

Análisis de las tasas de crecimiento diametral por grupos funcionales de especies arbóreas en un bosque tropical semi-decíduo de Venezuela

Analysis of diametrical growth rates for functional groups of trees in a Venezuelan semi-deciduous tropical forest

ELBA M. MORA¹,
HIRMA RAMÍREZ ANGULO^{2,3} y
ARMANDO TORRES LEZAMA²

Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales,
1 Escuela de Geografía, E-mail: emmora@ula.ve
2 Grupo de Investigación BIODSUS, Instituto de Investigaciones para el
Desarrollo Forestal (INDEFOR), Los Chorros de Milla, Mérida, Venezuela,
E-mails: rhirma@ula.ve, torres@ula.ve
3 Facultad de Ingeniería, La Hechicera, Mérida, Venezuela,
E-mail: rhirma@ula.ve

Recibido: 24-10-08 / Aceptado: 15-09-09

Resumen

El entendimiento de los patrones de crecimiento arbóreo es un objetivo fundamental de la investigación ecológica en bosques tropicales, con fines de conservación y manejo. En este trabajo se analizan las tasas de crecimiento diametral por grupos funcionales de especies arbóreas en un bosque tropical semi-decíduo de los Llanos Occidentales de Venezuela, usando mediciones repetidas anuales (1962-1992) provenientes de parcelas permanentes. Para describir mejor la heterogeneidad de la dinámica del crecimiento, se trabajó en las siguientes etapas: (1) Análisis estadístico del parámetro "diámetro a la altura de pecho" (dap); (2) Modelado de la estructura de la matriz de varianzas y covarianzas que identifican la correlación temporal del dap; (3) Selección del modelo (lineal o polinómico) que mejor describe el curso del dap en el tiempo; (4) Estimación de las tasas de incremento por grupos funcionales empleando un análisis de los coeficientes de regresión; y (5) Análisis de las tasas de crecimiento de los diferentes grupos funcionales. El incremento medio anual del dap resultó ser estadísticamente diferente entre grupos funcionales de especies. Se ajustó un modelo de regresión lineal con estructura de matriz de varianza y covarianza, autorregresiva de orden uno para la estimación de la tasa de crecimiento del dap por grupos de especies. El desempeño del crecimiento diamétrico varió con los grupos funcionales de especies. Las nómadas grandes y pequeñas y pioneras grandes mostraron la tasa de crecimiento diamétrico promedio más alta, mientras que las tolerantes y las pioneras pequeñas tienen una tasa menor de crecimiento.

Palabras clave: bosque El Caimital, crecimiento de árboles, diámetro a la altura de pecho, manejo bosque tropical, mediciones repetidas, modelos de regresión.

Abstract

Understanding of tree growth patterns is a fundamental objective of ecological research in tropical forests with conservation and management purposes. This study analyses the increment rates of tree species, categorized according to light requirement and growth form into functional groups, in a tropical semi-deciduous forest of the Venezuelan western plains, using repeated measurements (1962-1992) from permanent plots. To better describe the heterogeneity of the growth dynamics within and among functional groups, these working steps were followed: (1) Statistical analysis of the parameter 'diameter at breast height' (dbh); (2) Modelling the matrix structure of variances and co-variances that pinpoint the temporal correlation of the dbh; (3) Select the model (linear or polinomic) describing best the development of dbh in the course of time; (4) Estimation of the increment rates by functional groups employing an analysis of the regression coefficients; (5) Analysis of the increment rates of the different functional groups. The mean annual increment in dbh was significantly different among species functional groups. A regression model with matrix structure of variances and co-variances autoregressive of first-order was adjusted for the estimation of dbh increment rates by functional groups. Increment in diameter performance varied among the functional groups. Large and small nomads species showed the highest dbh increment rates, whereas lower growth rates were obtained for tolerant species and small pioneers.

Key words: diameter, repeated measurements, tree growth, tropical forest management.

1. Introducción

Muchos países dependen de los bosques tropicales para la generación de ingresos. Desafortunadamente, los ejemplos de mal manejo y degradación de los mismos como resultado de la extracción maderera mal planificada abundan (Hall *et al.*, 1999). No obstante, el avance en el conocimiento de estos ecosistemas ha permitido pensar que su manejo sostenible es posible y que este enfoque podría dar mucha mayor seguridad a largo plazo a las poblaciones que el patrón actual de destrucción del bosque (de Graaf *et al.*, 1999).

