Velázquez*, Óscar Alberto Aguirre Calderón*

RESUMEN

Los métodos indirectos fueron hace algunos años los más empleados para determinar la edad de árboles tropicales y subtropicales. Actualmente el conteo de anillos de crecimiento y el análisis de la anatomía de la madera, utilizadas en conjunto, han demostrado ser técnicas poderosas para estimar con exactitud la edad de árboles tropicales y subtropicales. Asimismo, la innovación tecnológica ha permitido el empleo de técnicas más precisas (datación por radiocarbono ^{14}C e isótopos estables). Las investigaciones en estos ecosistemas pueden ser consideradas incipientes, por lo que determinar la edad de los árboles en el trópico y subtrópico continúa siendo un reto importante.

Palabras clave: *anatomía de la madera, anillos de crecimiento, ecosistemas, isótopos estables, métodos.*

¿POR QUÉ ES IMPORTANTE DETERMINAR LA EDAD DE LOS ÁRBOLES?

Los anillos de crecimiento son capas de células de xilema o floema producidas durante un periodo que pueden observarse en la sección transversal de un árbol como bandas circulares. El límite entre dos anillos suele estar netamente marcado por el cambio de estructura, densidad y muchas veces también de color entre las células de la madera tardía de un anillo y las de la madera temprana del siguiente (Kaennel y Schweingruber, 1995). La formación de anillos de crecimiento en el tronco de los árboles se atribuye principalmente a las variaciones favorables o desfavorables de las condiciones de crecimiento (Worbes, 1995).

En el caso de maderas tropicales, la delimitación de los anillos de crecimiento puede estar dada por estructuras celulares como parénquima marginal y fibras de

ABSTRACT

The indirect methods were widely used a few years to determine the age of subtropical and tropical trees. At the present the counting of growth ring and the timber anatomy analysis used as a whole have been demonstrated to be powerful techniques to accurately estimate the age of subtropical and tropical trees. Additionally, the technological innovation has been possible to employ techniques more accurate (^{14}C radiocarbon dating and stable isotopes). These ecosystems researches can be considered emerging, consequently to determine the age of the subtropical and tropic trees continues to be an important challenge.

Keywords: *timber anatomy, growth rings, ecosystems, stable isotopes, methods.*

paredes más gruesas o aplanadas en dirección radial. Para confirmar la presencia de anillos en ocasiones es necesario hacer un análisis anatómico de los componentes celulares en la madera (elementos de vaso y fibras) (Carlquist, 1988).

Una de las preguntas más importantes sin resolver en la investigación forestal tropical es la dinámica de los bosques tropicales (Worbes, 2002). Diferentes métodos indirectos para estimar la edad y las tasas de crecimiento no han brindado respuestas satisfactorias a esta pregunta (Martínez y Álvarez, 1998).

El estudio y modelación del crecimiento de los árboles tropicales es un tema de gran importancia en campos de las ciencias biológicas y forestales (Del Valle, 1997). El análisis de los anillos de crecimiento tiene

* Universidad Autónoma de Nuevo León.
Contacto: pamcanizales@hotmail.com

un gran potencial como herramienta para evaluar las prácticas de manejo forestal proporcionando información directa sobre las edades de los árboles aprovechables (Worbes *et al.*, 2003), además pueden proporcionar información extraordinaria respecto a la fijación de carbono y autoecología de los árboles (Brienen, 2005; Worbes y Junk, 1989; Worbes, 1999; Giraldo, 2011).

El objetivo del presente trabajo fue realizar una revisión de los diferentes métodos para determinar la edad en especies maderables del trópico y subtropical, así como una recopilación de estudios llevados a cabo con las diferentes metodologías. Lo anterior debido a la urgente necesidad de aportar información sobre este tema, ya que las especies tropicales y subtropicales han sido poco estudiadas; además, estos métodos no sólo aportan información de la edad de los árboles, también brindan valiosa información de la biología de estos ecosistemas.

ANILLOS DE CRECIMIENTO EN ESPECIES TROPICALES Y SUBTROPICALES

El primero en reportar anillos de crecimiento en árboles tropicales fue Coster, en 1927, quien realizó observaciones anatómicas de la madera para poder explicar la regulación de la formación periódica (Worbes, 2002). Posteriormente, en 1931, Berlage utilizó el trabajo de Coster para construir la primera cronología de árboles tropicales en Java (Berlage, 1931). Otro trabajo importante para la investigación de anillos de crecimiento en los trópicos fue el de Mariaux, en 1967, quien desarrolló métodos para probar la periodicidad anual de crecimiento en la madera (Mariaux, 1967).

Brienen (2005) menciona a diversos autores que atribuyen la formación de anillos anuales en especies tropicales a diferentes causas, como inundaciones anuales (Dezseo *et al.*, 2003), por variación estacional a lo largo del día (Borchert y Rivera, 2001), o la variación estacional de las precipitaciones (Worbes, 1999) y posiblemente por ritmos internos no identificados (Alvim y Alvim, 1978).

