

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA  
GABRIEL RENE MORENO  
FACULTAD DE CIENCIAS AGRÍCOLAS  
Carrera de Ingeniería Forestal**



**CARACTERIZACIÓN DE LA DEMANDA DE ILUMINACION DE  
ESPECIES HELIOFITAS DURABLES EN UN BOSQUE HUMEDO  
TROPICAL EN SANTA CRUZ, BOLIVIA**

Tesis de Grado presentada para optar por el

Título de:

Ingeniero Forestal

Por

Anyela Sandoval Mérida

Santa Cruz – Bolivia

2005

## APROBACIÓN

La Tesis de grado “Caracterización de la demanda de iluminación de especies heliófitas durables en un Bosque Húmedo Tropical en Santa Cruz, Bolivia”, es presentada por la Univ. Anyela Sandoval Mérida, como requisito para optar el grado de Licenciado en Ingeniería Forestal y el título de Ingeniero Forestal, en la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma Gabriel René Moreno.

Este trabajo ha sido revisado, corregido y aprobado por el siguiente Tribunal:

----- Lincoln Quevedo, M.Sc.	Asesor Principal
----- Bonifacio Mostacedo, M.Sc.	Asesor
----- Marielos Peña, PhD.	Asesor
----- Ing. For. Gerardo Mogrovejo	TRIBUNAL
----- Ing. For. Hernán Pedrazas	TRIBUNAL
----- Ing. For. Pedro Saravia	TRIBUNAL
----- Lincoln Quevedo, M.Sc.	DIRECTOR DE LA CARRERA INGENIERÍA FORESTAL
----- Nelson Rodríguez, M.Sc.	DECANO DE LA F. C. A.

Santa Cruz - Bolivia  
2005

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco con todo mi amor a mis padres Bermang Sandoval y María Rosario Mérida por haber sido mi aliento para salir adelante, porque a pesar de la distancia me motivaron y apoyaron incondicionalmente en todo momento. Y de manera especial a mis hermanos Brigman y Macguiver por el sincero apoyo que me brindaron.

A la Universidad Autónoma “Gabriel René Moreno”, la Facultad de Ciencias Agrícolas, la Carrera de Ingeniería Forestal, a los profesores y plantel administrativo por haber contribuido en mi formación profesional.

Mis sinceros agradecimientos a mi Comité Asesor: Ing. For. Lincoln Quevedo, Ing. Bonifacio Mostacedo y Dra. Marielos Peña por sus sabios consejos, su guía y ayuda profesional en cada etapa de la investigación y sobre todo por su buena voluntad al ayudarme a concluir el presente trabajo.

Al proyecto FOMABO por la beca y apoyo logístico brindado, con lo cual pude llevar a cabo la ejecución del presente trabajo.

Al Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF) por apoyo de campo en sus parcelas permanentes, y a su personal de campo Don Ángel Méndez y Don Ricardo Méndez.

A todas las personas que contribuyeron directa e indirectamente en la realización de la presente investigación.

## CONTENIDO

APROBACIÓN .....	ii
AGRADECIMIENTOS .....	iii
CONTENIDO .....	iv
LISTA DE CUADROS .....	v
LISTA DE FIGURAS .....	vi
RESUMEN .....	vii
1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. OBJETIVOS .....	3
3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	4
3.1. Dinámica del bosque .....	4
3.2. Regeneración Natural .....	5
3.3. Aperturas en el bosque .....	7
3.4. Estrategias de selección r y k.....	8
3.5. Gremios ecológicos .....	9
3.6. La luz como factor esencial para las plantas .....	11
3.7. Tasas de crecimiento .....	13
3.8. Tratamientos silviculturales.....	14
4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	15
4.1. Ubicación y descripción del área de estudio .....	15
4.2. Especies de estudio.....	18
4.3. Metodología de levantamiento de datos .....	23
4.3.1. Selección del sitio.....	23
4.3.2. Levantamiento de la vegetación .....	23
4.4. Análisis y procedimientos estadísticos.....	25
5. RESULTADOS .....	27
5.1. Abundancia de la regeneración.....	27
5.2. Microhábitats de regeneración.....	28
5.2.1. Iluminación de copa.....	28
5.2.2. Apertura de Dosel.....	30
5.2.3. Fase de regeneración .....	33
6. DISCUSIÓN .....	35
6.1. Abundancia de la regeneración.....	35
6.2. Clases de iluminación de copa.....	35
6.3. Clases de apertura de dosel.....	37
6.4. Fase de regeneración .....	38
7. CONCLUSIONES .....	40
8. RECOMENDACIONES .....	43
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	44

## LISTA DE CUADROS

Cuadro No.	Página
1. Lista de especies heliófitas durables incluidas en el estudio.....	19
2. Clases de iluminación de copa .....	24
3. Abundancia absoluta y por ha de las especies para las diferentes clases de tamaño, total muestreado en todas las parcelas de 20 x 20 m (5,68 ha).....	27
4. Abundancia promedio (N/ha) de individuos en diferentes clases de iluminación para seis especies.....	30
5. Abundancia promedio (N/ha) de individuos en diferentes clases de apertura de dosel para seis especies.....	31
6. Abundancia promedio (N/ha) de individuos en diferentes clases de fase de regeneración para seis especies.....	33

## LISTA DE FIGURAS

Figura No.	Página
1. Ubicación del área de estudio.....	17
2. Comparación para determinar si la distribución de cada especie (distribución observada) es diferente a la distribución del bosque (distribución esperada) para clases de iluminación de copa.....	29
3. Comparación para determinar si la distribución de cada especie (distribución observada) es diferente a la distribución del bosque (distribución esperada) para clases de apertura de dosel.....	32
4. Comparación para determinar si la distribución de cada especie (distribución observada) es diferente a la distribución del bosque (distribución esperada) para clases de fase de regeneración.....	34

## RESUMEN

El presente estudio sobre la caracterización de la demanda de iluminación de especies heliófitas durables en un Bosque Húmedo Tropical en Santa Cruz, Bolivia, fue realizado en la concesión forestal La Chonta en Ascensión de Guarayos, provincia Guarayos. Los objetivos fueron: a) Evaluar la regeneración natural de un grupo de especies heliófitas durables, b) Evaluar el grado de iluminación requerido por las especies estudiadas para su desarrollo óptimo y c) Recomendar tratamientos silviculturales para el manejo sostenible de las especies en estudio.

Las especies estudiadas fueron: *Hura crepitans*, *Margaritaria nobilis*, *Schizolobium parahyba*, *Zanthoxylum sprucei* (especies que normalmente muestran regeneración natural abundante después del aprovechamiento) y *Cariniana estrellensis*, *Cariniana ianierensis*, *Ceiba pentandra*, *Sweetia fruticosa* (especies que normalmente muestran regeneración natural escasa después del aprovechamiento). Los datos fueron tomados en el tratamiento testigo (bosque no intervenido) de las parcelas de investigación del Instituto Boliviano de Investigación Forestal. Se midieron un total de 142 parcelas de 20x20 m para cada bloque (5,68 ha), a una distancia sistemática entre parcelas de 75 m. Los individuos se midieron a partir de 50 cm de altura, registrándose las variables de diámetro, iluminación de copa, apertura de dosel y fase de regeneración. Los mismos factores de luz se midieron para la distribución del bosque en puntos independientes del mismo en 55 parcelas sistemáticamente distribuidas en cada repetición.

El análisis estadístico se concentró en individuos <5 cm DAP, denominándolos brinzales. El análisis se hizo mediante estadística no paramétrica (tabla de contingencia chi-cuadrado) y paramétrica (ANDEVA y comparación de medias). La primera prueba fue para comparar si la distribución de cada especie es diferente a la distribución del bosque (tabla de contingencia chi-cuadrado) y la segunda para determinar si las abundancias medias de individuos de cada especie eran iguales para las clases de cada uno de los factores (ANDEVA y comparación de medias). En el análisis de comparación de la distribución de las especies con la distribución del bosque para clases de iluminación de copa solo *Z. sprucei* presentó una distribución diferente a

la del bosque. La prueba para apertura mostró a *Z. sprucei* con una distribución independiente de la distribución del bosque, y por último en el factor fase de regeneración las especies presentaron una distribución dependiente de la distribución del bosque.

En el análisis para determinar si las abundancias medias de la distribución de las especies difieren entre las clases de iluminación solo *H. crepitans* mostró una distribución diferente con una concentración de su abundancia en las clases de iluminación 1.5 y 2.5, cuyas medias son similares de acuerdo a la prueba de Tukey. Para apertura de dosel las especies *H. crepitans* y *S. fruticosa* presentaron una distribución diferente, la abundancia de éstas se concentraron en la clase dosel cerrado y sus medias fueron diferentes a las demás clases de apertura de dosel; en el caso del factor fase de regeneración *C. estrellensis*, *H. crepitans* y *S. fruticosa* presentaron una distribución diferente, con una concentración de sus abundancias en la fase madura y con medias diferentes a las demás clases de fase de regeneración.

Las especies más demandantes de luz fueron *Z. sprucei*, *M. nobilis* y *H. crepitans*, aunque esta última ha demostrado regenerarse bien en condiciones de baja iluminación y a la vez responder bien a condiciones de alta luminosidad. Las menos demandantes fueron las dos especies de *Cariniana* y *S. fruticosa*.

Finalmente, a pesar de que las especies desarrollan un cierto nivel de regeneración bajo el dosel o a escasa luz, los claros en el bosque natural no beneficiaron sustancialmente a la regeneración de las especies estudiadas, por lo que se recomienda llevar a cabo sistemas de aprovechamiento intensivos a efectos de promover un mayor ingreso de luz al piso forestal y así favorecer la regeneración y crecimiento de las especies demandantes de luz.



## **1. INTRODUCCIÓN**

Bolivia cuenta con una de las mayores riquezas forestales del continente. Se caracteriza porque posee un área de 53 millones de hectáreas de bosques naturales, representando el 48 % de la superficie del país, de las cuales 29 millones de hectáreas están clasificadas como altamente productivas. Debido a sus diversas potencialidades, la industria forestal maderera es uno de los sectores estratégicos en la economía del país. Sin embargo, para que este recurso sea de permanente beneficio para el país, es necesario que sean utilizados de forma responsable a través de un manejo forestal sostenible, promoviendo la conservación de la biodiversidad.

El manejo forestal sostenible requiere de conocimientos básicos sobre la ecología de las especies. En este contexto, la clasificación de las especies forestales con similares comportamientos en cuanto a requerimientos ambientales es una de las principales bases ecológicas para el manejo (Guzmán 1997a). La luz es uno de los factores ambientales más importantes para las especies de árboles del gremio heliófitas quienes presentan diferentes respuestas en cuanto a condiciones lumínicas. Por ejemplo, algunas especies pueden germinar bajo el dosel sin necesidad de luz, desarrollándose satisfactoriamente; mientras que otras especies necesitan más radiación solar para su germinación. De acuerdo con Saenz y Finegan (1996), únicamente conociendo los requerimientos ecológicos de las diferentes especies de interés es posible manipular, por medio de los tratamientos silviculturales, los procesos de germinación, establecimiento y crecimiento de la regeneración y así lograr el manejo deseado

La regeneración adecuada de las especies es uno de los pasos más importantes hacia el logro de la sostenibilidad a largo plazo de los bosques manejados y representa el futuro de aprovechamiento forestal. El concepto de un ciclo regenerativo en bosques naturales no es algo nuevo, es así que el término regeneración se refiere de manera general, a las fases juveniles de la especie, de esta manera cada clase diamétrica puede ser considerada como regeneración de la clase inmediatamente superior de la misma especie (Carvalho 1984). Su ciclo se origina en aperturas en el dosel del bosque que llamamos claros, causada por la caída de un árbol o un grupo de árboles, el tiempo de retorno de los claros depende fundamentalmente del clima y suelo; con la caída de un árbol la masa de raíces erradicadas libera una pequeña superficie de

suelo mineral, la copa cubre el suelo con hojas y ramas, y el fuste caído que se descompone lentamente, esto representa un sitio especial para la germinación de la semillas. Todo esto forma parte de la dinámica de un bosque (Finegan 1993).

El éxito del establecimiento de la regeneración depende de muchos factores, como de la intensidad de luz, condiciones de suelo (tipo de suelo y humedad) y características ecológicas de las especies que se desee regenerar (Alder y Synnott 1992). Así también, depende de la interacción de dos funciones: la densidad de semillas dispersadas y la probabilidad de su supervivencia con respecto a la distancia del padre (Janzen 1970). Esto estará determinado principalmente por la susceptibilidad de las especies en esta fase a la depredación de semillas y plántulas.

Con el propósito de lograr un mayor conocimiento de la ecología de las especies y teniendo la luz como uno de los factores ambientales más importantes en la ecología de las especies, el presente estudio está enfocado a evaluar las condiciones de iluminación del micrositio de regeneración de ocho especies del gremio heliófitas durables.

## **2. OBJETIVOS**

El objetivo general del estudio es contribuir al manejo sostenible de las especies heliófitas durables en los bosques del trópico boliviano y la conservación de las mismas. Los objetivos específicos son:

1. Determinar el grado de regeneración natural de un grupo de especies del gremio heliófitas durables en condiciones naturales;
2. Determinar la demanda de iluminación por parte de las especies estudiadas;
3. Obtener información básica sobre la regeneración de especies para recomendar tratamientos silviculturales para su manejo sostenible.