El uso sostenible del recurso forestal está ligado a uno de los principios fundamentales del manejo, el cual consiste en aprovechar solo lo que el bosque crece en un determinado espacio de tiempo, de ahí que los ciclos de corta y la estimación de los volúmenes de madera que se pueden aprovechar, deben estar fundamentados en las tasas de crecimiento de los árboles.

El crecimiento arbóreo es generalmente medido como incremento diamétrico, pues se ha encontrado que el diámetro a la altura de pecho (dap) es el mejor indicador de la biomasa de un árbol, aunque el crecimiento en altura es muy importante en las especies pioneras (Manokaran y Swaine, 1994). Son escasos los estudios del crecimiento diamétrico de los árboles tropicales que 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, citados por del Valle, 1998); para ello se ha empleado la ecuación diferencial de crecimiento de Von Bertalanffy (1976), también llamada de Chapman y Richards (del Valle, 1998).

Terborgh *et al.* (1997) realizaron una investigación para estimar la edad y el crecimiento en árboles tropicales en rodales sucesionales. Para ello hicieron mediciones periódicas y estimaron la tasa de crecimiento de distintas especies y para diferentes tamaños, usando un Método de Regresión LOESS, el cual permite ajustar curvas (BELGT) que describen el comportamiento del crecimiento de un individuo desde el reclutamiento hasta que obtiene el tamaño máximo en la madurez. Los autores consiguieron que las especies de crecimiento

rápido logran incrementos de circunferencia anual de 150 mm o más, como es el caso de *Cecropia membranacea*, *Inga marginata* y *Ficus insipida*. Las especies de crecimiento lento, como el *Sapium aereum*, muestran un incremento mucho menor del diámetro. Para estimar el crecimiento diamétrico de individuos arbóreos de *Poulsenia armata*, del Amo y Pascual (1985) utilizaron la curva logística

La información de diámetro a la altura de pecho (dap) considerada en el presente estudio fue evaluada anualmente durante treinta años (1962-1992), en consecuencia, estas observaciones son estadísticamente dependientes del tiempo; es decir, observaciones entre dos años más cercanos presentan un grado de correlación más alto que observaciones para años más distantes, tal como lo refieren Koch *et al.* (1990).

Estas evaluaciones del dap deben entonces ser consideradas como mediciones sucesivas o repetidas (estructuras longitudinales) y merecen un tratamiento especial desde el punto de vista estadístico, ya que es común encontrar que tal dependencia es ignorada, a favor de un análisis simple; a cambio el costo es la invalidez de la inferencia, tal como lo señalan Schaubenbergen y Gregoire (1995). De igual manera Kenward (1987), plantea que esta invalidez se debe a dos razones fundamentales:

- Todas las pruebas F podrían no ser válidas debido a la correlación entre mediciones sucesivas (aumento del error tipo uno).
- Cada análisis por separado no hace uso de la información sobre variabilidad de las unidades de muestreo que está contenida en las observaciones precedentes; como consecuencia el cuadrado medio del error de cada análisis de varianza es sobreestimado y en algunos casos, no podrían detectarse diferencias reales entre grupos.

Como una solución al problema planteado, la estimación de las tasas de crecimiento puede realizarse haciendo uso del análisis de mediciones sucesivas con coeficientes de regresión. Este enfoque fue utilizado por Evans y Roberts (1979), Jennrich y Schluchter (1986), Mora (2001), Mora y Mora (2003); en los cuales se presentan diseños experimentales no balanceados. La característica fundamental de estos diseños, es que las unidades experimentales no poseen el mismo número de mediciones repetidas,

aún cuando el número de unidades experimentales por grupo pudiera ser igual.

Para este estudio la información se presenta como un diseño no balanceado ya que algunos árboles no cuentan con el mismo número de mediciones, ni el mismo número de individuos por grupos de especies. Mora (2001) y Mora y Mora (2003) resuelven este problema planteando ecuaciones polinomiales en las cuales las estimaciones de β se realizan ajustando la estructura de la matriz de varianzas y covarianzas Σ . Entre las estructuras más comunes para Σ tenemos la estructura simple, la de simetría compuesta, la autorregresiva de primer orden, sin estructura, la estructura espacial, entre otras (SAS Institute, 1990).

