

Diferencias, en las características edáficas y la estructura del bosque, de cuatro eco-regiones forestales de Bolivia

Differences in edaphic characteristics and forest structure of four eco-regions of Bolivia

Marisol Toledo^{1,2}, Lourens Poorter^{1,2}, Marielos Peña-Claros^{1,2}, Claudio Leñaño¹ y Frans Bongers²

RESUMEN

Bolivia presenta una gran diversidad de bosques y de suelos a lo largo de un gradiente climático. La gran superficie de bosques en las tierras bajas hace de Bolivia un país forestal. Una red de más de 200 parcelas permanentes, distribuidas en áreas bajo manejo forestal, fue utilizada para describir y comparar los suelos y la estructura de los bosques en cuatro eco-regiones de Bolivia. En cada parcela se midieron todos los árboles y palmeras > 10 cm diámetro, los cuales fueron asignados a categoría de iluminación de copa e infestación de bejucos. Se colectaron muestras de suelos para analizar sus propiedades físicas y químicas. La densidad total de tallos varió de 124 a 763 por ha y el área basal de 7.6 a 37.2 m²/ha. Los bosques del Pre-andino presentaron la mayor cantidad de cationes (Mg, Na, K) y fósforo y la más alta densidad de palmeras y de tallos sin bejucos. Los suelos menos fértiles ocurrieron en la Amazonia donde se registró la mayor densidad de tallos en el subdosel. La Chiquitania obtuvo el mayor porcentaje de saturación de bases y materia orgánica y la menor densidad de palmeras. La Transición Chiquitano-Amazónica registró el mayor pH y cantidad de calcio en los suelos y la mayor densidad de tallos infestados con bejucos. La variación estructural del bosque, principalmente en densidad de palmeras y tallos infestados con bejucos, debe ser tomada en cuenta al definir prácticas de manejo para cada tipo de bosque.

Palabras Claves: Suelos, estructura de bosque, bosques tropicales, tierras bajas, red de parcelas permanentes, Bolivia.

ABSTRACT

Bolivia presents a great diversity of forests and soils at the length of a climatic gradient. The large surface of forests in the lowlands makes Bolivia a forest country. A network of more than 200 permanent plots, distributed in several areas under forest management, was used to describe and to compare the soils and the structure of the forests in four eco-regions of Bolivia. In each plot all trees and palms >10 cm diameter were measured, which were assigned to categories of crown illumination and climber infestation. Soil samples were collected to analyze their physical and chemical properties. The total stem density varied from 124 to 763 per ha and the basal area from 7.6 to 37.2 m²/ha. The Pre-Andean forests presented the highest amount of cations (Mg, Na, K) and phosphorus and the highest density of palms and stems without climbers. The least fertile soils occurred in the Amazon where the highest density of stems was registered in the sub-canopy. The Chiquitano forest had the highest percentage of base saturation and organic matter and the lowest palm density. The Chiquitano-Amazon Transition registered the highest pH and amount of calcium in the soil and the highest stem density with climber infestation. The structural variation of the forest, especially in density of palms and stems with climber infestation, should be taken into account when defining management practices for each type of forest.

Key words: Soils, forest structure, tropical forests, lowlands, network of permanent plots, Bolivia.

¹ Instituto Boliviano de Investigación Forestal, Av. 2 de agosto esq. 4 anillo, mtoledo@ibifbolivia.org.bo, 364-0852, Santa Cruz, Bolivia

² Forest Ecology and Forest Management Group, Universidad de Wageningen, Wageningen, Países Bajos

INTRODUCCIÓN

Bolivia se puede considerar uno de los 15 países de mayor biodiversidad a nivel mundial, al presentar una extraordinaria exhibición de tipos de vegetación ocasionado por la gran variación climática y complejidad geomorfológica (Ibisch y Mérida 2003, Navarro y Maldonado 2004). En el país se reconocen ocho eco-regiones forestales determinadas por sus condiciones ambientales y tipos de vegetación: 1) amazónica, 2) preandino-amazónica, 3) transición chiquitano-amazónica, 4) chiquitana, 5) yungas, 6) tucumano-boliviana, 7) serrano-chaqueña y 8) chaqueña.

Bolivia es también considerado un país forestal debido a la gran superficie cubierta de bosques naturales y a la actividad empresarial y comunal productora de maderas, siendo una de las actividades económicas más importantes del país (Pacheco 1998). Según la Superintendencia Agraria (2001), aproximadamente el 48% del territorio nacional tiene cobertura boscosa, distribuida principalmente en las tierras bajas. Las tierras bajas en Bolivia cubren una superficie aproximada de 680.000 km², lo que representa un 62% de la superficie total del país (Montes de Oca 1997). El país ha llegado a ser un modelo de manejo forestal para países en desarrollo, con algo más de 2 millones de hectáreas de bosques certificados (Snook *et al.* 2007, CB-CFV 2006). Aunque los bosques bajo manejo forestal no reemplazan las áreas protegidas, éstos forman parte de una estrategia para conservar los ecosistemas del país.

La Ley Forestal 1700, formulada en 1996, tiene normas y reglamentos para lograr un manejo sostenible del bosque (UMARENA 1996). Sin embargo, actualmente las normas son generales y no toman en cuenta las condiciones locales, la gran variación en la estructura y dinámica de los bosques y la ecología de las especies, por lo que es necesario hacer un ajuste de las mismas. Esta misma Ley, considera el establecimiento y monitoreo de parcelas permanentes por parte de las empresas forestales. Los objetivos para establecer estas parcelas son proveer un mejor conocimiento del impacto del aprovechamiento y la dinámica de los bosques (Contreras *et al.* 1999). Las parcelas permanentes forman parte importante e integral del manejo sostenible del bosque, ya que proveen datos cuantitativos y cualitativos sobre los cambios en la vegetación, junto a otra información de ecología, fenología, composición florística, entre otras (Alder y Synnott 1992). Los datos provenientes de las parcelas permiten construir modelos de crecimiento de los bosques (Dauber *et al.* 2003), además de generar

información para definir intensidades de aprovechamiento y mejores prácticas silviculturales.

Actualmente, el Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF) es la institución encargada de coordinar, organizar y fortalecer la Red Nacional de Parcelas Forestales Permanentes (Resolución Ministerial 138/2005). Esta Red está conformada por dos tipos de parcelas: las convencionales estipuladas por la Ley Forestal, las mismas que tienen una superficie de una hectárea, y las parcelas experimentales, establecidas por el IBIF en diferentes eco-regiones del país, con una superficie entre 20 – 27 ha. En estas parcelas se realizan experimentos silviculturales para mejorar el rendimiento del bosque en términos de volumen de madera (mayor información <http://www.ibifbolivia.org.bo>). Hasta la fecha, la Red tiene alrededor de 570 hectáreas en parcelas experimentales y 195 en parcelas convencionales. En el 2006 se inició un proyecto de investigación, que utiliza parte de esta red de parcelas, con el objetivo de analizar la relación de los factores ambientales con la estructura, diversidad y dinámica de los bosques ubicados en las tierras bajas de Bolivia. El proyecto pretende, con base en los resultados obtenidos, generar lineamientos técnicos que ayuden a garantizar la sostenibilidad del manejo forestal. En este artículo presentamos resultados sobre la variación del suelo y la estructura del bosque en las diferentes eco-regiones.

El presente estudio responde a las siguientes preguntas: ¿Cómo son los suelos en las tierras bajas de Bolivia? ¿Hay diferencias, en la textura y nutrientes, entre las eco-regiones? ¿La estructura de los bosques es diferente en las eco-regiones forestales? Cuáles componentes estructurales son diferentes entre las eco-regiones?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las parcelas, que forman parte de la Red Nacional de Parcelas Permanentes, se encuentran distribuidas en las tierras bajas de los departamentos de Santa Cruz, Beni, Pando, y norte de La Paz, entre los 10 – 18° latitud Sur y 59 – 69° longitud Oeste (Figura 1). Las parcelas han sido instaladas, en su mayoría, por empresas forestales con apoyo del Proyecto de Manejo Forestal Sostenible-BOLFOR, el IBIF y organizaciones locales como el Proyecto PANFOR, la Fundación para la Conservación del Bosque Chiquitano -FCBC, la Cámara Forestal de Bolivia –CFB y la Organización para la

Conservación Mundial –WWF/Bolivia. Un grupo de parcelas fue establecido por el Programa de Manejo Forestal de la Amazonia – PROMAB en Riberalta, Beni y otro grupo por el Proyecto Chimanes en San Borja, Beni.

Datos climáticos de un periodo de 35 años (1970-2005) mostraron que la precipitación promedio anual presenta un gradiente norte-sur entre 1900 a 700 mm y un gradiente oeste-este que va de 2500 a 1500 mm. Toda la región presenta un clima estacional que permite distinguir dos estaciones: un periodo seco y frío (Mayo –Septiembre) y un periodo caliente y lluvioso (Octubre –Marzo), siendo estos periodos diferentes en las regiones (Datos provenientes de SENAMHI). La temperatura anual no registró una gran variación, siendo el promedio anual entre 24 a 27°C.

Los principales factores que determinan la formación de suelos en Bolivia son la variación climática, geográfica y de vegetación de norte-sur y este-oeste. Según el mapa de suelos de la FAO (1995), en toda Bolivia hay 20 clases de suelos. En las tierras bajas, los suelos varían grandemente desde ácidos Acrisoles y Ultisoles en el norte amazónico, vía Acrisoles y Luvisoles en el centro, a Cambisoles y Arenosoles en el sur (Gerold 2003).