En la mayoría de las áreas forestales inundables, la formación de anillos de crecimiento se encuentra probablemente inducida por la ocurrencia de una estación seca anual de varios meses, aunque se ha comprobado la presencia de anillos anuales en árboles de clima siempre húmedo (todos los meses >100 mm) (Worbes, 1999). Por otra parte, existen evidencias que sugieren

que los anillos de árboles tropicales y su anualidad tienen un componente genético muy importante; no obstante, el ambiente ejerce influencia en el ancho, densidad y porosidad de los anillos (Creber, 1977).

Los primeros estudios se centraban en estudiar los anillos de crecimiento para determinar las relaciones climáticas con el crecimiento y desarrollar cronologías sensibles al clima. Actualmente, los anillos de crecimiento son más intensamente utilizados para obtener información de edad de los árboles, dinámica forestal e historia de los bosques (Brienen, 2005).

Los métodos para determinar la edad en árboles “sin anillos” pueden clasificarse como indirectos: cálculo del tiempo de paso, el empleo de funciones matemáticas, indicadores radiactivos y métodos directos por conteo de anillos de crecimiento, datación por radiocarbono y monitoreo de cohortes (Martínez y Álvarez, 1998; Gonzaga, 1977; Lojan, 1967). O bien, pueden clasificarse como métodos destructivos (colección y preparación de muestras, anatomía de la madera, conteo de anillos en árboles de edad conocida, heridas al cámbium, datación con radiocarbono, cicatrices de fuego, densitometría con rayos X e isótopos estables) y métodos no destructivos (investigaciones fenológicas, bandas dendrométricas) (Worbes, 1995).

CÁLCULO DEL TIEMPO DE PASO

El cálculo del tiempo de paso es un método indirecto empleado para encontrar la relación entre edad y diámetro basado en el crecimiento dentro de clases diamétricas. El método recomendado por Osmaton (Gonzaga, 1997) consiste en: 1) seleccionar árboles y disponerlos en clases diamétricas, 2) determinar para cada clase diamétrica el incremento corriente anual promedio (ICA-P), 3) colocar en un eje de coordenadas los puntos correspondientes a los ICA-P en las ordenadas vs. el punto medio de cada clase de DAP (diámetro a la altura del pecho) en las abscisas. Se traza una curva a través de tales puntos, entonces los valores de los ICA-P se leen ya corregidos por clase de DAP, 4) se divide la amplitud de cada clase entre su ICA-P corregido. Esto da el tiempo de paso, es decir, el tiempo requerido para que un árbol promedio pase desde el límite inferior hasta el superior de la clase diamétrica, 5) sumando los tiempos de paso se obtiene el tiempo necesario para que un árbol promedio crezca desde cero hasta el límite superior de cada una de las clases diamétricas que se va adicionando.

Este método fue muy empleado en diferentes países como Malasia, Guyana, India y Tailandia, en especies como *Ocotea radiaei*, *Baikiaea plurijuga* y *Mora excelsa*, y tuvo diversas modificaciones para su implementación (Gonzaga, 1977; Lojan, 1967; Del Valle, 1979).

FUNCIONES MATEMÁTICAS

Entre los métodos para determinar edad a través de ecuaciones matemáticas, se pueden mencionar: la fórmula 1, referenciada por Lojan en 1967, la fórmula de Griffith y Prasad y la fórmula de Pande. Las primeras dos fórmulas demostraron ser poco satisfactorias, mientras que el método de Pande demostró tener mejores resultados (Gonzaga, 1977; Lojan, 1967; Pande, 1960). Asimismo, se encuentra la fórmula Bertalanffy, método propuesto para determinar las curvas de crecimiento a partir de las de incremento y para determinar la edad de las especies tropicales, éste mostró ser más general y práctico, y fue ampliamente utilizada a partir de 1963 (Pienaar y Turnbull, 1973; Ito y Osumi, 1984).

ANATOMÍA DE LA MADERA

La anatomía de la madera es importante, pues permite identificar las características necesarias que debe tener una especie para dendrocronología, así como determinar la correcta identificación de los anillos de crecimiento (Beltrán y Valencia, 2013). A continuación se describe de manera general el método.

Con el objeto de determinar las características anatómicas del leño, asociadas a la delimitación de los anillos de crecimiento, se cortan cubos de madera de dos centímetros y medio de lado del material colectado. Posteriormente, éstos se ablandan hirviéndolos en agua durante tres horas para obtener láminas de corte transversal de 20 a 40 μ de espesor mediante un micrótopo de deslizamiento horizontal, o bien pueden ser ablandadas con alcohol o glicerina. Las láminas cortadas pueden ser deshidratadas en alcohol a diferentes concentraciones o sumergir en agua por 20 minutos; consecutivamente se aclaran con reactivo verde brillante y se colorean con safranina a 1%. Luego se colocan en portaobjetos con una o dos gotas de bálsamo de Canadá, y se cubren con una lámina cubreobjetos para su posterior observación microscópica. Para la descripción anatómica de las especies, se sigue la metodología de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA, 1989; Durán *et al.*, 2014; Pereyra *et al.*, 2014).