Comúnmente los criterios que se utilizan para la selección de la matriz de varianzas y covarianza Σ , se basan en la estimación por el método de máxima verosimilitud ML (maximun likelihood) y REML (restricted maximun likelihood); (Littell *et al.*, 1996)); estos criterios son los siguientes:

- Criterio de Información de Akaike's (AIC) es calculado como

$$AIC = p(\theta) - q$$

Donde $p(\theta)$ es obtenida en cualquiera de los dos métodos REML o ML como el logaritmo de máxima verosimilitud y q es el número de parámetros de covarianza a estimar. Se considera que el mejor modelo es aquel que muestre el mayor valor para el AIC.

- Criterio Bayesiano de Schwartz's (SBC) se calcula como

$$SBC = p(\theta) - (1/2) q \log N^*$$

Donde N^* es N para ML y $N-p$ para REML. De igual manera que el criterio anterior, se considera como mejor modelo aquel que presente el mayor valor para SBC.

Este trabajo tiene como objetivo estimar y analizar las tasas de crecimiento diamétrico por grupo de especies funcionales (pioneras, nómadas y tolerantes), en el Bosque El Caimital, estado Barinas; aplicando la metodología estadística análisis de mediciones sucesivas con coeficiente de regresión.

2. Materiales y métodos

2.1 Descripción del área de estudio

El sitio de estudio es un bosque tropical semi-decíduo situado al noroeste del estado Barinas (8°40'N; 70°13'O), y denominado como Bosque Experimental "El Caimital", propiedad de la Universidad de Los Andes. Se localiza a 170 msnm; con una pendiente que no supera el 3 %. La precipitación media anual es de 1590 mm, presenta una marcada distribución estacional, con un periodo de sequía bien definido de 4-5 meses (diciembre a mayo). Los meses más secos son enero y febrero, en los cuales la precipitación es prácticamente nula; el mes más lluvioso es junio (Veillon, 1985, 1989, 1995).

La vegetación del área es la típica de un bosque tropical, caracterizada por su gran heterogeneidad (Lamprecht, 1964). El Caimital aparentemente es un bosque secundario establecido sobre terrenos anteriormente agrícolas, lo cual se evidencia por la abundancia de plantas de café. Según la clasificación bioclimática de Holdridge (Ewel *et al.*, 1976) corresponde a la zona de vida bosque seco tropical transición a húmedo. Los suelos del bosque Caimital son de origen aluvial y aluvio lacustrino, formado por materiales arrastrados por las aguas desde las formaciones montañosas vecinas; para una descripción más detallada del área véase Ramírez *et al.* (1997).

2.2 Datos

La información de crecimiento de las especies procede de seis parcelas permanentes de 0,5 ha cada una, con mediciones anuales (1962-1992) del diámetro a la altura de pecho (dap) y la altura total de los individuos con $dap > 10$ cm. Después del establecimiento de las parcelas las mediciones se realizaron al inicio cada año y luego se distanciaron encontrándose años sin mediciones, por lo que fue necesario limpiar la base de datos quedando sólo 23 años consecutivos de medición. Debido al gran número de especies, las mismas fueron agrupadas en pioneras, nómadas y tolerantes; estos grupos se dividieron a su vez en individuos grandes y pequeños, según la altura total. Mayores detalles sobre la clasificación de las especies se encuentran en Ramírez *et al.* (1997).

Luego de constituida la agrupación de especies, se realizó un análisis estadístico descriptivo para el dap y área basal en el primer año de medición (1962) y se comparó con el registrado en los mismos individuos 30 años después (1992), período en el cual la información fue recolectada año a año, es decir, la base de datos se encontraba completa.

Para el cálculo de las tasas de crecimiento por grupo de especies se utilizó el análisis de mediciones sucesivas con coeficientes de regresión. El procesamiento computacional se llevó a cabo haciendo uso del paquete estadístico R.

3. Resultados y discusión

3.1 Análisis descriptivo del diámetro por grupo de especies

Las estadísticas básicas que se presentan en el cuadro 1 muestran un análisis descriptivo del dap

y una comparación de sus medias, por grupo de especies para los años 1962 y 1992. Para este período los grupos funcionales de especies nómadas grandes (Ng) y nómadas pequeñas (Npq) muestran un incremento del diámetro promedio altamente significativo ($p \leq 1\%$), mientras que el mismo resultado ser significativo ($p \leq 10\%$) para las tolerantes pequeñas (Tpq).