Toma de datos

Los datos fueron tomados en parcelas de una hectárea, todas cuadradas (100 x 100 m, dividida en 25 sub-parcelas de 20 x 20 m), excepto 40, provenientes del Proyecto Chimanes, que fueron rectangulares (20 x 500). En cada parcela se midió el diámetro de cada tallo ≥ 10 cm a la altura del pecho (DAP, en cm) a 1.3 m de altura o encima de las raíces tablares con cinta diamétrica de precisión al milímetro y el área medida fue señalado con pintura roja. Cada tallo fue codificado y etiquetado con una placa, ubicada a 20 cm arriba de la medición, que señala el número de la parcela, de la subparcela y de cada individuo (Toledo *et al.* 2005). Cada individuo fue identificado con el nombre común y nombre científico cuando fue posible. En caso de especies desconocidas o de identificación dudosa se colectaron muestras botánicas, las que han sido identificadas y depositadas en los principales herbarios de Bolivia, bajo la numeración de M. Toledo.

Otras variables como la posición de copa y la infestación de bejucos fueron evaluadas (Contreras *et al.* 1999). En Bolivia se utiliza la clasificación de Dawkins (Alder y Synnott 1992) para posición de copa pero el orden de

las categorías se aplica de manera invertida. La posición de copa es clasificada en 5 categorías: 1: copa emergente, 2: plena iluminación superior, 3: alguna iluminación superior, 4: alguna luz lateral y 5: ausencia de luz. La infestación de bejucos consiste de 4 categorías: 1: libre de bejucos, 2: bejucos en el fuste, 3: presencia leve de bejucos en fuste y copa, 4: presencia completa de bejucos en fuste y copa.

Las muestras edáficas fueron colectadas con un barreno, tomando los primeros 30 cm de suelo. Para obtener una buena representatividad del suelo se preparó una muestra compuesta colectándose 20 sub-muestras en cada parcela. En total se colectaron 217 muestras edáficas, las que fueron almacenadas, etiquetadas en bolsas y llevadas al laboratorio del Centro de Investigación Agrícola Tropical (CIAT-Santa Cruz) para su análisis.

Análisis de datos

Se evaluó si las eco-regiones varían en sus características estructurales y edáficas. Las cuatro eco-regiones forestales consideradas fueron la *Amazónica*, con parcelas ubicadas en Pando y norte del Beni, la *Preandino-Amazónica*, parcelas en el norte de La Paz y suroeste de Beni, la *Transición Chiquitano- Amazónica*, con parcelas en el noreste y noroeste de Santa Cruz y la *Chiquitana*, con parcelas en el centro y sur de Santa Cruz (ver Figura 1).

Para el análisis de las variables estructurales se utilizó un total de 307 parcelas de una hectárea, pertenecientes a las parcelas convencionales (195) y experimentales (112), las que fueron establecidas antes del aprovechamiento forestal. El análisis de los suelos fue realizado con 217 parcelas.

Entre las variables estructurales consideradas están la densidad total de tallos, densidad de tallos por estratos verticales, densidad de tallos con algún grado de infestación de bejucos, la distribución de los tallos en dos clases diamétricas y el área basal. La densidad de tallos es la cantidad de árboles y palmeras registrados en cada parcela. La densidad de tallos por estrato vertical proviene de la suma de todos los individuos según su posición de copa, considerándose emergentes (posición de copa 1), dosel (posición de copa 2 y 3) y subdosel (posición de copa 4 y 5). La densidad de tallos con bejucos es la cantidad de individuos registrados que tenían algún grado de infestación (clases 2, 3 y 4 de infestación de bejucos). La estructura de la comunidad fue resumida en dos clases diamétricas, considerando

la densidad de tallos menor y mayor a 40 cm DAP. Finalmente, el área basal (en m²/ha) de los tallos en cada parcela fue calculada con la fórmula = 0,25 * pi * (DAP/100)²

Las muestras de suelos fueron analizadas para conocer sus propiedades físicas y químicas. El análisis físico de los suelos mostró la textura de cada muestra a través del porcentaje del contenido de arena (partículas 2.0 a 0.05 mm), limo (0.05 a 0.002 mm) y arcilla (partículas < 0.002 mm). Entre las propiedades químicas se determinó el pH, contenido de materia orgánica (MO), nitrógeno (N), fósforo (P), cationes intercambiables (Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺ y Na⁺) y la conductividad eléctrica (CE), que informa sobre la salinidad y la presencia de sales solubles en los suelos. También se obtuvo la suma o el total de las bases intercambiables (TBI), se suman estos cuatro cationes porque normalmente el complejo de adsorción sólo contiene estos cationes, al ser los más

abundantes; la capacidad de intercambio de cationes (CIC), que es la cantidad total de cationes (iones positivos) presentes en el suelo (H⁺, Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, Al³⁺, NH₄⁺, Si⁴⁺); y el porcentaje de saturación de bases (SatBases), que expresa la fracción del TBI en CIC, es decir la fracción de cationes sobre la cantidad completa de elementos del suelo, clasificados como iones negativos (aniones) y positivos (cationes) (Olaitan *et al.* 1984, Cochrane y Barber 1993). Aunque técnicamente hablando, los cationes no son bases, se los denomina así porque reducen la acidez e incrementan el pH del suelo. La saturación de bases permite identificar la proporción relativa de fuentes de acidez y alcalinidad en los suelos (Brady 1990). Finalmente, se determinó la acidez de los suelos (diferencia entre el CIC y TBI) y la cantidad del Aluminio (Al³⁺). Los métodos de análisis químicos de los suelos son compatibles con los métodos aplicados por el International Soil Reference and Information Centre –ISRIC (van Reeuwijk 1987).

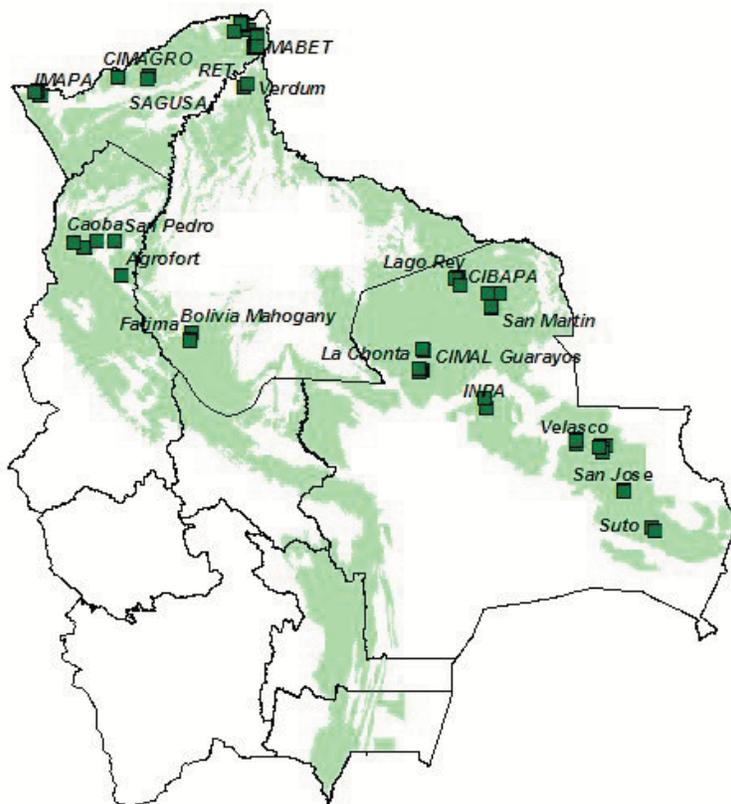


Figura 1. Distribución de las parcelas permanentes de 1 ha, ubicadas en empresas, concesiones y ASLs, en las cuatro ecoregiones forestales de las tierras bajas de Bolivia. Amazonia = IMAPA, CIMAGRO, MABET, Mamoré, SAGUSA y Verдум; Preandino = San Pedro, AGROFORT, La Candelaria, Caoba, San Antonio, 7 Palmas, Copacabana, Fátima y Bolivia Mahogany; Transición Amazónico-Chiquitana = CIBAPA, Lago Rey, CINMA-San Martín, CIMAL Guarayos, La Chonta y Chiquitania = INPA, San Miguel, Velasco, San José, Suto.

Análisis estadístico

Se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía, a las variables edáficas y estructurales, con éstas como variables dependientes y las eco-regiones como variables independientes. También se aplicó este análisis a los valores de los ejes o componentes (component scores) provenientes del análisis multivariado (PCA) de las variables edáficas y estructurales. Se consideraron diferencias significativas a un nivel de confianza del 5%. 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 las eco-regiones fueron analizadas con la prueba de Tukey para comparaciones múltiples.

Las variables edáficas y estructurales fueron resumidas con un análisis de factor o de componentes principales (PCA). El PCA permite extraer unidades de variables relacionadas en una o pocas variables representadas en los ejes o componentes que explican la mayor variación de los datos (McCune *et al.* 2002). Dos PCAs fueron realizados para las 17 variables edáficas, uno para las propiedades físicas y otro para las químicas. Para el PCA de las propiedades químicas, el TBI y la saturación de bases no fueron incluidas para prevenir el uso de variables altamente correlacionadas. Un PCA también fue realizado para 9 de las 13 variables estructurales, exceptuando la densidad total, área basal de palmeras, densidad de tallos < 40 cm y el área basal total por ser variables altamente correlacionadas. Todos los análisis fueron realizados con el programa SPSS versión 12.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Suelos en las tierras bajas de Bolivia

Los suelos en las tierras bajas pueden considerarse moderadamente ácidos (pH 5.3), con valores bajos en el contenido del elemento fósforo (5.6 cmol/kg), valores medios en la capacidad de intercambio catiónico (CIC; 5.8 cmol/kg) y en contenido de materia orgánica (2.7%) y con valores altos en la saturación de bases (78%) y el porcentaje de arena (56%). Los valores de conductividad eléctrica mostraron que los suelos en las tierras bajas presentaron baja concentración de sales, es decir no tienen problemas de salinidad.

