Rev. Bol. Ecol. 18: 1- 16, 2005

COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y USOS DE BOSQUES SECUNDARIOS EN LA PROVINCIA GUARAYOS, SANTA CRUZ, BOLIVIA.

FLORISTIC COMPOSITION AND USES OF SECONDARY FOREST IN THE GUARAYOS PROVINCE, SANTA CRUZ, BOLIVIA.

Marisol Toledo[1], Jan Salick[2], Bette Loiselle[3] y Peter Jørgensen[2]

RESUMEN

Cambios en la estructura, diversidad y composición florística de bosques secundarios de diferente edad fueron analizados y comparados con el bosque maduro en la provincia Guarayos. Una cronosecuencia de uno a 36 años fue estratificada en cuatro estados sucesionales. Se utilizaron parcelas de 20 x 50 m para evaluar el dosel (plantas ≥ 5 cm dap) y tres sub-parcelas anidadas de 2 x 5 m para evaluar el sotobosque (plantas < 5 cm diámetro). La altura del dosel, el área basal y la densidad de lianas incrementaron en el dosel con la edad del bosque; y las hierbas y plántulas de árboles fueron abundantes en los barbechos jóvenes. Un total de 280 especies de plantas vasculares, 226 en el sotobosque y 157 en el dosel, fue registrado. El estado sucesional inicial, 1–5 años, presentó el menor número de especies y la menor diversidad para el dosel, pero la más alta diversidad en el sotobosque. El análisis de ordenación Bray Curtis diferenció el bosque maduro y el estado sucesional temprano de los otros estados sucesionales. Un total de 123 especies fueron consideradas útiles por los Gwarayos. Las plantas comestibles, medicinales y para construcción fueron las más abundantes.

Palabras claves: Cronosecuencia, sucesión secundaria, comunidad de plantas, etnobotánica cuantitativa, Gwarayos, Bolivia.

ABSTRACT

Changes in vegetation structure, diversity, and species composition in different-aged secondary forests were analyzed and compared with mature forests in the Guarayos Province. A chronosequence of 1- 36 yr was stratified by four successional stages. The canopy (plants ≥ 5 cm dbh) was sampled in a 20 x 50 m plot and the understory (plant < 5 cm diameter) was sampled in three nested subplots 2 x 5 m. Canopy height, basal area, and liana density of the canopy increased with stand age; herbs and tree saplings were abundant in the earliest stage. A total de 280 vascular plant species, 226 in the understory and 157 in the canopy were recorded. The first stage, 1–5 yr old, had the lowest species richness and diversity for the canopy, but the highest diversity for the understory. Bray-Curtis ordination differentiated species composition and abundance for mature forests and early successional stage when compared to other stages. A total de 123 species were useful species; edible, medicinal, and construction plants were most abundant.

Key words: Chronosequence, secondary succession, plant community, quantitative ethnobotany, Gwarayo, Bolivia

[1] Instituto Boliviano de Investigación Forestal, 4 anillo esq. Av. 2 de Agosto, Casilla 6204. Telf. (591-3) 348-0766; mtoledo@ibifbolivia.org.bo
[2] Missouri Botanical Garden P.O. Box 299, Saint Louis, Missouri, USA. jan.salick@mobot.org; peter.jorgensen@mobot.org
[3] University of Missouri∠St. Louis, 8001 Natural Bridge Road, Saint Louis, Missouri, 63121, USA. loiselle@umsl.edu

INTRODUCCIÓN

Los bosques secundarios son formados por sucesión, un proceso ecológico donde la estructura y composición de una comunidad de plantas cambian a través del tiempo (CLEMENTS, 1916; GLEASON, 1926; GÓMEZ-POMPA y VÁZQUEZ-YANES, 1974). La sucesión secundaria ocurre después de disturbios naturales o antropogénicos como la agricultura migratoria, donde parches de bosques son cortados, quemados y cultivados por un periodo transitorio corto (DUBOIS, 1990). Después que las plantas cultivadas en los chacos (o chacras) son cosechadas, éstos son rápidamente colonizados por vegetación pionera que cambia a través del tiempo. Si los chacos no son cultivados otra vez, la vegetación secundaria gradualmente se revertirá a bosque maduro (FINEGAN, 1996). La agricultura migratoria ha sido y continúa siendo una práctica muy común en los trópicos. Como un resultado, las zonas tropicales a menudo están ocupadas por comunidades humanas rodeadas de un mosaico de parches de pequeñas áreas agrícolas, bosques secundarios o barbechos de diferentes edades y bosques maduros.

Diversos estudios muestran que la estructura y composición florística de los bosques secundarios varían con la edad (DENSLOW y GUZMÁN, 2000; SPITTLER, 2001; DEWALT *et al.,* 2003) y que tienen una considerable diversidad de plantas (SALDARRIAGA *et al.,* 1988; SALICK, 1992; GUARIGUATA *et al.,* 1997). Estudios etnobotánicos en los Neotropicos confirman que los bosques secundarios son utilizados intensivamente por los grupos indígenas (DENEVAN y TREACY, 1987; CHAZDON y COE, 1999). En Bolivia, la estructura y diversidad de algunos bosques secundarios, han sido estudiadas en el norte amazónico (PEÑA-CLAROS, 2003), en el bosque semideciduo chiquitano (KENNARD, 2002) y en el extremo sur del bosque húmedo amazónico (STEININGER, 2000). Los cambios en la estructura, diversidad y composición florística de bosques secundarios provenientes de los bosques de transición entre la Amazonia y la Chiquitania y la importancia de éstos para los grupos indígenas requieren aún de mayor investigación.

En el presente estudio evaluamos la sucesión secundaria, a través de una cronosecuencia de 1 a 36 años, en un bosque de transición ubicado en el noroeste de Santa Cruz y habitado por el grupo étnico Gwarayo, quienes todavía mantienen una fuerte relación con su bosque (TOLEDO y VROOMANS, 2001). Se comparó la estructura, riqueza y diversidad, además de la composición florística y las plantas útiles de la vegetación secundaria, con el bosque maduro.

En las últimas décadas, los bosques secundarios han recibido mayor atención como una alternativa para la deforestación, además de promover el desarrollo rural y prevenir la degradación de los recursos (SMITH *et al.,* 1997; EMRICH *et al.,* 2000). Así, con los resultados de este estudio se pretende brindar información aplicable al manejo adecuado de los bosques secundarios en las tierras bajas de Bolivia.

MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio fue conducido en Salvatierra, una comunidad localizada a lo largo del Río Negro a 60 Km al N de Ascensión de Guarayos, capital de la provincia Guarayos, departamento de Santa Cruz (Fig. 1). La región tiene una elevación aproximada de 250 m, una temperatura promedio anual de 25°C y una precipitación promedio anual de 1200 mm (CEASE, 2001). El área es un ecotono entre los bosques amazónicos del norte y los bosques semideciduos del sur (BECK *et al.,* 1993).