En vista de estos resultados obtenidos para el dap promedio, se consideró de interés analizar el incremento medio anual para ese período de 30 años (1962-1992). El cuadro 2 muestra los valores de este incremento medio anual (IMA) para cada grupo, los cuales resultaron ser estadísticamente diferentes ($p \leq 1\%$) (Cuadro 3), lo que demuestra que el IMA es diferente entre los grupos funcionales de especies.

Una comparación del área basal promedio, por grupo de especies para los años 1962 y 1992, se muestra en el cuadro 4. Se puede observar que el área basal promedio para cada uno de los grupos

Cuadro 1. Estadísticas básicas y comparación de los promedios del diámetro a la altura de pecho (dap) por grupos funcionales de especies arbóreas, para el Bosque Universitario El Caimital, estado Barinas, Venezuela.

Grupos de especies*	Total Individuos n	1962 Dap (m)		1992 Dap (m)		**Estadístico T	P(T<=t) dos colas
		\bar{x}	s	\bar{x}	s		
Ng	65	0.34	0.23	0.41	0.31	-2.26	0.000
Npq	66	0.25	0.19	0.32	0.27	-3.78	0.000
Pg	22	0.17	0.05	0.22	0.15	-1.69	0.100
Ppq	6	0.12	0.02	0.13	0.03	-1.24	0.250
Tg	38	0.30	0.17	0.28	0.22	1.00	0.320
Tpq	5	0.13	0.003	0.16	0.04	-2.03	0.089

*Ng= nómadas grandes, Npq= nómadas pequeñas, Pg= pioneras grandes, Ppq= pioneras pequeñas, Tg= tolerantes grandes, Tpq= tolerantes pequeñas; **Prueba T de Student para muestras pareadas.

Cuadro 2. Estadísticas básicas para el incremento medio anual (IMA) por grupos funcionales de especies arbóreas, para el Bosque Universitario El Caimital, estado Barinas, Venezuela.

Grupos de especies*	\bar{x}	s
Ng	0.0048005	0,00407272
Npq	0.0040399	0,00287754
Pg	0.0034864	0,00335455
Ppq	0.1431666	0,03008931
Tg	0.0024658	0,00113942
Tpq	0.00168	0,00127205

*Ng= nómadas grandes, Npq= nómadas pequeñas, Pg= pioneras grandes, Ppq= pioneras pequeñas, Tg= tolerantes grandes, Tpq= tolerantes pequeñas.

Cuadro 3. Análisis de varianza para la comparación del incremento medio anual (IMA) en diámetro promedio por grupos funcionales de especies arbóreas, para el Bosque Universitario El Caimital, estado Barinas, Venezuela.

Fuente de Variación	GI	SC	Fc	Pr>F
Entre grupos	5	0,1131	691,05	0.0000
Dentro de grupos	196	0,0064		
Total	201	0,1196		