Estos resultados representan el promedio de todas las parcelas y han sido interpretados según los métodos y

parámetros empleados por el laboratorio del CIAT-Santa Cruz (Cochrane y Barber 1993). La tabla de interpretación para resultados de suelos, calibrada por el Dr. Thomas T. Cochrane en los años 70, está basada en los estudios de suelos realizados en toda Bolivia hasta ese periodo (Cochrane 1973).

Las parcelas, agrupadas por eco-regiones, presentaron diferencias significativas en las 17 propiedades edáficas analizadas (Tabla 1). Las propiedades químicas y físicas que explicaron la mayor variación de los suelos en las eco-regiones (con r^2 variando de 0.53 a 0.33) fueron la saturación de bases, el pH, la acidez, el Al^{3+} , los cationes K^+ , Na^+ , y el porcentaje de arena y limo. De acuerdo a los promedios por eco-regiones, la Amazonia presentó el mayor valor en la conductividad eléctrica, la acidez y cantidad de Al^{3+} . El Pre-andino registró el mayor valor para la CIC, el TBI, la mayoría de los cationes (Mg^{2+} , Na^+ , K^+) y el elemento P. La Transición obtuvo el más alto pH y cantidad de Ca^{2+} . La Chiquitania registró la mayor saturación de bases y materia orgánica. Sólo el pH, el Mg^{2+} y el K^+ fueron diferentes significativamente entre cada eco-region.

De manera gráfica se puede ver que la Amazonia obtuvo el valor más bajo de TBI, es decir la menor cantidad de bases intercambiables y la Chiquitania presentó los suelos menos ácidos. En cuanto a los cationes, el Mg y el K fueron diferentes significativamente en todas las eco-regiones. Tanto la Transición como la Chiquitania registraron el mayor valor de MO y N, aunque la Chiquitania obtuvo significativamente la mayor cantidad de MO (Tabla 1). Al considerar la textura de los suelos, el mayor porcentaje de arena fue encontrado en la Transición y la Chiquitania y el mayor porcentaje de limo y arcilla en el Pre-Andino (Figura 2).

El PCA de las características físicas de los suelos produjo dos gradientes. El primer eje de textura registró el 71% de la variación y correlacionó negativamente con el porcentaje de arena. El segundo eje explicó el 29% de la variación y correlacionó positivamente con la arcilla y negativamente con el limo (Figura 3a). De manera similar, el PCA de las características químicas de los suelos resultó en dos gradientes. El primer eje describió el 60% de la variación total y fue correlacionado positivamente con los nutrientes (cationes Na^+ , Mg^{2+} , K^+ y Ca^{2+}), P y negativamente con el Al^{3+} . El segundo eje explicó el 10% de la variación y registró una correlación positiva con la MO y el N (Figura 3b).

Tabla 1. Promedio (\pm error estándar) de las variables edáficas y de los valores de las parcelas a lo largo de los diferentes ejes reportados por el PCA para textura y nutrientes. Las parcelas se encuentran ubicadas en diferentes eco-regiones en las tierras bajas de Bolivia. Las letras muestran las diferencias significativas de las variables entre eco-regiones, con a con el valor más bajo. F y r^2 son valores del ANDEVA, * = $p < 0.05$. Número total de parcelas = 218, Amazonia = 45, Pre-andino = 20, Transición = 94 y Chiquitania = 58. CE = Conductividad eléctrica, TBI = Total bases intercambiables, CIC = Capacidad de intercambio catiónico, Sat. Bases = Saturación de bases, MO = Materia orgánica

Variables edáficas	Amazonia		Pre-andino		Transición		Chiquitania		F	p	r^2
pH	3.9	(0.1)a	4.8	(0.1)b	5.9	(0.1)d	5.4	(0.1)c	48.2	*	0.39
CE (uS/cm)	146.1	(13.4)b	60.9	(5.7)a	85.8	(3.3)a	57.9	(3.3)a	31.2	*	0.29
Ca (cmol/kg)	0.61	(0.1)a	4.15	(0.6)b	4.26	(0.4)b	3.61	(0.3)b	18.9	*	0.19
Mg (cmol/kg)	0.42	(0.1)a	2.77	(0.4)d	1.32	(0.1)b	1.84	(0.1)c	27.5	*	0.26
K (cmol/kg)	0.11	(0.0)a	0.42	(0.0)d	0.26	(0.0)b	0.35	(0.0)c	68.9	*	0.48
Na (cmol/kg)	0.05	(0.0)a	0.12	(0.0)c	0.09	(0.0)b	0.08	(0.0)b	49.9	*	0.41
TBI (cmol/kg)	1.2	(0.1)a	7.5	(1.0)b	5.9	(0.4)b	5.7	(0.4)b	23.5	*	0.24
CIC (cmol/kg)	3.4	(0.1)a	8.5	(0.8)c	6.3	(0.4)b	5.9	(0.4)b	13.4	*	0.15
Sat. bases (%)	37.4	(4.1)a	78.9	(6.3)b	86.3	(1.9)bc	94.2	(0.6)c	82.8	*	0.53
Acidez (cmol/kg)	2.2	(0.2)c	1.1	(0.3)b	0.4	(0.0)a	0.3	(0.0)a	60.8	*	0.45
Al (cmol/kg)	1.7	(0.1)c	0.6	(0.2)b	0.2	(0.0)a	0.0	(0.0)a	58.1	*	0.44
P (cmol/kg)	3.1	(0.2)a	10.6	(1.2)b	7.6	(0.9)b	2.5	(0.2)a	15.9	*	0.17
MO (%)	1.9	(0.1)a	2.3	(0.1)ab	2.7	(0.1)b	3.2	(0.2)c	18.8	*	0.19
N (%)	0.12	(0.0)a	0.16	(0.0)a	0.22	(0.0)b	0.22	(0.0)b	31.9	*	0.30
Arena (%)	52.8	(2.3)b	26.2	(5.8)a	62.6	(0.9)c	59.6	(1.3)bc	43.5	*	0.37
Limo (%)	24.5	(1.3)b	43.5	(3.5)c	19.3	(1.1)a	19.4	(0.9)a	36.9	*	0.33
Arcilla (%)	22.7	(1.8)b	30.4	(3.1)c	18.1	(0.8)a	21.0	(1.1)ab	9.6	*	0.11
Eje 1 textura	0.2	(0.1)a	1.7	(0.2)c	-0.4	(0.1)b	-0.2	(0.1)ab	43.0	*	0.37
Eje 2 textura	0.02	(0.1)ab	-0.5	(0.2)bc	-0.01	(0.1)ac	0.2	(0.1)a	2.8	*	0.02
Eje 1 nutrientes	-1.1	(0.1)b	0.5	(0.1)a	0.3	(0.1)a	0.3	(0.1)a	39.2	*	0.35
Eje 2 nutrientes	0.2	(0.1)a	-1.2	(0.2)b	0.02	(0.1)a	0.2	(0.1)a	12.4	*	0.14

El análisis estadístico de los resultados de los ejes del PCA, tanto para la estructura como los nutrientes, mostró las diferencias significativas entre las eco-regiones (Tabla 1). El primer eje, tanto de textura como de nutrientes, explicó la mayor variación entre las eco-regiones. El Eje 1 de textura, relacionado con el porcentaje de arena, indica que la Amazonia fue similar en cantidad de arena a la Chiquitania, y la Transición a la Chiquitania. El Eje 1 de nutrientes, muestra que la Amazonia fue diferente a las demás eco-regiones, al presentar la menor cantidad de nutrientes.

La relación de las parcelas con las características físico-químicas de los suelos fue graficada en el espacio de los ejes del PCA (Figura 3c, 3d). Las eco-regiones ocuparon diferentes posiciones al considerar los ejes de nutrientes (Figura 3d). En términos de textura se encontró variación en cada eco-región pero el Pre-andino presentó una fuerte relación con el limo. En cuanto al eje de nutrientes, se observó que la Amazonia se relacionó más al Al^{3+} y la Chiquitania a la MO.

