

Dinámica del bosque, incorporación y almacenamiento de biomasa y carbono en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado

Forest dynamics, incorporation and storage of carbon and biomass in Noel Kempff Mercado National Park

Alejandro Araujo-Murakami^{1,2}, Luzmila Arroyo-Padilla¹, Timothy J. Killeen¹ & Mario Saldias-Paz¹

¹Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Casilla N° 2489, Santa Cruz, Bolivia.

²Universidad Autónoma Gabriel René Moreno,

Dirección Actual: Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología,

Universidad Mayor de San Andrés,

Casilla 10077, Correo Central, La Paz, Bolivia,

email: araujomurakami@yahoo.com

Resumen

El presente estudio se realizó en dos áreas permanentes de investigación, cada una compuesta por dos parcelas permanentes de medición, una en un bosque húmedo siempre verde (BHSV) y la otra en un bosque seco semidecíduo (BSS). Para conocer la dinámica en ambos bosques se calculó la mortalidad anual en función al número de individuos, la cual es de 2.09% año en el BHSV y de 2.94% en el BSS y en función al área basal, es de 1.59% en el BHSV y 3.76% en el BSS. Este último valor determinó una edad de cohorte de 523 años en el BHSV y de 164 años en el BSS. Igualmente se determinó el incremento periódico anual diamétrico (IPAD), que es de 0.23 cm/año en el BHSV y de 0.43 cm/año en el BSS; con estos últimos se proyectó el crecimiento a través del método de los tiempos de pasos y tiempos acumulados o tiempo necesario para que cada individuo de 10 cm alcance el tamaño máximo, calculando 518 años para el BHSV y 292 años para el BSS. La biomasa y el carbono almacenado se estimó a través de funciones matemáticas que tienen como variable independiente al área basal, estimando 326 tn/ha de biomasa y 156 tn/ha de carbono en el BHSV y 260 tn/ha de biomasa y 125 tn/ha de carbono en el BSS. También se estimó la incorporación de carbono por medio del cambio producido en el área basal, resultando 1.65 tn/ha/año en el BHSV y 0.44 tn/ha/año en el BSS. La estructura de ambos tipos de bosque es constante, los individuos muertos y los ascendidos a la clase inmediata son remplazados por aquellos individuos reclutados que mantienen la estructura del bosque.

Palabras clave: Dinámica del bosque, mortalidad, reclutamiento, crecimiento, biomasa.

Abstract

The present study was conducted in two permanent areas of investigation, each composed of two permanent plots of measurement, one in Tropical Rain Forest (TRF) and the other in Semi deciduous Dry Forest (SDF). In order to understand the dynamics of the two forest types, the

mortality rate was calculated as a function of the total number of individuals. This was determined to be 2.09% per year for TRF and 2.94% per year for SDF. As a function of basal area, the mortality rate was determined to be 1.59 % per year in TRF and 3.76% per year in SDF. The annual periodic increase in diameter was calculated at 0.23 cm/year for TRF and 0.43 cm/year for SDF, which predicts the time necessary for an individual to increase from 10 cm diameter to its maximum size; 518 years in TRF and 292 years in SDF. The biomass and accumulated carbon were estimated by mathematical function, with basal area as the independent variable, at 326 tn/ha of biomass and 156 tn/ha of carbon in TRF and 260 tn/ha of biomass and 125 tn/ha of carbon in SDF. The accumulation of carbon was also estimated by half of the change produced in basal area, resulting in 1.65 tn/ha/year for TRF and 0.44 tn/ha/year for SDF. The structure of both forest types is constant; individuals that die or increase in size class are immediately replaced by other individuals, thus maintaining the forest structure.

Key words: Forest of dynamics, mortality, recruitment, growth, biomass.

Introducción

Estudios recientes sobre el proceso del calentamiento global, dados a conocer en la reunión del panel intergubernamental sobre cambio climático en enero de 2001 en Shangai, señalan un panorama preocupante para los próximos 100 años. Las temperaturas promedio del globo pueden alcanzar incrementos de 1.4 y 5.6°C en este siglo, superiores a las previstas antes de 1 a 3.5°C, como consecuencia de la concentración de gases de efecto invernadero por causas antropogénicas. El principal de éstos es el CO₂, el cual se ha incrementado desde 280 partes por millón durante el periodo preindustrial hasta cerca de 360 partes por millón en la actualidad (Acosta et al. 2001).

