



Artículo / Article

Características anatómicas de la madera de *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. con potencial dendrocronológico

Anatomic characteristics of the wood of *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. with dendrochronological potential

Omar Durán Guerra¹, Alejandra Quintanar Isaías¹, José Villanueva DÍaz², Ana Teresa Jaramillo-Pérez¹ y Julián Cerano Paredes²

Resumen

Algunas especies arbóreas tropicales forman anillos de crecimiento marcados por fibras, bandas de parénquima marginal o terminal, o por el calibre de vasos de madera temprana. Características que se utilizan para interpretar ritmos y tasas de crecimiento, así como edades. En el presente trabajo se hace una evaluación de las propiedades anatómicas de la madera de *Bursera lancifolia* con valor dendrocronológico. Se usaron 10 núcleos extraídos de tres árboles para caracterizar los tipos celulares que marcan el anillo y para realizar su estudio anatómico. Los núcleos se fecharon en mayo del año 2010, con una correlación de 0.339, mediante el programa COFECHA, y una serie cronológica de 69 años, con una sensibilidad promedio de 0.410; dicha cronología se correlacionó con los datos meteorológicos de precipitación de la zona. Los resultados muestran que *Bursera lancifolia* es sensible a marcar sus anillos de crecimiento con fibras radialmente comprimidas, septadas y funcionalmente almacenadoras. La madera presenta porosidad difusa con escaso parénquima axial y radios multiseriados. Los parámetros estadísticos indican que *B. lancifolia* es climáticamente sensible y muestra un comportamiento similar al de las coníferas que se han utilizado para la reconstrucción del clima del centro de México. Se recomienda el uso de la madera de esta especie para estudios dendrocronológicos.

Palabras clave: Anillos de crecimiento, COFECHA, dendrocronológico, especies maderables tropicales, núcleos, xilema secundario.

Abstract

Certain tropical tree species form growth rings marked by fibers, strips of marginal or terminal parenchyma or by the caliber of early wood vessels. These characteristics are used for interpreting growth rates and ages. This paper assesses those anatomical properties of the wood of *Bursera lancifolia* that have dendrochronological value. 10 cores were obtained from three trees in order to characterize the cell types marking the ring and to carry out their anatomical study. The cores were dated May 2010, with a correlation of 0.339, using the COFECHA software, and a chronological series of 69 years was dated using an average sensitivity of 0.410; this chronology established a correlation with the meteorological precipitation data for the area. The results show that *Bursera lancifolia* is sensitive to marking growth rings with radially compressed, septated and functionally storing fibers. The wood has a diffuse porosity with a scarce axial parenchyma and multiseriate radii. The statistical parameters show that *B. lancifolia* is sensitive to climate and has a similar behavior to that of the conifers utilized to reconstruct the climate of central Mexico. The use of the wood of this species is recommended for dendrochronological studies.

Key words: Growth rings, COFECHA, dendrochronological, tropical timber species, cores, secondary xylem.

Fecha de recepción/date of receipt: 30 de julio de 2013; Fecha de aceptación/date of acceptance: 6 de agosto de 2014.

¹ Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Correo-e: guerra.duran.omar@gmail.com.

² Centro Nacional de Investigación Disciplinaria Relación Agua, Suelo, Planta, Atmósfera. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias.

Introducción

La dendrocronología es una disciplina que ha contribuido a la solución de problemas de índole ecológico, hidrológico, climático o arqueológico. Se fundamenta en la confirmación de la periodicidad del crecimiento del xilema secundario de especies maderables, correspondientes a pulsos anuales, lo que permite definir edades, tiempos históricos o explicar fenómenos de cambio climático (Villanueva, 2000).

En el ámbito mundial se han estudiado pocas taxa que habitan en regiones tropicales y subtropicales (Boninsegna y Villalba, 1996; Villalba, 2000); sin embargo, se ha demostrado que forman anillos de crecimiento, marcados por fibras, bandas de parénquima marginal o terminal, o por el calibre de vasos de madera temprana. Estas características se utilizan para interpretar ritmos y tasas de crecimiento, así como edades en algunos árboles tropicales (Jacoby, 1989; Détienne, 1989; Brienem y Zuidema, 2006; Lisi *et al.*, 2008; Borman y Berlin, 1981; Vetter y Botosso, 1989; Worbes, 1989; Boninsegna *et al.*, 1989). A partir de esa información es posible hacer una prospección de los ecosistemas tropicales en relación con el clima, la hidrología y la fenología.

En Brasil, Venezuela, Bolivia, Perú, India, y la isla de Java se han caracterizado anatómicamente anillos de crecimiento (Devall *et al.*, 1995; Schweingruber, 1996; Zumaeta, 2008). En particular en Brasil (Détienne y Mariaux, 1977; Vetter y Botosso, 1989; Worbes, 1989; Détienne, 1989; Worbes, 1995; Mattos, 1999; Tomazello y Cardoso, 1999; Tomazello *et al.*, 2001); en Bolivia y en Perú se han reconocido especies tropicales formadoras de crecimiento periódico (Brienem y Zuidemman, 2003; Brienem y Zuidemman, 2005; Rosero, 2009), el cual es un requisito para la selección de especies útiles en la elaboración de series de tiempo para obtener información dendrocronológica. Koriba (1958) describe que en Malasia 15 % de los taxa presentaron un crecimiento continuo, mientras que el resto evidenció algún tipo de crecimiento periódico; en los bosques lluviosos del Amazonas, 43 % de los árboles mostraron anillos de crecimiento (Alvim, 1964) y solo 25 % en la India (Chowdhury, 1964), con un porcentaje similar en el trópico húmedo de Argentina.

En el centro y sur de México existe un reducido número de estudios en dendrocronología tropical, debido a la idea de que las especies tropicales no forman anillos anuales de crecimiento (Stahle *et al.*, 1998), como consecuencia en el país hay pocas series de tiempo dendrocronológicas en zonas con bosques tropicales secos, por lo que aún se desconoce el potencial dendrocronológico de sus taxa (Roig *et al.*, 2012).

En el país, la mayoría de las investigaciones se han realizado en clima templado y frío (Villanueva *et al.*, 2010) y algunas en el trópico. En la Península de Yucatán, Roig *et al.* (2005, 2012)

Introduction

Dendrochronology is a discipline that has contributed to the solution of ecological, hydrological, climatic or archaeological issues. It is based on the confirmation of the periodic growth of the secondary xylem of timber species, corresponding to annual pulses, which makes it possible to define ages, historic times or explain climate change phenomena (Villanueva, 2000).

Few of the taxa that inhabit tropical and subtropical regions have been studied in the world (Boninsegna y Villalba, 1996; Villalba, 2000); however, they have been shown to form growth rings, marked by fibers, marginal or terminal parenchymal strips, or by the caliber of early wood vessels. These characteristics are used for interpreting growth rates, as well as the age of certain tropical trees (Jacoby, 1989; Détienne, 1989; Brienem and Zuidema, 2006; Lisi *et al.*, 2008; Borman and Berlin, 1981; Vetter and Botosso, 1989; Worbes, 1989; Boninsegna *et al.*, 1989). Based on this information it is possible to carry out a prospective study of the tropical ecosystems in relation to climate, hydrology and phenology.