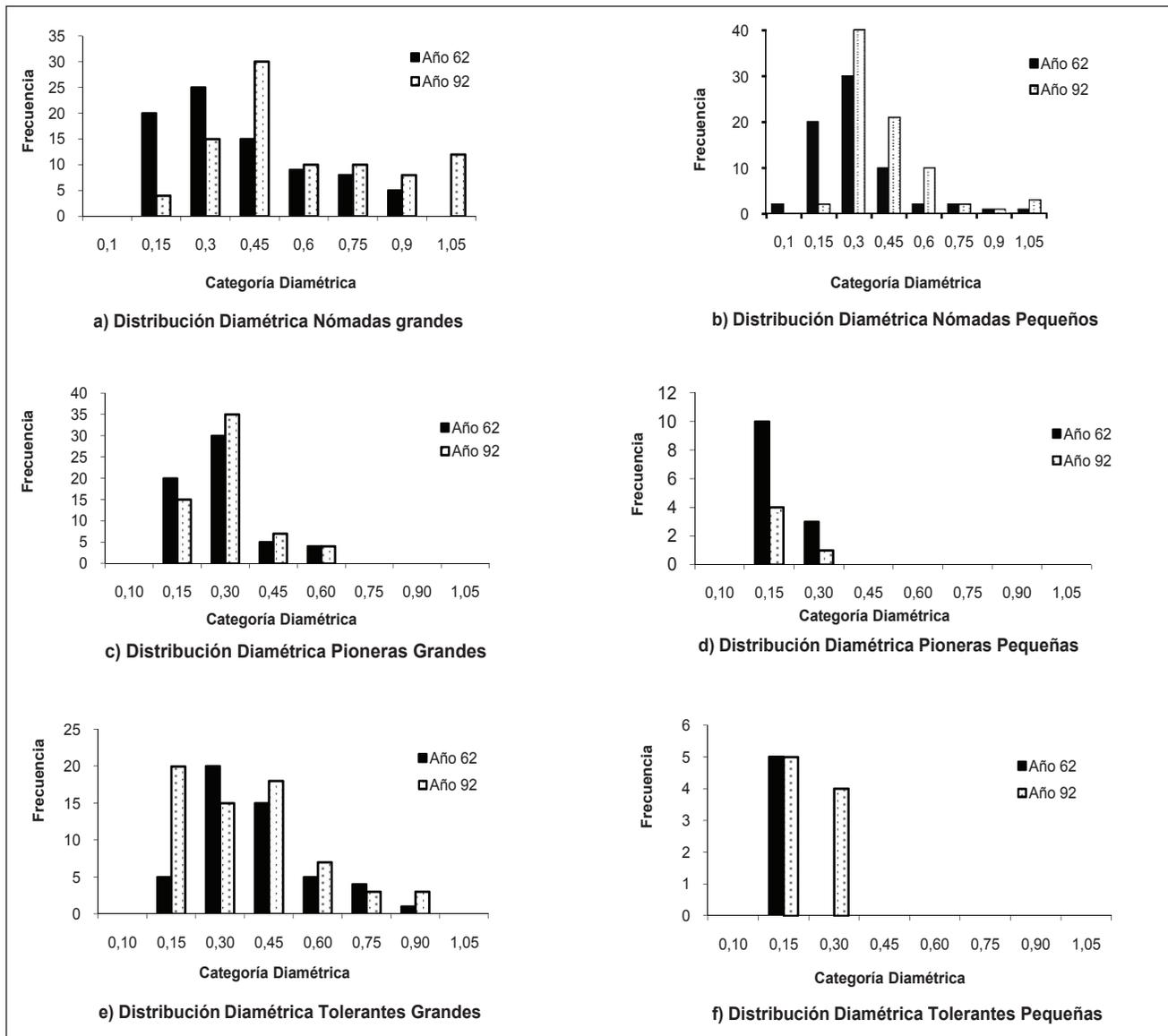


Figura 1. Distribución diamétrica por grupos funcionales de especies arbóreas, para el Bosque Universitario El Caimital, estado Barinas, Venezuela.

Cuadro 4. Estadísticas básicas y comparación de los promedios del área basal (AB) por grupos funcionales de especies arbóreas, para el Bosque Universitario El Caimital, estado Barinas, Venezuela.

Grupos de especies*	1962 AB (m ² ha ⁻¹)		1992 AB (m ² ha ⁻¹)		**Estadístico T	P(T<=t) dos colas
	\bar{x}	s	\bar{x}	s		
Ng	0.5594	0.7709	0.8466	2.3033	-1.4095	0.1821
Npq	0.3643	0.2005	0.4337	0.4213	-0.8556	0.4034
Pg	0.1353	0.0422	0.1689	0.0623	-1.4353	0.1674
Ppq	0.0168	0.0003	0.0046	0.0001	1.4100	0.1980
Tg	0.4424	0.5581	0.4225	0.5211	2.4109	0.0292
Tpq	0.0194	0.0005	0.0120	0.0003	2.1578	0.0978

*Ng= nómadas grandes, Npq= nómadas pequeñas, Pg= pioneras grandes, Ppq= pioneras pequeñas, Tg= tolerantes grandes, Tpq= tolerantes pequeñas. **Prueba T de Student para muestras pareadas

funcionales de especies no es estadísticamente diferente, a excepción de las tolerantes grandes que si muestran un área basal promedio diferente entre los años 1962-1992.

La distribución diamétrica de las nómadas para 1962 es diferente a la de 1992; en el primero se tenía una mayor frecuencia de árboles en las categorías diamétricas inferiores, 30 años después pasaron a categorías superiores pero no hay recuperación en las categorías inferiores, aunque si un aumento en la frecuencia de las categorías más altas (Figura 1). Este comportamiento es similar al de las nómadas pequeñas para las categorías inferiores, mas no para las superiores.