Salvatierra es una pequeña comunidad fundada en 1938 que todavía mantiene su idioma nativo (Gwarayu), el que es muy similar al Guaraní del Paraguay (Urapogui, com. pers.). Los Gwarayos utilizan la tierra basados en un sistema de propiedad comunal. El manejo tradicional de los recursos consiste en agricultura migratoria, cacería, pesca, cría de animales domésticos y el uso de productos no maderables del bosque (TOLEDO, 2004). En el año 2000 se logró establecer un proyecto de Foresteria Comunitaria con el apoyo del Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR) y el Centro Internacional de Investigación Forestal (CIFOR) (CRONKLETON, 2002). El ciclo anual de cultivos es adaptado a la estacionalidad del clima. Los chacos y los barbechos de diferentes edades son localizados en un radio de 7 km desde el centro de la comunidad y los bosques maduros, donde el manejo forestal ocurre, empiezan a los 8 km desde la comunidad.

Diseño del estudio

El trabajo de campo fue conducido durante la época seca (Mayo a Julio) del 2003. Una reunión inicial fue

Figura 1. Ubicación de Salvatierra en la provincia Guarayos, Departamento de Santa Cruz, Bolivia.

realizada con las autoridades locales para explicar el objetivo del estudio y recibir el consentimiento. Dos hombres con amplio conocimiento en la ubicación de los barbechos y bosque maduro fueron seleccionados como informantes principales. Los informantes asistieron en el inventario y colección de plantas además de proveer los nombres comunes y usos de las especies vegetales. Los barbechos fueron seleccionados al azar de un mapa elaborado por los informantes, y la edad de los mismos fueron obtenidos por entrevistar a los últimos usuarios.

Se muestrearon 28 barbechos, entre uno a 36 años después del cultivo y 10 sitios de bosque maduro (BM). Los barbechos de diferentes edades fueron estratificados en cuatro estados sucesionales: estado inicial (EI) = 1–5 años, estado medio (EM) = 6–10, estado avanzado (EA) = 12–20 y estado tardío (ET) = 22–36 con siete repeticiones en cada estado. El término "bosque maduro" en este estudio es relativo, a causa de que la edad de estos bosques es desconocida, pero se consideran maduros porque no tienen indicios de intervención humana reciente.

Toma de datos

En cada sitio muestreado (barbechos y bosque maduro) se estableció una parcela de 20 x 50 m para inventariar árboles y lianas ≥ 5 cm diámetro a la altura del pecho (dap) (desde ahora llamado dosel). Dentro de esta parcela, tres subparcelas de 2 x 5 m fueron establecidas al azar para inventariar la abundancia e identidad de las plántulas de regeneración, hierbas, arbustos y lianas < 5 cm diámetro (desde aquí llamado sotobosque). Para cada individuo del dosel se tomó el nombre común (en castellano o en gwarayu), el dap, estimación de su altura y los usos. En cambio, para el sotobosque se consideró el nombre común y la abundancia de cada especie. Al finalizar el trabajo de campo, un taller par-ticipativo fue realizado para presentar y confirmar los resultados preliminares obtenidos. Las muestras tes -tigos fueron colectadas y secadas en el campo, las que fueron identificadas y depositadas en el Museo de Historia Natural Noel Kempff M. (Santa Cruz, Bolivia) y en el Jardín Botánico de Missouri (St. Louis, MO, USA), bajo las colecciones de M. Toledo (1497–1719).

Análisis de datos

La altura del dosel, el área basal total, la densidad de plantas, la densidad de las formas de vida y la riqueza de especies fueron calculadas para cada parcela. Para el análisis de las subparcelas, éstas fueron juntadas mientras que las parcelas fueron la unidad de replica.

Datos paramétricos fueron analizados con el análisis de varianza (ANVA) de una vía, dos vías y el análisis de varianza multivariado (MANOVA). Para cada análisis estadístico se aplicó la prueba de homogeneidad de varianzas de Levene, y cuando fue necesario, los datos fueron log-transformados para obtener una mayor homogeneidad. Diferencias estadísticas entre los grupos fueron analizados con la prueba de Tukey para comparaciones múltiples. El análisis de ordenación Bray-Curtis, basado en la composición y abundancia de especies, fue realizado con la aplicación del software PC - Ord 4 (MCCUNE & MEFFORD 1999) para aquellas especies con ≥ 5 individuos. El índice de Sørensen, que compara la similaridad de especies tomando en cuenta la presencia o ausencia de las mismas; el índice de diversidad Shannon-Wiener (H'), que analiza la riqueza de especies y densidad de individuos; y el Índice de Valor de Importancia (IVI), que considera la abundancia, frecuencia y dominancia de las especies, fueron también calculados. Debido al gran número de pruebas estadísticas, sólo resultados con $P < 0.005$ fueron considerados diferentes estadísticamente. Todos los análisis estadísticos, excepto la ordenación, fueron realizados con el programa SPSS 12.0 para Windows (SPSS Inc. 2003).

RESULTADOS

Estructura de la vegetación

La altura promedio del dosel incrementó de manera significativa entre los estados sucesionales (Cuadro 1; ANVA, $F_{4, 33} = 7.7$, $P = 0.0001$). La mayoría de las plantas (75%) en todas las parcelas presentaron una altura menor a 10 m, aunque los árboles emergentes llegaron a medir hasta 30 m en el bosque maduro.

Similar resultado ocurrió con el área basal total del dosel, incrementando de 2.9 m²/ha en el estado sucesional inicial a 21.6 m²/ha en el bosque maduro (ANVA, $F_{4, 33} = 13.9$, $P = 0.0001$). Sin embargo, la densidad de plantas del dosel y del sotobosque no tuvo diferencias significativas entre los estados sucesionales.

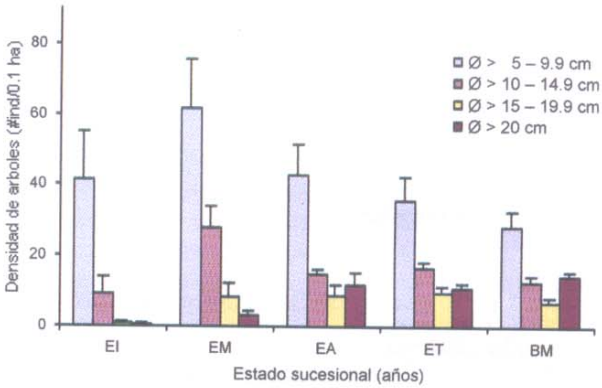

Figura 2. Comparación de la densidad de árboles del dosel considerando cuatro categorías de tamaño (dap) en los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado, y ET = tardío) y bosque maduro (BM). Datos son promedio ± error estándar de siete parcelas de bosques secundarios y 10 de bosque maduro. Letras diferentes representan resultados significativos de la prueba de Tukey.

Cuadro 1. Altura del dosel, área basal total y densidad de plantas para el dosel y el sotobosque. Los datos son promedio ± error estándar de siete parcelas para cada estado sucesional (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado, y ET = tardío), y de 10 parcelas de bosque maduro (BM). Letras diferentes muestran resultados significativos de la prueba de Tukey; NS = no significativo.