Growth rings have been anatomically described in Brazil, Venezuela, Bolivia, Peru, India and the island of Java (Devall *et al.*, 1995; Schweingruber, 1996; Zumaeta, 2008). Tropical species forming periodical growth rings have been identified particularly in Brazil (Détienne and Mariaux, 1977; Vetter and Botosso, 1989; Worbes, 1989; Détienne, 1989; Worbes, 1995; Mattos, 1999; Tomazello and Cardoso, 1999; Tomazello *et al.*, 2001), Bolivia and Peru (Brienem and Zuidemman, 2003; Brienem and Zuidemman, 2005; Rosero, 2009); this feature is a requirement for selecting useful species in the development of time series to obtain dendrochronological information. According to Koriba (1958), 15 % of the taxa in Malaysia showed ongoing growth, while the rest evidenced some type of periodical growth; 43 % of the trees of the Amazonian rainforests (Alvim, 1964), a mere 25 % of the trees in India (Chowdhury, 1964) and a similar percentage in the humid tropics of Argentina, had growth rings.

In central and southern Mexico there is a limited number of studies on tropical dendrochronology, due to the notion that tropical species do not form annual growth rings (Stahle *et al.*, 1998); as a consequence of this, there are in the country few dendrochronological time series in areas with dry tropical forests and therefore the dendrochronological potential of their taxa is unknown (Roig *et al.*, 2012).

Most research in the country has been carried out in a temperate and cold climate (Villanueva *et al.*, 2010), and some in the tropics. In the Yucatán Peninsula, Roig *et al.* (2005, 2012) studied 52 species and they point out that the percentage of plants that have distinguishable rings with a dendrochronological potential is equal or higher to that of the species registered for other humid tropical areas.

estudiaron 52 especies, e indican que el porcentaje de plantas con anillos distinguibles, con potencial dendrocronológico, es igual o mayor a los registrados para otras zonas tropicales húmedas.

De acuerdo con Mauseth, (1988) y Raven (2005) el meristemo responsable de la formación de anillos de crecimiento es particularmente sensible a factores de estacionalidad o a factores fenológicos, entre especies, por lo que su actividad puede ser temporalmente asincrónica (Coster, 1927; Coster, 1928; Détienne y Mariaux, 1977; Bormann y Berlyn, 1981; Baas y Vetter, 1989; Jacoby, 1989; Lisi *et al.*, 2008). Los trabajos centrados en la actividad cambial han ayudado a determinar si el crecimiento es continuo o discontinuo en los árboles tropicales, lo que permite seleccionar especies maderables con crecimiento periódico.

Los bosques tropicales caducifolios están ampliamente distribuidos en México. En este tipo de comunidades el género *Bursera* es un elemento florístico característico; se presentan como individuos de buena talla, la que varía con la disponibilidad del agua. Su distribución se restringe al continente americano, en particular, a la mitad septentrional de su porción intertropical; comprende desde los extremos suroeste y sureste de los Estados Unidos de América, hasta el norte de Perú y de Brasil, las Antillas y las Galápagos (Rzedowski, 2004).

Bursera simaruba (L.) Sarg. en Costa Rica (Enquist y Leffler, 2001) y en un bosque seco de Yucatán (Valdez-Hernández *et al.*, 2010) muestra anillos marcados por fibras, lo que representa un potencial para la ejecución de estudios dendrocronológicos. En *B. graveolens* (Kunth) Triana & Planch. de Perú, y *B. tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch. procedente de bosques secos en Venezuela (Castillo *et al.*, 2005) se observaron fibras marcando anillos de crecimiento.

En México se ha registrado la formación de anillos por fibras radialmente comprimidas y de mayor densidad, pero difícilmente visibles solo para *Bursera simaruba* (Roig *et al.*, 2012); esto contrasta con lo señalado por Barajas (1997) y De la Paz y Corral (1980), quienes señalan que la porosidad es difusa sin describir ninguna particularidad asociada a un comportamiento periódico para las fibras.

Bursera lancifolia (Schltdl.) Engl. se localiza en Guerrero, Oaxaca, Querétaro, Morelos y Puebla (Rzedowski, 1992). En los bosques caducifolios del estado de Morelos, los árboles alcanzan hasta 20 m de alto y fustes de 40 cm de diámetro, lo que planteó considerar una evaluación de las características anatómicas del xilema secundario con potencial dendrocronológico.

According to Mauseth (1988) and Raven (2005), the meristem responsible for the formation of growth rings is particularly sensitive to seasonality or phenological factors among species, and therefore its activity may be temporarily asynchronous (Coster, 1927; Coster, 1928; Détienne and Mariaux, 1977; Bormann and Berlyn, 1981; Baas and Vetter, 1989; Jacoby, 1989; Lisi *et al.*, 2008). The studies focusing on the cambial activity have helped determine whether growth in tropical trees is continuous or discontinuous, which allows selecting timber species with a periodical growth.

Deciduous tropical forests are widely distributed in Mexico. The *Bursera* genus is a characteristic floral element in this type of communities; it occurs in the form of large individuals whose size varies according to water availability. Its distribution is restricted to the American continent, particularly to the northern half of its intertropical portion, which comprises the area between the southwestern and southeastern extremes of the United States of America and the north of Peru and Brazil, the Antilles and the Galapagos islands (Rzedowski, 2004).

Bursera simaruba (L.) Sarg. in Costa Rica (Enquist and Leffler, 2001) and in a dry forest of Yucatán (Valdez-Hernández *et al.*, 2010) shows rings marked by fibers, a feature that represents a potential for carrying out dendrochronological studies. Growth rings marked by fibers were also observed in *B. graveolens* (Kunth) Triana & Planch. in Peru and in *B. tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch. in the dry forests of Venezuela (Castillo *et al.*, 2005).

In Mexico, rings have been observed to be formed by radially compressed fibers with a higher density, but they are hardly visible in *Bursera simaruba* (Roig *et al.*, 2012); this contrasts with the findings of Barajas (1997) and De la Paz and Corral (1980), according to whom the porosity is diffuse; these authors describe no particularities associated to a periodical behavior for the fibers.

Bursera lancifolia (Schltdl.) Engl. is located in Guerrero, Oaxaca, Querétaro, Morelos and Puebla (Rzedowski, 1992). In the deciduous forests of the state of Morelos, trees reach heights up to 20 m, and their stems can measure up to 40 cm in diameter; this suggests an evaluation of the anatomical characteristics of the secondary xylem with dendrochronological potential.

Materials and Methods

The study site lies within a deciduous tropical forest (Rzedowski, 1988) in *Ejido Valle de Vázquez*, located in *Tlaquiltenango* municipality, *Morelos*. The materials were collected on the side of the *Puente de Tierra* mountain corresponding to the coordinates 18°30'8.1" N and 99°05'0.9" W, at an altitude of 1 019 m.

Three healthy trees with a straight stem, a diameter ranging between 17 and 26 cm and a height of 11 to 17 m were selected



Materiales y Métodos

El sitio de estudio se caracteriza por presentar un bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1988), en la localidad de Valle de Vázquez, municipio Tlalquitenango, Morelos. La recolecta del material se realizó en el cerro Puente de Tierra, en una ladera cuyas coordenadas son 18°30'8.1" latitud norte y 99°05'10.9" longitud oeste, a una altitud de 1 019 m.

Para el estudio anatómico y dendrocronológico se seleccionaron, en mayo del año 2010, tres árboles sanos, con el fuste recto, diámetro de 17 hasta 26 cm y una altura de 11 a 17 m. A cada individuo se le extrajeron de tres a cuatro núcleos, para representar la circunferencia, la cual dependió de la posición. Las muestras se obtuvieron con un taladro *Pressler*, a un DAP de 1.30 m,

Los núcleos se guardaron en bolsas con agua para mantenerlos hidratados. Se montaron en bases de madera acanaladas para su manipulación. Las superficies transversales, tangenciales y radiales se pulieron con una navaja de un filo y, a mano alzada, se realizaron cortes de las tres secciones, las que se fijaron con FAA (formol, agua, ácido acético, alcohol). Posteriormente, se tiñeron con lugol, para resaltar los contenidos ergásticos y las paredes secundarias. Se hicieron montajes semipermanentes para manipular y no perder la tinción. La descripción de los caracteres anatómicos microscópicos de la madera se hizo de acuerdo con los criterios del Comité de la IAWA (1989).