Roig *et al.* (2005) estudiaron las características anatómicas de la madera de 52 especies de árboles semi-tropicales en Yucatán, México, encontrando anillos diferenciados en 72% de las especies analizadas, siendo el parénquima marginal la característica anatómica más común asociada con los límites de crecimiento.

López *et al.* (2006) analizaron anatómicamente la madera de tres especies tropicales de importancia comercial en Colima, México. Demostrando la formación de anillos periódicos y anuales para las especies *Tabebuia donnell-smithii*, *Cedrela elaeagnoides* y *Bursera simaruba*.

Beltrán y Valencia realizaron una caracterización anatómica de anillos de crecimiento de 80 especies en la Selva Central de Perú, encontrando 23 especies con potencial para estudios dendrocronológicos, es decir, presentan anillos de crecimiento visibles y de producción anual (Beltrán y Valencia, 2013). Durante esta investigación se reportaron 13 especies de la familia *Fabaceae*, registrando cuatro de ellas con potencial dendrocronológico; lo anterior cobra importancia debido a que, en Nuevo León, una de las familias predominantes es *Fabaceae*, por lo que este estudio brinda una ventana para el desarrollo de estudios de potencial dendrocronológico en la región.

Por su parte, Durán *et al.* (2014) obtuvieron una cronología de 69 años para la especie *Bursera lancifolia* en un bosque tropical caducifolio de México. Pereyra *et al.* (2014) en la selva central de Perú, estimaron para la especie *Cedrela odorata* una longevidad de más de 200 años.

Una estrategia útil para la identificación de los límites de anillos de crecimiento de árboles de especies tropicales es identificar dos o más características anatómicas; la presencia de parénquima marginal, por ejemplo, es la característica más común y más identificable que define los límites de los anillos de crecimiento (Lisi *et al.*, 2008).

MEDICIONES CON DENDRÓMETROS

Para llevar a cabo este método pueden emplearse dos tipos de dendrómetros. Los dendrómetros de banda miden los cambios (aumento) en la circunferencia del árbol, pudiendo deducir la época de formación de la madera; el dendrómetro puntual mide los cambios en un punto del árbol, en este caso los valores obtenidos difieren significativamente dependiendo de la altura en

el árbol y la orientación en la que es colocado, pero resultan más eficientes y sensibles para detectar variaciones dentro de un árbol (Vázquez, Tapias y González, 2009).

En la revisión llevada a cabo por Callado *et al.*, se mencionan alrededor de 18 estudios en América del Sur para determinar la periodicidad cambial a través del empleo de dendrómetros (Callado *et al.*, 2013), a continuación se mencionan algunos.

A través del análisis de anillos de crecimiento y medidas dendrométricas, se llevó a cabo un estudio en 37 especies del bosque semidecíduo en Venezuela, las medidas dendrométricas mostraron que el ritmo de crecimiento anual se encuentra correlacionado con los patrones de precipitación. A través del diámetro máximo estimado y la tasa de crecimiento de una de las especies estudiadas se calculó una edad de 160 años para el área (Worbes, 1999).

Lisi *et al.* (2008) después de siete años de mediciones a través de dendrómetros de banda, en conjunto con el método de las “ventanas de Mariaux” y el análisis anatómico de la madera, determinaron que 24 especies de un bosque semidecíduo en el sureste de Brasil, forman anillos de crecimiento anuales, lo cual sugiere que las especies estudiadas poseen un ciclo anual de formación de madera. Por lo tanto, estos árboles poseen potencial para determinar tasas de crecimiento y determinar su edad

Las desventajas de las mediciones con dendrómetros es el difícil mantenimiento de los instrumentos de medición en lugares remotos y en condiciones tropicales húmedas, lo anterior por las condiciones adversas del ambiente (Bräuning y Burchardt, 2006).

CONTEO DE ANILLOS DE CRECIMIENTO

A través de una sección transversal del tronco es posible determinar la edad de un árbol por el número de anillos observados en ella, pudiendo de esta manera conocer el historial de vida por la diferencia de espesor de dichos anillos. Como se mencionó anteriormente, la determinación de la edad de las especies tropicales se dificulta por diversas razones: *a)* poca definición de los anillos, *b)* presencia de anillos falsos, *c)* falta de certeza de que los anillos sean anuales y no estacionales (Gonzaga, 1977).

Mariaux fue el primero en plantear un método para demostrar la anualidad de los anillos de crecimiento en especies de África, el cual consiste en realizar heridas en árboles (“ventanas de Mariaux”) con edad conocida en el cámbium vascular. Varios años después se puede corroborar, mediante observaciones en la sección transversal, si el número de anillos formados es igual a los años transcurridos desde que se formó la cicatriz en la madera (Mariaux, 1967).