### **3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA**

#### **3.1. Dinámica del bosque**

En general, los bosques tropicales presentan procesos dinámicos muy activos debido a diferentes perturbaciones, como la caída de un árbol que ocasiona la apertura de un pequeño claro, dando lugar a una serie de cambios que influyen en la aparición de un grupo de especies allegadas a esta condición ecológica. Estos espacios abiertos en el bosque dan lugar al proceso de renovación mediante la dinámica de regeneración (Ashton 1980). Durante los procesos dinámicos, las fases de regeneración del bosque constituyen el estado del ciclo de regeneración o estado sucesional del micrositio de regeneración, el cual tiene estrecha relación con la iluminación que pudiera llegar a este micrositio; sin embargo la iluminación sobre cada individuo en particular puede ser muy variable en un mismo claro o parche de bosque en reconstrucción dentro de una eco-unidad (Clark y Clark 1992). De acuerdo con Whitmore (1978), las etapas de la regeneración se presentan en tres fases:

- a) Fase de claros, que se refiere a la apertura del dosel por la caída de los árboles y que son los que inician el proceso de renovación.
- b) Fase de reconstrucción, que consiste en árboles jóvenes, en su mayoría especies intolerantes a la sombra, que crecen rápidamente para llenar la apertura y alcanzar la altura del dosel superior.
- c) Fase de madurez, formado por un dosel superior intacto de árboles grandes.

Los claros juegan un papel muy importante en la dinámica del bosque y son causados por varios factores, tales como: deslizamiento de tierra, temblores, tornados, el aprovechamiento o la caída natural de los árboles. En la dinámica del bosque, un indicador de la importancia de los claros es la proporción de las especies existentes -75%- que dependen de los claros para regenerarse exitosamente (Hartshorn 1980).

Normalmente, sólo 1 a 5 % del dosel se abre cada año por la caída de árboles. Si bien el bosque parece inalterado en general, la formación constante de claros brinda la oportunidad para que nuevos árboles se eleven hacia el dosel y para la continuidad de la existencia de especies pioneras dentro del bosque (Fredericksen *et al.* 2001).

La extensión de la apertura del dosel a causa de la extracción de madera puede ser varias veces mayor que la apertura causada por la mortalidad natural de árboles en rodales no manejados (Jonkers 1987). No obstante, la entrada de luz producida por el aprovechamiento, que favorecería el establecimiento de especies maderables heliófitas, también brinda condiciones favorables para que las especies no comerciales (árboles y lianas) colonicen los claros, que en muchas ocasiones impide el establecimiento o rápido desarrollo de la regeneración de especies comerciales (Pariona y Fredericksen 2000).

### **3.2. Regeneración Natural**

La vegetación de los bosques naturales es variada y en cuanto a la diversidad de especies, esta se considera muy heterogénea. Schulz (1967) indica que en la mayoría de los inventarios en la selva imperturbada, las especies valiosas presentan cantidades apreciables de individuos jóvenes de las clases inferiores e intermedias (1000-5000 individuos por hectárea). Sin embargo, la situación en realidad es menos favorable que lo que hace creer los números promedios por hectárea; la regeneración natural de la mayoría de las especies tiene una fuerte tendencia de agregación (en conexión con el modo de diseminación de las especies de un bosque clímax). Ya que el promedio aritmético por hectárea del número de los individuos tiene poco valor para el silvicultor, la evaluación de la abundancia de la regeneración se basa en un levantamiento en el cual también se toma en cuenta la distribución de los individuos.

El mismo autor comprobó el fenómeno bien conocido, que bajo el dosel imperturbado las plántulas, brinzales y latizales de las especies del dosel alto tienen un crecimiento sumamente lento (2-3 cm año). Aunque las semillas de estas especies germinan en la oscuridad, las plántulas apenas soportan el sotobosque de la selva: es decir, pueden mantenerse vivas solamente por un tiempo limitado. Para un crecimiento satisfactorio la regeneración de estas especies necesita la iluminación que resulta de perturbaciones provocadas por el

aprovechamiento y luego por las intervenciones silviculturales (refinamiento y liberación) o por perturbaciones naturales.

El concepto de regeneración varía mucho. Finol (1969) considera como regeneración natural todas las plantas con alturas superiores a 10 cm y diámetro a la altura del pecho (DAP) inferior a 10 cm. Rollet (1980) define regeneración natural como el conjunto de regeneración preexistente en bosque sin intervenciones silviculturales. Del mismo modo, considera como regeneración natural al conjunto de procesos mediante los cuales el bosque se restablece por medios naturales. Por otra parte el concepto de Carvalho (1984), es considerado el más acertado, que: “cada planta es regeneración de otra de dimensiones inmediatamente superiores, dentro de una misma especie”.

Algunos estudios de la regeneración de árboles tropicales se han concentrado en los gradientes de disponibilidad de luz, particularmente en relación con la respuesta de las diferentes especies a claros de diferentes tamaños (Fetcher *et al.* 1987). Para el establecimiento exitoso de la regeneración en las aperturas, Hartshorn (1978) menciona los siguientes factores:

- a) La época en que ocurre la apertura, que debe coincidir con la producción de semillas de las especies, o en su defecto la semilla debe presentar mecanismos de dormancia o tratarse de especies tolerantes a la sombra.
- b) La distancia entre la semilla y la apertura, donde los mecanismos y capacidades de dispersión de la diáspora es muy importante.
- c) Las condiciones del sustrato, lo cual influenciará la germinación y el establecimiento de brinzales.
- d) El tamaño de la apertura, del cual dependerá qué especies colonizan o no la apertura en función a la demanda de luz de la especie
- e) La relación planta-herbívoro, vinculado con la capacidad de la especie de evadir el ataque de predadores.

Clark y Clark (1987) sugieren que al contrario de enfocar la necesidad de un claro, es más provechoso identificar los factores ambientales específicos que influyen en la regeneración de una especie. Los que podrían ser la intensidad de luz, con mediciones directas, calidad de luz,

nivel de competencia de raíces, pulsos de nutrientes, la textura del suelo y la participación de depredadores o patógenos.

En los trabajos de Clark y Clark (1987, 1992), donde la meta fue dilucidar los procesos demográficos más importantes y el papel de la luz en la regeneración, se determina que los requerimientos de luz en los micrositios de regeneración son los principales aspectos a estudiar para distinguir factores limitantes en las diferentes estrategias de adaptación. La abundancia de las plantas preexistentes depende en gran parte de las condiciones climáticas, suelos y también de las exigencias de cada especie, en relación a los claros existentes en el bosque.

### **3.3. Aperturas en el bosque**

Las aperturas o brechas en el dosel superior de un bosque se producen por la caída de los árboles debido a una variedad de factores que incluyen derrumbes, vientos fuertes, la muerte o lesión de un árbol individual o el despeje por parte del hombre, muchas veces al caer un árbol tumba varios vecinos (Hartshorn 1980). Biológicamente un claro implica cambios multidimensionales, estructurales, microclimáticos, edáficos y bióticos.

Por otro lado, Brokaw (1987), refiriéndose a los bosques tropicales, indica que un claro es una apertura temporal en el dosel del bosque causada por la muerte o caída de árboles o partes de ellos. Los claros pequeños son los más frecuentes. Sevilla (1989) por su parte, clasifica las perturbaciones causadas o no por el hombre en:

1. Liviana, pequeña y corta
2. Moderada, mediana y de duración media
3. Grande, fuerte y de larga duración

La frecuencia de la caída de los árboles puede brindar una evidencia indirecta de la importancia de la apertura, para la regeneración de las especies. Si las semillas de estas tuvieran latencias o producción permanente, existirían grandes posibilidades de colonización de los claros en cualquier oportunidad de ocurrencia (Hartshorn 1980). El mismo autor encontró que la caída natural de árboles produce claros uno por ha/año. La frecuencia de

aperturas de claros en el mismo sitio en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, fue de 118 años, aunque en algunos sitios se producen con mayor frecuencia, y en otros la frecuencia es de hasta 200 años.

Para las especies de apertura la ocurrencia de los claros es un factor muy importante, debido a que las semillas de éstas permanecen latentes por mucho tiempo a la espera del claro. Por otra parte, las especies arbóreas de la fase madura en general no tienen semillas capacitadas para resistir períodos relativamente largos en estado latentes (Fontaine *et al.* 1980, citado por Rojas 1999).

### **3.4. Estrategias de selección r y k**

Se identifican dos estrategias generales de reproducción: especies **r**, que tienen altas tasas de producción de semilla y que colonizan sitios de variedad amplia de condiciones ambientales, y las especies de estrategia **k**, que toleran la competencia y sombra y que pueden formar poblaciones densas sin mayor demanda de recursos. Las especies de ambas estrategias se complementan para responder a las características de la dinámica del bosque (Hallé *et al.* 1978).

Las especies se clasifican de acuerdo con la principal estrategia de perpetuación; si ésta es la producción abundante de semillas, capaces de dispersarse eficientemente a la espera de encontrar un ambiente adecuado (generalmente un claro) para establecerse, se trata de una especie de estrategia **r**; por otra parte, si la especie tolera la sombra, la competencia y su dispersión es limitada, se trata de una especie **k**. Como se trata de estrategias que son continuas, hay especies con buena capacidad de competir y tolerar niveles bajos de luz, una alta producción de semillas y una aceptable habilidad para invadir espacios abiertos.

Dependiendo de su estrategia, las especies tienen ciertas características que la identifican (Hallé *et al.* 1978). Las características predecibles de estos individuos selectos **k** son, además del tamaño grande, reproducción retardada, iteroparidad (reproducción en varias oportunidades), una baja asignación reproductiva, descendientes grandes (y poco numerosos) con más cuidado parental. Los individuos generalmente invierten en incrementar la



sobrevivencia (y no la reproducción); aunque en la práctica, debido a la intensa competencia, muchos de ellos tendrán vidas muy cortas.

Las características predecibles de los individuos de selección  $r$ , no son sorprendentemente, de tamaño pequeño, de madurez temprana (y así más prole). Los individuos invertirán menos en sobrevivencia, pero su actual sobrevivencia cambiará considerablemente dependiendo del (impredecible) medioambiente en el cual ellos mismos se encuentran. El concepto  $r/k$ , entonces encara dos tipos contrastantes de individuos (o poblaciones o especies), y predice la asociación de individuos de tipo  $r$  con medioambientes  $r$ -selectivos, e individuos del tipo  $k$  con medioambientes  $k$ -selectivos (Begon *et al.* 1986).

### **3.5. Gremios ecológicos**

Un gremio es definido como un grupo de especies que explota la misma clase de recursos del medioambiente de una manera similar. Este término fue usado para referirse a cuatros grupos de plantas, las que dependen de otras plantas para su existencia: lianas, epifitas, saprofitas y parásitas. Este uso del término gremio no llegó a establecerse en su momento y pudo ser considerado obsoleto o arcaico. Se usa la palabra gremio en un nuevo sentido debido a que este parece ser el más evocativo y sucinto para grupos de especies teniendo similares modelos de explotación (Root 1967).

Las especies pueden ser miembros de más de un gremio, pero no siempre es fácil decidir si un grupo de especies pertenece a un mismo gremio ya que hay casos donde especies estrechamente emparentadas no pertenecen al mismo gremio o donde miembros de un mismo gremio no están estrechamente emparentados.

Los dos grandes gremios que se reconocen son las especies esciófitas (que toleran sombra) por un lado y por otro las heliófitas (que requieren luz). Sin embargo, la simple división en estos dos grupos es muy amplio, y a veces contradictoria debido a que la dinámica del bosque puede exponer al árbol a cambios drásticos de regímenes lumínicos durante su vida (Oldeman y van Dijk 1991). Una clasificación más detallada la presenta Whitmore (1984), quien dividió las especies en cuatro grupos:

- Especies que se establecen y crecen bajo dosel
- Especies que se establecen y crecen bajo dosel, pero que se benefician por los claros
- Especies que se establecen bajo dosel, pero requieren claros para crecer
- Especies que se establecen y crecen solamente en los claros.

Por otro lado Lamprecht (1990), clasifica las especies de acuerdo al requerimiento de luz de la siguiente forma:

- Especies arbóreas de luz o heliófitas, que requieren plena insolación durante toda su vida.
- Especies arbóreas, que se regeneran a la sombra del vuelo y poseen eventualmente la capacidad de efectuar allí todo su desarrollo o requieren sombra cuando menos en su juventud.
- Especies parcialmente tolerantes a la sombra o hemiesciófitas, que son capaces de regenerarse tanto en la luz como en la sombra pero ya en una edad temprana requieren plena luz, cuando menos desde arriba.

Con fines prácticos para determinar el sistema de regeneración más apropiado a una especie, se considera adecuada la clasificación propuesta por Finegan (1993) realizada en base a la información recopilada de varios autores (Budowski 1965; Hartshorn 1972; Whitmore 1984); la cual toma en cuenta no sólo las exigencias para el establecimiento, sino también sus características para el crecimiento de la regeneración, pero que parte de la clasificación básica de especies heliófitas y esciófitas. Las heliófitas son especies que requieren alto grado de iluminación solar para sobrevivir, crecer y desarrollarse. Dentro de esta categoría presenta las siguientes sub-categorías:

- Heliófitas efímeras (HE), son de vida relativamente corta, cuyas plántulas se establecen y crecen solamente en claros grandes. Alcanzan una edad reproductiva a los dos o cuatro años, fructifican continuamente y el tamaño de la semilla es relativamente pequeño.

- Heliófitas durables (HD), son de vida relativamente larga y a su vez dividida en dos categorías: (a) Heliófitas durables de rápido crecimiento, y (b) Heliófitas durables de crecimiento regular

Las Heliófitas durables se establecen bajo el dosel arbóreo pero requieren necesariamente de claros, aunque pequeños, para que la luz llegue al piso en el bosque a fin de favorecer su crecimiento. Estas especies son comunes en el bosque primario y algunas de ellas dominan la fase madura del bosque, pudiendo alcanzar la edad reproductiva aproximadamente entre los 5 y 15 años. Fructifican anualmente, siendo el tamaño de la semilla pequeño a mediano.