Los núcleos de crecimiento se trataron de acuerdo con técnicas dendrocronológicas para procesarlos en el Laboratorio de Dendrocronología del Centro Nacional de Investigación Disciplinaria Relación Agua, Suelo, Planta, Atmósfera, del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (CENID- RASPA, INIFAP). Para la medición de la anchura, conteo y fechado anual se usó el sistema trilocular estereoscópico *Velmex* y las técnicas dendrocronológicas convencionales (Stokes y Smiley, 1968). El fechado se verificó con el programa COFECHA (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001), mientras que las tendencias biológicas y geométricas no relacionadas con el clima, se removieron mediante el proceso de estandarización en el programa ARSTAN (Cook y Holmes, 1984).

La respuesta climática de la especie se determinó con un análisis de función de respuesta, entre los índices dendrocronológicos de anillo total y los datos climáticos de la estación "Nexpa" del Servicio Meteorológico Nacional, para ello se usaron los registros de los años 1976 a 2001. La estación climática se eligió en función a la cercanía del sitio de recolecta y la revisión previa de la extensión y la calidad de los datos climáticos disponibles.

in May, 2010, for an anatomical and dendrochronological study. Three to four cores were extracted from each individual to represent the circumference, depending on their position. The samples were obtained using a *Pressler* borer at a BHD of 1.30.

The cores were stored in water-filled bags to keep them hydrated. They were mounted in grooved wooden bases for handling. The transversal, tangential and radial surfaces were polished with a single edge knife, and cuts were made freehand in the three sections and fixed by using FAA (a formaldehyde alcohol acetic acid solution in water). The cores were subsequently stained with Lugol's solution to highlight the ergastic contents and the secondary walls. Semipermanent mountings were carried out to handle the samples without loss of staining. The description of the microscopic anatomical characteristics of the wood was made according to the criteria of the IAWA Committee (1989).

Growth cores were treated according to dendrochronological techniques for their processing in the Dendrochronology Laboratory at the *Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Agua, Suelo, Planta y Relaciones Atmosféricas* of the *Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias* (CENID-RASPA, INIFAP). The *Velmex* trinocular stereo imaging system and conventional dendrochronological techniques were used for measuring the width of the cores, counting them and dating them by year (Stoke and Smiley, 1968). The dating was verified using the COFECHA software (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001), while the biological and geometric tendencies unrelated to climate were eliminated by using the standardization process of the ARSTAN software (Cook and Holmes, 1984).

The response of the species to climate was determined by means of a response function analysis between the dendrochronological indexes of the total ring and the climate data of the "Nexpa" station of the *Servicio Meteorológico Nacional* (National Meteorological Service) based on the records for the years 1976 to 2001. The weather station was chosen for its closeness to the collection site and as a result of a previous revision of the area and the quality of the available climate data.

The annuality of the growth rings was confirmed by comparing the values of the ring width indexes and the annual accumulated precipitation, which made it possible to determine whether there was a significant association between these. The information was verified with the code dating of the annual growths and with the COFECHA software. The sample size used was 10 cores from the three selected trees.



La confirmación de la anualidad de los anillos de crecimiento se realizó comparando los valores de los índices de anchura de anillo y la precipitación acumulada anual, lo que permitió determinar si existía asociación significativa entre estos. La información se corroboró con el codatado de los crecimientos anuales y se verificó con el programa COFECHA. El tamaño de muestra utilizado fue de 10 núcleos procedentes de los tres árboles seleccionados.

Resultados

Descripción microscópica de la madera

La madera de *Bursera lancifolia* presenta anillos de crecimiento distinguibles, formados por una o dos hileras de fibras radialmente comprimidas (Figura 1A, B y E). La porosidad es difusa, con poros solitarios (72.60 %), múltiples radiales de dos a cuatro (21.29 %), múltiples tangenciales de dos a cuatro vasos (5.64 %) y algunos diagonales de dos (0.43 %) (Figura 1A, B y E). Los elementos de vaso tienen placas perforadas, simples y diámetros medianos (100-200 μm). Estos son numerosos (20-40/mm²), con un índice de vulnerabilidad de Carlquist de 4.8. La distribución de los vasos es completamente al azar, por lo que la porosidad no destaca como un carácter que marca los anillos de crecimiento. Las punteaduras intervasculares son areoladas, alternas, de pequeñas a medianas (4-10 μm) (Figura 1D). Las punteaduras de los campos de cruzamiento son de bordes reducidos a aparentemente simples, de medianas a grandes (8-12 μm). Las de mayor tamaño con el eje horizontal y las medianas de forma oval. Destaca que el tamaño de las punteaduras revela una relación de transporte radio-vaso poco restringido. Los vasos forman tílides con almidones en la albura, y hacia el duramen con gomas y resina. Las tílides aparecen en vasos cavitados.

El parénquima axial paratraqueal es escaso, con cordones uniseriados de tres a siete células. El parénquima de radio es de tipo uniseriado y multiseriado (de 3 a 5 series); presenta canales gomíferos (Figura 1C). El cuerpo está formado por células procumbentes; y por cuadradas en sus extremos, con cristales romboidales. Las fibras son septadas de paredes delgadas con punteaduras simples y en la albura presenta gran cantidad de granos de almidón (Figura 1D).

Análisis dendrocronológico

El análisis y la verificación de COFECHA reveló que los anillos anuales, considerados como potenciales, confirmaron el valor mínimo de significancia ($r > 0.3281$, $p < 0.01$). Resultados que muestran un total de anillos en todas las series de 523, con una serie de correlación de 0.339, una sensibilidad media promedio de 0.410, que abarca una serie maestra de 1940-2009.

Results

Microscopical description of the wood

The wood of *Bursera lancifolia* has distinguishable growth rings formed by one or two rows of radially compressed fibers (Figure 1A, B y E). The porosity is diffuse, with solitary pores (72.60 %), multiple radial pores with two to four vessels (21.29 %), multiple tangential pores with two to four vessels (5.64 %) and a few diagonal pores with two vessels (0.43 %) (Figure 1A, B and E). The vessel elements have simple plates, bored plates and medium-sized diameters (100-200 μm). These are numerous (20-40/mm²), with a Carlquist vulnerability index of 4.8. The distribution of the vessels is completely random, and therefore porosity is not a prominent feature of the growth rings. The intervascular pittings are areolate, alternate, ranging from small to medium-sized (4-10 μm) (Figure 1D). The cross-field pittings have reduced to apparently simple and from medium-sized to large (8-12 μm) borders. The largest ones have a horizontal axis, and the medium-sized ones have an oval shape. An outstanding fact is that the size of the pitting shows a transport ratio of radius to slightly constricted vessels. The vessels form starch-bearing tylics in the alburnum and toward the duramen with gums and resin. The tylics appear in cavitate vessels.

The paratracheal axial parenchyma is scarce, with uniseriate strands of three to seven cells. The radial parenchyma is uniseriate and multiseriate (with 3 to 5 series); it has gum-bearing canals (Figure 1C). The body is formed by procumbent cells and by cells with square ends and rhomboid crystals. The fibers are septated, have thin walls and simple pitting, and in the alburnum they have a large amount of starch grains (Figure 1D).