El papel de los bosques del mundo como un sumidero de CO₂ atmosférico es un tema de gran discusión actualmente; la supervisión de las parcelas permanentes o monitoreo de inventarios forestales en los bosques tropicales maduros han revelado ganancia de biomasa a través del crecimiento de los árboles, excediendo a las pérdidas por la muerte de otros individuos (Phillips et al. 1998). Los bosques húmedos tropicales son grandes masas arbóreas, muy diversificadas y dinámicas. El motor de esta dinámica son las perturbaciones (mortalidad) que resultan en la formación de los claros, además

de la regeneración (reclutamiento) y el crecimiento, que permiten mantener la estructura del bosque (Finegan 1992).

Los objetivos planteados en la presente investigación se enfocan en conocer la dinámica del bosque a través de la mortalidad, reclutamiento y crecimiento e incremento diamétrico de los árboles, así como estimar la incorporación y almacenamiento de biomasa y carbono en dos tipos de bosques del Parque Nacional Noel Kempff Mercado, en el este de Bolivia.

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado (PNNKM) que está ubicado al noreste del Departamento de Santa Cruz. El estudio se realizó en dos áreas boscosas, ubicadas en los sitios denominados Los Fierros y Cerro Pelao. El bosque húmedo siempre verde (BHSV) de Los Fierros y el bosque seco semidecíduo (BSS) de Cerro Pelao se encuentran ubicados en las coordenadas geográficas 14°33'28"S, 60°55'51"O y 14°32'23" S y 61°29'53"O, respectivamente.

Los datos de estaciones meteorológicas en zonas cercanas (Concepción, San Ignacio y Magdalena) y los mapas de isoyetas indican que el Parque presenta un promedio anual de

precipitación entre 1.400 y 1.500 mm con un promedio anual de temperatura entre 25 y 26°C. Como en otras partes del oriente de Bolivia, el PNNKM experimenta una estación seca durante el invierno austral, los meses más calientes del año son octubre y noviembre con temperaturas que alcanzan hasta los 38°C registrados en Concepción. En cambio, el mes más frío es julio, cuando las temperaturas pueden bajar hasta 3°C (Killeen 1994).

Métodos

Diseño, evaluación y monitoreo de las parcelas permanentes de medición

Los datos fueron tomados en dos áreas de estudio (de 500 x 500 m). Cada área está compuesta de dos parcelas permanentes de medición (PPM). Las PPM son rectangulares de 20 m de ancho por 500 m (1 ha) de largo en el BHSV de Los Fierros, mientras que en el BSS ocupan un área de 500 x 500 m pero tienen un diseño irregular con algunas modificaciones de forma, debido a lo accidentado del terreno, pero conservan la misma superficie de medición. En las PPM se evaluó árboles y lianas con diámetro (DAP) ≥ 10 cm, medido a la altura del pecho o a 1.3 m desde el suelo.

En la tabla 1 se muestran las fechas en las que se realizaron las evaluaciones (BHSV/BSS)

y datos tomados en cada una de las tres evaluaciones realizadas.

Análisis de la mortalidad y reclutamiento

Para el estudio de mortalidad, los individuos de una población deben asignarse a clases denominadas cohortes, que es un grupo de individuos nacidos dentro del mismo periodo, pudiendo ser por ejemplo en un determinado año, bajo el supuesto que los individuos de un cohorte son parecidos en términos de su riesgo de mortalidad y los factores que la determinan. Una medida útil de la mortalidad es el tiempo de vida media, que es una estimación del tiempo requerido para que muera un 50% de los individuos del cohorte presentes en un momento determinado, con lo que se proyecta la decadencia o edad de cohorte (Finegan 1992). La mortalidad se calculó con la siguiente fórmula logarítmica:

$$M = 100 * (\ln N_o - \ln N_t) / t$$

$$-T_{vm} = (\ln N_o - \ln (N_o / 2)) / M$$

Donde, N_t es el número de sobrevivientes de una población al final de un periodo de tiempo t , N_o es el número inicial de individuos, T_{vm} es el tiempo de vida media y M es la tasa de mortalidad ajustada al modelo.

Tabla 1: Fechas y datos de las evaluaciones realizadas.