Las esciófitas son especies capaces de establecerse, crecer, y desarrollarse bajo la sombra, son de vida relativamente larga. Estas, a su vez, se subdividen en:

- Esciófitas parciales (EP), especies que aparentemente requieren un alto grado de iluminación para pasar por la etapa final de desarrollo antes de llegar a la madurez. Son especies cuyas plántulas se establecen y crecen bajo dosel, pero exigen la luz directa para pasar de la etapa de fuste joven a fuste maduro, tienen épocas poco predecibles de fructificación con cosechas irregulares, abarcando grandes cosechas hasta períodos de poca producción. El tamaño de la semilla varía de mediano a grande.
- Esciófitas totales (ET), no requieren de iluminación directa para su desarrollo. Especies cuyas plántulas se establecen y crecen bajo sombra. Muchas especies crecen pero no pueden sobrevivir a un estado de latencia. Las esciófitas se regeneran continuamente en cualquier fase del ciclo de regeneración, por ello, la población esta compuesta de árboles de maderas duras y de crecimiento lento, de diferentes edades.

### **3.6. La luz como factor esencial para las plantas**

En los bosques naturales la llegada de un claro estimula la germinación y libera las plantas ya establecidas, el tamaño de la apertura y la disponibilidad de luz son muy importantes ya que estos factores afectan no sólo al establecimiento de las plantas sino también a la sobre vivencia y crecimiento de las mismas. En algunos casos, a pesar de que las semillas en los bosques

naturales germinan tanto a la luz como a la sombra, los brinzales se ven muy influenciados por la cantidad y calidad de luz. Así mismo un estudio realizado por Chazdon y Fetcher (1984), muestra que la cantidad de luz en el interior del bosque es relativamente baja, entre 1-2% de la luminosidad total llega al suelo, y en los claros llega el 26% de la luz.

Los requerimientos de luz en los micrositios de regeneración son los principales aspectos a estudiar para definir los factores limitantes en las diferentes estrategias de adaptación. Para ello Clark y Clark (1987, 1992), Clark *et al.* (1993) y Finegan (1993) consideran que en bosques húmedos tropicales de tierras bajas, el principal y más generalizado factor limitante para la regeneración exitosa es la luz.

Debido a que la luz es reconocida como el factor ambiental que presenta mayor variación, las especies forestales se clasifican en función a su respuesta a la variación de este recurso. Acompañando al gradiente del recurso luz en el ambiente, las especies han desarrollado dos estrategias biológicas extremas básicas conocidas como esciofitismo o tolerancia a la sombra y heliofitismo o intolerancia (Swaine y Whitmore 1988).

Así Richards (1952), Hartshorn (1978), Rollet (1980) y Lampretch (1990) en una de las formas más tradicionales de análisis encuentran diferencias marcadas en las formas de las curvas de la distribución diamétrica por especie, atribuibles a diferentes comportamientos silviculturales con bases a sus requerimientos lumínicos. Las especies intolerantes a la sombra deben presentar una baja abundancia de regeneración, porque claros grandes aparecen con mucho menos frecuencia que claros pequeños.

Debido a la importancia que tiene la luz, algunos autores se han preocupado por estudiar la cobertura de las copas. Al respecto Desmarais y Vásquez (1972), indican que el porcentaje de cobertura de copa visualizada verticalmente es una consideración básica en estudios de la estructura de la vegetación y define la cobertura de copas como la proporción de un área, cerrada con las copas de los árboles del dosel superior y proyectadas verticalmente hacia el piso del bosque.

Cuando se combinan mediciones de crecimiento y supervivencia de individuos con mediciones de la luz que llega a la copa, se puede evaluar el papel de la luz que llega al dosel, el papel de la luz o de los claros en la regeneración (Clark y Clark 1987). Para evaluar el índice que refleja el nivel de luz que recibe cada copa, usualmente se usa la clasificación de Dawkins y Field (1978) modificada por Clark y Clark (1987), que considera la fuente y la cantidad relativa de iluminación y asigna un valor de acuerdo a criterios subjetivos de las condiciones de iluminación del renoval.

### **3.7. Tasas de crecimiento**

El crecimiento de heliófitas efímeras es muy rápido debido a la alta capacidad fotosintética en buena iluminación, con la asignación de una proporción relativamente alta de los recursos conseguidos a la producción de más hojas y a la reproducción. Las heliófitas durables no llegan tan rápidamente a los sitios abiertos como las heliófitas efímeras, pero se apoderan de dichos sitios después que las efímeras desaparecen y los ocupan por un periodo mucho más largo; la capacidad fotosintética de las heliófitas durables es intermedia y el crecimiento rápido, el patrón de asignación de recursos produciendo una capacidad de incremento diamétrico anual de hasta 2-3 cm y maderas de moderadamente livianas a moderadamente pesadas.

De acuerdo con los principios básicos el aparato fotosintético de las esciófitas se saturan a niveles relativamente bajos de iluminación, sin embargo, en condiciones de bosque natural probablemente todas las esciófitas tienen la capacidad de aumentar su crecimiento al abrirse un claro en el bosque; es evidente que las esciófitas son capaces de regenerarse y crecer en un rango muy amplio (Finegan 1993).

Según Pickett (1983), existen contrastes morfológicos y estructurales entre las especies heliófitas y esciófitas, así las copas de heliófitas son altas, estrechas y monopodiales, mientras que las copas de esciófitas son más anchas que profundas.

### **3.8. Tratamientos silviculturales**

Un tratamiento silvicultural es la aplicación de una serie de operaciones individuales aplicadas por los silvicultores las cuales contribuyen a la mejora de las características de la masa boscosa; las operaciones forestales para abrir el dosel son las más comunes en el tratamiento silvícola del bosque húmedo tropical.

El aprovechamiento –si es bien planificado y ejecutado- se considera un tratamiento silvicultural, tal vez el más importante de todos. Sin embargo, los aprovechamientos tradicionales en Bolivia son muy selectivos, o sea de baja intensidad, aspecto que no promueve el crecimiento del bosque ni el desarrollo de las especies demandantes del luz. Un estudio realizado por Fredericksen *et al.* (2000) en dos sitios de bosque seco de Bolivia, muestra que de 93 claros ocasionados por un aprovechamiento selectivo sólo un 28 a 37 % de los claros se cubren de especies arbóreas comerciales; por lo tanto este tipo de aprovechamiento no beneficia como se espera a la regeneración de las especies comerciales, para este caso los mismos autores aconsejan aplicar tratamientos de liberación de los árboles comerciales mediante la eliminación selectiva de fustes no comerciales en claros, esperando aumentar las tasas de supervivencia y crecimiento de las especies comerciales. Por otra parte el aprovechamiento selectivo puede modificarse y ser implementado de forma que produzca claros de mayor tamaño a los creados por la caída de árboles individuales (Fredericksen 1998).

La luz se regula para asegurar la mejor germinación y el desarrollo de una nueva generación de especies más valiosas. En la terminología española se designa como “cortas uniformes o cortas progresivas y aclareos sucesivos”. El sistema de cortas progresivas pretende transformar su estructura y composición original irregular y heterogénea en una nueva regular y menos heterogénea. La regeneración a obtenerse será por diseminación previa a la corta en la faja, en este caso la regeneración viene casi simultáneamente con el inicio de las lluvias; pero las especies pioneras por ser de más rápido crecimiento tomarán la delantera, y las esciófitas crecerán a la vanguardia de las pioneras. Para la tumba y el acarreo de los productos, el aprovechamiento forestal debe ser hecho de tal manera que altere en el mínimo los suelos. Los aclareos se harán en la oportunidad más conveniente teniendo el cuidado de favorecer el material más valioso (Finol 1983).

Sin embargo, si las plantas trepadoras y otras malezas infestan el sotobosque posteriormente al aprovechamiento, será necesaria la aplicación de fuegos controlados u otros medios de control de dichos competidores (escarificación del suelo, eliminación de la competencia por medios mecánicos o tratamientos con herbicidas) para obtener una regeneración adecuada.

En claros creados por el aprovechamiento forestal, la mayor disponibilidad de luz puede producir un crecimiento acelerado de bejucos lo cual retarda o evita la regeneración de los árboles. Los bejucos son más abundantes en los bosques bolivianos que en los bosques tropicales de otros países. Mediante datos recolectados en distintos bosques del país, se ha registrado un promedio de 70 % de árboles con al menos un bejuco y un promedio de un tercio de la copa infectada por estas plantas (Fredericksen *et al.* 1999).

Los mismos autores indican que, el control de bejucos para reducir los daños durante el aprovechamiento y la competencia de estos al crecimiento y la regeneración de los árboles es una tarea importante para el manejo forestal sostenible en Bolivia y otros países tropicales. El costo de la corta de bejucos es bajo en relación con otros tratamientos silviculturales, especialmente si solo se cortan las plantas que infestan a las especies comerciales, la corta de bejucos en todos los árboles podría ser perjudicial, ya que estas plantas cumplen varias funciones ecológicas importantes para los bosques, tales como brindar substrato para insectos, alimentos para varias especies de la fauna silvestre y corredores para el desplazamiento de muchos animales arbóreos.

## **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.1. Ubicación y descripción del área de estudio**

El área de estudio está ubicada en el municipio de Ascensión de Guarayos, provincia Guarayos del departamento de Santa Cruz (Bolivia). Específicamente se encuentra en la concesión maderera “La Chonta Ltda.” ubicada a 31 km. al Noreste de la población de Ascensión de Guarayos (Figura 1). La zona se halla vinculada con las ciudades de Santa Cruz y Trinidad por la carretera troncal que une estas dos ciudades. A Santa Cruz hay una distancia de 300 km y en

la zona existe una red caminera de tipo vecinal muy bien mantenida principalmente en la época seca (La Chonta, 1998).

La concesión forestal “La Chonta Ltda.” tiene una superficie de 100.000 ha. Sus coordenadas geográficas son 15° 42’ 52” S y 62° 45’ 30.6” O. Esta zona tiene altitudes que van desde los 200 msnm hasta los 480 msnm. La concesión muestra dos paisajes principales: a) zona Oeste con altitudes desde 180 a 300 msnm, topografía mayormente plana (suavemente ondulada) y con valles amplios, b) zona este con altitud que van desde 350 hasta 440 msnm presentando con frecuencia pendientes pronunciadas (Cochrane 1973).

La temperatura media anual es de 25,3 °C, con temperaturas máximas de 28,9 °C y temperaturas mínimas de 10°C, esta ultima cuando llegan vientos fríos del sur durante la época seca. La precipitación media anual es de 1.517 mm, con una época seca de mayo a septiembre. Durante la época seca alrededor de 40 % de las especies pierden sus hojas (IBIF 2005).

La topografía en su mayor parte es plana a ligeramente ondulada, en poca proporción se torna de ondulada a colinosa. El material originario está constituido por sedimentos cuaternarios viejos y parte por sedimentos que arrastran las corrientes de agua. Se observan afloraciones rocosas constituidas por gneiss y esquistos precámbricos (Cochrane 1973). Los suelos son inceptisoles, moderadamente fértiles debido a que tienen una alta concentración de cationes. Asimismo se han encontrado suelos antropogénicos que tienen alto contenido de calcio y magnesio. Las manchas de suelos antropogénicos parecen ser más comunes en áreas cercanas a cursos de agua efímeros. El terreno es suavemente ondulado y es disectado por algunos cursos de agua permanentes y muchos cursos de agua efímeros (IBIF 2005).



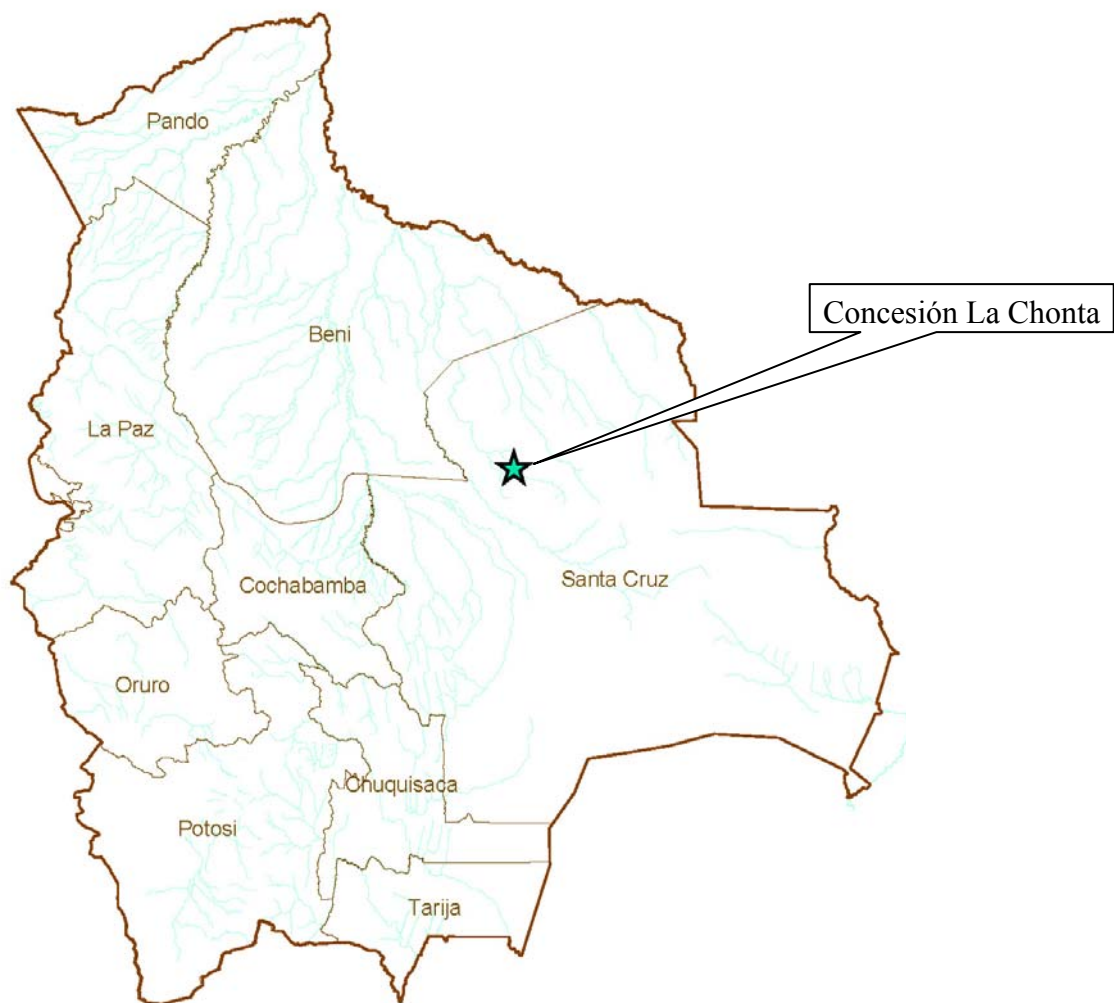


Fig. 1. Sitio del estudio, concesión forestal “La Chonta Ltda.”, situada en la provincia Ascención de Guarayos, Departamento de Santa Cruz.