El método para contar los anillos de crecimiento a través de técnicas dendrocronológicas consiste regularmente en tomar muestras utilizando un taladro de Pressler; sin embargo, la toma de las secciones transversales es actualmente la práctica más común en las zonas tropicales y subtropicales, donde predominan árboles de madera de alta densidad (Roig *et al.*, 2005; Boninsegna *et al.*, 2009). La metodología a seguir es la internacionalmente aceptada descrita por Fritts (1976), que consiste en el pulido de las muestras con lijas en granos progresivamente más finos, dejando la superficie libre de polvo. El lijado puede llevarse a cabo manual o mecánicamente, paso fundamental ya que de él depende qué tan bien se observen los anillos de crecimiento para poder realizar el fechado correcto de los anillos de crecimiento al año de su formación, de acuerdo a la metodología descrita por Stokes y Smiley (1968).

La primera especie arbórea estudiada de América tropical fue posiblemente *Cordia alliodora*, por Pérez en 1954, quien supuso acertadamente que los anillos eran anuales. Posteriormente, Heinrich Tschinkel demostró la anualidad de los anillos de esta especie (Giraldo, 2011).

Grau *et al.*, en su estudio de dendroecología subtropical en Argentina, encontraron 14 especies con potencial dendroecológico con edades de los 40 a los 300 años, destacando especies de las familias *Juglandaceae*, *Meliaceae* y *Fabaceae* (Grau, Easdale y Paolini, 2003). Entre los estudios destacados del género *Polylepis* para descubrir su potencial dendrocronológico se encuentran los de Argollo (2004) y Roig (2001). Villalba *et al.* (1989) desarrollaron la primera cronología para *Prosopis flexuosa* en 1989 en Argentina

Los estudios para determinar la presencia y anualidad de anillos de crecimiento de las especies de árboles en los trópicos y subtropicos se extienden por diversas partes del mundo, algunos ejemplos son los desarrollados por Cusatis *et al.* (2013), en Brasil; Melandri *et al.* (2007), en Venezuela; Harley *et al.* (2011), en Estados Unidos de América; y Maingi *et al.* (2006) y David *et al.* (2014) en África.

El desarrollo de cronologías en zonas subtropicales (aproximadamente 40) es relativamente bajo en relación con las de zonas tropicales. El análisis de anillos de crecimiento es la herramienta más poderosa para determinar con precisión las edades de los árboles, y puede ser aplicada a gran escala. Sin embargo, sólo puede ser utilizada en especies que forman anillos anuales (Brienen, 2005).

DATACIÓN CON RADIOCARBONO ^{14}C

La datación a partir de radiocarbono ^{14}C se inició en 1950, cuando Libby desarrolló la idea de medir la radiactividad del ^{14}C en cualquier resto biológico como medio de estimar el tiempo transcurrido desde que cesó su actividad vital (Rodríguez, 1997).

En esencia, el método parte de que las pruebas nucleares de superficie efectuadas durante la década de los cincuenta y principios de los sesenta, al producir efectos similares a los rayos cósmicos, transformaron cantidades adicionales de ^{14}N en ^{14}C . Por esta razón la concentración de ^{14}C aumentó en el CO_2 de la atmósfera hasta casi duplicarse en el hemisferio norte. Como en 1963 entró en vigor el tratado de prohibición de explosión de armas nucleares en la superficie, a partir de este año alcanzó el valor máximo para luego reducir gradualmente su concentración. En el trópico la concentración máxima se alcanzó en 1964. La elevada concentración de ^{14}C actúa como un marcador isotópico, pues en cada anillo existe igual concentración de radiocarbono que la existente en la atmósfera durante el año de su formación. Esta propiedad se emplea para confrontar la fecha de formación de un anillo y, en consecuencia, su periodicidad anual (Giraldo y Del Valle, 2012).

Existen dos métodos para medir la concentración de ^{14}C en una muestra: el acelerador de espectrometría de masas (AMS) o el conteo radiométrico, el primero es el más utilizado (Hua, 2009). Al obtener los resultados se miden en una curva de calibración empleando el programa de calibración de muestras de ^{14}C posteriores al lanzamiento de bombas nucleares CALI-BOMB (Reimer *et al.*, 2004).

Este método ha sido utilizado para validar el carácter anual de anillos de crecimiento de distintas especies de árboles de zonas templadas, tropicales y manglares (Worbes y Junk, 1989; Menezes, Berger y Worbes, 2003; Hart, 2010). Esta técnica se complementa con las dendrocronológicas estándar (Hua, 2009). A conti-

nuación se mencionan algunos estudios basados en esta metodología.

Biondi desarrolló un estudio para determinar si los anillos de crecimiento de la especie *Pinus lagunae* en Baja California Sur (México) era anuales, a través del análisis de radiocarbono ^{14}C (Biondi y Fessenden, 1999). Dicho estudio no pudo establecer un patrón de crecimiento entre las muestras analizadas, lo cual fue atribuido al régimen climático de la zona en conjunto con las características del micrositio.

Del Valle *et al.*, pudieron determinar a través de su estudio la edad para árboles del bosque tropical secundario en la Cordillera Central de los Andes, Colombia, los cuales dataron menos de 40 años (Del Valle, Restrepo y Londoño, 2011).