Estado Sucesional (años)	Altura del dosel (m)	Area basal total (Dosel) (m²/ha)	Densidad (Dosel) (# ind./0.1 ha)	Densidad (Sotobosque) (# ind./30 m²)
EI (1–5)	5.7 ± 0.5^{a}	2.9 ± 1.2^{a}	55.4 ± 17.1	239.4 ± 38.1
EM (6–10)	8.6 ± 0.9^{b}	8.9 ± 1.9^{ab}	105.4 ± 20.0	292.0 ± 32.1
EA (12–20)	8.6 ± 0.9^{b}	12.7 ± 2.5^{b}	82.7 ± 8.7	314.7 ± 32.3
ET (22–36)	8.8 ± 0.4^{b}	12.2 ± 1.1^{b}	75.9 ± 7.1	232.4 ± 8.6
BM	10.5 ± 0.4^{b}	21.6 ± 2.1^{c}	69.5 ± 4.6	222.4 ± 8.6
Valor de *P*	0.0001	0.0001	NS	NS

La densidad de árboles fue diferente al considerar cuatro categorías de diámetros por estados sucesionales (Fig. 2; ANVA dos vías, $F_{19, 132} = 9.3$, $P = 0.0001$).

La categoría más pequeña de diámetro (5–9.9 cm) obtuvo el 50% de los tallos. Las categorías de diámetros fueron diferentes (ANVA, $F_{3, 132} = 45.9$, $P = 0.0001$), mientras que su interacción con los estados sucesionales no lo fue.

Las formas de crecimiento del dosel fueron también diferentes entre los estados sucesionales (Cuadro 2a; MANOVA, Wilks' Lambda value = 228, $F_{16, 92.3} = 3.6$, $P = 0.0001$). Este resultado fue debido a las diferencias en la densidad de lianas, las que incrementaron con la edad del bosque obteniendo la mayor densidad en el bosque maduro ($F_{4, 33} = 8.7$, $P = 0.0001$). En el sotobosque, las hierbas y las plántulas de árboles fueron diferentes entre los estados sucesionales (Cuadro 2b; MANOVA, Wilks' Lambda = 0.17, $F_{24, 98.9} = 2.7$, $P = 0.0001$). La densidad de hierbas decreció en el bosque maduro ($F_{4, 33} = 4.9$, $P = 0.003$), mientras que las plántulas fueron más abundantes en el estado sucesional inicial y en el bosque maduro ($F_{4, 33} = 5.3$, $P = 0.002$).

Diversidad y composición florística

Un total de 280 especies de plantas fueron registradas en las 38 parcelas, con 157 especies en el dosel y 226 especies en el sotobosque, pertenecientes a 194 géneros y 75 familias. Las familias más importantes, con 10 o más especies, fueron Fabaceae (Leguminosae), Bignoniaceae, Euphorbiaceae, y Sapindaceae, seguidas por Asteraceae, Rutaceae, y Moraceae con nueve especies cada una.

Cuadro 2. Densidad de plantas según su forma de crecimiento en el dosel (promedio del número de individuos/0.1ha ± error estándar y el sotobosque (promedio del número de individuos /30 m² ± error estándar) en los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado, y ET = tardío) y bosque maduro (BM). Letras diferentes muestran resultados significativos de la prueba de Tukey; NS = no significativo.

a) Dosel

Estado Sucesional (años)	Formas de crecimiento			
	Árbol	Palma	Arbusto	Liana
EI (1–5)	52.4 ± 17.3	2.7 ± 1.3	0.3 ± 0.2	0 [a]
EM (6–10)	97.0 ± 20.5	4.1 ± 1.1	4.0 ± 1.5	0.3 ± 0.2[a]
EA (12–20)	71.0 ± 8.2	4.3 ± 0.9	6.9 ± 4.6	0.6 ± 0.2[a]
ET (22–36)	69.0 ± 7.9	3.0 ± 1.0	1.0 ± 0.8	2.9 ± 1.1[a]
BM	53.7 ± 5.6	8.5 ± 1.5	0.2 ± 0.1	7.1 ± 1.6[b]
Valor de *P*	NS	NS	NS	0.0001

b) Sotobosque

Estado Sucesional (años)	Formas de crecimiento					
	Árbol	Palma	Arbusto	Liana	Helecho	Hierba
EI (1–5)	48.9 ± 6.8[a]	7.1 ± 1.6	15.0 ± 6	31.6 ± 7.3	24.6 ± 8.5	112.1 ± 24.9[ab]
EM (6–10)	27.7 ± 3.7[b]	4.4 ± 1.4	7.3 ± 2.1	25.4 ± 5.2	47.6 ± 10.7	179.3 ± 33.5[a]
EA (12–20)	19.6 ± 2.7[b]	7.0 ± 2.1	9.0 ± 2.4	26.3 ± 2.7	41.7 ± 21.6	211.1 ± 40.5[a]
ET (22–36)	25.4 ± 4.1[b]	4.8 ± 1.9	2.6 ± 0.9	29.0 ± 6.3	46.7 ± 9.5	123.9 ± 13.5[ab]
BM	37.2 ± 5.1[ab]	5.3 ± 1.0	2.6 ± 0.8	10.5 ± 1.2	92.3 ± 15.3	74.1 ± 9.9 [b]
Valor de *P*	0.002	NS	NS	NS	NS	0.003

La riqueza de especies difirió entre estados sucesionales sólo en el dosel (Cuadro 3; ANVA, $F_{4, 33} = 16.1$, $P = 0.0001$). La menor riqueza ocurrió en el estado inicial e incrementó con la edad del bosque; obteniendo los barbechos más viejos (EA = 12–20 años y ET = 22–36 años) y el bosque maduro la mayor riqueza de especies. Sin embargo, la diversidad fue diferente entre los estados sucesionales tanto para el dosel (Cuadro 3; Kruskal-Wallis $X^2_4 = 23$, $P = 0.0001$) como el sotobosque (Kruskal-Wallis $X^2_4 = 16.9$, $P = 0.002$). El estado sucesional inicial presentó la menor diversidad en el dosel y la más alta diversidad en el sotobosque.

La influencia de la edad en la composición florística y la abundancia de especies del dosel fue evaluado con un análisis multivariado (Fig. 3a). La ordenación Bray-Curtis obtuvo el 26.4% de la variación en el primer eje y distinguió el bosque maduro con el barbecho más viejo (36 años) claramente separados de los otros estados sucesionales. El barbecho más viejo tuvo especies de plantas similares al bosque maduro (*Pseudolmedia laevis* y *Licaria triandra*) y no presentó individuos de *Cecropia*. El segundo eje explicó sólo el 9.3% de la variación, separando las parcelas de bosques secundarios jóvenes de otros estados sucesionales debido a la alta abundancia de *Trema micrantha* en el estado sucesional inicial.

Cuadro 3. Riqueza de especies (promedio ± error estándar) e Índice de diversidad Shannon-Wiener (rango promedio) para el dosel y sotobosque de los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado, y ET = tardío) y bosque maduro (BM). Letras diferentes muestran resultados significativos de la prueba de Tukey; NS = no significativo. H'= – Σ pi (ln pi), donde pi es la proporción de individuos encontrados para cada especie.