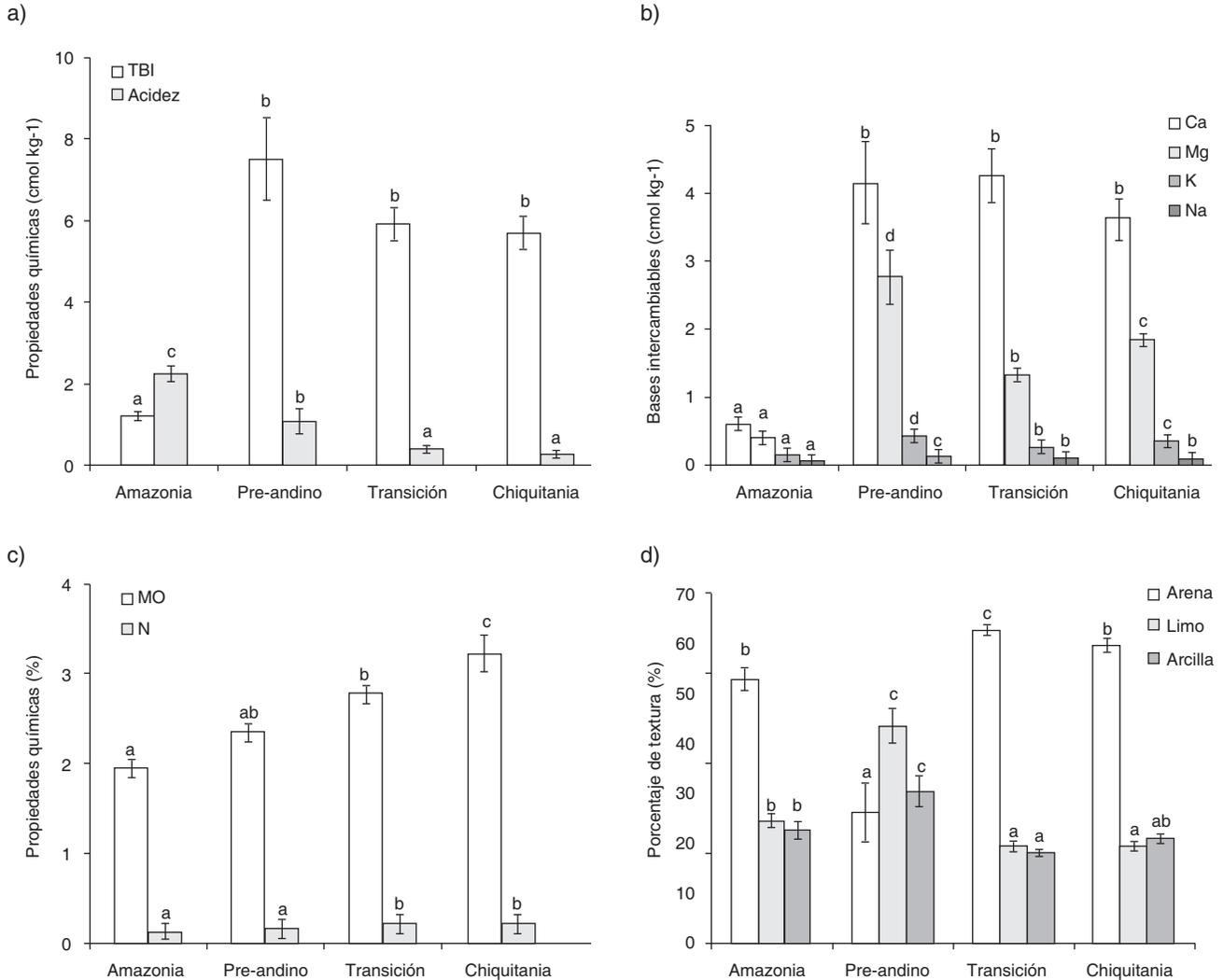
Un análisis estadístico posterior (valores t-test no mostrados), permitió distinguir dos sub-grupos en las

eco-regiones del Pre-Andino y la Transición. En el Pre-andino, un subgrupo de parcelas ubicado en el suroeste de Beni (Bolivia Mahogany y Fátima) registró significativamente un pH más alto y una mayor cantidad de nutrientes y capacidad de intercambio catiónico, además de un mayor porcentaje de limo y arcilla en comparación con un subgrupo de parcelas ubicadas en el norte de La Paz, las que presentaron mayor porcentaje de arena (Figura 3c, 3d). De manera similar, en Santa Cruz, la Transición presentó dos subgrupos de parcelas diferentes estadísticamente, uno ubicado en la región del Bajo Paraguá (Cibapa, Lago Rey, San Martín) y otro en la región de Guarayos (La Chonta, Cimal Guarayos). Los suelos del Bajo Paraguá presentaron un pH más bajo, un menor valor del TBI-CIC y mayor acidez, que los suelos de Guarayos. Los suelos en las parcelas de Guarayos presentaron mayor porcentaje de limo que los suelos del Bajo Paraguá (Figura 3c).

Los bosques húmedos tropicales son ecosistemas dominados por suelos ácidos e infértiles, clasificados en su mayoría como Oxisoles y Ultisoles (Sánchez y Salinas 1993). Los suelos tropicales son pobres o infértiles debido a la lixiviación, lavado de nutrientes por

las constantes y abundantes lluvias (Lathwell y Grove 1986). La alta precipitación en la Amazonia puede, por lo tanto, explicar la baja fertilidad de sus suelos. En un estudio comparativo sobre suelos, en dos regiones de

Bolivia con diferente régimen de lluvias, también se encontró un pH bajo, menor CIC y cantidad de Ca^{2+} en las regiones más húmedas (Gerold 2003).



Eco-región Forestal

Figura 2. Propiedades físicas y químicas de los suelos (promedios y error típico), por eco-regiones forestales, de las tierras bajas de Bolivia. a) Variables químicas en términos de acidez y total de bases intercambiables, b) Total de las bases intercambiables, c) Porcentaje de materia orgánica y nitrógeno, d) Porcentaje de distribución de la textura de los suelos. Barras de la misma propiedad, pero acompañadas con letras diferentes, son significativamente diferente (Prueba de Tukey, $P < 0.05$), con a representando el valor más bajo.

La meteorización de los minerales pone en libertad a los cationes, una parte de éstos quedan retenidos como iones intercambiables y otra parte se filtra a los horizontes más profundos (Thompson 1966). El intercambio catiónico es una de las más importantes propiedades del suelo, donde cada ion es adsorbido con diferente

fuerza e intercambiado por una competencia de cargas eléctricas (Olaitan et al. 1984). Bajo natural condiciones el proceso de intercambio catiónico consiste en que los cationes, Ca^{2+} y en una menor intensidad Mg^{2+} , K^+ y Na^+ , se pierden por lixiviación y los iones H^+ y en menor cantidad el Al^{3+} , se adhieren al complejo de intercambio

causando acidez en los suelos. El H^+ es el más fuertemente adsorbido, por lo que resulta el ion predominante en los suelos de las regiones húmedas (Olaitan et al. 1984). Este proceso está también reflejado en la relación negativa entre Al/acidez y la presencia de cationes en el análisis del PCA. Tomlinson (2003), encontró una

disminución de Ca^{2+} , Mg^{2+} y K^+ por efecto de la acidificación de los suelos. Los suelos pobres (baja cantidad de nutrientes, mayor acidez y bajo pH), han sido encontrados también en los otros países que comparten la cuenca Amazónica (Jordan 1982, Faber-Langendoen y Gentry 1991, John et al. 2007).

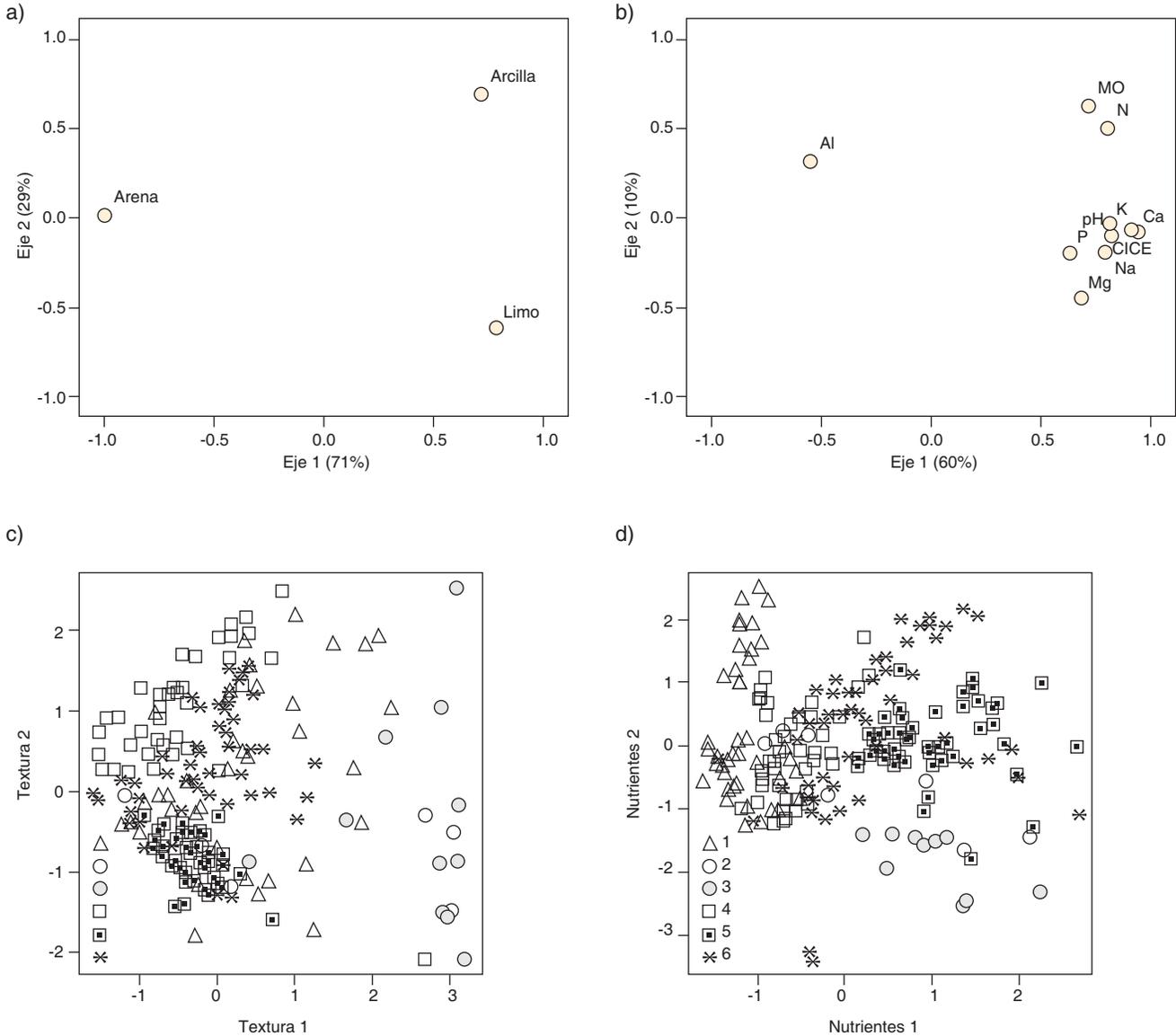


Figura 3. Resultados del análisis de componentes principales (PCA) de las características edáficas. a) Valores de las características texturales a lo largo de los dos ejes principales, b) Valores de las características químicas a lo largo de los dos ejes principales, c) Valores de las parcelas a lo largo de los ejes de textura, d) Valores de las parcelas a lo largo de los ejes de nutrientes. Donde 1: Amazonia, 2: Pre-andino (La Paz), 3: Pre-andino (Beni), 4: Transición (Bajo Paraguá), 5: Transición (Guarayos), 6: Chiquitania.