En las pioneras grandes y pequeñas se observan frecuencias altas de árboles en las categorías diamétricas inferiores, pero desaparecen en las intermedias y superiores. Este comportamiento es característico de este grupo, pues su sobrevivencia adulta es baja, con una duración de vida de alrededor de 50 años y no alcanzan grandes diámetros (Martínez, 1985). Las pioneras tienen una velocidad de crecimiento mayor, ya que sus tasas de fotosíntesis y respiración son relativamente elevadas (Bonaf *et al.*, 2000)

La distribución diamétrica es diferente entre las tolerantes grandes (Tg) y tolerantes pequeñas (Tp). Este grupo se caracteriza por contener especies de larga vida y menores tasas de crecimiento. Para las tolerantes grandes el comportamiento en el periodo es aparentemente similar, mostrando

altas frecuencias en las categorías bajas que disminuyen en las superiores. Las tolerantes pequeñas se concentran en pocas categorías inferiores lo que nos corrobora sus características básicas, de no encontrarlos en categorías diamétricas superiores.

3.2 Análisis de las tasas de crecimiento

El análisis de mediciones repetidas con coeficientes de regresión permitió probar los modelos lineal y polinómico, cada uno de ellos con diferentes estructuras de la matriz de varianzas y covarianzas Σ para la estimación de los coeficientes de regresión (β); donde cada una de estas estructuras modela la correlación entre las mediciones sucesivas de dap en el tiempo, es decir, para el cálculo de estas estimaciones se consideran los valores del dap de cada uno de los individuos en los 23 años de medición registrados.

En el cuadro 5 se muestran los resultados de los Criterios AIC y SBC para modelos polinómico y lineal del dap, en este caso las pruebas presentan los valores más altos de los criterios AIC y SBC (20052,98 y 20046,00, respectivamente) para el modelo lineal con estructura de matriz de varianza y covarianza Σ autorregresiva de orden uno. En consecuencia, se decidió seleccionar este modelo.

Esta estructura autorregresiva de orden uno para Σ muestra homogeneidad de varianzas ($\sigma = 0.0035$) y un coeficiente de correlación que disminuye a medida que aumenta el tiempo entre

dos mediciones; es decir, para dos años consecutivos este coeficiente es más alto que para tres o más años. Sustituyendo a Σ por sus valores para el caso del dap tenemos:

$$\Sigma = 0.0035 * \begin{bmatrix} 1 & 0.95 & 0.95^2 & 0.95^3 & \dots \\ 0.95 & 1 & 0.95 & 0.95^2 & \dots \\ 0.95^2 & 0.95 & 1 & 0.95 & \dots \\ 0.95^3 & 0.95^2 & 0.95 & 1 & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \end{bmatrix}$$

La correlación de 0,95 resultó ser altamente significativa, lo que demuestra que efectivamente las mediciones repetidas del dap en el tiempo son dependientes y esta dependencia disminuye a medida que aumenta el tiempo entre dos mediciones.

Por lo antes descrito el modelo que describe la variabilidad del dap por grupo de especies en forma general está dado por la siguiente ecuación:

$E(Y_i) = b_0 + b_1 X_i$; donde: Y representa el dap (m) estimado y X es el tiempo (años). Los valores de los coeficientes estimados se muestran en el cuadro 6. Estos coeficientes de regresión resultaron ser altamente significativos ($P \leq 1\%$) para todos los grupos, a excepción de las pioneras pequeñas.

Observando los valores de b_1 , el grupo de las nómadas grandes y pequeñas y pioneras grandes tienen la tasa de crecimiento diamétrico promedio más alta, entre 0,252 y 0,279 cm año^{-1} , mientras que las tolerantes muestran una tasa menor de crecimiento diamétrico. Este hallazgo coincide con lo reportado por Swaine (1994), citado por Baker *et al.* (2003), para pioneras en un bosque semi-decídulo, donde observó tasas de crecimiento más del doble que las del grupo de las tolerantes a la sombra.

Es importante resaltar que las pioneras pequeñas reportan la menor tasa de crecimiento; esto puede ser consecuencia de la extracción maderera

Cuadro 5. Criterios AIC y SBC para modelos polinómico y lineal del dap, encontrados para las parcelas establecidas en el Bosque Universitario El Caimital, estado Barinas, Venezuela.

Modelo	Estructura de Σ	Criterio Información (AIC)	Criterio Bayesianio (SBS)
Lineal simple	AR (1)	20052,98	20046,00
Polinómico	AR (1)	802,6875	799,1971
Lineal simple	UN	858,2524	848,7616

Cuadro 6. Coeficientes estimados a partir de un modelo de regresión lineal para el dap por grupos funcionales de especies arbóreas.