Estado Sucesional (años)	Dosel		Sotobosque	
	Riqueza (S)	Diversidad (H')	Riqueza (S)	Diversidad (H')
EI (1–5)	7.0 ± 0.9[a]	5.2	33.1 ± 1.7	33.7
EM (6–10)	16.7 ± 1.7[b]	13.3	29.9 ± 1.5	15.0
EA (12–20)	23.6 ± 2.6[bc]	20.2	30.1 ± 1.8	10.9
ET (22–36)	26.6 ± 2.3[c]	28.6	30.1 ± 2.4	18.7
BM	23.6 ± 1.7[bc]	27.0	25.1 ± 1.6	19.3
Valor de *P*	0.0001	0.0001	NS	0.002

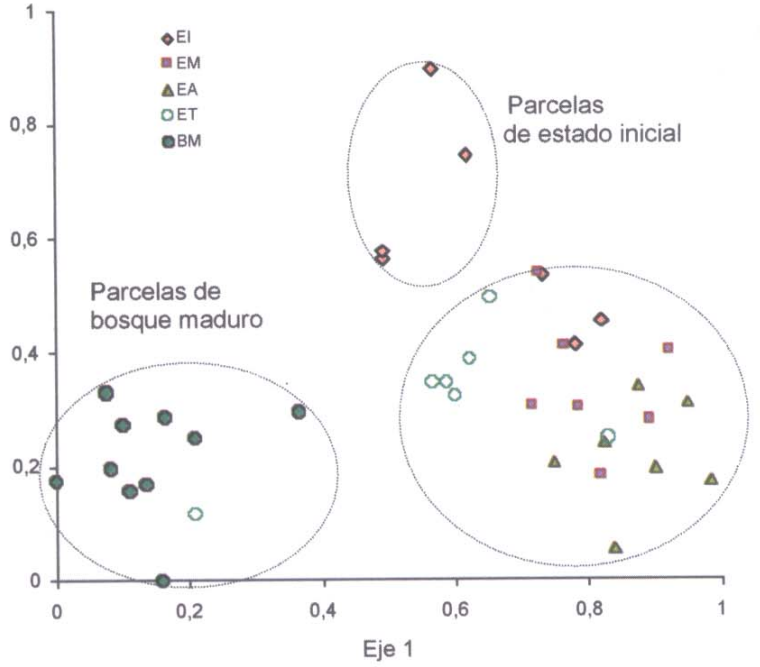

Figura 3a. **Ordenación de las parcelas del dosel en los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado, y ET = tardío) y bosque maduro (BM). Parcelas son agrupadas de acuerdo a sus eigen-valores a lo largo de los dos primeros ejes de la ordenación de Bray-Curtis.**

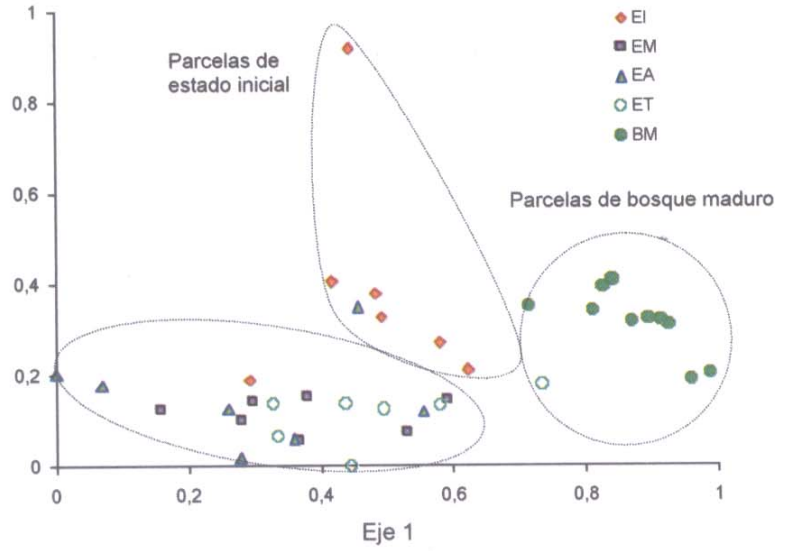

Figura 3b. **Ordenación de las parcelas del sotobosque en los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado, y ET = tardío) y bosque maduro (BM). Parcelas son agrupadas de acuerdo a sus eigen-valores a lo largo de los dos primeros ejes de la ordenación de Bray-Curtis**

Similares patrones florísticos fueron encontrados en los estados sucesionales del sotobosque (Fig. 3b). La variación explicada por los primeros ejes fue 33.8% (eje 1 = 24.1%, eje 2 = 9.7%). El bosque maduro y el estado temprano fueron separados desde los otros estados sucesionales. Las especies que explican la mayor variación son *Piper callosum* en los barbechos y *Piper aleyreanum* y *Bolbitis serratifolia* en el bosque maduro.

La similaridad de la composición florística entre parcelas varió mayormente como esperado entre los estados sucesionales: bosques secundarios con edades similares tendieron para ser más similar que parcelas separadas por dos o más estados de acuerdo a los resultados del Índice de Sørensen (Cuadro 4). Por otro lado, las especies del dosel (Cuadro 5a) y el sotobosque (Cuadro 5b) mostraron respuestas individualísticas en su distribución con el gradiente temporal, al considerar el Índice de Valor de Importancia y la abundancia, respectivamente. En el dosel, algunas especies pioneras (*Trema micrantha*, *Cecropia polystachya*) fueron muy abundantes en el estado sucesional inicial pero disminuyeron con la edad del bosque, no registrándose individuos en el bosque maduro. Otras especies (*Licaria triandra, Pouteria nemorosa*, *Pseudolmedia laevis*) incrementaron en abundancia con la edad de los barbechos, siendo muy abundantes en el bosque maduro. En el sotobosque, algunas especies (*Iresine diffusa*, *Axonopus compressus* y *Conyza bonarienses*) presentaron la más alta abundancia en el estado sucesional inicial, otras especies (*Piper callosum*) lo presentaron en los barbechos de edad más avanzada, y algunas especies (*Piper aleyreanum* y *Bolbitis serratifolia*) registraron la mayor abundancia en el bosque maduro.

Plantas útiles

Un total de 123 especies (44% de todas las especies) fueron consideradas útiles por los Gwarayos, con 30 especies con más que un uso. El dosel obtuvo el 52% (82 de 157) y el sotobosque 43% (98 de 226) de especies útiles. El más alto porcentaje de plantas útiles fue encontrado en el estado sucesional inicial para ambos, el dosel (72%) y el sotobosque (50%).

En el dosel, la riqueza de especies útiles fue diferente entre los estados sucesionales y las categorías de uso (Cuadro 6a; ANVA dos vías, $F_{29, 198} = 10.6$, $P = 0.0001$). La riqueza de especies útiles fue menor en los barbechos mas jóvenes, incrementaron con la edad, pero declinaron otra vez en el bosque maduro ($F_{4, 198} = 31.2$, $P = 0.0001$). El dosel tuvo significantemente más especies comestibles, medicinales, y para construcción que plantas utilizadas para otros propósitos ($F_{5, 198} = 28.8$, $P = 0.0001$).

En el sotobosque, la riqueza de especies útiles también difirió entre los estados sucesionales y las categorías de uso (Cuadro 6b; ANVA dos vías, $F_{29, 198} = 9.7$, $P = 0.0001$). La mayoría de las especies útiles fue encontrada en el estado sucesional inicial y avanzado ($F_{4, 198} = 9.6$, $P = 0.0001$). Las categorías medicinal, comestible, construcción y otros usos tuvieron la más alta riqueza de especies ($F_{5, 198} = 42.6$, $P = 0.0001$).