La acidez de los suelos depende básicamente de la concentración de los iones H^+ . Los suelos pueden llegar a ser ácidos por diferentes razones, una de ellas es el proceso de mineralización de la materia orgánica que origina ácidos, cuyos iones H^+ también pasan a la solución del suelo (Thompson 1966, Olaitan *et al.* 1984). En la Amazonia se registró el porcentaje más bajo de materia orgánica y la mayor acidez, con el promedio más bajo de pH (3.9), interpretado como muy fuertemente ácido. En los bosques secos de la Chiquitania se obtuvo el mayor porcentaje de materia orgánica, la menor acidez y un pH promedio para la ecoregión de 5.4, clasificado como moderadamente ácido. Esta mayor cantidad de materia orgánica y menor acidez en la Chiquitania puede deberse a una tasa de descomposición más lenta que los bosques húmedos, por la falta de humedad en la época seca.

La formación de los suelos es producto de cinco factores principales: material primario, topografía, vegetación, clima y tiempo (Thompson 1966). Los suelos en el Pre-andino son relativamente más jóvenes, de origen Cuaternario, provenientes de la formación de los Andes (Montes de Oca 1997), pero al parecer con mayor actividad de meteorización e influencia de sedimentos terciarios y cuaternarios, razón por la que contienen más arcilla y limo, y consecuentemente más nutrientes. En cambio los suelos de la Chiquitania y de la Transición están relacionados con el Escudo Precámbrico, formado por rocas de la era geológica más antigua (Montes de Oca 1997). La fertilidad de estos suelos puede deberse a un régimen lluvioso menos húmedo que provoca una menor lixiviación de los nutrientes y por su alta cantidad de materia orgánica. La fertilidad de los suelos ocurre por varias razones, una de ellas es el tipo de minerales y otra es la textura presente en los suelos. Según Olaitan *et al.* (1984), los suelos con textura fina son usualmente ricos en materia orgánica y por lo tanto su valores de CIC son a menudo también altos.

Los suelos en la región de Guarayos son más fértiles a causa de las actividades antropogénicas. Un estudio en la Concesión Forestal de La Chonta encontró una gran parte del área con suelos negros (terra preta), de origen antropogénico, siendo éstos muy fértiles, con valores altos de N, P y Ca^{2+} (Paz 2003). En la Concesión Cimal Guarayos, ubicado al norte de La Chonta, también se han encontrado vasijas antiguas enterradas, lo que hace suponer una mayor distribución de estos suelos negros en la región, que requieren investigación.

Estructura de los bosques

De manera general, en las tierras bajas de Bolivia, se registró un promedio de 406 tallos/ha, con un mínimo de 124 y un máximo de 763 al considerar 307 parcelas. Referente al área basal total se obtuvo un promedio de 21 m^2/ha , con un valor mínimo de 8 y un máximo de 37. Las eco-regiones variaron en todas las variables estructurales examinadas, excepto en la densidad de tallos en el subdosel (Tabla 2). Las variables estructurales, que explicaron la mayor variación, fueron la densidad ($r^2=0.64$) y área basal ($r^2=0.56$) de palmeras y la densidad de tallos sin bejucos ($r^2=0.39$).

Al agrupar las parcelas por eco-región, el Pre-andino presentó significativamente una mayor densidad de tallos en el dosel, tallos libre de bejucos y una mayor densidad y área basal de palmeras (Tabla 2). La Transición presentó la menor densidad de tallos emergentes y la menor área basal de árboles, pero registró la mayor densidad de tallos con lianas (Figura 4c). La Chiquitania fue la región con menor densidad y área basal de palmeras. La Amazonia y el Pre-andino registraron significativamente los valores más altos en la densidad total de tallos, de tallos en la clase diamétrica menor a 40 cm y en el área basal total.

Las eco-regiones forestales presentaron diferencias en sus componentes estructurales (Fig 5b). El eje 1, más fuertemente correlacionado con la densidad de tallos sin bejucos y de palmeras, explicó la mayor variación ($r^2=0.39$) entre las eco-regiones (Tabla 2). El eje 1 fue significativamente diferente en todas las eco-regiones. El Eje 2 varió poco entre eco-regiones ($r^2=0.07$), y separó al Pre-andino, por su baja densidad de árboles y la baja infestación de bejucos en los tallos, de las demás eco-regiones.

La representación gráfica de los resultados por eco-regiones muestra que la Amazonia y Chiquitania registraron la mayor densidad de árboles (Figura 4a). En todas las eco-regiones, se registró la mayor densidad de tallos en el dosel y la menor densidad la tuvieron los tallos emergentes (Figura 4b). La distribución de los tallos, según clases diamétricas, obtuvo la clásica distribución de J invertida de los bosques tropicales, con la mayor cantidad de tallos en la clase menor a 40 cm DAP (Figura 4d).

El PCA de las características estructurales explicó 59% de la variación total (Figura 5a). El primer eje explicó 34% de la variación y correlacionó positivamente con

la densidad de tallos sin bejucos (IB_1), la densidad de palmeras (Den_Palm) y densidad de tallos en el dosel (Dosel) (Figura 5a). El segundo eje explicó 25% de la variación y correlacionó positivamente con la densidad de árboles (Den_Arb), la densidad de tallos en el subdosel (Subdosel) y la densidad de tallos con bejucos (Den_IB). Las parcelas de las eco-regiones ocuparon diferentes posiciones al considerar los ejes estructurales

(Figura 5b). A pesar que las ecoregiones formaron grupos bien definidos, en términos de las variables estructurales analizadas, hay que mencionar también que en cada grupo se registró mucha variación, especialmente en el Pre-andino (Figura 5b). Esto último puede ser corroborado con los valores altos del error estándar en la mayoría de las variables estructurales del Pre-andino (Tabla 2).

Tabla 2. Promedio (\pm error estándar) de la densidad (dens.) y área basal (AB) de las variables estructurales más importantes de los bosques y de los valores de las parcelas a lo largo de los dos ejes reportados por el PCA. Las parcelas se encuentran ubicadas en diferentes eco-regiones en las tierras bajas de Bolivia. Valores de la misma variable acompañados por diferentes letras son significativamente diferentes (prueba de Tukey, $p < 0.05$), con a como el valor más bajo. F y r^2 (la variación explicada) son los valores del ANDEVA, * = $p < 0.05$. Número total de parcelas = 308, Amazonia = 59, Pre-andino = 50, Transición = 113 y Chiquitania = 86. DAP = Diámetro altura pecho.

VARIABLES ESTRUCTURALES	Amazonia	Pre-andino	Transición	Chiquitania	F	p	r^2
Densidad total (#/ha)	441.0 (7.5)b	476.8 (19.3)b	367.6 (6.7)a	391.6 (8.9)a	22.7	*	0.18
Dens. árboles	394.9 (7.7)b	342.2 (14.5)a	352.4 (6.6)a	391.4 (8.9)b	8.1	*	0.07
Dens. palmeras	46.1 (3.2)c	134.5 (11.1)d	15.2 (1.4)b	0.2 (0.1)a	181.7	*	0.64
Dens. emergentes	62.0 (4.3)b	63.1 (7.7)b	30.2 (1.9)a	56.6 (4.0)b	17.6	*	0.14
Dens. dosel	215.9 (6.8)a	289.4 (12.7)b	189.8 (6.3)a	189.2 (5.9)a	30.7	*	0.23
Dens. subdosel	156.3 (9.1)a	124.1 (8.2)a	146.2 (6.5)a	143.9 (7.9)a	2.1	ns	0.01
Dens. tallo s/bejucos	243.4 (9.3)c	339.6 (19.1)d	139.9 (5.1)a	197.6 (9.8)b	67.2	*	0.39
Dens. tallo c/bejucos	184.3 (8.7)b	137.1 (8.9)a	226.25 (6.8)c	193.5 (9.3)b	17.3	*	0.14
Dens. DAP < 40 cm	422.1 (7.5)b	456.5 (18.8)b	350.4 (6.8)a	376.2 (9.1)a	21.4	*	0.17
Dens. DAP > 40 cm	18.9 (0.9)bc	20.2 (1.1)c	16.8 (0.6)ab	15.4 (0.8)a	5.8	*	0.05
AB total (m ² /ha)	22.7 (0.5)b	22.9 (0.9)b	18.9 (0.3)a	20.5 (0.4)a	14.7	*	0.12
AB árboles	21.3 (0.5)b	19.5 (0.8)b	18.4 (0.3)a	20.5 (0.4)b	7.3	*	0.06
AB palmeras	1.5 (0.1)c	3.4 (0.3)d	0.5 (0.1)b	0.0 (0.0)a	128.2	*	0.56
Eje 1	0.3 (0.1)b	1.6 (0.2)d	-0.6 (0.1)c	-0.2 (0.1)a	48.5	*	0.39
Eje 2	0.2 (0.1)a	-0.8 (0.2)b	0.1 (0.1)a	0.1 (0.1)a	5.9	*	0.07