Groenendijk *et al.* emplearon la metodología de ^{14}C para determinar el carácter anual de la formación de anillos de crecimiento en especies maderables de importancia comercial en una región húmeda tropical de África Central (Groenendijk *et al.*, 2014); de la misma manera Beramendi *et al.* determinaron el carácter anual de *Fraxinus uhdei* en San Luis Potosí, México (Beramendi *et al.*, 2013).

En la actualidad, es el método más empleado para verificar la anualidad de los anillos de crecimiento de árboles tropicales, ya que el contenido de ^{14}C de la madera es un marcador isotópico muy importante para datar la fecha de formación de productos orgánicos. No obstante, es muy costoso y por lo tanto no puede ser empleado a gran escala. Otra desventaja es que para árboles jóvenes el método es demasiado impreciso y puede dar errores de más de 100 años (Brienen, 2005).

DENSITOMETRÍA DE RAYOS X

La densitometría de rayos X fue desarrollada por Polge en 1963 y consiste en la toma de una radiografía a la lámina de madera y luego un densitógrafo transforma las tonalidades blancas, negras y grises de la placa radiográfica en densidad produciendo un gráfico de las variaciones de la densidad (Campos *et al.*, 1997).

Vetter y Botosso determinaron una correlación positiva entre la variación de la densidad de los anillos de crecimiento en el leño de los árboles de *Cedrelinga cateniformis* y la precipitación en la Amazonia brasileña por densitometría de rayos X (Vetter y Botosso, 1989). Tomazello *et al.* (2008) demostraron que los anillos de

crecimiento en árboles de *Cedrela odorata* y *Toona ciliata* fueron formados anualmente, siendo verificados por la aplicación de rayos X.

De la misma manera, Akachuku utilizó el perfil de la densidad de la madera por densitometría de rayos X para determinar el ancho en los anillos de crecimiento en *Gmelina arborea* en Nigeria (Moya y Tomazello, 2009). *G. arborea*, en Costa Rica, también fue analizada para determinar la delimitación de los anillos de crecimiento y establecer la influencia de las condiciones de crecimiento en la variación de la densidad de la madera (Moya y Tomazello, 2009).

Es una de las técnicas más avanzadas para medir las variaciones de densidad, confiriendo alta precisión en los resultados (Moya y Tomazello, 2009). La aplicación de esta técnica muestra potencial como herramienta para analizar la calidad en la madera, así como para demarcar el límite de los anillos de crecimiento en los árboles tropicales, para estudios de dendrocronología (Campos *et al.*, 1997). Aunque ha demostrado ser un método costoso y demanda mucho tiempo el análisis de las muestras.

ISÓTOPOS ESTABLES

Pequeños cambios en la composición química del aire y del agua son captados por las plantas como la proporción de isótopos estables ($\delta^{14}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^2\text{H}$, $\delta^{18}\text{O}$, δD) almacenados en su tejido orgánico, de manera que son archivos de las condiciones ambientales pasadas, como temperatura y precipitación, entre otras. La proporción de isótopos estables de una muestra orgánica se mide en un espectrofotómetro de masas y se compara con una referencia estándar (Giraldo, 2011).

Los isótopos estables de carbono son un excelente proxy del CO_2 atmosférico, ya que el aumento de éste ha ocasionado una reducción del $\delta^{13}\text{C}$ atmosférico, fenómeno que ha sido captado en la madera de las plantas. De la misma manera los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ son un excelente proxy de la precipitación en regiones áridas y semiáridas tropicales, por ejemplo: en México, Brienen *et al.* emplearon el contenido de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ en anillos de crecimiento de *Mimosa acanthaloba*, para estudiar el CO_2 atmosférico y la eficiencia de toma de agua en esa especie (Moya y Tomazello, 2009).

En África tropical, Gebrekirstos *et al.* estudiaron, en diferentes especies de *Acacia*, la relación entre el contenido de $\delta^{13}\text{C}$ de los anillos, el espesor de éstos y la precipitación. Encontraron correlaciones inversas, pero

significativas entre las cronologías de $\delta^{13}\text{C}$, el ancho de los anillos, así como el periodo lluvioso (Brienen, Wanek y Hietz, 2010). Fichtler y Worbes (2007) y Fichtler *et al.* (2010) en sus estudios de diversas especies tropicales y subtropicales en África encontraron el potencial de las mediciones isotópicas para el análisis de anillos de crecimiento.

Por otra parte, los isótopos estables de hidrógeno y oxígeno proveen una señal mixta. Un simple análisis de la proporción de isótopos de $\delta^{18}\text{O}$ o δD en finas porciones de madera, desde el centro del árbol hasta su corteza, permite reconstruir la marcha anual de la precipitación año tras año. Además, el análisis puede ser empleado con árboles que no poseen anillos de crecimiento (Evans y Schrag, 2004). En resumen, los isótopos estables permiten responder preguntas en biología tropical que antes no era posible hacer debido a la carencia de métodos apropiados.