El área de la concesión se encuentra totalmente cubierta de bosque. Se han encontrado 107 especies arbóreas y de éstas, 18 son aprovechadas en la actualidad. El aprovechamiento anual es de 2000 ha (La Chonta, 1998). Pizarro (2001) realizó un inventario en el área de estudio, en el cual hace una clasificación de grupos por similitud de vegetación, correspondencia entre especies y su dominancia. Esta clasificación muestra 4 tipos de bosques:

Bosque de ojo colorado (*Pseudolmedia laevis*) y negrillo (*Ocotea guianensis*).- Su dosel superior generalmente está entre 16-20 m de altura, aparte de las especies ya mencionadas en

el nombre este bosque esta representado por el bibosi (*Ficus boliviana*), verdolago (*Terminalia oblonga*), blanquillo (*Ampelocera ruizii*), sama colorada (*Trichilla* sp.), ochoó (*Hura crepitans*), cari cari (*Acacia* sp.), lucuma (*Pouteria lucuma*). Bosque de isiri (*Clarisia racemosa*).- Su dosel superior generalmente está entre 15-40 m de altura, en este tipo de bosque se encontró especies adicionales como el yesquero blanco (*Cariniana ianeirensis*), jichituriqui amarillo (*Aspidosperma macrocarpon*), tarara amarilla (*Centrolobium microchaete*), sawinto (*Myrcianthes* sp.), curupaú (*Anadenanthera macrocarpa*). Bosque de negrillo (*Ocotea guianensis*) y verdolago (*Terminalia oblonga*).- Se caracteriza por tener un dosel superior entre los 15-30 m de altura, aparte de las especies ya mencionadas en el nombre en este tipo de bosque se encontró adicionalmente al yesquero negro (*Cariniana estrellensis*), ambaibauva (*Porouma* sp.), coquino (*Pouteria nemorosa*), pica pica (*Urera laciniata*), azucaro (*Spondias mombin*), ambaibo (*Cecropia* sp.) picana blanca (*Cordia* sp.). Y por ultimo se tiene al bosque de ajo (*Gallesia integrifolia*) y chocolatillo (*Theobroma speciosum*).- Su dosel superior está entre los 15-30 m de altura, en este tipo de bosque se encontró especies adicionales a las ya mencionadas en el nombre, entre las que tenemos al serebó (*Schizolobium parahyba*), coloradillo (*Physocalymma scaberrimum*), mapajo (*Ceiba samauma*), pega pega (*Triumfetta* sp.), pacay (*Inga* sp.), yesquero colorado (*Cariniana* sp.), momoqui (*Caesalpinia pluviosa*).

#### **4.2. Especies de estudio**

Se seleccionaron ocho especies arbóreas, del gremio de heliófitas durables (Cuadro 1). Estas especies difieren en la abundancia de su regeneración después del aprovechamiento, y de acuerdo con conocimientos empíricos se las clasificó en dos grupos: uno que generalmente muestra una buena regeneración natural luego del aprovechamiento y el otro que generalmente presenta escasa regeneración luego del aprovechamiento.

Cuadro 1. Lista de especies heliófitas durables incluidas en el estudio

Nombre común	Nombre científico	Familia	Abundancia de la regeneración después del aprovechamiento
Cafecillo	<i>Margaritaria nobilis</i>	Euphorbiaceae	Abundante
Hoja de yuca	<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	Escasa
Maní	<i>Sweetia fruticosa</i>	Fabaceae	Escasa
Ochoó	<i>Hura crepitans</i>	Euphorbiaceae	Abundante
Sauco Amarillo	<i>Zanthoxylum sprucei</i>	Rutaceae	Abundante
Serebó	<i>Schizolobium parahyba</i>	Caesalpinaceae	Abundante
Yesquero Negro	<i>Cariniana estrellensis</i>	Lecythidaceae	Escasa
Yesquero Blanco	<i>Cariniana ianeirensis</i>	Lecythidaceae	Escasa

Fuente: IBIF, datos no publicados

A continuación se presenta la descripción para las especies consideradas en el este estudio. Durante el estudio no se encontraron individuos de serebó y hoja de yuca, por esta razón no se presentan en los resultados.

**Cafecillo** (*Margaritaria nobilis*).- Es un árbol mediano de 25 m de alto y llega a los 60 cm de DAP. Presenta fuste recto y cilíndrico sin aletones. Su corteza externa es rugosa y exfolia placas más o menos leñosas y la interna es de color marrón clara. Tiene hojas alternas simples. Sus flores son de color blanquecinas y su fruto es un esquizocarpo esférico. (Justiniano *et al.* 2004).

Los mismos autores señalan que es una especie semidecidua, planta dioica, crece en muchos tipos de suelo y se encuentra distribuida en el bosque amazónico, bosque húmedo de llanura y húmedo del precámbrico. Florece al inicio de las primeras lluvias de octubre a noviembre y fructifica entre abril y mayo.

**Hoja de yuca** (*Ceiba pentandra*).- Esta es una especie adaptada a los bosques húmedos y secos (Holdridge *et al.* 1997). Esta especie es alta y exigente de luz, puede llegar a medir por encima de los 60 m de altura (Baker 1983). Killeen *et al.* (1993) encuentra alturas de 45 m y 200 cm de DAP. Mientras Mostacedo *et al.* (2001) reporta alturas de 50 m y diámetros de 250 cm.

Generalmente esta especie se encuentra en bosques secundarios (Foster 1990), en bosques con muchos sedimentos y en bosques ribereños (Mostacedo *et al.* 2001). Esta es una especie rara, es una heliófita de larga vida que necesita de grandes aperturas en un bosque natural para poder regenerarse (Hubbell y Foster 1990). Baker (1983) indica que esta es una especie decidua en la época seca y hojas son atacadas frecuentemente por fitopatógenos, es polinizada por murciélagos. Un árbol maduro puede producir más de 4 mil frutas, cada fruta tiene alrededor de 200 semillas. Su madera es muy suave. Las semillas tienen la capacidad de dormancia y germinar en pocos días si hay suficiente humedad y luz.

**Maní** (*Sweetia fruticosa*).- Mostacedo *et al.* (2003) indican que es un árbol de mediano tamaño que alcanza hasta 30 m de altura y 50 cm de DAP. Su corteza externa presenta fisuras profundas, y es de color café grisácea. Su corteza interna es de color crema con líneas anaranjadas. Sus hojas son alternas, sus flores amarillas anaranjadas, agrupadas en racimos axilares.

Es una especie semidecidua que crece en diferentes tipos de bosques del escudo precámbrico como el bosque semideciduo chiquitano, el bosque húmedo de llanura, en guapasales y sobre suelos pedregosos o lateríticos. Florece en octubre y noviembre, con frutos en diferentes meses dependiendo del tipo de bosque, los mismos que son dispersados por el viento (Mostacedo *et al.* 2003).

**Ochoó** (*Hura crepitans*).- Es un árbol grande de 25 a 40 m de altura y hasta 200 de DAP. Presenta una copa densa, aparasolada y las ramas largas, casi perpendiculares. Su fuste es cónico y recto, su corteza externa es lisa, marrón grisácea, con espinas de hasta 2 cm y su corteza interna es de color crema-naranja con abundante exudado cristalino. Sus hojas son simples, alternas, pecioladas y con nervaduras prominentes en el envés. Su floración y fructificación es continua en casi todo el año. Sin embargo, los meses con mayor floración abarcan desde octubre hasta abril y el pico de fructificación desde noviembre hasta mayo (Mostacedo *et al.* 2003).

El ochoó es una especie semidecidua, heliófita selectiva e higrófica, que se desarrolla generalmente en bosques de clima húmedo tropical, hasta húmedo subtropical estacional. Esta

especie puede desarrollarse en lugares sombreados con alguna entrada de luz al sotobosque. Aparentemente, la especie se regenera de manera adecuada en varias condiciones ambientales. Se puede observar regeneración de ochoó en claros naturales, claros de corta, caminos y pistas de extracción abandonados, a la sombra de sotobosque no alterado (Justiniano y Fredericksen 2000).

**Sauco amarillo** (*Zanthoxylum sprucei*).- Es un árbol de hasta 30 m de altura y 75 cm de DAP. Presenta un fuste recto y cilíndrico hasta algo cónico, sin aletones. Su corteza externa es de color gris o marrón clara, lisa, recubierta de acúleos cónicos y achatados. Su corteza interna es de color amarilla intensa de olor fuerte. Sus hojas son alternas compuestas, sus flores son pequeñas y olorosas, dispuestas en panículas terminales. Sus frutos son apocárpicos. Es una especie decidua, de rápido crecimiento, florece a mediados de la estación húmeda entre noviembre y diciembre. Sus frutos maduran y caen entre junio y agosto (Justiniano *et al.* 2004).

**Serebó** (*Schizolobium parahyba*).- Es un árbol de hasta 30 m de altura y 100 cm de DAP. Presenta una copa mediana abierta, su fuste es recto y cilíndrico. Tiene una corteza externa lisa de color café y una interna de color rojizo con olor desagradable. Sus hojas son bicompuestas y alternas. Sus flores son de color amarillas, dispuestas en panículas terminales y sus frutos son legumbres dehiscentes en forma de raqueta (Mostacedo *et al.* 2003).

Los mismos autores indican que es una especie decidua, demandante de luz. Se encuentra en una variedad de suelos y sobre todo muy común en áreas perturbadas. Florece de mayo a junio y fructifica entre julio y septiembre, sus frutos se dispersan por el viento. Esta especie es característica de la fase secundaria de los bosques amazónicos, de zonas marginales de los bosques húmedos estacionales, y de bosques fuertemente intervenidos.

**Yesquero negro** (*Cariniana estrellensis*).- Es comercialmente aprovechable desde el punto de vista maderable pues es un árbol grande y en general forma parte de los estratos más altos (dosel y emergentes) en los diferentes bosques donde se encuentra (Justiniano y Fredericksen 1999). Mostacedo *et al.* (2003) indican que es un árbol emergente, grande hasta gigante, que alcanza 50 m de alto o más y 150 cm de DAP. Presenta fuste cilíndrico con aletones tablares

relativamente pequeños. Su copa es alargada de forma muy irregular, follaje oscuro y poco denso. Su corteza externa es de color café grisáceo con fisuras longitudinales y la interna es de color crema muy fibrosa. Sus hojas son simples. Sus flores son de color blanco axilar. Justiniano y Fredericksen (1999), indican que de la corteza interna se extrae una fibra muy resistente utilizada como cuerda para amarre. Su característica principal es la forma de su fruto pixidio cilíndrico, hueco y de consistencia leñosa.

El yesquero negro es una especie decidua. Se encuentra presente tanto en bosques húmedos como sub-húmedos estacionales, sobre una amplia gama de suelos bien drenados. Esta especie florece de octubre a diciembre y fructifica entre junio y septiembre y sus semillas son dispersadas por el viento (Mostacedo *et al.* 2003).

**Yesquero blanco** (*Cariniana ianeirensis*).- Justiniano y Fredericksen (1999) indican que es un árbol grande, que alcanza dimensiones de hasta 37 m de altura y 130 cm de DAP. Presenta un fuste cilíndrico recto y sin aletones o con estos escasamente desarrollados. Su corteza externa es de color grisáceo, lisa algo estriada, en individuos de tamaño mediano la corteza presenta lenticelas grandes y su corteza interna es fibrosa de color rosado-rojiza con bandas de color crema. Su fruto es un pixidio cilíndrico de color crema café, de consistencia leñosa algo elíptico, estos varían de tamaño.

Presenta una copa poco densa, sus hojas son simples alternas y sus flores son de color cremas verdosas. Esta es una especie semidecidua, común en los bosques de transición entre el bosque chiquitano, bosque húmedo de llanura y bosque húmedo del escudo precámbrico. La floración comienza a manifestarse una vez iniciadas las lluvias, en octubre y se prolonga hasta noviembre, su fructificación es de agosto a octubre y sus semillas son dispersadas por el viento (Mostacedo *et al.* 2003).

### **4.3. Metodología de levantamiento de datos**

#### **4.3.1. Selección del sitio**

El estudio se desarrolló en las parcelas experimentales de investigación implementadas por el Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF), en la concesión forestal La Chonta. Estas parcelas hacen parte del proyecto de investigación silvicultural a largo plazo, y consta de tres bloques con cuatro tratamientos de 27 ha cada uno (testigo, aprovechamiento normal, aprovechamiento mejorado, aprovechamiento intensivo).