Dendrochronological analysis

The analysis and verification of COFECHA revealed that the annual rings, considered as potential, confirmed the minimum significance value ($r > 0.3281$, $p < 0.01$). These results show a total of 523 rings in all the series, with a correlation series of 0.339, and an average medium sensitivity of 0.410, encompassing a master series of 1940-2009.

Additionally, seven out of 10 samples exceeded the significance value required to be considered as adequately dated (Table 2). The total ring series normalization carried out with the ARSTAN software generated a total growth ring series of 69 years (1940-2009).



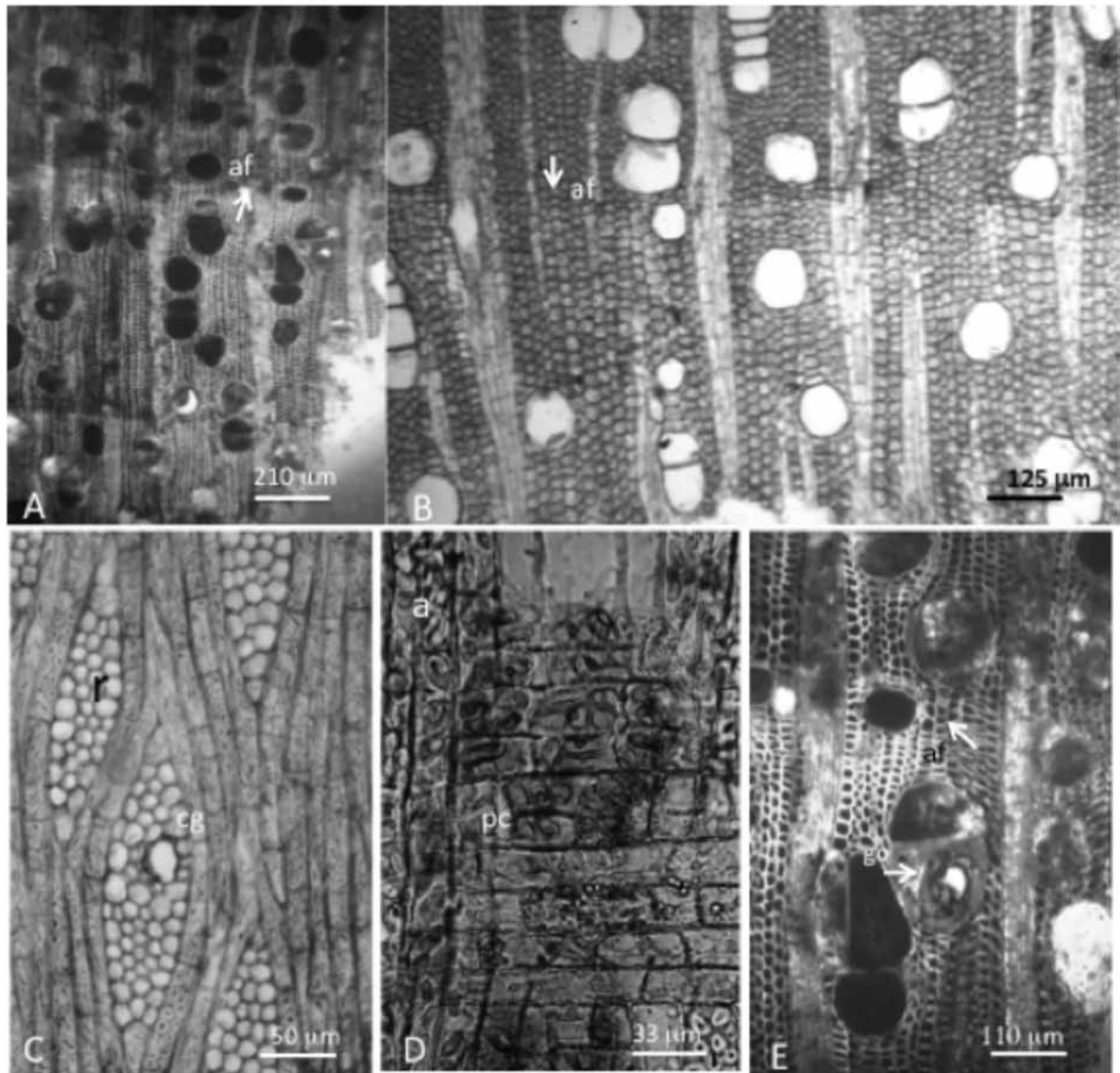


Figura 1. A, B y E. Secciones transversales mostrando anillos marcados por fibras (af), gomas en vasos (go). C. Sección tangencial mostrando radios multiseriados (r), canales gomíferos (cg). D. Sección radial mostrando punteaduras campo de cruzamiento (pc), granos de almidón (a).

Figure 1. A, B and E. Cross-sections showing rings marked by fibers (af), gums within vessels (go). C. Tangential section showing multiseriate radii (r), gum-bearing Canals (cg). D. Radial section showing crossing-field pittings (pc), starch grains (a).

Adicionalmente, siete de las 10 muestras superaron el valor de significancia para considerarse adecuadamente fechadas (Cuadro 2). La normalización de la serie de anillo total realizada con el programa ARSTAN generó una serie de crecimiento de anillo total de 69 años (1940-2009).

The total ring dendrochronological series for *Bursera lancifolia* responded to the accumulated seasonal precipitation for the months of January-May in the period of 1976 to 2001 (figures 2 and 3).



Cuadro 2. Valores de correlación de cada una de las series por segmento de 25 años, derivadas del programa COFECHA.

Número de serie	Clave de muestra	Edad de la muestra	1925 a 1974	1950 a 1999	1975 a 2024
1*	VDV 5E	1960-2009		0.47	
2	VDV9G	1947-2009	0.26A	0.18B	0.13B
3	VDV10D	1949-2009	0.22A	0.22A	0.37
4*	VDV10	1940-2009	0.40	0.37	0.36
5*	VDV5I	1950-2009		0.30A	0.14A
6*	VDV5H	1965-2009		0.44	
7*	VDV5F	1959-2009		0.56	0.48
8*	VDV5	1984-2009		0.42	
9*	VDV5h	1963-2009		0.46	
10*	VDV 5e	1960-2009		0.36	
Promedio de correlación por segmento			0.29	0.37	0.32

* = Muestras que superaron el valor de significancia para considerarse adecuadamente fechadas; A = Correlación baja 0.3281, pero es el valor más alto que puede obtenerse (Holmes, 1983); B = Máxima correlación respecto a otro criterio de fechado (Holmes, 1983).

Table 2. Correlation values of each of the series per 25-year segment, derived from the COFECHA software.

Series Number	Sample Code	Sample Age	1925 to 1974	1950 to 1999	1975 to 2024
1*	VDV 5E	1960-2009		0.47	
2	VDV9G	1947-2009	0.26A	0.18B	0.13B
3	VDV10D	1949-2009	0.22A	0.22A	0.37
4*	VDV10	1940-2009	0.40	0.37	0.36
5*	VDV5I	1950-2009		0.30A	0.14A
6*	VDV5H	1965-2009		0.44	
7*	VDV5F	1959-2009		0.56	0.48
8*	VDV5	1984-2009		0.42	
9*	VDV5h	1963-2009		0.46	
10*	VDV 5e	1960-2009		0.36	
Average correlation by segment			0.29	0.37	0.32

* = Samples that exceeded the significance value required to be considered as adequately dated; A = Low correlation 0.3281, but the highest value that can be obtained (Holmes, 1983); B = Maximum correlation in regard to a different dating criterion (Holmes, 1983).