Agosto de 1993/ Abril de 1994	Marzo y junio de 1997	Mayo y junio de 2001
Número de placa	Número de placa	Número de placa
Nombre común	Nombre común	Nombre común
Taxonomía	Taxonomía	Taxonomía
DAP	DAP	DAP
Altura estimada	Altura comercial	Altura de fuste (Muestra)
	Altura total	Altura total (Muestra)
	Parámetros Dawkins	

Se entiende por reclutamiento al proceso por el cual un individuo ingresa a una población o a una clase diamétrica superior. En el caso de los árboles, generalmente este proceso de reclutamiento se determina a través de conteos directos y por funciones logarítmicas, como se lo hace con la mortalidad. Este proceso se calculó con la siguiente fórmula:

$$R = (\ln(N_f) - \ln(N_o - M_o)) / (t * 100)$$

Donde, R es la tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje, N_o es el número inicial de individuos, N_f es el número final de individuos registrados, M_o es el número de árboles muertos y t es el tiempo.

Evaluación y análisis del crecimiento del bosque

La evaluación del crecimiento e incremento diamétrico se determinó por medio de mediciones del DAP de todos los árboles en ambas PPM de cada área de estudio. El incremento periódico anual diamétrico (IPAD) se determinó en función a:

$$IPAD = ((DAP_2 - DAP_1) / T_1 + (DAP_3 - DAP_2) / T_2) / 2$$

$$IPAD = (IPAD_1 + IPAD_2) / 2$$

Donde DAP es el diámetro de los árboles medida a la altura del pecho ó 1.3 m sobre el suelo; IPAD es el incremento periódico anual diamétrico; T es el tiempo transcurrido entre las diferentes evaluaciones; los valores numéricos que proceden al DAD hacen referencia a las diferentes evaluaciones realizadas; los valores numéricos que proceden al IPAD hacen referencia a los periodos de tiempo.

Antes de determinar el IPAD, se eliminó a aquellos individuos que en ambos periodos de medición presentaron incrementos negativos y se volvió el incremento a cero a aquellos individuos que en un periodo no crecieron.

Esta depuración eliminó al 10% de los individuos de las especies dicotiledóneas (excluyendo a las monocotiledóneas como *Arecaceae* y *Strelitziaceae* para este propósito). Los incrementos negativos se pueden dar por errores humanos, los cuales pueden ocurrir en el campo como en la tabulación de los datos, errores instrumentales y por factores propios del árbol, como ser presencia de aletones, anomalías como tumores, nudos o por la turgencia en la madera, siendo éste último un factor de elevada frecuencia. En el caso de presentar estas anomalías, las mediciones se realizaron a los 20 cm por encima del final de las deformaciones y - según nuestras observaciones en campo - para solucionar el problema de hinchazón (turgencia) se recomienda realizar las evaluaciones en el mismo periodo del año.

El análisis de regresión para la simulación del crecimiento se realizó con la aplicación del programa Systat para ciencias forestales y biológicas, donde se ajustaron dos modelos, el **modelo parabólico** ($IPAD = A + B * (DAP) + C * (DAP)^{0.67}$) propuesto por Del Valle (1986) y mencionado por Valerio & Salas (1998) y el **modelo inverso** ($IPAD = 1 / (A + B * DAP + C / DAP)$) propuesto por Michelis - Mentens Holling, empleado en varios estudios en bosques húmedos tropicales (Saravia & Leañós 1998, Veizaga 1999, Montaña 2000). Luego se seleccionó el modelo que se adaptó mejor a cada tipo de bosque, de acuerdo a parámetros estadísticos como el coeficiente de determinación (r^2) y el error de estimación (S_{yx}).

Los tiempos de paso se determinaron a través de los diferentes valores del IPAD promedio, valores ajustados con el modelo matemático seleccionado, los centros y amplitud de las clases diamétricas. El cálculo del tiempo de paso se determinó dividiendo el ancho de clase entre el IPAD ajustado y los tiempos acumulados, sumando progresivamente los tiempos de paso de cada clase diamétrica.

Incorporación y almacenamiento de biomasa y carbono

Brown et al. (1989) y Dauber *et al.* (2000) mencionan dos métodos diferentes para el cálculo de estimaciones de biomasa, el primero basado en ecuaciones matemáticas o modelos alométricos y el segundo basado en factores de expansión, que fueron utilizados de forma complementaria en el presente estudio.