Para este estudio se tomaron datos de las especies seleccionadas dentro del tratamiento testigo en los tres bloques, es decir, donde no se hizo ningún tipo de aprovechamiento forestal. Por consiguiente, las perturbaciones observadas en estas parcelas se deben a causas naturales como caída de árboles, árboles quebrados y árboles muertos en pie. Por lo tanto, el nivel de iluminación de las copas de las especies estudiadas se encuentra en condiciones naturales sin perturbaciones.

#### **4.3.2. Levantamiento de la vegetación**

Se establecieron 44 parcelas de 20m x 20m en el bloque 1, 50 en el bloque 2 y 48 en el bloque 3, haciendo un total de 142 parcelas (5,68 ha). Cada parcela fue establecida sistemáticamente, a una distancia entre parcelas de 75 m.

En las parcelas se registraron todos los individuos encontrados de las especies seleccionadas, midiéndose los mismos a partir de 50 cm de altura. Se midieron las siguientes variables de cada individuo:

1. Altura total
2. Diámetro altura pecho (a partir de 1 cm DAP)
3. Clases de iluminación de copa
4. Apertura de dosel
5. Fase de regeneración

La altura fue medida usando un flexómetro en el caso de individuos de 0,5 m hasta 2 m de altura. En el caso de árboles > 2 m de altura, la altura fue estimada usando una vara de 3 m en los casos de árboles menores a 10 m. El DAP fue medido con una cinta diamétrica, limpiándose antes de medir las enredaderas u otras plantas que obstaculizaban la medición.

Se hizo una caracterización de la iluminación que recibía cada individuo usando 3 factores distintos pero relacionadas a la estructura del bosque, iluminación de copa, apertura de dosel y fase de regeneración.

La iluminación de copa es un índice que permite evaluar la cantidad de luz que recibe la copa. Este índice tiene valores discretos que varían de acuerdo con la cantidad de luz que entra al bosque (cuadro 2). Tiene una gran ventaja al poder ser aplicado por un observador desde el suelo a cualquier altura de la copa de los árboles. Fue diseñado por Dawkins y Field (1978) y modificada por Clark y Clark (1987).

**Cuadro 2. Clases de Iluminación de Copa**

Categoría	Exposición de copa
5	<b>Emergente.</b> Copa completamente expuesta, luz vertical y lateral dentro de 100° que llega a la copa en forma de un cono invertido.
4	<b>Iluminación vertical plena.</b> La parte superior de la copa está expuesta a la luz vertical, pero esta adyacente a otras copas de igual o mayor tamaño dentro del cono de > 90°.
3	<b>Iluminación vertical parcial.</b> La parte superior de la copa está parcialmente expuesta a la luz vertical (la copa tiene entre 10° a 90° de exposición) y parcialmente sombreada por otras copas.
2.5	<b>Alta iluminación lateral</b>
2.0	<b>Iluminación lateral media</b>
1.5	<b>Iluminación lateral baja</b>
1	<b>Sin iluminación directa.</b> La parte superior de la copa no iluminada ni vertical ni lateralmente.

La apertura del dosel depende a su vez de los disturbios y otros procesos de cambio dinámico que presenta un determinado bosque. Las clases de apertura de dosel que se usaron fueron las siguientes:



1. Dosel cerrado: Área completamente cerrada que no presenta claro
2. Claro pequeño: Área del dosel abierta por un claro con un área  $< 200 \text{ m}^2$
3. Claro grande. Área del dosel que se encuentra completamente abierta Claro  $\geq 200 \text{ m}^2$  (raramente superaron los 400 m).

La fase de regeneración es una forma indirecta de estimar la luz que incide sobre las plántulas o individuos y clasificar el micrositio en el que se encuentra el individuo. Permite esencialmente determinar la preferencia de micrositio de parte de la planta, corroborado posteriormente por el análisis estadístico. Se usaron las siguientes clases de apertura de dosel (Brokaw 1982):

1. Fase madura.- Sitios con vegetación que forma un dosel con  $> 10 \text{ m}$  de altura.
2. Fase de reconstrucción.- Sitios con vegetación que tiene un dosel con  $2 - 10 \text{ m}$  altura.
3. Fase de claro.- Sitios con vegetación con una altura  $< 2 \text{ m}$ .

Finalmente, de manera independiente a la medición de las especies seleccionadas, se procedió a medir las variables de iluminación en puntos independientes del bosque en 55 puntos en cada bloque, distribuidos sistemáticamente, midiéndose cada variable de iluminación a 0.75 m de altura, 3 m y 10 m.

#### **4.4. Análisis y procedimientos estadísticos**

Para el análisis de los factores (iluminación de copa, apertura de dosel y fase de regeneración) se emplearon estadísticas paramétricas (para variables continuas y datos con distribución normal): análisis de varianza (ANDEVA) y comparación de medias; y estadísticas no paramétricas (para variables discretas): tabla de contingencia chi-cuadrado. Todas las muestras se evaluaron considerando un  $\alpha = 0,05$ . Para realizar estas pruebas se empleó el paquete estadístico SPSS (para estadística paramétrica) y el programa Infostat (para estadística no paramétrica), así como también hojas electrónicas de Microsoft Excel. El análisis se concentró en la población por debajo de 5,0 cm de DAP, donde la luz es más crítica, denominándose

brinzales a los individuos dentro de esta categoría de tamaño. Para el análisis de abundancia se tuvieron en cuenta todos los individuos muestreados.

Para lograr apreciar si las especies estudiadas siguen (o es diferente de) la distribución del bosque en las clases de iluminación de copa, apertura de dosel y fase de regeneración, se realizó una prueba de Chi-cuadrado mediante una tabla de contingencia, comparándose la distribución de la especie (distribución observada) y la distribución del bosque (distribución esperada). Para esta prueba, se asumió que los datos tomados a  $\leq 3$  m de altura para la distribución del bosque son comparables con los individuos  $<5,0$  cm DAP. Aquí, las hipótesis a probar fueron:

*Ho: La distribución de las especies es igual a la distribución del bosque*

*Ha: La distribución de las especies es diferente a la distribución del bosque*

Para probar que la distribución de cada especie tiene preferencia por una determinada clase de iluminación, apertura de dosel y fase de regeneración, se utilizó una prueba de ANDEVA en cada uno de estos factores y posteriormente se hizo una prueba de comparación múltiple de Tukey, para detectar cuáles medias son diferentes. Aquí, las hipótesis a probar fueron:

*Ho: Las medias de la distribución de individuos de cada especie son iguales (para las clases de iluminación, apertura de dosel, fase de regeneración)*

*Ha: Al menos una media es diferente*

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Abundancia de la regeneración

La abundancia de las especies estudiadas para cada clase de tamaño es en general baja. La especie con mayor abundancia es *H. crepitans* seguido por *C. ianeirensis*. Se encontró solamente un individuo para la especie *C. Pentandra* en el total de las parcelas muestreadas (haciendo una abundancia de apenas 0,2 árboles/ha) y ninguno para *S. parahyba* (Cuadro 3).

Para efectos comparativos, en el presente estudio se incluyen los datos de abundancia DAP 5,0-9,9 cm y DAP  $\geq 10$  cm. Como se puede observar, la abundancia no sólo es baja para la clase de tamaño DAP  $< 5,0$  cm., que es la clase para la cual se ha hecho las pruebas estadísticas, sino también ocurre lo mismo para la población DAP 5,0-9,9 cm y DAP  $\geq 10$  cm, con excepción de

*H. crepitans* que cuenta con una abundancia mayor en las tres clases de tamaño.

Cuadro 3. Abundancia absoluta y por ha de las especies para las diferentes clases de tamaño, total muestreado en todas las parcelas de 20 x 20 m (5,68 ha).

Especie	Abundancia de especies (N/ha) por clases de tamaño		
	<5,0 cm DAP	5,0-9,9 cm DAP	$\geq 10,0$ cm DAP
<i>Hura crepitans</i>	26,06	2,64	6,34
<i>Cariniana ianeirensis</i>	10,56	1,76	2,82
<i>Zanthozylum sprucei</i>	3,52	1,23	1,23
<i>Margaritaria nobilis</i>	2,64	0,0	1,23
<i>Cariniana estrellensis</i>	2,46	0,0	0,88
<i>Sweetia fruticosa</i>	2,11	1,76	2,11
<i>Ceiba pentandra</i>	0,2	0,0	0,0
<i>Schizolobium parahyba</i>	0,0	0,0	0,0

## 5.2. Microhábitats de regeneración

### 5.2.1. Iluminación de copa

Para determinar si las especies siguen la misma distribución lumínica del bosque (es decir, comparando la distribución observada de las especies con la distribución esperada), se hizo una prueba de tabla de contingencia (chi-cuadrado). Sólo *Z. sprucei* presentó una distribución significativamente diferente al bosque ( $P=0,0004$ ). Esta especie muestra su mayor concentración de individuos en las clases sin iluminación directa e iluminación vertical parcial (1-3) mientras que la distribución del bosque presenta una distribución relativa en las clases de iluminación lateral: baja, media y alta (1.5, 2 y 2.5), niveles bajos de iluminación. Todas las demás especies muestran distribución estadísticamente similar al bosque, lo que quiere decir que las características ambientales de los micrositios tienen poca influencia en la distribución de las especies y sí el bosque en su conjunto (Ver Figura 2).

La prueba de ANDEVA para determinar si las abundancias de las especies difiere estadísticamente entre las clases de iluminación mostró que sólo *H. crepitans* ( $P= 0,012$ ) tiene una distribución diferente. Esta especie tiene una concentración de su abundancia en las clases de iluminación lateral: baja y alta (1.5 y 2.5), cuyas medias son similares de acuerdo a la prueba de Tukey y diferentes a las demás clases (Cuadro 4). Por su parte, *Z. sprucei*, a pesar de no probarse la hipótesis alternativa, se percibe que el mayor promedio de su abundancia se encuentra concentrado en la clase de iluminación vertical parcial (clase 3), nivel alto de iluminación. La especie *H. crepitans* es también demandante de luz, pero muestra capacidad de establecerse también en sitios poco iluminados.

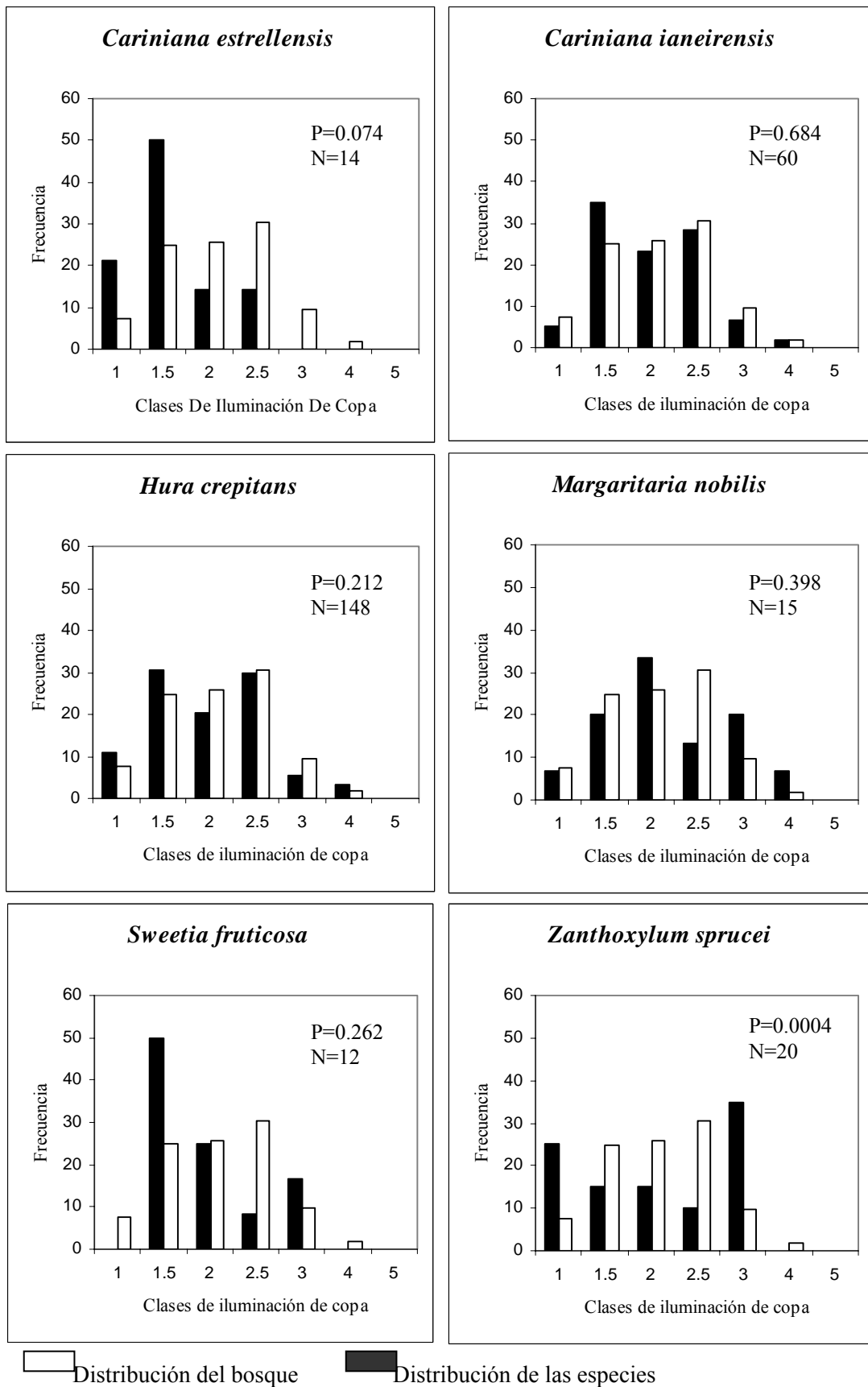


Figura 2. Comparación para determinar si la distribución de cada especie (distribución observada) es diferente a la distribución del bosque (distribución esperada) para clases de iluminación de copa

Cuadro 4. Abundancia promedio (N/ha) de individuos en diferentes clases de iluminación para seis especies. Se hicieron análisis de varianza y comparaciones de medias (prueba de Tukey). Los análisis se hicieron con un error de 5 %. Los valores en paréntesis son los errores estándar. Letras diferentes significan diferencias significativas entre clases de iluminación.