Cuadro 4. **Similaridad de la composición florística según el Índice de Sørensen, expresada en porcentaje, del dosel y el sotobosque (soto) en los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA avanzado, y ET = tardío) y bosque maduro (BM).**

Estado sucesional	Dosel				
Sotobosque	EI	EM	EA	ET	BM
EI (1–5 años)		42	30	21	14
EM (6–10)	58		59	52	28
EA (12–20)	62	60		62	45
ET (22–36)	51	49	53		52
BM	39	41	46	44	

Cuadro 5a. Indice de valor de importancia (IVI), expresado en porcentaje, de las especies más abundantes en el dosel de los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado y ET = tardío) y bosque maduro (BM). Las especies son presentadas en orden alfabético por familia.

		Estado sucesional (años)				
Familia	Nombre científico	EI (1–5)	EM (6–10)	EA (12–20)	ET (22–36)	BM
Acanthaceae	*Suesenguthia multisetosa*	1.24	1.81	3.22	1.25	2.99
Anacardiaceae	*Spondias mombin*	1.09	2.97	0.68	4.25	2.00
Asteraceae	*Salmea scandens*	2.20	0.51	---	---	---
Bignoniaceae	*Clitostoma uleanum*	---	----	---	0.90	4.13
Bignoniaceae	*Tabebuia serratifolia*	2.07	---	0.31	---	0.35
Boraginaceae	*Cordia alliodora*	---	1.98	2.78	4.48	0.45
Cecropiaceae	*Cecropia polystachya*	31.28	39.17	38.99	7.55	--
Cecropiaceae	*Cecropia sciadophylla*	3.75	0.42	0.96	0.55	---
Combretaceae	*Terminalia oblonga*	---	1.47	1.28	2.34	0.75
Euphorbiaceae	*Hura crepitans*	---	---	---	0.62	5.45
Fabaceae (Caes.)	*Diptychandra aurantiaca*	---	1.89	0.29	0.29	---
Fabaceae (Caes.)	*Schizolobium parahyba*	8.72	0.72	1.55	0.89	0.82
Fabaceae (Mim.)	*Inga edulis*	1.58	3.01	1.63	1.09	---
Fabaceae (Mim.)	*Inga* sp1.	1.09	3.29	1.15	3.38	---
Flacourtiaceae	*Banara* sp1.	---	0.44	2.65	0.51	---
Lauraceae	*Licaria triandra*	---	---	0.38	0.89	8.07
Lecythidaceae	*Cariniana estrellensis*	---	---	---	---	3.38
Lecythidaceae	*Cariniana ianeirensis*	---	---	---	---	3.21
Lythraceae	*Physocalymma scaberrimum*	---	0.69	0.66	6.97	0.48
Moraceae	*Pseudolmedia laevis*	---	0.39	0.41	1.75	19.83
Nyctaginaceae	*Neea* sp1.	---	1.84	2.52	1.83	0.88
Piperaceae	*Piper aduncum*	---	1.78	4.51	0.57	---
Rutaceae	*Zanthoxylum fagara*	---	1.05	2.71	3.58	---
Sapotaceae	*Pouteria macrophylla*	---	0.79	2.73	1.75	1.82
Sapotaceae	*Pouteria nemorosa*	---	---	0.29	0.98	3.83
Tiliaceae	*Heliocarpus americanus*	4.29	12.14	3.39	7.02	0.51
Ulmaceae	*Ampelocera ruizii*	---	---	---	0.82	2.84
Ulmaceae	*Trema micrantha*	30.71	2.09	---	---	---
Urticaceae	*Urera baccifera*	5.31	1.01	1.53	2.57	0.77
Total otras especies		6.7	20.54	25.38	43.17	37.44
Total		100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

Cuadro 5b. **Abundancia relativa de las especies más abundantes del sotobosque en los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado y ET = tardío) y bosque maduro (BM). Las especies son presentadas en orden alfabético por familia.**

		Estado sucesional (años)				
		EI	EM	EA	ET	BM
Familia	Nombre científico	(1–5)	(6–10)	(12–20)	(22–36)	
Acanthaceae	*Elytraria imbricate*	3.58	2.89	---	---	---
Acanthaceae	*Ruellia brevifolia*	0.36	2.89	2.18	10.39	---
Amaranthaceae	*Iresine diffusa*	2.86	---	---	---	---
Asteraceae	*Conyza bonariensis*	8.65	---	---	---	---
Costaceae	*Costus arabicus*	0.48	0.29	0.32	0.55	4.72
Heliconiaceae	*Heliconia marginata*	---	2.74	---	---	6.16
Heliconiaceae	*Heliconia rostrata*	2.86	1.32	1.54	0.43	1.38
Hippocrateaceae	*Hippocratea volubilis*	0.65	1.17	0.68	1.11	1.79
Lomariopsidaceae	*Bolbitis serratifolia*	---	---	---	---	24.60
Piperaceae	*Piper aleyreanum*	---	---	---	----	15.90
Piperaceae	*Piper callosum*	14.68	45.25	55.79	30.92	0.35
Poaceae	*Axonopus compressus*	2.74	---	---	---	---
Poaceae	*Olyra latifolia*	2.68	1.08	0.73	---	---
Pteridaceae	*Adiantum fructuossum*	10.26	15.95	13.03	20.04	15.73
Sapindaceae	*Serjania larnotteana*	---	1.91	1.32	0.06	---
Total otras especies		50.20	22.71	24.41	36.51	28.16
Total		100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

CUADRO 6. Riqueza de las especies útiles en el dosel y el sotobosque. Datos de riqueza (promedio ±error estándar) son comparados entre las categorías de uso (Comest = comestibles, Constr. = construcción) y los estados sucesionales (EI = inicial, EM = medio, EA = avanzado, y ET = tardío) y bosque maduro (BM). Resultados significativos de la prueba de Tukey son etiquetados con letras.

a) Dosel

Estado Sucesional (años) ($P = 0.0001$)	Categorías de uso ($P = 0.0001$)					
	Comest.[a]	Medicina[b]	Construc.[ab]	Leña[c]	Madera[c]	Otros[c]
EI (1–5)[a]	2.7 ± 0.5	2.0 ± 0.5	1.7 ± 0.5	1.3 ± 0.3	0.7 ± 0.2	1.3 ± 0.4
EM (6–10)[b]	5.6 ± 0.4	4.1 ± 0.4	3.7 ± 0.8	1.7 ± 0.4	1.3 ± 0.4	2.3 ± 0.4
EA (12–20)[c]	6.3 ± 0.7	4.9 ± 0.8	6.6 ± 1.1	3.3 ± 0.6	1.6 ± 0.3	2.9 ± 0.6
ET (22–36)[d]	6.1 ± 0.6	6.6 ± 0.9	7.6 ± 0.8	3.4 ± 0.4	3.7 ± 0.6	3.7 ± 0.4
BM[bc]	5.8 ± 0.4	3.2 ± 0.5	5.5 ± 0.5	2.7 ± 0.6	3.2 ± 0.4	3.4 ± 0.5

b) Sotobosque

Estado Sucesional (años) ($P = 0.0001$)	Categorías de uso ($P = 0.0001$)					
	Comest.[ab]	Medicina[b]	Construc.[a]	Leña[c]	Madera[d]	Otros[a]
EI (1–5)[a]	5.3 ± 0.3	6.9 ± 0.3	4.9 ± 0.7	2.9 ± 0.4	1.9 ± 0.4	4.9 ± 0.5
EM (6–10)[bc]	4.3 ± 0.6	5.1 ± 0.9	3.7 ± 0.3	2.3 ± 0.5	0.6 ± 0.2	3.9 ± 0.6
EA (12–20)[ab]	4.1 ± 0.9	5.6 ± 0.5	4.1 ± 0.4	2.3 ± 0.4	0.9 ± 0.3	5.3 ± 0.7
ET (22–36)[ab]	4.0 ± 0.6	5.1 ± 0.8	5.0 ± 0.9	2.9 ± 0.4	1.1 ± 0.5	5.4 ± 0.7
BM[c]	4.8 ± 0.4	3.9 ± 0.4	2.3 ± 0.4	1.9 ± 0.2	0.8 ± 0.3	2.5 ± 0.4