La relación entre el área basal (G en cm^2) y la biomasa fresca aérea o de vuelo (BFDV) de los árboles con $\text{DAP} \geq 10$ cm, tiene la siguiente forma: $\text{BFDV} = 66.92 + 16.85 \times (G)$, la que está basada en la medición, destrucción y peso de 319 árboles con un coeficiente de determinación (r^2) de 0.85 (Araujo et al. 1996), modelo empleado en el presente trabajo. La biomasa de las lianas se calculó con el modelo alométrico mencionado anteriormente, adicionándole un factor de expansión de 1.037 propuesto por Hegarty & Caballé (1991). También se utilizó el factor de corrección o reducción de 0.5 para la biomasa de *Phenakospermum guyanense* (Brown et al. 1997). Finalmente se utilizó un factor de expansión de 1.062 para incluir la biomasa de los árboles o individuos con $\text{DAP} < 10$ cm (Phillips et al. 2001).

Igualmente se estimó la proporción de agua en la biomasa viva, la cual es del 40%, basado en la deshidratación total de 38 árboles y comprobado por Phillips et al. (1998), mediante la deshidratación parcial de 100 árboles en nueve sitios de la Amazonía. Por lo tanto, la biomasa seca del vuelo o aérea (BSDV) se determinó multiplicando la biomasa aérea total por 0.6. La proporción de la biomasa del suelo en los bosques tropicales es de 3:1, basado en el valor medio de tres estudios realizados en la Amazonía brasileña y en otros sitios (Fearnside 1994, 1997). Posteriormente se calculó el carbono fijado considerando los resultados del experimento de Carvallo et al. (1995, 1998) realizado en la Amazonía central (Manaus) y que sostiene que el 48% de la biomasa total está en forma de carbono.

Resultados

Composición florística

El bosque húmedo siempre verde (BHSV) está compuesto por 44 familias, 89 géneros y 134 especies, con una abundancia de 597 individuos por hectárea a un $\text{DAP} \geq 10$ cm y una área basal de $28.85 \text{ m}^2/\text{ha}$. Mientras que el bosque seco semideciduo (BSS) está compuesto por 38 familias, 71 géneros y 92 especies, una abundancia de 516 individuos por hectárea y área basal de $22.57 \text{ m}^2/\text{ha}$.

Bosque húmedo siempreverde

Mortalidad y reclutamiento determinados por el número de individuos

El BHSV presenta una mortalidad de 3.35% por año y un reclutamiento de 2.68% por año, siendo la clase diamétrica de 50-59.9 cm la que presentó mayor mortalidad con un 5.23%. No obstante, esto no refleja que en esta clase se haya presentado mayor número de individuos muertos ya que solamente registraron siete, siendo una cantidad baja en relación a la cantidad de éstos registrados en la clase diamétrica 10-19.9 cm con 223 individuos muertos y una mortalidad del 3.76%. Esto sugiere que la mortalidad tiene una fuerte correlación con la abundancia. Estos valores de mortalidad han determinado que este bosque tenga una vida media de 22 años y una edad de cohorte de 342 años (Tabla 2).

En agosto 1993, en 2 ha de muestreo se registraron 1.194 individuos. Hubo una mortalidad de 150 individuos y se reclutó a 100 individuos, dejando como resultado a 1.144 individuos en el registro de marzo de 1997. En mayo de 2001 se registraron 1.134 individuos, como resultado de la mortalidad de 120 individuos y el reclutamiento de 110 individuos. Entonces hubo una disminución de 50

Tabla 2: Mortalidad, reclutamiento, tiempo de vida media y edad de cohorte para el bosque húmedo siempreverde. Abreviaciones: T = número de individuos presentes en cada evaluación, Sv = número de sobrevivientes, M = mortalidad, R = reclutamiento, Tvm = tiempo de vida media, E.C = edad de cohorte.