Los valores de densidad de tallos obtenidos en este estudio son comparables a los resultados obtenidos en diversos estudios de parcelas permanentes establecidas en diferentes tipos de bosque en Bolivia (Tabla 3). Se puede concluir que la densidad varía según los tipos de bosques, pero existe una tendencia de mayor densidad de tallos en los bosques húmedos (Boom 1986, Poorter *et al.* 2001, Mostacedo *et al.* 2006, Poma 2007) que en los bosques secos (Saldias 1991, Ortíz 1999). Sin embargo, el área basal no presenta un patrón claro al registrar una mayor variabilidad; por ejemplo, se registraron altas densidades de tallos en Alto Ivon, Beni y en Las Torres, Santa Cruz, pero ambas documentan un área basal bajo (Boom 1986, Arroyo 1995). En un bosque seco de Santa Cruz Uslar, *et al.* (2004), encontraron una alta densidad de tallos con un área basal intermedio y en un bosque húmedo en Santa Cruz, Vargas (1996) encontró una de las más altas área basal documentada con una densidad de tallos de carácter intermedio. Se esperaría que parcelas con altas densidades de tallos registren un área basal alta, pero al parecer el diámetro de los tallos, especialmente de

los grandes árboles emergentes tiene mayor influencia en el área basal. Otro aspecto importante a considerar es la precisión del lugar y del equipo aplicado en la medición del diámetro. Los estudios generalmente no reportan si la medición del diámetro incluye, o fue sobre las raíces tablares, y si fue realizado con cinta diamétrica o métrica.

La mayor densidad de tallos en el Pre-andino fue debido a su alta abundancia en palmeras, habiéndose registrado 353 palmeras en una parcela de 763 individuos, representando el 46% de la parcela. Paniagua (2005), encontró la mayor densidad de palmeras en bosques montanos y valores intermedios en las tierras bajas en el norte de La Paz. Diversos estudios realizados en los bosques tropicales de Brasil, Bolivia y Perú han registrado a la familia Arecaceae como una de las familias con mayor densidad de individuos (Almeida *et al.* 2004, Mostacedo *et al.* 2006, Wittman *et al.* 2006). Al respecto, Moraes (1996) menciona que la mayor diversidad de palmeras se encuentra en las tierras bajas de Bolivia.

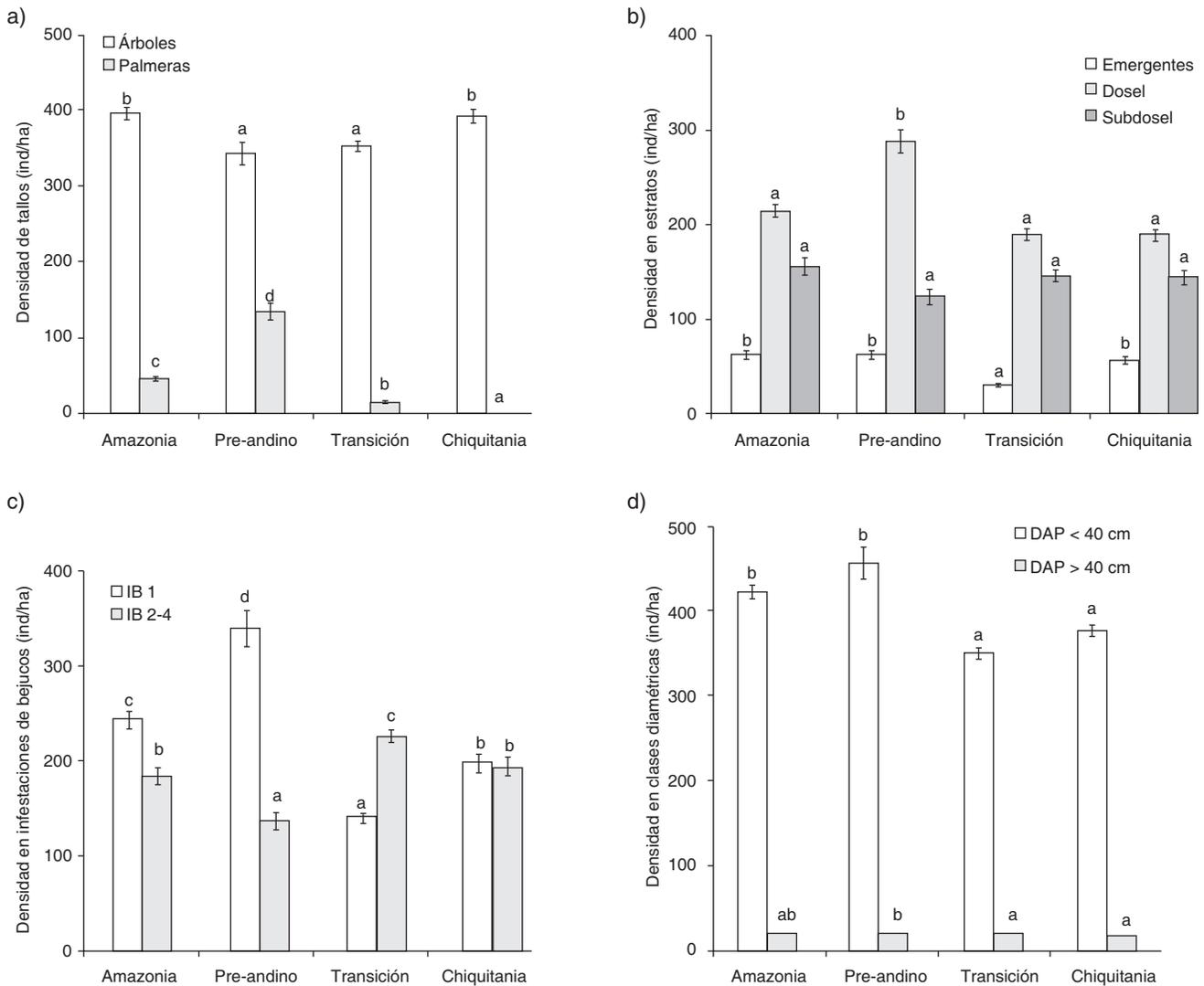


Figura 4. Variables estructurales de cuatro eco-regiones forestales en las tierras bajas de Bolivia: a) Densidad de árboles y palmeras, b) Densidad de tallos en tres estratos: emergentes (posición de copa 1), dosel (posición de copa 2 y 3) y subdosel (posición de copa 4 y 5), c) Infestación de bejucos, donde IB = densidad de tallos sin bejucos, IB 2-4 = densidad de tallos con bejucos, d) Estructura horizontal que considera dos clases diamétricas: tallos mayor/menor a 40 cm de diámetro. Barras de la misma variable, pero acompañadas con letras diferentes, son significativamente diferente (Prueba de Tukey, $P < 0.05$)

En Bolivia, estudios realizados en los bosques secos de Santa Cruz (Ortíz 1999, Uslar *et al.* 2004) y subhúmedos del Bajo Paraguá (Pérez-Salicrup *et al.* 2001) presentaron un mayor porcentaje de tallos infestados con bejucos que los bosques húmedos amazónicos de Pando (Licona *et al.* 2007, Poma 2007) y preandino-amazónicos del norte de La Paz (Balcázar

2003). El porcentaje de árboles con algún grado de infestación de bejucos en los bosques secos y subhúmedos fue mayor al 50%, llegando hasta 80%, mientras que los bosques más húmedos presentaron un porcentaje menor a 50%, de árboles infestados con bejucos.

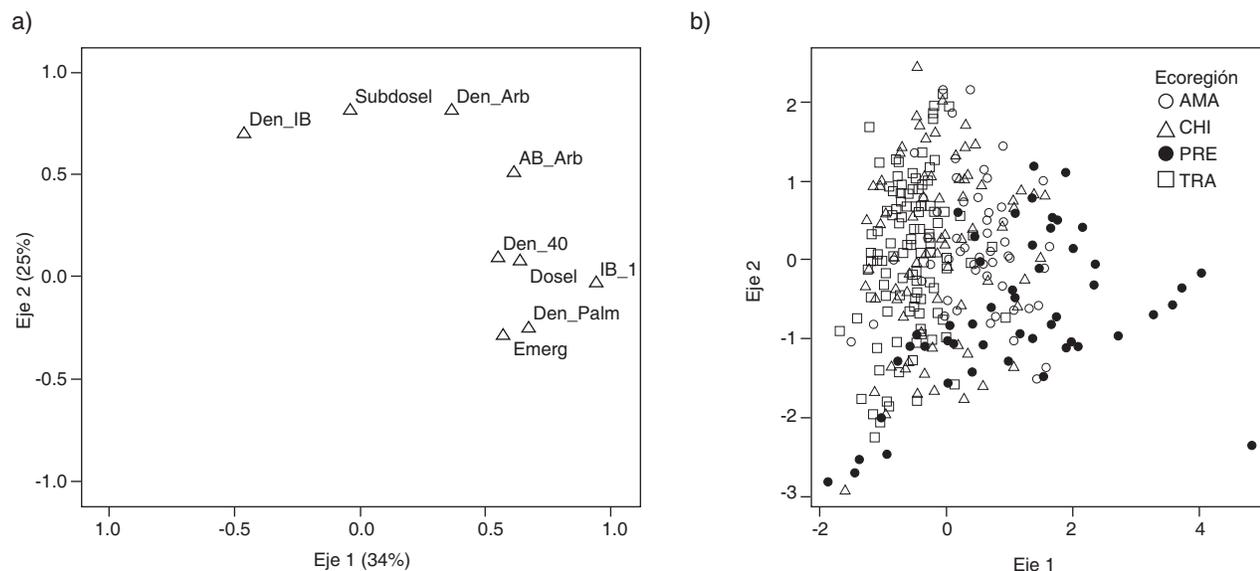


Figura 5. Resultados del análisis PCA. a) Ejes de características estructurales. Donde: Den_IB = densidad de tallos con bejucos, Subdosel = densidad de tallos en el estrato subdosel, Den_Arb = densidad de árboles, AB_Arb = Área basal de árboles, Den_40 = densidad de tallos mayor a 40 cm, Dosel = densidad de tallos en el estrato dosel, IB_1 = densidad de tallos sin bejucos, Den_Palm = densidad de palmeras, Emerg = densidad de tallos en el estrato emergente. b) Parcelas a lo largo de los ejes estructurales. Donde AMA = Amazonia, CHI = Chiquitania, PRE = Preandino y TRA = Transición Chiquitano-Amazónica

Tabla 3. Estudios sobre la estructura del bosque, en términos de densidad y área basal, a través de parcelas permanentes, en los bosques de tierras bajas de Bolivia. Estudios ordenados por ecoregiones, desde el norte al sur de Bolivia.