La serie dendrocronológica de anillo total para *Bursera lancifolia* respondió a la precipitación estacional acumulada para los meses enero-mayo en el período 1976 a 2001 (figuras 2 y 3).

La correlación entre ambas variables ($r = 0.49$), aunque es inferior a la observada entre variables climáticas y series dendrocronológicas de especies en bosques templados, que

The correlation between both variables ($r = 0.49$), although lower to that observed between climate variables and dendrochronological series of species in temperate forests, which sometimes exceed correlation values of 0.8, indicates that precipitation is the factor that most significantly influences the development of *Bursera lancifolia*.

algunas veces superan valores de correlación de 0.8, indica que la precipitación es el factor que influye significativamente en el desarrollo de *Bursera lancifolia*.

Discusión

Bursera lancifolia es caducifolia y presenta una corteza de anchura considerable, lo que revela una estrategia para aislar los tejidos secundarios y evitar la pérdida del agua. Adicionalmente, muestra un sistema radicular muy profundo, que en ocasiones alcanza el manto freático (Rzedowski, 1988). Esto sugiere que tiene la capacidad para explorar fuentes de agua profundas, pero en condiciones desfavorables de baja disponibilidad y atmósferas desecantes recurre a la pérdida de hojas, lo que podría impactar la actividad del cambium vascular y, en consecuencia, al diámetro de los vasos y las fibras, situación que favorecería la formación de anillos de crecimiento distinguibles.

Roig *et al.* (2012) señalan que esta característica puede considerarse como un rasgo potencial dendrocronológico. En la presente investigación se demostró que los anillos de crecimiento de *Bursera lancifolia*, se forman por fibras radialmente comprimidas. El análisis dendrocronológico confirmó que los anillos anuales fechados y calculados con el programa COFECHA, y una vez verificadas las correlaciones entre ellos y la precipitación con el programa ARSTAN sugieren una potencialidad para reconstruir una cronología de hasta 69 años. En esa correlación, la formación de los anillos se explica en 49 % por la precipitación (figuras 2 y 3).

Discussion

Bursera lancifolia is a deciduous species with a considerably wide bark, evidence of a strategy for isolating the secondary tissues and prevent water loss. Additionally, it displays a very deep radicular system which on occasion reaches the freatic mantle (Rzedowski, 1988). This suggests that it has the ability to explore deep water sources; however, under unfavorable conditions of low availability and desiccant atmospheres it resorts to leaf loss; this may impact the vascular cambial activity and, consequently, the diameter of the vessels and fibers, a situation that can favor the formation of distinguishable growth rings.

Roig *et al.* (2012) point out that this characteristic may be considered as a potential dendrochronological trait. In the present research, the growth rings of *Bursera lancifolia* were proven to be formed by radially compressed fibers. The dendrochronological analysis confirmed the fact that the annual rings dated and estimated using the COFECHA software, once the correlations between these and the precipitation have been verified with the ARSTAN software, suggest a potentiality for reconstructing a chronology of up to 69 years. In this correlation, precipitation accounts for the formation of 49 % of the rings (figures 2 and 3).

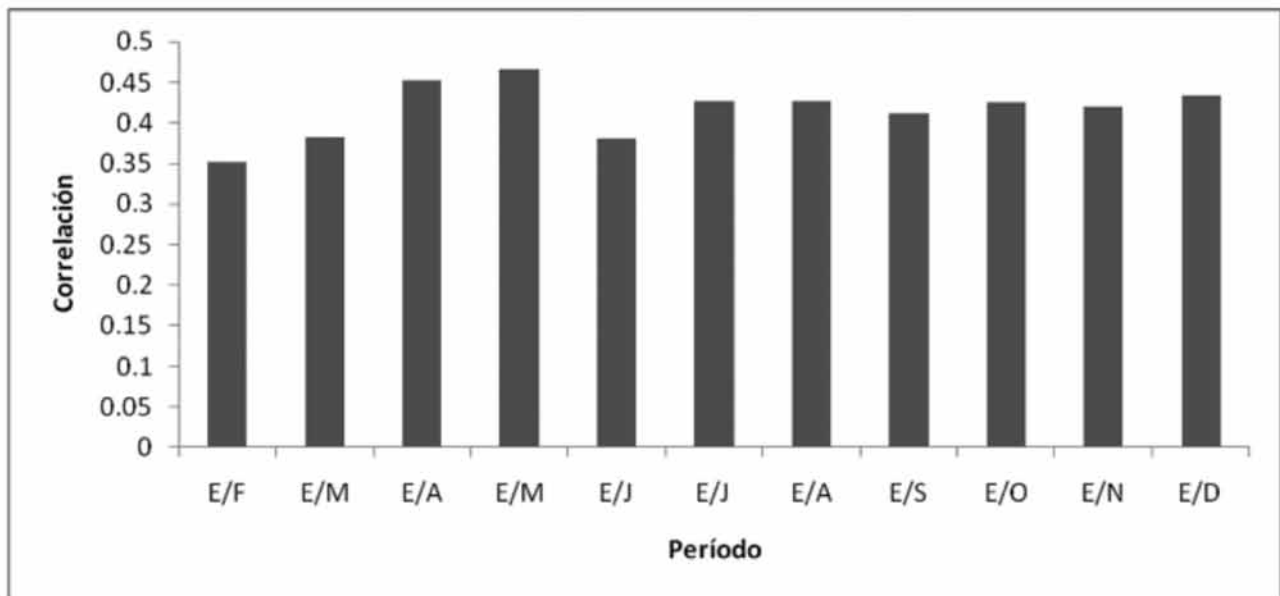


Figura 2. Función de respuesta entre los índices de ancho de anillo de *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. y la precipitación acumulada estacional del período enero-mayo (1976 - 2001).

Figure 2. Response function of the ring width indexes of *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. to the seasonal accumulated precipitation of the January-May period (1976 - 2001).