La tabla I muestra de manera resumida puntos importantes a considerar en cada una de los métodos mencionados anteriormente.

Tabla I. Ventajas y desventajas de los métodos para determinar la edad en árboles del trópico y subtropical.

Método	Tipo	Ventaja/Desventaja
Cálculo tiempo de paso	Indirecto	Estima la edad a través de las clases diamétricas/No se puede calcular la edad exacta.
Funciones matemáticas	Indirecto	Existen diferentes modelos para estimar la edad de los árboles/Método no muy moderno, se requiere hacer medidas anuales consecutivas.
Anatomía de la madera	Directo	Método exacto y confiable que permite determinar la anualidad de los anillos de crecimiento/Se requiere tratamiento de las muestras y conocimiento previo de las características anatómicas de las especies.
Densitometría de rayos X	Directo	Determina de manera precisa calidad de madera y delimitación de anillos de crecimiento/Demanda mucho tiempo el análisis de las muestras y es costoso.
Conteo de anillos de crecimiento	Directo	Altamente preciso en la resolución anual de los anillos de crecimiento, puede ser empleado a gran escala/En especies tropicales y subtropicales hay poca definición de anillos de crecimiento.
Isótopos estables	Indirecto	Además de aportar información de la edad, permite responder preguntas de la biología de los árboles/Se requiere un espectrofotómetro de masas.
Datación radiocarbono 14	Directo	Método moderno y preciso, actualmente es el más empleado para especies tropicales y subtropicales/ Requiere equipo costoso, es impreciso para determinar edad en árboles jóvenes.

CONCLUSIONES

Los métodos para determinar la edad de especies tropicales y subtropicales han evolucionado a lo largo del tiempo. El análisis de anillos de crecimiento ha resultado ser la metodología más poderosa para determinar con precisión las edades de los árboles y la más utilizada en diferentes países; además, en combinación con otras metodologías, como el análisis de la anatomía de la madera, ha resultado satisfactoria para la obtención de resultados confiables, ya que ha sido posible la identificación de los anillos de crecimiento y, por lo tanto, ha permitido determinar su edad en muchos de los casos. Las metodologías más actuales, como la datación por radiocarbono 14, isótopos estables y densitometría de rayos X, han resultado ser muy efectivas para datar árboles tropicales y subtropicales, aunque su aplicación no es tan amplia.

Las investigaciones han sido llevadas a cabo en su mayoría en países de América del Sur, demostrando grandes avances en el estudio de la edad de especies subtropicales y tropicales. Queda de manifiesto la poca investigación desarrollada en África y México. Es importante mencionar el alto potencial de nuestro país para el desarrollo de nuevas cronologías explorando nuevos géneros y especies, que ya han sido investigados con éxito en otros países. Es evidente que, por la amplitud y significado de los ecosistemas tropicales y subtropicales, las investigaciones dendrocronológicas pueden ser consideradas incipientes en relación a los demás ecosistemas, por lo que el desarrollo de cronologías en las zonas subtropicales y tropicales continúa siendo un reto importante a nivel mundial.

REFERENCIAS

Akachuku, A.E. (1985). Intra-annual variation in wood density in Gmelina arborea from x-ray densitometry and its relations with rainfall. *Tree Ring Bulletin*. 45: 43-55.

Alvim, P.T., y Alvim, R. (1978). Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: Tomlinson, P.B., M.H. Zimmermann (eds.) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, London, pp. 445-464.

Argollo, J., Soliz, C. y Villalba, R. (2004). Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia*. 39(1): 5-24.

Beltrán, L.A., y Valencia, G.M. (2013). Anatomía de anillos de crecimiento de 80 especies arbóreas potenciales para estudios dendrocronológicos en la Selva Central, Perú. *Rev. Biol. Trop.* 61(3): 1025-1037.

Beramendi, L.E., Hernández-Morales, S., Gonzáles-Hernández, G., et al. (2013). Dendrochronological potential of *Fraxinus uhdei* and its use as bioindicator of fossil CO₂ emissions deduced from radiocarbon concentrations in tree rings. *Radiocarbon*. 55: 833-840.

Berlage, H.P. (1931). Over het verband tusschen de dikte der jaarringen van djatiboomen (*Tectona grandis* L.F.) en den regenval op Java. *Tectona*. 24: 939-953.

Biondi, F., y Fessenden, J.E. (1999). Radiocarbon analysis of *Pinus lagunae* tree rings: implications for tropical dendrochronology. *Radiocarbon*. 41(3): 241-249.

Borchert, R., y Rivera, G. (2001). Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem succulent trees. *Tree Physiology*. 21: 201-212.

Boninsegna, J.A., Argollo, J., Aravena, J.C., et al. (2009). Dendroclimatological reconstructions in South America: A review. *Pelaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 281: 210-228.

Bräuning, A., Burchardt, I. (2006). Detection of growth dynamics in tree species of a tropical mountain rain forest in southern Ecuador. *TRACE-Tree rings in archaeology, climatology and ecology*. 4: 127-131.