Lugar	Tipo de bosque	Alt. (msnm)	No has	Densidad (Ind/ha)	Área Basal (m ² /ha)	Referencia
Concesión Forestal SAGUSA, Pando	amazónico (de colinas)	170-200	16	286-497	11.5-24.3	Licona <i>et al.</i> 2007
Diversos lugares de Pando	amazónico	95-280	30	544 - 627	-	Mostacedo <i>et al.</i> 2006
Alto Ivon, Beni	amazónico	200	1	649	21.5	Boom 1986
Reserva Ecológica El Tigre, Beni	amazónico	150	4	523-568	24.6-29.5	Poorter <i>et al.</i> 2001
Parque Madidi-Chive, La Paz-Pando	amazónico (tierra firme-inundable)	190-175	2	574 - 538	26.8-25.6	Poma 2007
Parque Madidi, Río Tuichi, La Paz	amazónico	360	1	575	28.8	Calzadilla y Cayola 2006
Parque Madidi, Río Hondo, La Paz	preandino	280	1	505	23.1	De la Quintana 2005
ASLs Ixiamas, La Paz	preandino	250-350	9	401-763	-	Balcázar 2003
Alto Beni, La Paz	preandino	600-750	3	530	26.9	Seidel 1995
Serranía Pilón Lajas, Beni	preandino	-	2	649	30.6	Smith y Killeen 1998
Comunidades Ixiamas, La Paz	pie de monte preandino	-	2	618-566	27.3-24.9	DeWalt <i>et al.</i> 1999
Río Sagwayo, Parque Amboró, Sta Cruz	pie de monte transicional	360	1	533	39.5	Vargas 1996
Reserva Ríos Blanco y Negro, Sta Cruz	transición de llanura	280	1	597	23.5	Vargas <i>et al.</i> 1994
Los Fierros, Parque N. Kempff, Sta Cruz	transición bosque húmedo	-	2	597	28.8	Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2006
Cerro Pelao, Parque N. Kempff, Sta Cruz	transición bosque seco	-	2	516	22.6	Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2006
Las Gamas, Parque N. Kempff, Sta Cruz	bosque de galería drenado	850	1	665	34.2	Arroyo 1995
Las Torres, Parque N. Kempff, Sta Cruz	Isla de bosque inundable	150	1	923	23.2	Arroyo 1995
Marabol, San Miguel, Sta Cruz	seco chiquitano	-	4	475	21.5	Ortiz 1999
Jardín Botánico, Sta Cruz	seco semideciduo	370	1	549	26.3	Uslar <i>et al.</i> 2004
Jardín Botánico, Sta Cruz	seco semideciduo	370	1	368	23.1	Saldias 1991

En el presente estudio, se confirma que los bosques ubicados en la Transición y la Chiquitania presentan la mayor densidad de tallos infestados con bejucos. Aunque no hay una precisión sobre cuál de estos bosques realmente tiene mayor infestación de bejucos, se esperaría que sean los bosques secos, dado que éstos presentan un dosel más abierto. Ambos bosques también registraron la menor área basal. Los bejucos están a menudo asociados a bosques secos, áreas disturbadas y con alta intensidad de luz (Schnitzer y Bongers 2002). Se puede concluir que la apertura del dosel, debido a la menor área basal, puede influir en la presencia de bejucos. Obviamente la apertura del dosel puede deberse a otros factores como la formación de claros por el aprovechamiento forestal, claros naturales por la caída de árboles o por la acción del fuego o del viento, la composición de especies deciduas, entre otros.

El Pre-Andino registró una de las áreas basales más altas, lo que podría haber sido ocasionada por su mayor cantidad de tallos emergentes y de tallos con diámetro > 40 cm, aunque también la presencia de palmeras podría haber afectado el área basal total. Es de esperar que bosques no intervenidos presenten un mayor área basal debido a los inmensos árboles no talados, pero también la medición del diámetro con raíces tablares puede influir en el área basal. Aunque nuestros valores de área basal total están dentro del rango (20 a 40 m²/ha) encontrado en parcelas permanentes de 1-ha en las tierras bajas de Bolivia, algunas parcelas presentaron valores muy bajos.

El área basal no refleja solamente la producción potencial, sino también la historia de disturbios. La estructura de los bosques aunque es formada por factores naturales como el viento, fuego y la sucesión, también es afectada por el manejo forestal (McComb *et al.* 1993). Las extracciones madereras realizadas por las concesiones forestales en el pasado podría haber afectado el área basal. Aunque las parcelas se han instalado antes del aprovechamiento forestal actual (i.e. a partir de 1996), durante el trabajo de campo se observaron algunos tocones muy antiguos (1-2 tocón/ha). Además de estos factores, es importante considerar otros componentes florísticos de los bosques, ya que muchas parcelas registraron una baja densidad de árboles porque en ellas se encontraron manchas de especies herbáceas o arbóreas dominantes como *Pausandra trianae* (oreja de burro), *Metrodorea flavida* (pata de anta) y *Phenacospermum guianense* (patujú gigante).

El análisis en la eco-región Transición Chiquitano-Amazónica permite concluir que los suelos del Bajo Paraguá, se pueden considerar similares a los de la Amazonia, porque presentaron significativamente un pH más bajo, menor cantidad de cationes y capacidad de intercambio de cationes y mayor acidez que los suelos de Guarayos. Sin embargo, por falta de un patrón más definido en las características estructurales, se considera que un análisis de la composición florística de las parcelas, incluyendo otros factores como el clima y fisiografía, permitirá confirmar si realmente el Bajo Paraguá tiene un carácter más amazónico que chiquitano. Respecto al Pre-Andino, debido al bajo número de parcelas (9) en el norte de La Paz, es prematuro dividir a la eco-región y se recomienda continuar con los estudios de suelos en la región, además de incrementar el número de parcelas. Futuros estudios o análisis permitirán diferenciar más objetivamente ambas eco-regiones, o integrarlas como parte de la eco-región Amazónica.

En conclusión, las propiedades edáficas y la estructura de los bosques varían en el espacio, lo que produce una gran diversidad de bosques (Spies 1998). Las cuatro eco-regiones fueron diferentes significativamente entre sí en pocas variables edáficas y estructurales. Respecto a los suelos, las eco-regiones mostraron diferencias marcadas en el pH y en la cantidad de los cationes Mg, K y Na. Los bosques fueron diferentes en su estructura, especialmente en términos de la densidad y área basal de palmeras y densidad de tallos sin bejucos. Las diferencias encontradas en las tierras bajas de Bolivia, en términos de suelos y estructura de los bosques, sugieren que es necesario un manejo de bosque de acuerdo a las condiciones y características de cada eco-región.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Organización de Holanda para la Investigación Tropical (WOTRO), International Foundation for Science (IFS), Russell Train Education For Nature – WWF y al Proyecto BOLFOR, en sus dos fases, por el apoyo financiero para la realización del trabajo de campo. Asimismo, a todas las empresas forestales e instituciones locales que de una forma u otra apoyaron el establecimiento y evaluación de las parcelas, especialmente al IBIF, la FCBC, la Asociación PROMAB, el Proyecto Chimanes y la CFB. Un especial agradecimiento a todos los ingenieros, técnicos forestales

y asistentes de campo, que apoyaron en la logística y que trabajaron en la toma de datos en las parcelas ubicadas en concesiones-empresas forestales y ASLs en la Amazonia (SAGUSA, IMAPA, CIMAGRO, MABET, CINMA-Pando, El Verdum), en el Pre-andino (ASLs de Ixiamas, La Candelaria, Caoba, San Pedro, Copacabana, AGROFOR, 7 Palmas, San Antonio, Cuberene, Chirizi, Bolivia Mahogany y Fátima), en la Transición Chiquitano-Amazónica (CIBAPA, Lago Rey, CINMA San Martín, La Chonta y CIMAL Guarayos) y la Chiquitania (INPA Forest, las diferentes concesiones forestales de la Empresa CIMAL, Sutó, y San José Ltda).