Grupos de especies	b_0	b_1	Error Estandar	T	Pr T
Ng	0,14572049	0,279381	0.00021850	12.79	0.0000
Npq	0,10632414	0,266458	0.00021106	12.79	0.0000
Pg	0,03673508	0,252934	0.00032532	7.77	0.0000
Ppq	0,07277946	0,098014	.00098757	0.99	0.3210
Tg	0,02880386	0,216222	0.00043978	4.92	0.0000
Tpq	0,00151141	0,195498	0.00099726	1.96	0.0000

Cuadro 7. Pruebas F tipo máxima verosimilitud restringida para el análisis de grupos funcionales de especies arbóreas asumiendo estructuras de varianza y covarianza autoregresiva de primer orden y un modelo lineal.

Fuente de Variación	Gl numerador	Gl denominador	Fc	Pr $\geq F$
Entre Grupos	6	7955	18.61	0.00000
Año*Grupos	6	7955	68.72	0.00000

en este bosque hace unos cincuenta años, por lo que la estructura superior del dosel es muy densa, lo que ocasiona poca entrada de luz y, por tanto, se tiene poca regeneración y baja tasa de crecimiento diamétrico. El crecimiento de los árboles sigue una tendencia general previsible con la edad. En bosques jóvenes, se acelera en la medida que los doseles se desarrollan; y disminuye substancialmente poco después de que el área foliar total del dosel es alcanzada (Binkley *et al.*, 2002).

En el cuadro 7 se presentan las pruebas F tipo máxima verosimilitud restringida para el análisis de grupos funcionales de especies arbóreas asumiendo estructuras de varianza y covarianza autorregresiva de primer orden y un modelo lineal, estos valores nos ratifican que existe diferencia significativa en el dap entre grupos de especies, por lo que la preagrupación de las especies planteada se considera apropiada.

Denslow (1987) y Clark y Clark (1984) coinciden al afirmar que la mayoría de las especies de los bosques tropicales son en algún sentido dependientes de la apertura de claros, en la medida en que requieren para su crecimiento y reproducción de niveles lumínicos mejorados, y muestran respuestas positivas en crecimiento a la apertura del dosel. Esta característica puede contribuir a explicar las bajas tasas de crecimiento encontradas, puesto que el Bosque El Caimital es un ecosistema que no ha sido objeto de intervenciones recientemente, habiendo sido reportado que la última explotación forestal se realizó en forma selectiva hace 50 años.

4. Conclusiones

El análisis de mediciones repetidas con coeficientes de regresión permitió seleccionar el modelo lineal con estructura de matriz de varianza y covarianza, autorregresiva de orden uno para la estimación de la tasa de crecimiento del dap por grupos funcionales de especies.

El desempeño del crecimiento diamétrico varió con los grupos funcionales de especies en el bosque tropical semi-decídúo El Caimital. Las nómadas grandes y pequeñas y pioneras grandes mostraron la tasa de crecimiento diamétrico promedio más alta, mientras que las tolerantes y las pioneras pequeñas tienen una tasa menor de crecimiento. El incremento medio anual del dap resultó

ser estadísticamente diferente entre grupos funcionales de especies.

Finalmente, se destaca que el estudio de crecimiento de especies arbóreas en el bosque tropical debe hacerse para amplios períodos de tiempo, y deben considerarse las variables ambientales que pudieran contribuir en la explicación del fenómeno, tales como las edáficas y las climáticas.

5. Agradecimientos

Los autores expresan su gratitud al Ing. Julio Serrano y al Tec. Pedro Salcedo por la toma de los datos de campo. Al Dr. Ludwig Kammesheidt por la revisión de una versión previa de este artículo. Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA), a través del proyecto FO-624-06-01-B.

6. Referencias bibliográficas

- BAKER T. R., M. D. SWAINE y D. F. R. P. BURSLEM. 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability Perspectives in Plant Ecology. *Evolution and Systematics* 6: 21-36.
- BINKLEY D., J. L. STAPE, M. G. RYAN, H. R. BARNARD y J. FOWNES. 2002. Age-related decline in forest ecosystem growth: An Individual-Tree, Stand-Structure Hypothesis. *Ecosystems* 5: 58-67.
- BONAL D., D. SABATIER, P. MONTPIED, D. TREMEAUX y J. M. GUEHL. 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124: 454-468.
- CLARK, D. A. y D. B. CLARK. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- CLARK, D. A. y D. B. CLARK 2001. Getting to the canopy: Tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology* 82: 1460-1472.
- DE GRAAF, N. R., R. L. H. POELS y R. S. A. R. VAN ROMPAEY. 1999. Effect of silvicultural treatment on growth and mortality of rain forest in Surinam over long periods. *Forest Ecology and Management* 124:123-135.