Especies	Clases de Iluminación de Copa (< 5.0 cm DAP)							F	P
	1	1.5	2	2.5	3	4	5		
<i>Cariniana estrellensis</i>	0.51 <sub>a</sub> (0.29)	1.22 <sub>a</sub> (0.43)	0.36 <sub>a</sub> (0.18)	0.36 <sub>a</sub> (0.18)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0	2.053	0.185
<i>Cariniana ianeirensis</i>	0.52 <sub>a</sub> (0.29)	3.62 <sub>a</sub> (2.05)	2.52 <sub>a</sub> (1.33)	2.95 <sub>a</sub> (1.44)	0.67 <sub>a</sub> (0.44)	0.19 <sub>a</sub> (0.19)	0.0	1.524	0.254
<i>Hura crepitans</i>	2.94 <sub>a</sub> (1.71)	7.79 <sub>b</sub> (2.13)	5.38 <sub>a</sub> (1.33)	7.65 <sub>b</sub> (1.46)	1.41 <sub>a</sub> (0.34)	0.85 <sub>a</sub> (0.46)	0.0	4.779	0.012
<i>Margaritaria nobilis</i>	0.17 <sub>a</sub> (0.17)	0.55 <sub>a</sub> (0.33)	0.90 <sub>a</sub> (0.49)	0.34 <sub>a</sub> (0.17)	0.52 <sub>a</sub> (0.29)	0.19 <sub>a</sub> (0.19)	0.0	0.858	0.536
<i>Sweetia fruticosa</i>	0.0 (0.0)	1.05 <sub>a</sub> (0.29)	0.55 <sub>a</sub> (0.33)	0.17 <sub>a</sub> (0.17)	0.33 <sub>a</sub> (0.33)	0.0 (0.0)	0.0	1.803	0.225
<i>Zanthoxylum sprucei</i>	0.95 <sub>a</sub> (0.95)	0.57 <sub>a</sub> (0.57)	0.57 <sub>a</sub> (0.57)	0.36 <sub>a</sub> (0.18)	1.24 <sub>a</sub> (0.37)	0.0 (0.0)	0.0	0.367	0.827

### 5.2.2. Apertura de Dosel

En el caso del factor “apertura de dosel”, la tabla de contingencia (chi-cuadrado) para detectar si las distribuciones de cada especie es diferente de la distribución del bosque, se observó que sólo *Z. sprucei* tuvo una distribución diferente a la del bosque ( $P < 0,0001$ ) (Figura 3).

La prueba de ANDEVA para apertura de dosel muestra que los promedios de abundancias de las siguientes especies difieren significativamente: *H. crepitans* ( $P < 0,0001$ ) y *S. fruticosa* ( $P = 0,021$ ). Es evidente que estas especies presentan una concentración de su abundancia en la clase “dosel cerrado”, cuyo micrositio es el más común en el bosque; las medias de estas especies en la clase dosel cerrado son diferentes a las demás clases de apertura de acuerdo a la prueba de Tukey (Cuadro 5).

Cuadro 5. Abundancia promedio (N/ha) de individuos en diferentes clases de apertura de dosel para seis especies. Se hicieron análisis de varianza y comparaciones de medias (prueba de Tukey). Los análisis se hicieron con un error de 5 %. Los valores en paréntesis son los errores estándar. Letras diferentes significan diferencias significativas entre clases de apertura de dosel.

Especie	Clases de apertura de dosel (< 5,0 cm DAP)			F	P
	Dosel Cerrado	Claro Pequeño	Claro grande		
<i>Cariniana estrellensis</i>	2.10 (0.57) <sub>a</sub>	0.33 (0.33) <sub>a</sub>	0.0 (0.0)	7.169	0.055
<i>Cariniana ianeirensis</i>	8.49 (4.76) <sub>a</sub>	1.64 (0.89) <sub>a</sub>	0.34 (0.17) <sub>a</sub>	2.445	0.167
<i>Hura crepitans</i>	20.95 (1.92) <sub>a</sub>	4.55 (0.30) <sub>b</sub>	0.52 (0.52) <sub>b</sub>	86.717	< 0.0001
<i>Margaritaria nobilis</i>	1.95 (0.72) <sub>a</sub>	0.71 (0.36) <sub>a</sub>	0.0 (0.0)	2.367	0.199
<i>Sweetia fruticosa</i>	1.94 (0.45) <sub>a</sub>	0.17 (0.17) <sub>b</sub>	0.0 (0.0)	13.469	0.021
<i>Zanthoxylum sprucei</i>	1.49 (1.25) <sub>a</sub>	0.69 (0.44) <sub>a</sub>	1.50 (1.25) <sub>a</sub>	0.196	0.827

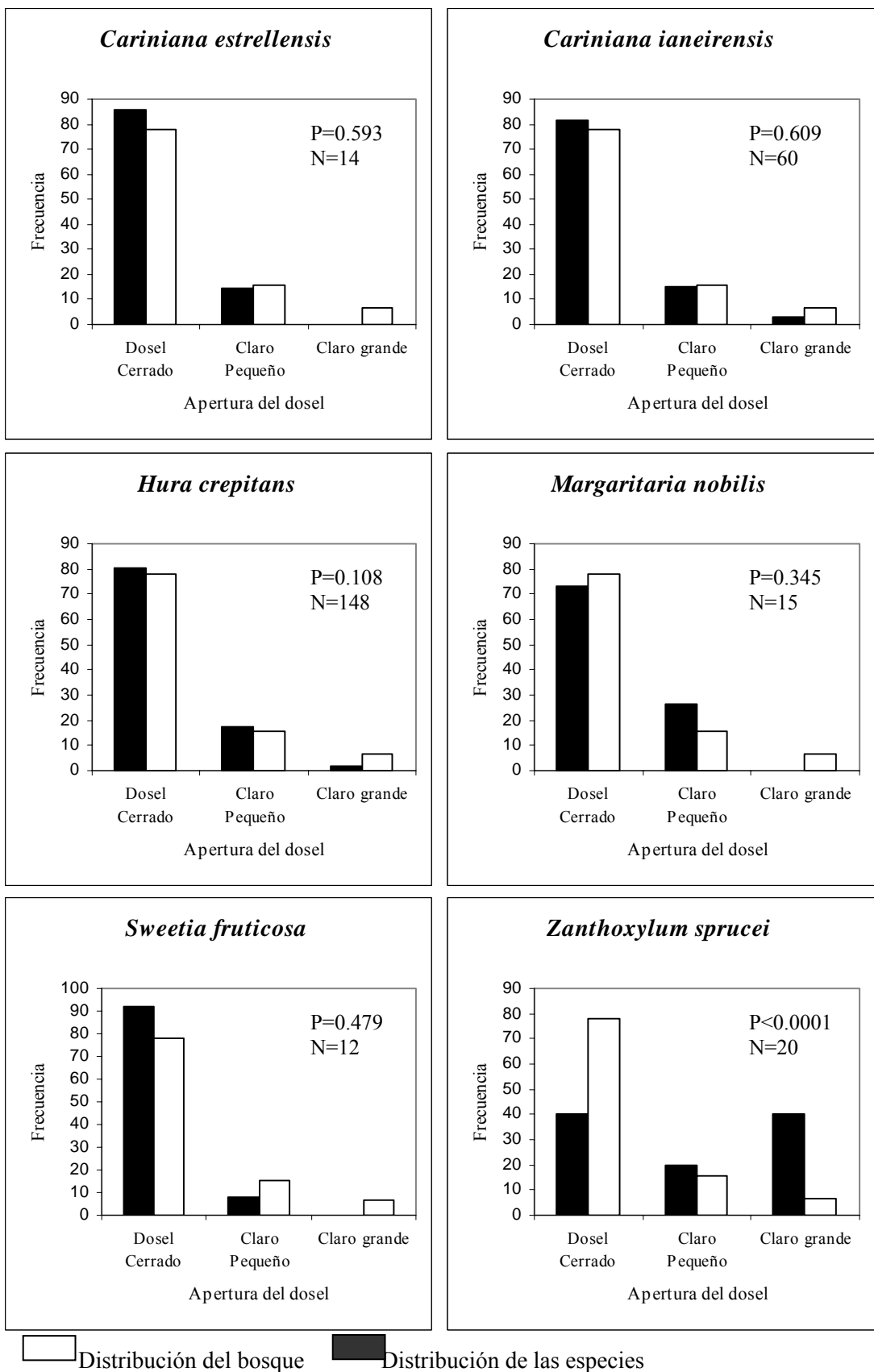


Figura 3. Comparación para determinar si la distribución de cada especie (distribución observada) es diferente a la distribución del bosque (distribución esperada) para apertura de dosel.



### 5.2.3. Fase de regeneración

Para el factor fase de regeneración, la prueba contingencia (chi-cuadrado) para determinar si la distribución de las especies es similar a la del bosque muestra que todas las especies para presentan una distribución similar a la del bosque (Figura 4).

Por otro lado, en la prueba de ANDEVA para fases de regeneración las especies *C. estrellensis* (P=0,013), *H. crepitans* (P<0,0001) y *S. fruticosa* (P=0,021), mostraron que su abundancia difiere significativamente, las medias de estas especies mostraron su mayor concentración de abundancia en la fase madura el micrositio más abundante del bosque, las cuales son diferentes de las demás medias y son estadísticamente significativa de acuerdo con la prueba de Tukey (Cuadro 6).

Cuadro 6. Abundancia promedio (N/ha) de individuos en diferentes clases de fase de regeneración para seis especies. Se hicieron análisis de varianza y comparaciones de medias (prueba de Tukey). Los análisis se hicieron con un error de 5 %. Los valores en paréntesis son los errores estándar. Letras diferentes significan diferencias significativas entre clases de fase de regeneración.

Especie	Clases de fase de regeneración (< 5,0 cm DAP)			F	P
	Fase Madura	Fase de Reconstrucción	Fase Claro		
<i>Cariniana estrellensis</i>	2.10 (0.57) <sub>a</sub>	0.17 (0.17) <sub>b</sub>	0.17 (0.17) <sub>b</sub>	9.828	0.013
<i>Cariniana ianeirensis</i>	8.51 (4.61) <sub>a</sub>	1.79 (0.54) <sub>a</sub>	0.17 (0.17) <sub>a</sub>	2.720	0.144
<i>Hura crepitans</i>	20.95 (1.92) <sub>a</sub>	3.37 (1.07) <sub>b</sub>	1.70 (0.91) <sub>b</sub>	60.269	0.0001
<i>Margaritaria nobilis</i>	1.95 (0.72) <sub>a</sub>	0.71 (0.36) <sub>a</sub>	0.0 (0.0)	2.367	0.199
<i>Sweetia fruticosa</i>	1.94 (0.45) <sub>a</sub>	0.00 (0.00)	0.17 (0.17) <sub>b</sub>	13.469	0.021
<i>Zanthoylum sprucei</i>	2.63 (2.38) <sub>a</sub>	0.86 (0.32) <sub>a</sub>	0.19 (0.19) <sub>a</sub>	0.819	0.485

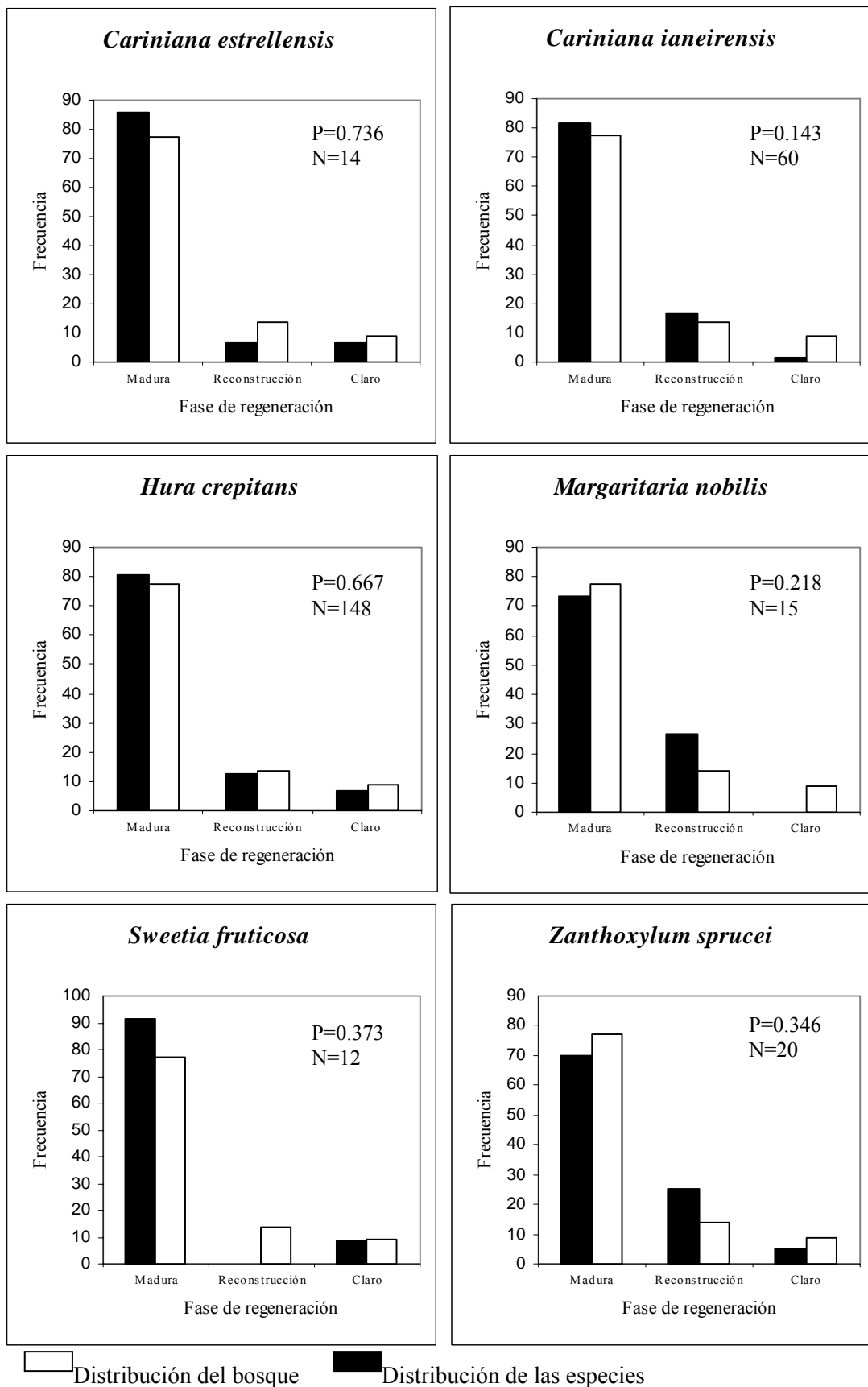


Figura 4. Comparación para determinar si la distribución de cada especie (distribución observada) es diferente a la distribución del bosque (distribución esperada) para fase de regeneración.