BIBLIOGRAFÍA

- Alder, D. y T. J. Synnott. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. *Tropical Forestry Papers*, No. 25. University of Oxford.
- Almeida, S., D. do Amaral & A.S.L. da Silva. 2004. Análise florística e estrutura de florestas de Várzea no estuario Amazónico. *Acta Amazónica* 34(4): 513-524.
- Araujo-Murakami, A., L. Arroyo-Padilla, T. J. Killeen & M. Saldias-Paz. 2006. Dinámica del bosque, incorporación y almacenamiento de biomasa y carbono en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado. 41(1): 24-45.
- Arroyo, L. 1995. Estructura y composición florística de una isla de bosque y un bosque de galería en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado. Tesis de Licenciatura. UAGRM. Santa Cruz, Bolivia. 55 p.
- Brady, N. C. 1990. The nature and properties of soils. Macmillan, Inc. 10th ed. USA.
- Balcázar, J. R. 2003. Estructura y composición florística de los tipos de bosque e instalación de parcelas permanentes en agrupaciones sociales del lugar (ASL) del municipio de Ixiamas, La Paz. Documento Técnico 122. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Boom, B. M. 1986. A forest inventory in Amazonian Bolivia. *Biotropica* 18(4): 287-294.
- Calzadilla, M. H. y L. Cayola. 2006. Estructura y composición florística de un bosque amazónico de pie de monte, área natural de manejo integrado Madidi, La Paz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41(2): 117-129.
- Cochrane, T. T. y R. G. Barber. 1993. Análisis de suelos y plantas tropicales. CIAT y Misión Británica en Agricultura Tropical. Santa Cruz, Bolivia. 226 p.
- Cochrane, T. T. 1973. El potencial agrícola del uso de la tierra en Bolivia. Un mapa de sistemas de tierras. Ministerio de Agricultura y Misión Británica en Agricultura Tropical. Editorial Don Bosco. La Paz, Bolivia. 826 p.
- Consejo Boliviano de Certificación Forestal Voluntaria. 2006. Operaciones certificadas en Bolivia por un buen manejo forestal y cadena de custodia. Observado el 27/08/08. <http://www.consejoforestal.org.bo>.
- Contreras, F., C. Leano, J.C. Licon, E. Dauber, L. Gunnar, N. Hager & C. Caba. 1999. Guía para la instalación y evaluación de parcelas permanentes de muestreo (PPMs). Proyecto BOLFOR y PROMABOSQUE. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 50 p.

- De la Quintana, D. 2005. Diversidad florística y estructura de una parcela permanente en un bosque amazónico preandino del sector del Río Hondo, área natural de manejo integrado Madidi, La Paz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41(2): 418-442.
- DeWalt, S. J., G. Bourdy, L. R. Chávez de Michel & C. Quenevo. 1999. Ethnobotany of the Tacana: Quantitative inventories of two permanent plots of northwestern Bolivia. *Economic Botany* 53(3): 237-260.
- Dauber, E., T. Fredericksen, M. Peña-Claros, C. Leaños, J. C. Licona, y F. Contreras. 2003. Tasas de incremento diamétrico, mortalidad y reclutamiento con base en las parcelas permanentes instaladas en diferentes regiones de Bolivia. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia. 50 p.
- Faber-Langendoen, D. y A.H. Gentry. 1991. The structure and diversity of rain forest at Bajo Calima, Chocó region, Western Colombia. *Biotropica*. 23(1):2-11.
- Gerold, G. 2003. Soil the foundation of biodiversity. *En*: P.L. Ibish y G. Mérida (Eds.). *Biodiversity: The richness of Bolivia; State of knowledge and conservation*. English edition. FAN. Santa Cruz de la Sierra, pp 18-30.
- Ibish, P. L. y G. Mérida. 2003. (Eds.). *Biodiversidad: la riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación*. Ministerio de Desarrollo Sostenible. Editorial FAN. Santa Cruz.
- John, R., J.W. Dalling, K.E. Harms, J.B. Yavitt, R.F. Stallard, M. Mirabello, S.P. Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo y R. B. Foster. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS*. 104: 864–869
- Jordan, C. F. 1982. The nutrient balance of an Amazonian rain forest. *Ecology* 63: 647-654.
- Lathwell, D.J. y T. L. Grove. 1986. Soil-plant relationships in the tropics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:1-16.
- Licona, J. C., M. Peña-Claros y B. Mostacedo. 2007. Composición florística, estructura y dinámica de un bosque amazónico aprovechado a diferentes intensidades en Pando, Bolivia. Proyecto BOLFOR II e IBIF. Santa Cruz, Bolivia. 49 p.
- Montes de Oca, I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. Academia Nacional de Ciencias de Bolivia. La Paz, Bolivia. 3ra edición. Pp 181.
- Moraes, R. M. 1996. Palmeras de Bolivia: distribución y taxonomía. *Ecología en Bolivia* 27: 55-87.
- McComb, W.C., T.A. Spies y W.H. Emmingham. 1993. Douglas-fir forests: managing for timber and mature forest habitat. *Journal of Forestry* 91(12): 31-42.
- McCune, B., J. B. Grace y D. L. Urban. 2002. *Analysis of ecological communities*. USA.
- Mostacedo, B., J. Balcázar & J. C. Montero. 2006. Tipos de bosque, diversidad y composición florística en la Amazonía sudoeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41(2): 99-116
- Navarro, G. y M. Maldonado. 2004. *Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos*. Fundación Simón I. Patiño. Cochabamba. 719 p
- Olaitan, S. O., G. Lombin & O. C. Onazi. 1984. *Introduction to tropical soil science*. Macmillan Publishers. London. 126 p.
- Ortiz, P. R. 1999. Evaluación de parcelas permanentes de medición después de un aprovechamiento forestal en un bosque chiquitano San Miguel, provincia Velasco. Tesis de Ingeniería Forestal. UAGRM. Santa Cruz, Bolivia. 84 p.
- Pacheco, P. 1998. Estilos de desarrollo, deforestación y degradación de los bosques. CIFOR, CEDLA, TIERRA, BOLFOR. Pp. 42-67.
- Paniagua-Zambrana, N.Y. 2005. Diversidad, densidad, distribución y uso de las palmas en la región del Madidi, noreste del departamento de La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia*. 40(3): 265-280.
- Paz, C. 2003. Forest use history and the soils and vegetation of a lowland forest in Bolivia. Tesis de maestría. Universidad de Florida. Gainesville, USA. 56 p.
- Pérez-Salicrup, D. R. 2001. Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* 82: 389-396.
- Poma, A. S. 2007. Estructura y composición florística en dos parcelas permanentes en el bosque amazónico de tierra firme e inundable, en el norte del Parque Nacional Madidi, La Paz. Tesis de Ingeniería Agronómica. UMSA. La Paz, Bolivia. 107 p.
- Poorter, L., R. Boot, Y. Hayashida, J. Leigue, M. Peña & P. Zuidema. 2001. Estructura y dinámica de un bosque húmedo tropical en el norte de la Amazonia Boliviana. Informe Técnico 2. PROMAB. Riberalta, Beni, Bolivia.
- Saldías, M. 1991. Inventario en el bosque alto del Jardín Botánico de Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 17: 31-41.
- Sánchez, P. A. y J. G. Salinas. 1983. Suelos ácidos: Estrategias para su manejo con bajos insumos en América Tropical. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo. Bogotá, Colombia. 93 p.
- Schnitzer S.A y F. Bongers. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*. 17(5): 223-230.

- Seidel, R. 1995. Inventario de los árboles en tres parcelas de bosque primario en la Serranía de Marimonos, Alto Beni. *Ecología en Bolivia* 25: 1-35.
- Smith, D.N. y T. J. Killeen, 1998. A comparison of the structure and composition of montane and lowland tropical forest in the Serranía Pílon Lajas, Beni, Bolivia. En: F. Dallmeier y J. A. Comiskey (Eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring. Man and the Biosphere Series 21: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, Paris, pp. 681-700.*
- Snook, L., L. Quevedo, M. Boscolo, C. Sabogal y R. Medina. 2007. Avances y limitaciones en la adopción del manejo forestal sostenible en Bolivia. *Recursos Naturales y Ambiente* 49-50: 68-80.
- Spies, T.A. 1998. Forest structure: A key to the ecosystem. *Northwest Science* 72(2): 34-39
- Thompson, L. M. 1966. *El suelo y su fertilidad*. Editorial Reverté, S. A. Versión española por Ricardo Clará y Carlos Roquero de Laburu.
- Toledo, M., J.C. Licona, C. Leñaño, A. Alarcon, B. Mostacedo & M. Peña-Claros. 2005. Red Nacional de parcelas permanentes. Protocolo de trabajo. IBIF. Santa Cruz, Bolivia.
- Tomlinson, G.H. 2003, Acidic deposition, nutrient leaching and forest growth. *Biogeochemistry* 65: 51–81
- UMARENA (Unidad de Manejo de Recursos Forestales). 1996. Ley Forestal y sus reglamentos. Proyecto de implementación del sistema departamental de información y difusión forestal. Prefectura del Depto Santa Cruz. Santa Cruz, Bolivia.
- Uslar, I., B. Mostacedo & M. Saldias. 2004. Composición, estructura y dinámica de un bosque seco semideciduo en Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia*. 39 (1): 25-43.
- Van Reeuwijk, L. P. (Ed.). 1987. Procedures for soil analysis. Technical paper 9. Wageningen, The Netherlands.
- Vargas, I. G. 1996. Estructura y composición florística de cuatro sitios en el Parque Nacional Amboró, Santa Cruz, Bolivia. Tesis de Ingeniería Agronómica. UAGRM. Santa Cruz, Bolivia. 78 p.
- Vargas, I. G., T. R. de Centurión y M. Saldias. 1994. Parcela permanente de investigación en la reserva de vida silvestre ríos blanco y negro. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica*. 1: 9-32.
- Wittmann, F., J. Schongart, J.C. Montero, T. Motzer, W.J. Junk, M. T.F. Piedade, H. L. Queiroz y M. Worbes. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*. 1-14.