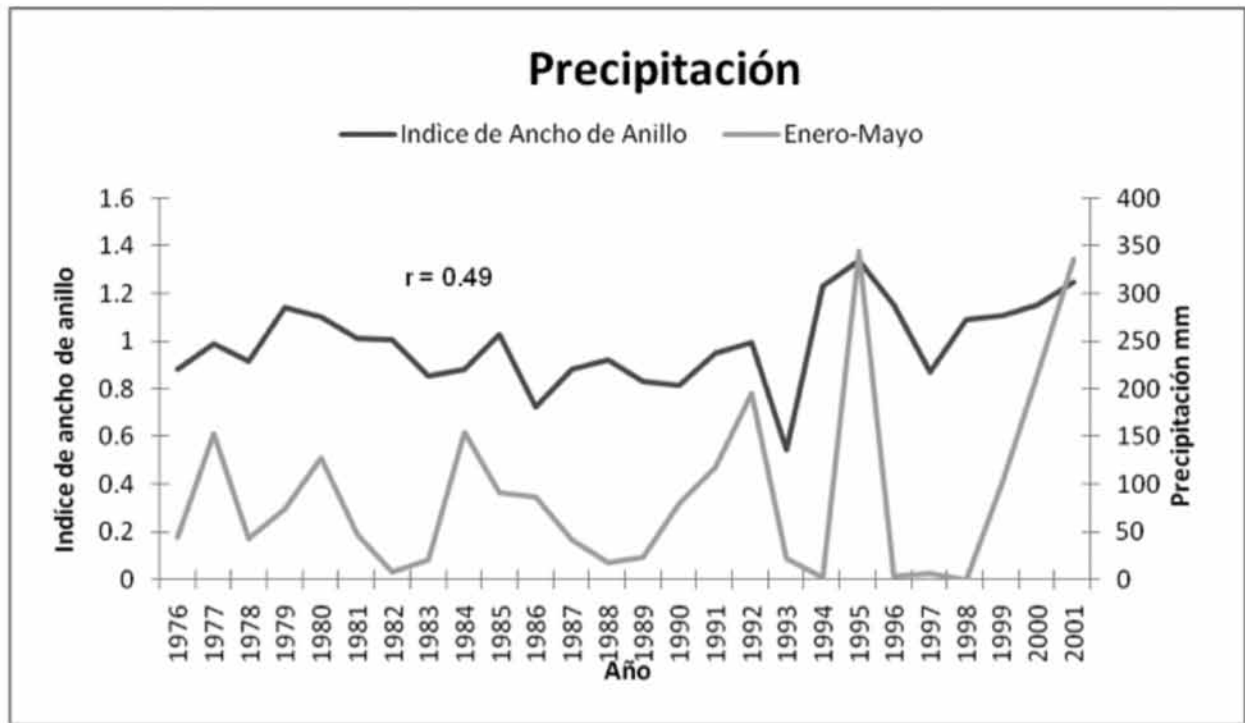


Figura 3. Asociación entre el índice de ancho de anillo total en *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. y precipitación estacional acumulada del periodo enero-mayo (1976 - 2001).

Figure 3. Association between the total ring width index in *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. and the seasonal precipitation accumulated during the January-May period (1976 - 2001).

Por otro lado, se destaca que en algunos núcleos, hacia el margen de la madera tardía, se aprecian vasos de diámetro reducido que aluden una respuesta tardía a la pérdida de hojas (Figura 1E). En general, prevalece la tendencia a la porosidad difusa y se descarta la semicircular.

On the other hand -notably in certain cores, toward the border of the late wood-, it is possible to see vessels with a small diameter which indicate a late response to leaf loss (Figure 1E). In general, the tendency toward diffuse porosity prevails, while the semicircular tendency is discarded.

La porosidad difusa es una estrategia que sugiere una dinámica de abasto regular durante el pulso anual de crecimiento. La distribución al azar y el arreglo de los vasos en solitarios, múltiples radiales, tangenciales y algunos diagonales a lo ancho del anillo provee un sistema accesorio para regular el impacto de la cavitación.

Diffuse porosity is a strategy suggesting a regular supply dynamics during the annual growth pulse. Random distribution and the arrangement of solitary, multiple radial, tangential and some diagonal vessels across the width of the ring provide an accessory system to regulate the impact of cavitation.

El tamaño de los vasos corresponde a especies de regiones mesófitas, más que del trópico seco; lo que se confirma por el valor de los índices de vulnerabilidad de Carlquist (Carlquist y Hoekman, 1985). Esto insinúa un abasto regular de agua del subsuelo en esta zona geográfica y la poca tolerancia a la atmósfera desecante, es lo que desencadena la caducidad.

Vessel size corresponds to species of mesophytic regions, rather than to the dry tropics; this is confirmed by the value of the Carlquist vulnerability indexes (Carlquist and Hoekman, 1985). This hints at a regular supply of subterranean water in this geographical area, and the low tolerance to the desiccant atmosphere is what triggers deciduousness.

Un diagnóstico de carencia de abastecimiento de agua se refleja en la formación de tróides en los vasos que se cavitan cuando el líquido se despresuriza, debido a las condiciones de la atmósfera previamente descritas (Quintanar *et al.*, 2009). Lo que explica los resultados de la correlación entre anillos

A diagnosis of lack of water supply is reflected in the formation of tyliids in those vessels which become cavitated when the fluid is depressurized, due to the previously described atmospheric conditions (Quintanar *et al.*, 2009); this accounts for the results of the correlation between the rings and precipitation and for the fact that this species has a diffuse porosity and

y precipitación y por qué esta especie presenta porosidad difusa y marca sus anillos solo con fibras. Al respecto, se observa que la respuesta climática de la serie de crecimiento fue al período estacional enero-mayo, y se detectaron respuestas similares en coníferas del norte, centro de México y Tlaxcala (Cardoza, 2010; Cerano *et al.*, 2009). En este sentido, la etapa de crecimiento radial de la especie correspondería al período de invierno-primavera, en el que el agua es almacenada en el subsuelo. La respuesta a marcar únicamente con fibras y no con vasos es un ejemplo de la sensibilidad del cambium vascular y el tipo de sistema radicular de *Bursera lancifolia*.

La sensibilidad del cambium vascular debe analizarse en función del abasto de agua; es decir, ¿qué determina el calibre de los vasos y qué la respuesta de las fibras a marcar el anillo? Evidentemente, dicha sensibilidad está asociada al tipo de función destino de las iniciales fusiformes, lo que explica por qué el diámetro de los vasos es redundante. Por otro lado, la función destino hacia la formación de fibras con almidones reduce el impacto de más fibras destinadas a marcar el anillo de crecimiento. Destaca el cuerpo de los radios con células mayormente procumbentes, en series de hasta cinco células. Esta expresión morfológica favorece un abasto horizontal rápido para el transporte de agua y la translocación y conducción de metabolitos procedentes del floema, que explicaría por qué la gran mayoría de las fibras de la albura funciona para el almacenamiento; y los radios para la conducción transversal, que se explica por la talla de los individuos.

De acuerdo con Soltis *et al.* (2008), la familia Burseraceae apareció aproximadamente hace 50 millones de años; cuando prevalecía un clima tropical húmedo, con ausencia de estacionalidad, y ello explicaría un crecimiento radial continuo del xilema, que, a su vez, implicaría que la caducidad es un rasgo adquirido al experimentar atmósferas más desecantes. Cevallos (1998) indica que los anillos de crecimiento aparecieron en las Angiospermas en el Eoceno y en el período reciente del Oligoceno, el clima ya se había modificado con la presencia de ambientes cálidos.

La formación de anillos de crecimiento se ha atribuido principalmente a la madera de especies templadas o de clima frío; postura que ha favorecido la investigación hacia regiones geográficas que presentan claramente estacionalidad, por lo que las especies tropicales se han excluido de los estudios dendrocronológicos (Whitmore, 1990). En el presente trabajo se demuestra que *Bursera lancifolia* es sensible a cambios en la precipitación formando anillos de crecimiento marcados por fibras.

Para investigaciones dendrocronológicas de mayor confiabilidad, se requiere incrementar el tamaño de muestra, ya que los núcleos de crecimiento analizados fue reducido ($n < 10$ incrementos), para especies tropicales se ha sugerido que el tamaño de muestra debe ser superior ($n > 50$) e incluso se recomienda el

marks its rings only with fibers. In this regard, it is observed that the response to climate by the growth ring series corresponds to the January-May seasonal period; similar responses were detected in the conifers of northern and central Mexico and Tlaxcala (Cardoza, 2010; Cerano *et al.*, 2009). The radial growth stage of the species corresponds to the winter-spring period, when water is stored underground. The response to marking the growth rings exclusively with fibers and not with vessels is an example of the sensitivity of the vascular cambium and the type of radicular system of *Bursera lancifolia*.