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Abundancia de la regeneración

A pesar del gran tamaño de la superficie muestreada, la abundancia de la regeneración natural de la mayoría de las especies es baja. El extremo de esto lo constituyen las especies *S. parahyba* y *C. pentandra*, la primera estuvo ausente en las parcelas de muestreo y la segunda sólo presentó un individuo, estos resultados quizás se dieron porque estas especies necesitan ser muestreadas en una superficie de mayor tamaño o porque el lugar de muestreo no reunió las condiciones requeridas por las mismas, dado que se conoce que estas dos especies prefieren aperturas con alta luminosidad, tal como fuera reportado por otros autores (Fredericksen *et al.* 1998; Poorter y Hayashi-Oliver 2000).

En el caso de las demás especies la abundancia de la regeneración fue relativamente baja. De forma similar, Putz (1983); Vásquez-Yanes y Orozco-Segovia (1987); Brandani *et al.* (1988) mencionan que muchas especies heliófitas necesitan luz directa en el suelo o sobre las semillas para poder germinar, o si esto ocurre, se puede dar de que la luz no es suficiente para su posterior desarrollo y establecimiento. Asimismo Mostacedo y Pinard (2001) indican que hay una variación en cuanto a la abundancia en el caso de las plántulas de especies maderables demandantes de luz, estas son más abundantes en áreas perturbadas.

Por otro lado se tiene otros factores que influyen en la abundancia de la regeneración como ser la disponibilidad de semillas, depredación de semillas o herbivoría de plántulas. Por último está la especie más abundante *H. crepitans*, la misma que tiene capacidad para instalarse en sitios poco iluminados como en los muy bien iluminados, aspecto que explica su alta abundancia.

### 6.2. Clases de iluminación de copa

Se observó que la especie *Z. sprucei* tiene su distribución diferente a la del bosque y muestra su preferencia por los sitios con mayor iluminación; con la distribución del bosque ocurre todo lo contrario esta muestra una distribución en las clases de iluminación bajas, lo que nos indica

que las características ambientales de los micrositios tienen poca influencia en la distribución de esta especie; las demás especies mostraron tener una distribución similar a la del bosque.

Guzmán (1997a) indica que las características que presenta cada micrositio crean situaciones microclimáticas particulares, para el crecimiento de una planta individual o un grupo de plantas. Por su parte, Louman *et al.* (2001) concluyen que la presencia de una especie en un sitio determinado responde, por una parte a las exigencias ambientales y la estrategia de supervivencia de la especie, y por otra parte, a las características del sitio y la estructura del bosque. En consecuencia, las especies en estudio, a pesar de pertenecer todas al mismo gremio ecológico, presentan respuestas distintas en cuanto a abundancia de su regeneración natural y preferencias de micrositios.

En relación con la distribución de las abundancias de las especies se encontró que solo una especie, *H. crepitans*, mostró una distribución diferente donde las clases de iluminación lateral baja y alta (1.5-2.5) son iguales y muestran una mayor concentración de individuos; esta especie presenta su mayor concentración en clases de luz baja. Esta distribución puede deberse a que existe menos diversidad de ambientes, y aunque ocurren claros naturales estos son más pequeños y su efecto es amortiguado por los árboles de mayor tamaño; es decir que la iluminación que llega a la vegetación baja en el bosque primario es relativamente homogénea. Díaz (1995) confirma este criterio, indica de que las condiciones para la regeneración de heliófitas efímeras en los bosques primarios son muy difíciles y rara vez se les presentan condiciones favorables.

Si bien los brinzales de las especies se encuentran en las clases de iluminación bajas se presume que al incrementar de tamaño estas especies buscarán sus propios requerimientos ambientales y los índices de iluminación de copa de los árboles incrementarán con el cambio de las clases de tamaño, aspecto evidenciado por Sterck *et al.* (1999) en el bosque húmedo de tierras bajas en Costa Rica, estudio donde, de 70 brinzales se encuentran solamente 4 en niveles de luz más alto, lo cual indica que en bosques húmedos tropicales la población natural de brinzales se encuentra en niveles de luz bajos. Por su parte Clark y Clark (1992) en el bosque húmedo de la estación biológica La selva en Costa Rica, encontraron para las especies estudiadas en los tamaños más juveniles y en fustales, que los índices de iluminación de copa

de los árboles incrementaron con el cambio de las clases de tamaño; en otras palabras, existe una relación entre el tamaño del individuo y el ambiente en el que se desenvuelve.

En consecuencia, un eventual aprovechamiento intensivo, es decir, fuerte, favorecería a las especies mediante la creación de claros grandes y por lo tanto el ingreso de mayor luz a la cual las especies heliófitas responderían favorablemente, concordando con Fredericksen (1999), quien señala que los sistemas de aprovechamiento de mayor intensidad pueden estimular la regeneración al proporcionar una mayor cantidad de luz a los plantines de las especies heliófitas.

### **6.3. Clases de apertura de dosel**

En las clases de apertura de dosel *Z. sprucei* es la única especie que presentó una distribución diferente a la del bosque. Se concluye que las condiciones de micrositio están influenciando en las especies, siendo la mayor influencia las condiciones imperantes del bosque que son las más comunes, es decir, la baja iluminación en el piso forestal (dosel cerrado).

Haciendo una apreciación al comportamiento de la especie *Z. sprucei*, esta se encuentra relativamente distribuida, ya que presentó mayor abundancia tanto en el dosel cerrado como en claros grandes, esta especie en particular muestra una mayor preferencia por la luz, a diferencia de las demás que siguen la misma distribución del bosque donde las condiciones de iluminación son escasas, coincidiendo con Diaz (1995), quién indica que en el bosque primario se observan mayor proporción de micrositios con luz baja.

A través de los resultados de la diferencia de las medias en la abundancia de individuos en apertura de dosel (prueba de ANDEVA) encontramos mayor abundancia de regeneración de las especies en el dosel cerrado, tenemos a las especies *H. crepitans* y *S. fruticosa* los cuales muestran una preferencia por el dosel cerrado. Esto probablemente es debido a que las condiciones en un bosque natural son más restringidas en cuanto al factor luz, donde los micrositios cerrados son los que dominan en el bosque.

Estas similitudes también fueron encontradas por Guzmán (1997b) en un bosque estacional en Bolivia, quién encontró que los micrositios predominantes en un bosque natural son aquellos

con una intensidad de luz baja; en este estudio un grupo de especies reflejaron de cierta manera la tendencia de que la disponibilidad de luz es crítica en los tamaños menores de regeneración y que estas condiciones de micrositio serían las preferidas por lo menos en este estadio de la historia de vida. Mientras que otro grupo de especies mostraron que tienen la capacidad de germinar, establecerse y sobrevivir bajo el dosel por largos períodos, hasta alcanzar el dosel.

Las aperturas naturales en el bosque en estudio parecen no beneficiar grandemente a la regeneración de las especies estudiadas, podría ser una muestra de que una exitosa regeneración dependiera del tamaño del claro en la que se encuentran, debido a esto las especies más demandantes de luz pueden beneficiarse de los aprovechamientos forestales si éstos les proporcionan suficiente luz y condiciones de árboles semilleros suficientes para proveer semillas para colonizar las aperturas del dosel. Para lograr aperturas suficientes, puede que los sistemas de aprovechamientos selectivos, es decir, de baja intensidad, no sean los más indicados; los más indicados serían aquellos de intensidades altas, que promuevan aperturas fuertes en el bosque

Basado en estos resultados, se espera que una mayor apertura del dosel mediante intervenciones fuertes de aprovechamiento generara mayores ingresos de luz, y por lo tanto una mayor respuesta de las especies tanto en germinación como en crecimiento.

#### **6.4. Fase de regeneración**

Los resultados que determinaron si la distribución de cada especie es diferente a la distribución del bosque, en fase de regeneración para brinzales evidencian que las especies muestran una distribución igual a la del bosque, el cual en sí presenta mayores micrositios donde la entrada de luz es baja, de ahí el hecho de que las especies siguen la misma distribución del bosque, influenciados por el ambiente más común: la fase madura; fase en la cual se encontró mayor número de individuos de las especies.

Para Clark y Clark (1987) y Smith *et al.* (1992) la fase de bosque constituye el estado del ciclo de regeneración o estado sucesional del micrositio de regeneración. Este tiene estrecha relación con la iluminación que pudiera llegar a este micrositio. Sin embargo la iluminación

sobre cada individuo en particular puede ser muy variable en un mismo claro o parche de bosque en reconstrucción dentro de una eco-unidad.

En la segunda prueba para clases de fase de regeneración se puede apreciar que las especies *C. estrellensis*, *H. crepitans* y *S. fruticosa* mostraron preferencia por la fase de regeneración madura, mientras que las demás especies no presentaron una diferencia estadísticamente significativa pero no ocultaron su abundancia de regeneración en la fase madura, coincidiendo con Díaz (1995), quién encontró que en el bosque primario seguido del bosque testigo, se concentra la mayor proporción de micrositios con fase de bosque madura.

## 7. CONCLUSIONES

La abundancia de la regeneración obtenida es baja, debido a que las condiciones lumínicas para la regeneración de heliófitas durables en los bosques naturales se cree son muy adversas y rara vez se les presentan condiciones favorables, estas suelen tener pocas oportunidades que le permiten alcanzar el dosel, ya que las aperturas del dosel en un bosque natural producidas por la caída de un árbol no son tan abundantes como las condiciones de dosel cerrado. La especie que presentó mayor abundancia de regeneración en relación a las demás especies fue *H. crepitans*, debido a que esta especie tiene la capacidad de establecer regeneración abundante bajo sombra y aprovechar las aperturas de manera eficiente.

La especie *S. parahyba* no se encontró en las parcelas de muestreo y la especie *C. pentandra* tuvo solo un individuo. La ausencia de *S. parahyba* se debió a que es una especie que requiere de micrositios con perturbaciones fuertes para poder desarrollar su regeneración, tal como ocurre en los caminos o sitios de aprovechamiento intensivo. Por otro lado, *C. pentandra* es una especie muy rara en el bosque.

Con base a los resultados obtenidos en la comparación de las distribuciones de las especies con la distribución del bosque, la especie *Z. sprucei* fue la única en mostrar una distribución diferente a la del bosque, lo cual indica que la regeneración de esta especie sigue sus propios requerimientos ambientales, mientras las demás especies siguieron la misma distribución del bosque se cree que al incrementar su tamaño se independizan de las condiciones que el bosque les ofrece y luchan por seguir sus requerimientos ambientales en cuanto a iluminación se trata.

En el caso de la distribución de los individuos en las clases de iluminación de copa todas las especies mostraron una concentración de sus abundancias en los índices de iluminación bajos, que son los más comunes en el bosque. La especie *H. crepitans* mostró preferencia por los índices de iluminación lateral bajo, medio y alto (1.5 a 2.5), lo cual lleva a la conclusión de que la preferencia de estas especies por los índices bajos de iluminación sobre todo en esta clase de tamaño se da porque las condiciones que presentan los bosques naturales en su mayoría son micrositios con niveles de luz bajos.



Para apertura de dosel la comparación de las distribuciones de las especies con la distribución del bosque muestra a la especie *Z. sprucei* con una distribución diferente a la del bosque, esta especie es independiente y por lo tanto sigue sus propios requerimientos ecológicos en cuanto a luz se trata.

En la distribución de individuos en las clases de aperturas de dosel las especies *H. crepitans*, y *S. fruticosa* mostraron preferencia por el dosel cerrado, quizás esta respuesta es debido a que los bosque naturales presenta en su mayoría microsítios cerrados.

En general en la independencia de distribuciones (tabla contingencia chi-cuadrado) para fase de regeneración de todas las especies mostraron dependencia de la distribución del bosque, en el caso de la distribución de los individuos en la clase fase de regeneración, se ha podido evidenciar que *C. estrellensis*, *H. crepitans* y *S. fruticosa* mostraron preferencia de la fase madura, esto se debe a que existe una mayor proporción de microsítios de regeneración fase madura.

La especie *H. crepitans* fue la excepción. Esta especie es conocida por responder muy bien a los ingresos de luz, sin embargo a demostrado que es capaz de germinar, establecer y desarrollar su regeneración natural bajo la sombra a niveles de luz bajos por periodos significativos así como lo hace en bosques perturbados.