DISCUSIÓN

Patrones sucesionales

FINEGAN (1996) describió un modelo de sucesión secundaria para bosques Neotropicales basado en diversos estudios relacionados a la sucesión de los bosques (BUDOWSKI, 1965; GÓMEZ-POMPA y VÁSQUEZ-YANES, 1981; FINEGAN, 1992). Finegan distinguió cuatro fases considerando riqueza de especies y composición florística. En la primera fase (1–3 años), después del "abandono", hierbas, arbustos y lianas se establecen. Más tarde, en la segunda fase, árboles pioneros de corta vida son dominantes por 10–30 años, dependiendo de su periodo de vida. En la tercera fase, la que puede durar entre 75–100 años, especies de larga vida reemplazan las pioneras. En la última fase, la cual es probablemente continua, especies tolerantes a la sombra pueden ser establecidas (FINEGAN 1996).

Los resultados del presente estudio apoyan el modelo de Finegan en algunos aspectos: tiempo de vida corto de las especies pioneras como *Trema micrantha* y *Cecropia polystachya*; especies pioneras de larga vida tales como *Cedrela fissilis, Spondias mombin, Cordia alliodora* encontradas en estados sucesionales inicial y medio; especies esciófitas o tolerantes a la sombra como *Pseudolmedia laevis* y *Tabebuia serratifolia* establecidas en barbechos jóvenes. Sin embargo, nuestros datos sugieren un patrón individual de la distribución de las especies a través del tiempo. Como sugerido por PEET y CHRISTENSEN (1980), un diferente gradiente temporal ocurre con la distribución de las especies que responde a través de la variación en su establecimiento y tasa de mortalidad.

Estructura de la vegetación

La altura del dosel y el área basal incrementaron con la edad del bosque, similar a lo encontrado en otros estudios (BROWN y LUGO, 1990; DEWALT *et al.*, 2003). Los estados sucesionales presentaron mayor abundancia de tallos de menor diámetro como ocurrido en otros bosques amazónicos (SALDARRIAGA *et al.,* 1988; PEÑA-CLAROS, 2003) y bosques secos (MÜLLER y SOLIS 1997; KENNARD, 2002). La abundancia de hierbas también aumentó con la edad del bosque pero decreció en el bosque maduro, debido a la gran abundancia de *Bolbitis serratifolia* en el sotobosque. Sin embargo, KENNARD (2002) encontró mayor abundancia de hierbas en los barbechos jóvenes del bosque semideciduo de Lomerío en Santa Cruz. En Salvatierra, las lianas de mayor diámetro incrementaron en el dosel con la edad del bosque. Similarmente, en Panamá, las lianas de diámetro pequeño fueron más abundantes en barbechos jóvenes (20 años) y las de mayor diámetro lo fueron en bosques mayores a 70 años (DEWALT *et al*, 2003). En el noroeste de Guyana, las lianas fueron igualmente abundantes en bosques secundarios de edad avanzada (VAN ANDEL 2001). La mayoría de las lianas son demandantes de luz y asociadas a áreas disturbadas, pero algunas especies prefieren ambientes con poca luz (PUTZ 1984). Aunque las lianas son un componente importante en los bosques neotropicales, su densidad varía considerablemente en los diferentes tipos de bosques (PÉREZ-SALICRUP *et al.* 2001). Estudios recientes señalan que los bosques maduros de la Amazonia están experimentando un considerable incremento en la densidad de lianas (PHILLIPS *et al.* 2002). Estas diferencias en el desarrollo de la estructura de los bosques secundarios envuelven también cambios cualitativos relacionados a la riqueza y composición de especies.

Diversidad y composición florística

Los patrones en la riqueza de especies del dosel siguieron tendencias reportadas. En Salvatierra, la menor riqueza de especies del dosel se registró en los barbechos jóvenes y la más alta en los barbechos más viejos y en el bosque maduro. Este resultado soporta la hipótesis que la riqueza de especies incrementa sobre el tiempo (BUDOWSKI, 1965; SPITTLER, 2001). La relativa menor riqueza de especies en el dosel de bosques secundarios jóvenes es debido a la alta abundancia de unos cuantos géneros de plantas pioneras como *Trema* y *Cecropia*. Según BROWN y LUGO (1990), los bosques secundarios pueden acumular tantas especies como tiene el bosque maduro en menos que 80 años. Sin embargo, en Salvatierra se encontró que la riqueza de especies en los bosques secundarios había ya alcanzado los niveles de bosques maduros temprano en la sucesión (> 12 años).

Notablemente, el patrón en el sotobosque fue diferente, tan diverso y poco estudiado. La más alta riqueza de especies en el sotobosque fue obtenida en el estado sucesional más joven. Este resultado es comparable a SALICK *et al.* (1995), quien afirma que la alta riqueza

de especies en bosques secundarios jóvenes es debido a la abundancia de plántulas de árboles y al influjo de especies pioneras. Desafortunadamente, pocos estudios ponen atención al sotobosque donde mucho de la diversidad reside (GUARIGUATA *et al.*, 1997, KILLEEN *et al.*1998; PEÑA-CLAROS, 2003). La diversidad del sotobosque es también importante para temas aplicados de la regeneración natural, manejo tropical y productos no maderables del bosque.

Las tendencias florísticas son un componente fundamental en estudios de sucesión secundaria (FINEGAN, 1996). Comparando la composición de especies entre los estados sucesionales y el bosque maduro, se encontraron bien definida las tendencias florísticas en Salvatierra: Mientras la composición de especies en los bosques maduros fue claramente definida, los barbechos en diferentes estados sucesionales fueron débilmente separados entre si. Los bosques secundarios pueden tener un alto grado de variabilidad; especies que son comunes en una parcela pueden ser raras o ausentes en otra parcela de la misma edad (SALDARRIAGA *et al.*, 1988). En Salvatierra, la abundancia de especies tendió a ser independiente de uno a otro estado, añadiendo un patrón de gradiente temporal, similar al punto de vista individualistico de la comunidad de plantas de GLEASON (1926) y WHITTAKER (1967).