Brienen, J.W. (2005). *Tree in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain forest trees*. PROMAB. Enschede, Urecht. 143 p.

Brienen, R., Wanek, W.W., y Hietz, P. (2010). Stable carbon isotopes in tree rings indicate improved water use efficiency and drought responses of a tropical dry forest tree species. *Trees*. 25: 103-113.

Callado, C.H., Roig, F.A., Tomazello, M., et al. (2013). Cambial growth periodicity studies of south american Woody species- a review. *LAWA Journal*. 34(3): 213-230.

Campos, L.E., Tomazello, M., Cassia, L., et al. (1997). Uso de la densitometría de rayos X y de la espectroscopia en el infrarrojo cercano para predecir las propiedades tecnológicas de la madera en especies forestales. *Revista Xilema*. 6321-6496.

Carlquist, S. (1988). Comparative wood anatomy, systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledonous wood. Springer-Verlag, Berlín, Alemania. En: Beltrán, L.A. y G.M. Valencia. 2013. Anatomía de anillos de crecimiento de 80 especies arbóreas potenciales

- para estudios dendrocronológicos en la Selva Central, Perú. *Rev. Biol. Trop.* 61(3): 1025-1037.
- Creber, G.T. (1977). Tree rings: A natural data storage system. *Biol. Rev.* 52(3): 349-381
- Cusatis, A.C., Trazzi, P.A., Dobner, M., *et al.* (2013). Dendroecología de *Cedrela fissilis* na floresta ombrófila mista. *Brazilian Journal of Forestry Research.* 33(75): 287-297.
- David, E.T., Chhin, S., y Skole, D. (2014). Dendrochronological potential and productivity of tropical tree species in western Kenya. *Tree-ring research* 70(2): 119-135.
- 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.* 32(2): 19-26.
- Del Valle, J.I. (1997). Crecimiento de cuatro especies de los humedales forestales del litoral pacífico colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 21(81): 445-466
- Del Valle, J.I., Restrepo, H.I., Londoño, M.M. (2011). Recuperación de la biomasa mediante la sucesión secundaria, Cordillera Central de los Andes, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 59(3): 1337-1358.
- Dezzeo, N., Worbes, M., Ishii, I., *et al.* (2003). Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapiro River, a tributary of the lower Orinoco River, Venezuela. *Plant Ecology.* 168: 165-176.
- Durán, O., Quintanar, A., Villanueva, J., *et al.* (2014). Características anatómicas de la madera de *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. con potencial dendrocronológico. *Rev. Mex. Cienc. For.* 5(26): 77-89.
- Evans, M.N., y Schrag, D.P. (2004). A stable isotope based approach to tropical dendroclimatology. *Geochimica et Cosmochimica Acta.* 68: 3295- 3305.
- Fichtler, E., y Worbes, M. (2007). *Climatic signals in $\delta^{13}C$ time series from tropical tree rings.* Tropentag, Witzhausen, Germany.
- Fichtler, E., Helle, G., y Worbes, M. (2010). Stable-carbon isotope time series from tropical tree rings indicate a precipitation signal. *Tree-ring research* 66(1): 35-49.
- Fritts, H. (1976). *Tree rings and climate.* Academic Press. Inc. London. LTD. Gran Bretaña. 567 p.
- Gebrekirstos, A., Worbes, M., Taketay, D., *et al.* (2009). Stable carbon isotope ratios in tree rings of co-occurring species from semi-arid tropics in Africa: Patterns and climatic signals. *Global and Planetary Change.* 66: 253-260.
- Giraldo, J.A. (2011). Dendrocronología en el trópico: aplicaciones actuales y potenciales. *Colombia Forestal.* 14(1): 97-111.
- Giraldo, V.D., y Del Valle, J.I. (2012). Modelación del crecimiento de *Albizia niopoides* (Mimosaceae) por métodos dendrocronológicos. *Rev. Biol. Trop.* 60(3): 1117-1136.
- Gonzaga, L. (1977). *Algunos métodos para calcular la edad de las especies forestales tropicales.* UNAL-Medellín. 73 p.
- Grau, H.R., Easdale, T.A., Paolini, L. (2003). Subtropical dendroecology-dating disturbances and forest dynamics in northwestern Argentina montane ecosystems. *Forest Ecology and Management.* 177: 131-143.
- Groenendijk, P., Klaassen, U.S., Bongers, F., *et al.* (2014). Potential of tree-ring analysis in a wet tropical forest: A case study on 22 commercial tree species in Central Africa. *Forest Ecology and Management.* 323: 65-78.
- Harley, G.L., Grissino-Mayer, H.D., y Horn, S.P. (2011). The dendrochronology of *Pinus elliottii* the lower Florida keys: chronology development and climate response. *Tree-ring research.* 67(1): 39-50.
- Hart, P. (2010). Tree growth and age in an ancient Hawaiian wet forest: vegetation dynamics at two spatial scales. *Journal of Tropical Ecology.* 26: 1-11.
- Hua, Q. (2009). Radiocarbon: a chronological tool for the recent past. *Quat. Geochronol.* 4(5): 378-390.
- IAWA, (1989). List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin.* 10: 234-332.
- Ito, T., y Osumi, S. (1984). An analysis of the basal area growth in evenaged pure stands based on the Richards growth functions. *Journal of the Japanese Forestry Society.* 66: 99-108.
- Kaennel, M., y Schweingruber, F.H. (1995). *Multilingual glossary of dendrochronology.* Paul Haupt AG Bern.
- Lisi, C., Tomazello, M., Botosso, P., *et al.* (2008). Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *IAWA Journal.* 29(2): 189-207.
- Lojan, L. (1967). Cálculo de la edad en árboles sin anillos anuales. *Turrialba.* 17: 419-429.