Se evidenció que *Z. sprucei* es la especie más exigente de luz debido a que en cada uno de los factores analizados esta especie mostró una mayor abundancia de individuos en los índices de iluminación altos, presentó una distribución diferente a la del bosque y se encontraba presente en lugares con claros donde hay una mayor entrada de luz, en sí esta especie orienta su distribución hacia sitios donde hay mayor iluminación. La siguiente especie demandante de luz es *M. nobilis*, seguida de *H. crepitans*. Las especies menos exigentes son las dos *Carinianas* y *S. fruticosa*.

En relación a la comparación de la distribución de las especies con la del bosque la mayoría han demostrado seguir la misma distribución del bosque, con la excepción de *Z. sprucei*; esa sería otra explicación del por qué especies heliófitas se encuentran con mayor distribución en

índices de iluminación bajos, debido a que en un bosque natural se encuentran más micrositios cerrados y con niveles de luz bajos. Por lo tanto, nuestros resultados demuestran que las especies heliófitas durables pueden tolerar los niveles de luz bajos por lo menos en la clase de tamaño brinjal, ya que se cree que al aumentar de tamaño las especies empiezan a buscar la luz y aprovechan los claros para terminar de desarrollarse, o en su defecto morir.

En el caso de la prueba para determinar si la distribución de los promedios de abundancia de las especies difieren respecto a los factores, se observa nuevamente que las mayorías de las especies presentan su mayor abundancia en los micrositios cerrados con niveles de luz bajos, a pesar de que las especies estudiadas pertenecen al gremio de heliófitas durables por lo tanto son exigentes de luz; nos demuestran que pueden germinar y desarrollarse en un micrositio cerrado y con niveles de luz bajos, por lo menos por un tiempo.

Los bajos porcentajes de regeneración encontrados en los claros naturales que se dan en un bosque natural, podrían ser debido a que el tamaño de apertura producido ocasionalmente en estos bosques no beneficia tanto a la regeneración del sotobosque sino a los individuos que se encuentran en pisos superiores. En consecuencia, se presume que un sistema de aprovechamiento intensivo promoverá ingresos fuertes de luz a la cual las especies responderán favorablemente tanto en germinación como en su desarrollo.

## 8. RECOMENDACIONES

1. Se recomienda aplicar sistemas de aprovechamiento intensivos para promover la creación de aperturas de dosel más grandes y así favorecer a las especies que requieren de claros grandes. El nivel máximo debe determinarse mediante estudios para evitar excesivos daños al bosque, extracción no sostenible o invasión de especies no comerciales muy heliófitas como los bejucos.
2. Aplicar operaciones de liberación por lo alto para los brinzales que se encuentran instalados bajo el dosel cerrado. Se debe realizar seguimientos al crecimiento de las especies utilizando los mismos factores de este estudio y así poder determinar en que etapa las especies ya no toleran los microsítios con niveles de luz bajos y empiezan a tener un mayor requerimiento de luz. En ese instante de vida de la planta sería el momento límite para aplicar tratamientos silviculturales de apertura de dosel para proporcionar luz para su crecimiento óptimo.
3. Especies ausentes y escasas como *C. pentandra* requieren de estudios de mayor amplitud de muestreo y muestreo en áreas con mayor perturbación para conocer las condiciones microambientales en que su regeneración sea favorecida. *S. parahyba*, otra especie escasa en el bosque natural, no es una especie en riesgo como *C. pentandra* ya que se sabe que responde favorablemente en áreas fuertemente intervenidas.
4. La especie *H. crepitans* se desarrolla satisfactoriamente en todos los microsítios, por lo que se recomienda aplicar tratamientos silviculturales a este especie sólo en casos de demostrarse serias falencias de regeneración natural.
5. Evaluar las mismas especies en rodales aprovechados para observar sus respuestas a las aperturas del dosel.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alder, D., Synnott, T. J. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Tropical forestry paper N° 25. Oxford forestry Institute. University of Oxford, Inglaterra.
- Ashton, P. S. 1980. El bosque natural. Biología, regeneración y crecimiento de los árboles. *En* UNESCO. Ecosistema de los bosques tropicales, informe sobre el estado de los conocimientos. Paris, UNESCO/PNUMA/FAO. Pp. 204-244.
- Baker, H.G. 1983. *Ceiba pentandra* (Ceyba, Ceiba, Kapok tree). *In* Janzen, D.H. (ed), Costa Rican natural history. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 212-215.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. 1986. Ecology individuals, populations and communities. Oxford, Blackwell.
- Brandani, A., Hartshorn, G. S., Orians, G. H. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:99-119.
- Brokaw, N. V. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measurements of forests dynamics. *Biotropica* 14:158-160.
- Brokaw, N. V. 1987. Gap. phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75:9-19.
- Carvalho, J. 1984. Manejo de regeneracao natural de especies florestais. EMBRAPA – CPATU, Belén, Brasil.
- Cochrane, T. 1973. El potencial agrícola del uso de la tierra en Bolivia, un mapa de sistema de tierras. Misión Británica, Ministerio de Agricultura, La Paz, Bolivia.
- Chazdon, R., Fetcher, N. 1984. Physiological light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 71: 557-584.
- Clark, D. A., Clark, D. B. 1987. Análisis de la regeneración de dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35 (1): 41-54.
- Clark, D. A., Clark, D. B. 1992. Life history diversity of Canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62 (3): 315-344.
- Clark, D. A., Clark, D. B., Rich, P. M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization sapling of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25 (4):397-407.

- Desmarais, P., Vasquez, A. 1972. Upper Canopy Crown Closure at El verde. Chapter B-10. A Tropical Rain Forest. Office of information services 4. s. Atomic energy commission. Vicksburg, Mississippi B-123 a B-133.
- Díaz, J. C. 1995. Caracterización de la iluminación de micrositos de regeneración de 14 especies arbóreas en un bosque húmedo intervenido en Costa Rica y el efecto de la intervención sobre la abundancia de la regeneración natural. Tesis Magister, Scientiae; CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Fetcher, N., Oberbauer, S. F., Rojas, G., Strain, B. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento de árboles de un bosque lluvioso tropical de un bosque tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35 (1): 97-110.
- Finegan, B. G. 1993. Bases ecológicas para la producción forestal y agroforestal. Curso de posgrado CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Finol, H. 1969. Posibilidades de manejo silvicultural para las reservas forestales de la región occidental. *Revista Forestal Venezolana* 12 (17): 81-107.
- Finol, H. 1983. Sistemas silviculturales aplicados y aplicables al manejo de bosques tropicales en Venezuela. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Forestales. Mérida, Venezuela.
- Foster, R.B. 1990. The floristic composition of the Rio Manu floodplain forest. *In* Gentry, A.H. (Ed), Four neotropical rainforests. Yale University Press, New haven, pp. 99-111.
- Fredericksen, T. 1998. Limitaciones del aprovechamiento selectivo de baja intensidad para el manejo forestal sostenible en el trópico. Documento técnico # 68. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Fredericksen, T. S., B. Mostacedo, D. Kennard. 1998. La vegetación competidora inhibe la regeneración de los bosques bolivianos? *Boletín BOLFOR* 13: 5-6.
- Fredericksen, T. 1999. Incorporación de tratamientos silviculturales en los planes de manejo. *Boletín BOLFOR* 18:1-2.
- Fredericksen, T. S., Mostacedo, B., Toledo, M. 1999. La corta de bejucos: Un tratamiento silvicultural económico para el manejo forestal en Bolivia. *Boletín BOLFOR* 18: 7-8.
- Fredericksen, T., Pariona, W., Licon, J. C. 2000. Algunos indicadores de la sostenibilidad del aprovechamiento forestal en el manejo de bosques naturales en Bolivia. Documento técnico # 90. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.

- Fredericksen, T., Contreras, F., Pariona, W. 2001. Guía de Silvicultura para Bosques Tropicales de Bolivia. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Guzmán, R. 1997a. Consideraciones teóricas y metodológicas prácticas para la asignación de gremios ecológicos para las especies forestales de bosques húmedos tropicales. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Guzmán, R. 1997b. Caracterización y clasificación de especies forestales en gremios ecológicos en el bosque sub-húmedo estacional de la región de Lomerío, Santa Cruz, Bolivia. Universidad de Costa Rica. Tesis Magister, Scientiae. Turrialba, Costa Rica.
- Halle, F., Oldeman, R., Tomlinson, P. 1978. Tropical trees and Forest. And Architectural Analysis. Springer-Verlag Heidelberg. Berlín, Alemania.
- Hartshorn, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics *In* Tomlinson, P. B., Zimmerman, M. H. (Eds) Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, London, England, pp. 617-638.
- Hartshorn, G. S. 1980. La dinámica de los bosques neotropicales. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Holdridge, L.R., Poveda, L.J., Jiménez, Q. 1997. Árboles de Costa Rica Vol. I. CCT, San José.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. *In* Gentry, A.H. (Ed), Four neotropical rainforests. Yale University Press, New haven, pp. 522-541.
- IBIF, 2005. Red de parcelas permanentes. [www.ibifbolivia.org.bo](http://www.ibifbolivia.org.bo)
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jonkers, W. B. J. 1987. Vegetation Structure, logging damage, and silviculture in a tropical rain forest in Suriname. Wageningen, the Netherlands, Agricultural University.
- Justiniano, M. J., Fredericksen, T. 1999. Yesquero Blanco (*Cariniana ianeirensis*) Knuth, Lecythidaceae. Ecología y Silvicultura de especies menos conocidas. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia
- Justiniano, M. J., Fredericksen, T. 2000. Ochoó (*Hura crepitans*): Ecología y Silvicultura de especies menos conocidas. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia
- Justiniano, M. J., Peña, C. M., Gutiérrez, M., Toledo, M., Jordán, C., Vargas, I., Montero, J. C. 2004. Guía Dendrológica de Especies Forestales de Bolivia. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia

- Killeen, T.J., Garcia, E., Beck, S.G. 1993. Guía de árboles de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz.
- La Chonta. 1998. Plan general de manejo forestal Empresa Agroindustrial La Chonta Ltda. Mimeografiado. Santa Cruz, Bolivia.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos; los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Traducido al español por Antonio Carrillo. Eschborn, Alemania.
- Louman, B., J. Valerio, W. Jiménez. 2001. Bases ecológicas *En* Louman, B., Quirós, D., Nilsson, M. (Eds) Silvicultura de Bosques Latifoliados Húmedos con Énfasis en América Central. CATIE, Turrialba, Costa Rica, pp. 35-46.
- Mostacedo, B., Pinard, M. 2001. Ecología de semillas y plántulas de árboles maderables en bosques tropicales de Bolivia *En* Mostacedo, B., Fredericksen, T. S. (Eds) Regeneración y Silvicultura de Bosques tropicales en Bolivia. BOLFOR, Santa Cruz, pp. 11-29.
- Mostacedo, B., Justiniano, J., Toledo, M., Fredericksen, T. 2001. Guía Dendrológica de Especies Forestales de Bolivia. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Mostacedo, B., Justiniano, J., Toledo, M., Fredericksen, T. 2003. Guía Dendrológica de Especies Forestales de Bolivia. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia
- Oldeman, R. A. A., Dijk, J. Van. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. *In* Gomez-Pompa, A., Whitmore, T. C., Hadley M. (Eds) Rain forest regeneration and Management. Man and the biosphere series. Volumen 6. UNESCO. pp 21-66.
- Pariona, W., Fredericksen T. 2000. Regeneración de especies comerciales en claros de corta de bosques manejados en Bolivia. Boletín BOLFOR 21: 9–11.
- Pickett, S. T. A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* 24 (1): 68-84.
- Pizarro, F. 2001. Clasificación de tipos de bosques para manejo forestal en la concesión La Chonta, departamento de Santa Cruz utilizando criterios sinecologicos. Tesis de grado. Universidad Autónoma Gabriel René Moreno. Santa Cruz, Bolivia.
- Poorter, L., Y. Hayasida-Oliver. 2000. Effects of seasonal drought on gap and understory seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology* 16:481-498.

- Putz, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 64(5):1069-1074.
- Richards, P. W. 1952. *The tropical rain forest an ecological study*. Cambridge University Press.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the bluegrey gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Rollet, B. 1980. *Organización en Ecosistemas de los Bosques Tropicales: Informe sobre el Estado de los Conocimientos*. UNESCO/CIFCA, Madrid, España.
- Rojas, D. 1999. Estudio comparativo del comportamiento de la regeneración natural en un bosque húmedo tropical, de la reserva forestal de producción El Chore, en Santa Cruz: zona muy intervenida vs. zona poco intervenida. Tesis de grado. Universidad Autónoma Gabriel René Moreno. Santa Cruz –Bolivia.
- Saenz, G., Finegan, B. 1996. Monitoreo de la regeneración natural con fines de manejo forestal: puntos de partida para el desarrollo de una metodología práctica. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Sevilla, L. 1989. *Apuntes del curso de silvicultura de bosques naturales tropicales*. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Schulz, J. P. 1967. La regeneración natural de la Selva mesofítica de Surinam después de su aprovechamiento. Universidad de Los Andes, Mérida Venezuela.
- Sterck, F. J., Clark, D. B., Clark, D. A., Bongers, F. 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15:83-95.
- Smith, A. P., Hogan, K., Idol, J. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24(4):503-511.
- Swaine, M., Whitmore, T. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetation* 75: 81-86.
- Vásquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la estación biológica tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 35 (1):85-96.



- Whitmore, T. 1978. Gaps in the forest canopy. *In* Tomlinson, P.S. y. Zimmermann, M.H (Eds) proc. W. Cabot Symp, Harvard forest, Petersham. Pp. 639-655.
- Whitmore, T. 1984. Tropical rain forest of the far east. Oxford, United Kingdom, Clarendon Press.