Aunque los bosques secundarios pueden alcanzar alta riqueza de especies, su composición de especies permanece diferente de los bosques maduros por varias décadas (FINEGAN, 1996; DENSLOW y GUZMAN 2000). En Salvatierra, la similaridad de especies en bosques secundarios a bosques maduros incrementó con la edad, obteniendo el 50% de similaridad después de 36 años. Según SPITTLER (2001), los bosques secundarios en la región de bosques secos de Costa Rica difícilmente pueden ser diferentes de los bosques primarios en cuanto a la diversidad de especies y la estructura después de algunos 50 años.

El tiempo requerido para que los bosques secundarios alcancen la composición de los bosques maduros varía y depende de la intensidad y frecuencia de los disturbios (SALDARRIAGA *et al.*, 1988), algunos factores (por ej. suelos, condiciones micro climáticas, distancia a bosques maduros; UHL, 1987) y diversos procesos (tales como la competición de plantas, dispersión de semillas y manejo humano). En conclusión, los bosques secundarios incluyen un gran mosaico de patrones en los Neotropicos.

Plantas útiles

Los Gwarayos de Salvatierra identificaron el 64% de las especies del dosel (≥ 5 cm dap) como útiles en una hectárea de bosque maduro. El porcentaje de las especies utilizadas fue similar a otros grupos indígenas ubicados en Brasil (Ka'a por 77%, Tembé 61%), Venezuela (Panaré 49%) y Bolivia (Chácobos 60%, Tacanas 62%) basado en inventarios etnobotánicos cuantitativos (PRANCE *et al.*, 1987; BOOM, 1987; DEWALT *et al.*, 1999).

Aunque es ampliamente aceptado que los bosques maduros tienen una alta variedad de productos maderables y no maderables (PETERS *et al.*, 1989), diversos estudios etnobotánicos en bosques secundarios (UNRUH y ALCORN, 1987; UNRUH y FLORES-PAITÁN, 1987; GRENAND, 1992; MELCHOR, 1998; PACHECO *et al.*, 1998) concluyen que estos bosques son muy importantes para campesinos e indígenas y son más intensivamente usados que los bosques maduros. La extracción de los productos de bosques secundarios es facilitada por su proximidad a los asentamientos humanos (BROWN y LUGO, 1990). Ambos, la alta densidad de plantas y la proximidad a los bosques secundarios estimulan su aprovechamiento y manejo.

Las especies útiles en Salvatierra fueron más comunes en el dosel de barbechos viejos y en el sotobosque de barbechos jóvenes, resultando en un continuo abastecimiento de especies útiles. Nuestros resultados en la abundancia de plantas medicinales y otros productos no maderables en los bosques secundarios apoyan los resultados de CHAZDON y COE (1999). DENEVAN y TREACY (1987) encontraron que la mayoría de las especies útiles en la Amazonia Peruana pueden estar en barbechos (llamados purmas en Perú) menores a 10 años. Los Amuesha de Perú usan intensivamente ambos, bosques primarios y secundarios (SALICK, 1992). Así, tanto los bosques secundarios de diferente edad como los bosques maduros son igualmente útiles proporcionando diferentes especies y usos.

Aunque en Salvatierra, los Gwarayos todavía practican un sistema tradicional de manejo de recursos, ellos están gradualmente cambiando con la demanda de la

economía monetaria. Recientemente, la producción forestal fue establecida en Salvatierra a través de un proyecto de manejo comunitario de bosque (CRONKLETON, 2002). Un componente clave para llegar al manejo sostenible de los bosques es la regeneración de especies maderables (MOSTACEDO y FREDERICKSEN, 2000). En Salvatierra, se encontró buena regeneración en los barbechos más jóvenes. Las especies comerciales más comunes en estos barbechos fueron *Schizolobium parahyba* (una pionera de corta vida), *Spondias mombin* y *Cedrela fissilis* (dos pioneras de larga vida). Estudios en áreas de aprovechamiento en el norte de Santa Cruz concluyen que *S. parahyba* (JUSTINIANO *et al.*, 2001a) y *S. mombin* (JUSTINIANO *et al.*, 2001b) son fácilmente establecidas y tienen adecuada regeneración en claros.

Los bosques secundarios son una forma barata y apropiada de reforestación con un alto potencial regenerativo (EMRICH *et al.*, 2000). En Salvatierra, estos bosques contribuyen a la disponibilidad de madera para futuras generaciones y al mismo tiempo los Gwarayos obtienen productos no maderables. Como mencionó EWEL (1980), la gente no sólo es la fuerza principal que crea los bosques secundarios sino que ellos dependen de estos bosques.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Proyecto BOLFOR, la beca Bascom del Jardín Botánico de Missouri, y la beca de la familia Stokes en Conservación Tropical a través del Centro Internacional de Ecología Tropical (ICTE) de la Universidad de Missouri, St. Louis. Los autores agradecen la colaboración de la comunidad de Salvatierra, especialmente a los informantes Hildeberto Urapogui e Hildeberto Coimbra. Al Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, en particular a Carlos Andrés Araúz, Mario Suárez Riglos y Walter Terceros. Finalmente a Marielos Peña, Vincent Vroomans y Lourens Poorter por todo el apoyo brindado durante la realización del estudio.

BIBLIOGRAFÍA

BECK, S. G., T. J. KILLEEN y E. GARCÍA. 1993. Vegetación de Bolivia. Pp. 6–24. En: T. J. Killeen, S. Beck y E. Garcia (Eds). Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia y Missouri Botanical Garden, La Paz.

BOOM, B. M. 1987. Ethnobotany of the Chácobo Indians, Beni, Bolivia. Advances in Economic Botany 4:1–68.

BROWN, S. y A. E. LUGO. 1990. Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology 6:1–32.

BUDOWSKI, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional process. Turrialba 15:40–42.

CEASE (Centro de Estudios para la Acción Socio-Económica). 2001. Plan participativo de desarrollo municipal sostenible. Proyecto de inversión rural participativa. Gobierno Municipal de Urubichá. Provincia Guarayos, Santa Cruz, Bolivia.

CHAZDON, R. L. y F. COE. 1999. Ethnobotany of woody species in second-growth, old-growth, and selectively logged forests of Costa Rica. Conservation Biology 13:1312–1322.

CLEMENTS, F. E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of the vegetation. Carnegie Institute. Washington, D.C.

CRONKLETON, P. 2002. Site selection report and context analysis for the Adaptive collaborative management program (ACM-Bolivia). Center for International Forestry Research (CIFOR). Consultado 30 de Enero, 2004.

DENEVAN , W. M.y J. M. TREACY. 1987. Young managed fallows at Brillo Nuevo. Advances in Economic Botany 5:8–46.

DENSLOW, J. S. y S. GUZMAN. 2000. Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence in Panama. Journal of Vegetation Science 11:201–212.

DEWALT, S. J., G. BOURDY, L. R. CHAVEZ DE MICHEL y C. QUENEVO. 1999. Ethnobotany of the Tacana: quantitative inventories of two permanent plots of northwestern Bolivia. Economic Botany 53:237–260.

DEWALT, S. J., S. K. MALIAKAL y J. S. DENSLOW. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. Forest Ecology and Management. 182:139–151.

DUBOIS, J. C. L. 1990. Secondary forests as a land-use resource in frontier zones of Amazonia. Pp. 183–194. En A. B. Anderson (Ed.). Alternatives to deforestation: Steps toward sustainable use of the Amazon rain forest. Columbia University Press, New York.