- López, J., Valdez, J.I., Terrazas, T., *et al.* (2006). Anillos de crecimiento y su periodicidad en tres especies tropicales del estado de Colima, México. *Agrociencia*. 40(4): 533-544.
- Maingi, J.K. (2006). Growth rings in tree species from the Tana river floodplain, Kenya. *Journal of East African Natural History*. 95(2): 181-211.
- Mariaux, A. (1967). Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois For Trop*. 114: 23-37.
- Martínez, M., y Álvarez, E.R. (1998). How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science*. 3: 400-405.
- Melandri, J.L., Dezzeo, N., y Espinoza, N. (2007). Growth ring periodicity in *Pinus caribaea* var. *hondurensis* from a Mérida State plantation, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*. 51(1): 57-66.
- Menezes, M., Berger, U., y Worbes, M. (2003). Annual growth rings and long-term growth patterns of mangrove trees from the Braganca peninsula, north Brazil. *Wetlands Ecology and Management*. 11: 233-242.
- Moya, R. y Tomazello, M. (2009). Wood density variation and tree demarcation in *Gmelia arborea* trees using X-Ray densitometry. *Cerne, Lavras*. 15(1): 92-100.
- Pande, D.C. (1960). On method for determining age of trees without annual rings. *Indian Forester*. 86(3): 117-131.
- Pereyra, M.J., Inga, G.J., Santos, M., *et al.* (2014). Potencialidad de *Cedrela odorata* (Meliaceae) para estudios dendrocronológicos en la selva central del Perú. *Rev. Biol. Trop.* 62(2): 783-793.
- Pienaar, L., y Turnbull, K.J. (1973). The Chapman-Richards generalization of von Bertalanffy's model for basal area growth and yield in even-aged stands. *Forest Science*. 19: 2-22.
- Reimer, P.J., Baillie, M.G.L., Bard, E., *et al.* (2004). IntCal04 terrestrial radiocarbon age calibration, 0-26 cal kyr BP. *Radiocarbon*. 46: 1029-1058.
- Rodríguez, E. (1997). La dendrocronología y el carbono 14 en la datación de bienes culturales. *Boletín de información técnica 188*. Laboratorio de dendrodatación. Centro de Investigación Forestal, INIA. AITIM, pp. 52-57.
- Roig, F., Fernández, M., Gareca, E., *et al.* (2001). Estudios dendrocronológicos en los ambientes húmedos de la puna boliviana. *Rev. Bol. Ecol.* 9: 3-13.
- Roig, F.A., Jiménez, J.J., Villanueva, J., *et al.* (2005). Anatomy of growth rings at the Yucatan Peninsula. *Dendrocronología*. 22(3): 187-193.
- Stokes, M.A., y Smiley, T.L. (1968). *An introduction to tree ring dating*. University of Arizona Press. Tucson, Arizona. 73 p.
- Tomazello, M., Brazolin, S., Chagas, M., *et al.* (2008). Application of X-Ray technique in nondestructive evaluation of eucalypt. *Wood. Maderas Ciencia y Tecnología*. 10(2): 139-150.
- Vázquez, J., Tapias, R., y González, A. (2009). *Desarrollo, características y aplicaciones de un dendrómetro potenciométrico para la medición continua del crecimiento diametral de especies arbóreas*. 5° Congreso Forestal Español. S.E.C.F. Junta de Castilla y León (Eds.). Ávila, España, pp. 2-11.
- Vetter, R., Botosso, P. (1989). Remarks on age and growth rate periodicity of Amazonian trees. *IAWA Journal*. 10(2): 133-145.
- Villalba, R., Boninsegna, J., y Cobos, R. (1989). *A tree ring reconstruction of summer temperature between AD 1500 and 1974 in Western Argentina*. Third International Conference on Southern Hemisphere Meteorology and Oceanography, Buenos Aires, Argentina, pp. 196-197.
- Worbes, M., y Junk, W.J. (1989). Dating tropical trees by means of ^{14}C from bomb tests. *Ecology*. 70: 503-507.
- 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.
- 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.
- Worbes, M., Staschel, R., Roloff, A., *et al.* (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

RECIBIDO: 12/01/2015

ACEPTADO: 30/08/2017