The sensitivity of the vascular cambium must be analyzed in terms of the water supply; *i.e.* what determines the caliber of the vessels and the response of the fibers to marking the ring? Evidently, this sensitivity is associated to the type of end function of the initial fusiforms, which explains why the vessel diameter is redundant. On the other hand, the end function leading to starch-bearing fiber formation reduces the impact of destining more fibers to mark the growth ring. An outstanding feature is that the body of the radii has series of up to five cells, most of which are procumbent. This morphological expression favors a rapid horizontal water supply for transport and the translocation and conduction of metabolites from the phloem, which explains why most of the fibers of the alburnum have a storage function, while the height of the individuals accounts for the role of the radii as a means for transversal conduction.

According to Soltis *et al.* (2008), Burseraceae appeared approximately 50 million years ago, when a tropical humid climate in the absence of seasonality prevailed, resulting in continuous radial xylem growth, which in turn would imply that deciduousness is a feature acquired as a consequence of experiencing more desiccant atmospheres. Cevallos (1998) indicates that the growth rings appeared in angiosperms in the Eocene, and in the recent Oligocene period climate had already been modified by the presence of warm environments.

The formation of growth rings has been attributed mainly to the wood of species of temperate or cold climates, a view that has favored research in geographic regions with a clear seasonality, causing the tropical species to be excluded from dendrochronological studies (Whitmore, 1990). This paper proves that *Bursera lancifolia* is sensitive to changes in precipitation and forms growth rings marked by fibers.

In order to carry out more reliable dendrochronological research, the sample size needs to be increased, since that of the analyzed growth cores was limited ($n < 10$ increases); it has been suggested that the sample size for tropical species should be above ($n > 50$), and the use of cross-sectional slices is even recommended to follow up on the growth in the entire circumference (Stahle *et al.*, 1999).



uso de rodajas de secciones transversales para dar seguimiento al crecimiento en toda la circunferencia (Stahle *et al.*, 1999).

La generación de cronologías de *B. lancifolia* más robustas, en términos de tamaño de muestra, puede contribuir a determinar una mejor respuesta climática, para generar datos de sitios donde existe carencia de información climática, o bien es incipiente. La corroboración de especies tropicales con anillos de crecimiento anual es también de importancia para fines de conservación, al definir las tasas de crecimiento y las condiciones climáticas que influyen en su desarrollo (Cerano *et al.*, 2009; Cerano *et al.*, 2011; Roig *et al.*, 2005; Roig *et al.*, 2012; Stahle *et al.*, 1999; Villanueva *et al.*, 2000; Villanueva, 2010).

Conclusión

A partir de las características anatómicas del xilema secundario de *Blancifolia Bursera* se corroboró la formación de anillos de crecimiento anual.

La cronología generada determinó la respuesta a variables climáticas, por medio de un análisis de función de respuesta a la precipitación acumulada estacional enero-mayo del periodo 1976 a 2001. Se sugiere considerarlos como *proxy* para extender los registros de la variabilidad climática regional.

El estudio plantea la consideración de especies tropicales con potencial dendrocronológico, cuyas aplicaciones pueden ser en diversos campos científicos y de la conservación de ecosistemas.

Agradecimientos

Agradecemos la hospitalidad y el apoyo de Don Guillebaldo Rondán (que en paz descansa) y a su familia, así como a los biólogos Fortunato Pérez y Luis Yépez por el apoyo durante el trabajo de recolecta y muestreo en el ejido Valle de Vázquez Morelos, México. A la M. C. Rosa Linda Cervantes Martínez y la Ing. Vicenta Constante García por su apoyo en el laboratorio.

Referencias

- Alvim, P. 1964. Tree growth periodicity in tropical climates. In: Zimmermann, M. H. The formation of wood in forest trees. Acad. Press. New York, NY, USA, pp. 479-496.
- Baas, P. and R. Vetter. 1989. Growth rings in tropical trees. IAWA Bulletin 10:95-174.
- Barajas M., J. G. Ángeles A. y P. Solís S. 1997. Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja alta perennifolia. UNAM. México, D.F., México. Ediciones Especiales del Instituto de Biología Núm. 16. 126 p.
- Boninsegna, J. A., R. Villalba, L. Amarilla and J. Ocampo. 1989. Studies on tree rings, growth rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina. IAWA Bulletin 10:161-169.
- Boninsegna, J. A. and R. Villalba. 1996. Dendroclimatology in the southern hemisphere: review and prospect. In: Dean, J. S., D. M. Meko and T. W. Swetnam. Tree rings. Environment and Humanity. Radiocarbon Tucson, Tucson, AZ, USA. pp. 127-141.
- Bormann, F. H. and G. Berlyn. 1981. Age and growth rate of tropical trees: New directions for research. School of Forestry & Environmental Studies. Yale University Press. New Haven, CT, USA. 137 p.
- Brienen, R. y P. Zuidema. 2003. Anillos de crecimiento de árboles maderables en Bolivia: su potencial para el manejo de bosques y una guía metodológica. PROMAB/ IGEMA. Riberalta, Bolivia. Informe Técnico Núm. 7. 33 p.
- Brienen, R. and P. Zuidema. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rainforests: a test for six species using tree ring analysis. Oecologia 146:1-12.
- Brienen, R. and P. Zuidema. 2006. Life time growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. Journal of Ecology 94:481-493.
- Carlquist, S. and D. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody Southern Flora. IAWA Bulletin 6:319-347.

The generation of more robust *B. lancifolia* chronologies in terms of sample size may contribute to determine a better response to climate in order to generate data for sites where there is a lack of climatic information or where this is incipient. Corroboration of tropical species with annual growth rings, determining their growth rates and the climate conditions that influence their development, also plays a greatly important role in their conservation (Cerano *et al.*, 2009; Cerano *et al.*, 2011; Roig *et al.*, 2005; Roig *et al.*, 2012; Stahle *et al.*, 1999; Villanueva *et al.*, 2000; Villanueva, 2010).

Conclusions

Based on the anatomical characteristics of the secondary xylem of *Bursera lancifolia*, the formation of annual growth rings was corroborated.

The generated chronology determined the response to climatic variables by means of an analysis of the response function to the accumulated seasonal precipitation during the months of January to May throughout the period of 1976 to 2001. It is suggested to consider these data as *proxy* to extend the records of regional climatic variability.

The study suggests considering tropical species with dendrochronological potential as liable to be applied in various fields of science and for the conservation of ecosystems.

Acknowledgments

The authors wish to express their gratitude to the late Don Guillebaldo Rondán and his family for their hospitality and their support, as well as to biologists Fortunato Pérez and Luis Yépez for their support during the data collection and sampling in *Ejido Valle de Vázquez*, in the state of *Morelos*, Mexico, as well as to Rosa Linda Cervantes Martínez, MS, and Engineer Vicenta Constante García for their support in the laboratory.