EMRICH, A., B. POKORNY y C. SEPP. 2000. The significance of secondary forests management for development policy. GTZ/ECO - Society for social-ecological programme. Eschborn.

EWEL, J. J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. Biotropica 12 (Suppl.):2–7.

FINEGAN, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. Forest Ecology and Management 47:295–321.

FINEGAN, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. TREE 11(3):119–124.

GLEASON, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53:7–26.

GÓMEZ-POMPA, A. y C. VÁZQUEZ-YANES. 1974. Studies on the secondary succession of tropical lowlands: The cycle of secondary species. Pp. 336–342. En: W. H. Dobben and R. H. Lowe-McConnell (Eds.). Proceedings of the First International Congress of Ecology. The Hague. International Association of Ecology.

GÓMEZ-POMPA, A. y C. VÁZQUEZ-YANES. 1981. Successional studies of a rain forest in Mexico. Pp. 246–266. En: D. C. West, H. H. Shugart and D. B. Botkin (Eds.). Forest succession: concepts and application. Springer Verlag, New York.

GRENAND, P. 1992. The use and cultural significance of the secondary forest among the Wayapi Indians. Pp. 27–40. En: M. Plotkin and L. Famolare (Eds.). Sustainable harvest and marketing of rain forest products. Island Press, Washington, D.C.

GUARIGUATA, M. R., R. L. CHAZDON, J. S. DENSLOW, J. M. DUPUY y L. ANDERSON. 1997. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. Plant Ecology 132(1):107–120.

JUSTINIANO, M. J., W. PARIONA, T. S. FREDERICKSEN y D. NASH. 2001a. Ecología y silvicultura de especies menos conocidas – Serebó (Schizolobium parahyba (Vell) S. F. Blake. Caesalpiniaceae). Proyecto BOLFOR, Santa Cruz.

JUSTINIANO, M. J., T. S. FREDERICKSEN y D. NASH. 2001b. Ecología y silvicultura de especies menos conocidas – Azucaró, (Spondias mombin L. Anacardiaceae). Proyecto BOLFOR, Santa Cruz.

KENNARD, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. Journal of Tropical Ecology 18:53–66.

KILLEEN, T. J., A. JARDIM, F. MAMANI y N. ROJAS. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. Journal of Tropical Ecology 14:803–827.

McCUNE, B. y M. J. MEFFORD. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Versión 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.

MELCHOR, J. I. 1998. Uso maderable tradicional y caracteristicas generales de algunas fases seriales del bosque secundario en la region de Chontalpa, Tabasco, Mexico. Tesis MSc, Programa Forestal, Colegio de Postgraduados, Montecillos.

MOSTACEDO, B. y T. S. FREDERICKSEN. 2000. Estado de regeneración de especies forestales importantes en Bolivia: Evaluación y recomendaciones. Documento Técnico 88. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz.

MÜLLER, E. y M. SOLIS. 1997. Los bosques secundarios en Costa Rica. Pp. 149–158. En: Memorias del taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina, TCA/CCBA/GTZ/DGIS/IKC, procedentes de la conferencia sostenida en Pucallpa, Perú, Junio 2–6. 272 pp.

PACHECO, T. G., R. B. ALVARADO, P. A. ANGULO y J. TORRES-VÁSQUEZ. 1998. Evaluación de bosques secundarios de la zona de Iquitos. Pp. 389–416. En: R. Kalliola y S. Flores P. (Eds). Geoecología y desarrollo amazónico. Estudio integrado en la zona de Iquitos, Perú. Turun Yliopisto, Turku.

PEET, R. K. y N. L. CHRISTENSEN. 1980. Succession: a population process. Vegetatio 43:131–140.

PEÑA-CLAROS, M. 2003.Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. Biotropica. 35(4):450–461.

PEREZ-SALICRUP, D. V. L. SORK y F. E. PUTZ. 2001. Lianas and trees in a liana forest of amazonian Bolivia. Biotropica 33(1):34–47.

PETERS, C. M., A. H. GENTRY y R. O. MENDELSOHN. 1989. Valuation of an Amazonian rain forest. Nature 339:655–656.

PHILLIPS, O. L., R. V. MARTINEZ, L. ARROYO, T. R. BAKER, T. KILLEEN, S. L. LEWIS, Y. MALHI, A. MONTEAGUDO, D. NEILL, P. NUÑEZ, M. ALEXIADES, C. CERÓN, A. DI FIORE, T. ERWIN, A. JARDIM, W. PALACIOS, M. SALDIAS y B. VINCETI. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. Nature 418: 770-774.

PRANCE, G. T., G. BALÉE, B. BOOM y R. CARNEIRO. 1987. Quantitative ethnobotany and the case for conservation in Amazonia. Conservation Biology 1:296–310.

PUTZ, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. Ecology 65:1713–1724.

SALDARRIAGA, J. G., D. C. WELL, M. L. THARP y C. UHL. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Río Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology 76:938–958.

SALICK, J. 1992. Amuesha indigenous forest use and natural forest management. Pp. 305–332. En: K. Redford and C. Padoch (Eds.). Conservation of Neotropical Forests: Working with Traditional Resource Use. Columbia University Press, New York.

SALICK, J., A. MEJIA y T. ANDERSON. 1995. Non-timber forest products integrated with natural forest management, Rio San Juan, Nicaragua. Ecological Applications 5(4):878–895.

SMITH, J., C. SABOGAL, W. DE JONG y D. KAIMOWITZ. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Pp. 79–106. En: Memorias del taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina, TCA/CCBA/GTZ/DGIS/IKC, procedentes de la conferencia sostenida en Pucallpa, Perú, Junio 2–6. 272 pp.

SPITTLER, P. 2001. Potencial de manejo de los bosques secundarios en la zona seca del noroeste de Costa Rica. Programa de apoyo ecológico. GTZ/Alemania, Eschborn. Consultado 20 de Noviembre, 2003. http://www.gtz.de/toeb/scripts s/publikationen/download.asp?PublikationsID=214

SPPS INC. 2003. SPSS for Windows. Versión 12.0, Chicago. Illinois.

STEININGER, M. K. 2000. Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in central and southern Amazonia (Bolivia-Brazil). Journal of Tropical Ecology. 16(5):689–708.

TOLEDO, M. y V. VROOMANS. 2001. Diversity and use of forests in Santa Cruz, Bolivia. p. 87. En: Abstracts of the III International Congress of Ethnobotany, Naples, Italy.

TOLEDO, M. 2004. Plant community ecology and indigenous management of secondary forest in Bolivia lowlands. MSc. Thesis. University of Missouri, St. Louis, U.S.A. 54 p.

UHL, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. Journal of Ecology 75:377–408.

UNRUH, J. y J. B. ALCORN. 1987. Relative dominance of the useful component in young managed fallows at Brillo Nuevo. Advances in Economic Botany 5: 47–56.

UNRUH, J. y S. FLORES-PAITÁN. 1987. Relative dominance of the useful component in old managed fallows at Brillo Nuevo. Advances in Economic Botany 5:67–73.

VAN ANDEL, T. 2001. Floristic composition and diversity of mixed primary and secondary forests in northwest Guyana. Biodiversity and Conservation 10(10):1645–1682.

WHITTAKER, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. Biological Reviews 42:207–264.