- DENSLow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- EWEL, J, J. MADRIZ y J. A. TOSI. 1976. *Zonas de Vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico*. 2da. Ed. MAC, FONAIAP. Caracas, Venezuela. 270 p.
- EVANS, J. C. y A. ROBERTS. 1979. Analysis of sequential observations with applications to experiments on grazing animal and perennial plants. *Biometrics* 35: 687-693.
- JENNRIC, R. I. y M. D. SCHLUCHTER. 1986. Unbalanced repeated measurements models with structured covariance matrices. *Biometrics* 42: 85-820.
- HALL, J. S., D. J. HARRIS, V. MEDJIBE y P. M. S. ASHTON. 2003. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management* 183: 249-264.
- KENWARD, M. G. 1987. A method for comparing profiles of repeated measurements. *Applications Statistical* 36: 296-308.
- KOCH G., I. A. AMARA, M. E. STOKES y D. B. GILLINGS. 1990. Some views on parametric and nonparametric analysis of repeated measurements and selected bibliography. *International Statistical Review* 48: 249-265.
- KÖHLER, P., J. CHAVE, B. RIÉRA y A. HUTH. 2003. Simulating the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems* 6: 114-128.
- LAMPRECHT, H. 1964. Ensayo sobre la estructura florística de la parte sur-oriental del Bosque Universitario "El Caimital", Edo. Barinas. *Revista Forestal Venezolana* 7(10-11): 77-119.
- LITTELL, R. C., G. A. MILLIKEN, W. W. STROUP y R. D. WOLFINGER 1996. *SAS System for Mixed Models*. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA. 633 p.
- MANOKARAN, N. y M. D. SWAINE. 1994. *Population Dynamics of Trees in Dipterocarp Forests of Peninsular Malaysia*. Malayan Forest Records No. 40, Forest Research Institute Malaysia, Kepong. 173 p.
- MARTÍNEZ RAMOS, M. I. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz México*. A. GÓMEZ POMPA y S. del AMO (eds.). Vol. II. Editorial Alambra Mexicana, México. 191-240 pp.
- MORA, E. 2001. Evaluación de la variación del diámetro del fuste en Plantaciones de Teca (*Tectona grandis* L.) con análisis de mediciones repetidas y curvas de perfil en la Unidad Experimental Reserva Forestal de Caparo. Trabajo de grado. Maestría en Manejo de Bosques. CEFAP, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 61 p.
- MORA, E. y A. MORA 2003. Evaluación de curvas de perfil para *Tectona grandis* L. con errores correlacionados en la Unidad Experimental Reserva Forestal de Caparo Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 47(1): 77-86.
- RAMÍREZ, H., A. TORRES LEZAMA y M. ACEVEDO. 1997. Simulación de la dinámica de grupos de especies vegetales en un bosque de los llanos occidentales venezolanos. *Ecotrópicos* 10: 9-20.
- SAS Institute. 1990. *SAS/STAT. User's guide version 6*. Fourth edition. Volumen 2. SAS Institute, Inc. Cary, North Carolina. USA. 240 p.
- SCHABENBERGER, O. y T. G. GREGOIRE. 1995. A conspectus on estimating function theory and its applicability to recurrent modelling issues in forest biometry. *Silva Fennica* 24: 49-70.
- TERBORGH, J., C. FLORES, P. MUELLER y L. DAVENPORT. 1997. Estimating the ages of successional stands of tropical trees from growth increments. *Journal of Tropical Ecology* 14: 833-856.
- VEILLON, J. P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29: 5-20.
- VEILLON, J. P. 1989. *Los bosques naturales de Venezuela*. Parte I. Instituto de Silvicultura. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 118 p.
- VEILLON, J.P. 1995. *Los bosques naturales de Venezuela: Parte II. Los bosques xerófilos de las zonas de vida: Bosque espinoso tropical (BET) y Bosque muy seco tropical (BMST)*. Consejo de Publicaciones de la Universidad de Los Andes-MARNR. Mérida, Venezuela. 53 p.