End of the English version

- Cardoza, G. 2010. Reconstrucción de precipitación anual por métodos dendrocronológicos para Santa María de las Cuevas, Tlaxcala, México. Tesis de Maestro en Ciencias. Facultad de Biología Universidad Juárez del Estado de Durango. Durango, Dgo., México. 109 p.
- Castillo, M., M. E. Sanabria e Y. Perozo. 2005. Características anatómicas del tallo de bálsamo de incienso (*Bursera tomentosa* Jacq. Tr. & Plauch.). *Bioagro* 17:17-23.
- Cerano P., J., J. Villanueva D., Z. P. Fule, J. G. Arreola A., I. Sánchez C. y R. Valdez-Cepeda. 2009. Reconstrucción de 350 años de precipitación para el suroeste de Chihuahua, México. *Madera y Bosques* 15(2):27-44.
- Cerano P., J., J. Villanueva D., R. Valdez C., J. G. Arreola A. y V. Constante G. 2011. El niño oscilación del sur y sus efectos en la precipitación en la parte alta de la cuenca del río Nazas. *Revista de Chapingo Serie de Ciencias Forestales y del Ambiente* 17:207-215.
- Cevallos, F. y S. Sergio R. 1998. Las plantas con flores. *Ciencias* 52: 46-57.
- Cook, E. R. and R. H. Holmes. 1984. Program ARSTAN and user's manual. Laboratory of Tree-Ring Research. University of Arizona. Tucson, AZ, USA. 15 p.
- Coster, C. H. 1927. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in der Tropen. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 37:49-161.
- Coster, C. H. 1928. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 38:1-114.
- Chowdhury, K. A. 1964. Growth-rings in tropical trees and taxonomy. *Journal of the Indian Botanical Society*. 43:334-343.
- De la Paz P., C. y G. Corral. 1980. Estudio anatómico de la madera de once especies de Angiospermas. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Boletín Técnico Núm. 64. México D. F., México. 79 p.
- Détienne, P. et A. Mariaux. 1977. Nature et périodicité des cernes dans le bois rouges de Méliacées africaines. *Bois et Forêt des Tropiques* 175:53-61.
- Détienne, P. 1989. Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. *IAWA Journal* 10(2):123-132.
- Devall, S., R. Parresol B. and S. J. Wright D. 1995. Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in Central Panama. *IAWA Journal* 16(4):411-424.
- Enquist, B. J. and J. Leffler A. 2001. Long-Term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology* 17:41-60.
- Holmes, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43:69-78.
- International Association of Wood Anatomists (IAWA). 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* 10(3):219-332.
- Jacoby, G. C. 1989. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *IAWA Journal* 10(2):99-108.
- Grissino-Mayer, H. D. 2001. Assessing crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research* 57: 67-83.
- Koriba, K. 1958. On the periodicity of tree growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall and the formation of the resting bud. *Gardens Straits Settlement Bulletin Singapore* 17:11-81.
- Lisi, C. S., M. F. Tomazello, P. C. Botosso, F. A. Roig, R. B. Maria, L. F. Fedele and R. A. Voigt. 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.
- Mauseth, J. D. 1988. *Plant Anatomy*. Addison Wesley/Benjamin Cummings. San Francisco, CA, USA. pp. 297.
- Mattos, P. P. 1999. Identificação de anéis anuais de crescimento e estimativa de idade e incremento anual em diâmetro de espécies nativas do pantanal da Necholandia, MS. Tesis de Doctorado. Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, UFPR. Curitiba, Brasil. 116 p.
- Quintanar I., A., G. Ángeles y J. A. Zavala H. 2009. Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Maderas y Bosques* 15 (2):71-91.
- Raven, H. P., F. Evert, F. Ray and S. Eichhorn E. 2005. *Biology of plants*. W. H. Freeman and Company Publishers. New York, NY, USA. 370 p.
- Roig, F. A., O. Jiménez J., J. Villanueva D., B. Luckman, H. Tiessen, A. Medina and E. J. Noellemeyer. 2005. Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. *Dendrochronology* 22:187-193.
- Roig, F. A., J. Villanueva D., J. Jiménez O., W. J. Hayden, J. Barajas M. and B. H. Luckman. 2012. Anatomía de maderas en comunidades rurales de Yucatán. INIFAP CENID RASPA. Gómez Palacio, Dgo., México. Libro Técnico Núm. 4. 242 p.
- Rosero, J. 2009. Dendrocronología de árboles de mogno *Swietenia macrophylla* King, Meliaceae, ocorrentes na floresta tropical Amazonica do Departamento de Madre de Dios. Perú, Piracicaba. 129 p.
- Rzedowski, J. 1988. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México D.F., México. 189 p.
- Rzedowski, J. y F. Guevara F. 1992. *Burseraceae*. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 3. 46 p.
- Rzedowski, J., L. Medina R. y G. Calderón. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del Río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana* 66: 23-151.
- Soltis, D. E., D. Bell, K. Sangtae and P. S. Soltis. 2008. Origin and early Evolution of Angiosperms. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1133:3-25.
- Schweingruber, F. H. 1996. *Tree ring and environment*. Paul Haupt. Federal Institute for Forest, Snow and Landscape. Berne, Switzerland. 609 p.
- Stokes, M. A. and T. L. Smiley. 1968. *An Introduction to Tree Ring Dating*. University of Chicago Press. Chicago, IL, USA. 33 p.
- Stahle, D. W., M. K. Cleaveland, M. D. Therrell, D. A. Gay, R. D. D'Arrigo, P. J. Krusic, E. R. Cook, R. J. Allan, J. E. Cole, R. B. Dunbar, M. D. Moore, M. A. Stokes, B. T. Burns, J. Villanueva-Diaz and L. G. Thompson. 1998. Experimental Dendroclimatic Reconstruction of the Southern Oscillation. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79 (10):2137-2152.
- Stahle, D. W., P. T. Mushove, M. K. Cleveland, F. Roig and G. A. Haynes. 1999. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *Forest Ecology and Management* 124(2-3):217-229.
- Tomazello, M. F. and N. Cardoso. 1999. Seasonal variations of the vascular cambium of Teak (*Tectona grandis* L.) in Brazil. In: Wimmer, R. and R. E. Vetter. *Tree Ring Analysis*. CAB International. Oxon, England. pp. 147-154.
- Tomazello, M. F., P. Botosso y C. Lisi. 2001. Análise e aplicação dos anéis de crescimento das árvores como indicadores ambientais: dendrocronologia e dendroclimatologia. pp. 117-143. In: Maia, N. B., H. L. Martos y W. Barrella. *Indicadores ambientais: conceitos e aplicações*. EDUC, COMPED, INE. Sao Paulo, Brasil. pp. 32.
- Valdez-Hernández, M., J. L. Andrade, P. C. Jackson and M. Rebolledo V. 2010. Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, México: effects of environmental and physiological factors. *Plant Soil* 329:155-171.
- Vetter, R. E. and P. C. Botosso. 1989. Remarks on age and growth rate determination of Amazonian trees. *IAWA Bulletin* 10:33-145.
- Villalba, R. 2000. Dendroclimatología: a southern hemisphere perspective. In: Smolka P. and W. Volkheimer. *Paleo and Neoclimates of the southern hemisphere: the state of the Arts*. Springer. Berlin, Germany. pp. 28-57.
- Villanueva D., J., D. W. Stahle, M. K. Cleaveland y M. D. Therrell. 2000. Estado actual de la dendrocronología en México. *Ciencia Forestal en México* 25 (88):3-34.
- Villanueva D., J., J. Cerano, P., D. W. Stahle, V. Consante G., S. Vázquez, J. Estrada A. y J. Benavides S. 2010. Árboles longevos de México. *Ciencia Forestal en México* 1 (2):3-7.
- Whitmore, T. C. 1990. An Introduction to Tropical Rain Forests. *Nordic Journal of Botany* 11(5):548.

Worbes, M. 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. In: Baas, P. P. and R. E. Vetter Growth Rings in Tropical Woods. IAWA Bulletin 10:109-122.

Worbes, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees-A review. IAWA Journal 16(4):337-351.

Zumaeta, L. E. C. 2008. Dendrocronología en árboles de Tornillo, *Cedrelinga cateniformis* Ducke (Fabaceae). Tesis de Maestría Centro de Investigaciones Jenaro Herrera en el noreste de la Amazonia, Región Loreto-Perú. Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima, Perú. 129 p.