Clases Dap	T.1993	T 1997	Sv 2001	Total 2001	Muerto	M%/año	R%/año	Tvm	E. C.
10 - 19.9	882	826	659	823	223	3.76	2.87	18.43	321
20 -29.9	159	169	135	161	24	2.11	2.27	32.83	295
30 -39.9	70	55	55	55	15	3.11	0	22.28	217
40 - 49.9	25	34	25	39	0	0	5.74	0	0
50 - 59.9	21	15	14	14	7	5.23	0	13.25	550
60 - 69.9	12	18	11	17	1	1.12	5.62	61.74	392
70 - 79.9	13	12	12	12	1	1.03	0	0	0
80 - 89.9	3	6	3	6	0	0	8.94	0	0
90 - 99.9	3	2	3	3	0	0	0	0	0
100-109.9	3	4	2	2	1	5.23	0	13.25	40
110-119.9	2	1	1	1	1	8.94	0	0	0
120-129.9	1	2	1	1	0	0	0	0	0
Total	1194	1144	921	1134	273	3.35	2.68	21.69	342

individuos en el primer periodo de estudio y 10 individuos disminuyeron en el segundo.

La mortalidad y reclutamiento (Tabla 2) están distribuidos en la mayoría de las clases diamétricas con altos índices de muertes e ingresos y a pesar de esto, las distribuciones diamétricas observadas en la fig. 1 permanecen casi inalteradas o con pequeñas modificaciones, que no dejan de ser una misma curva.

Mortalidad y reclutamiento (área basal y proyección de la decadencia y edad de cohorte)

La mortalidad del área basal es de 1.59% por año y el reclutamiento es de 2.45% por año y del total de la mortalidad ocurrida en este bosque el 43.02% se produjo en la clase inferior, 17.3% por año en la segunda (20-29.9) y 16.57% en la tercera (30-39.9), esto muestra un mayor dinamismo de las clases inferiores respecto a las superiores (Tabla 3).

La decadencia de cohorte es una interesante forma de expresar la mortalidad, partiendo del supuesto en que la probabilidad de muerte es

constante, no aumenta ni disminuye. La edad de cohorte es de 610.32 años, basada en la supuesta sobrevivencia del área basal de un individuo de 10 cm DAP (Tabla 4).

Incremento periódico anual diamétrico

En el BHSV se registró un IPAD promedio de 0.24 cm/año y un IPAD máximo de 2.02 cm/año. La figura 2 muestra que el mayor IPAD promedio es de 0.53 cm/año, registrado en la clase diamétrica 40-49.9, seguido de la clase 50-59.9 con un IPAD promedio de 0.48 cm/año. La clase que presentó menor IPAD fue la clase 100-109.9, mientras que la clase 100-109.9 permaneció sin incremento.

Los resultados de incremento en función a las formas y posiciones de copa determinan que los árboles emergentes (1) y de copa completa (1) son los de mayor crecimiento, seguido por los individuos de dosel (2) y de copa completa o perfecta (1), luego están los de dosel (2) y copa irregular o casi completa (2) y los de menor incremento son los de copa suprimida (5) y de poco follaje (5) (Tabla 5).

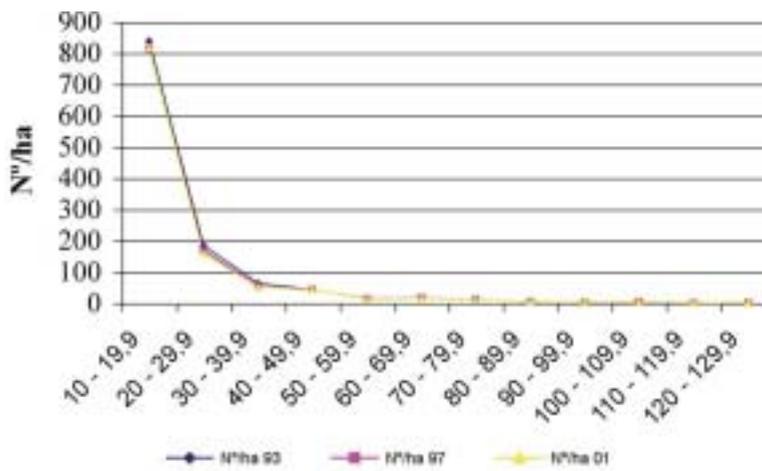


Fig. 1: Distribución diamétrica para las tres evaluaciones del bosque húmedo siempreverde.

Tabla 3: Mortalidad y reclutamiento en función al área basal (logarítmica) en el bosque húmedo siempreverde. Abreviaciones: N° = número de individuos, G = área basal, GSV = área basal de sobrevivientes, GM = área basal de individuos muertos, M%/año = mortalidad expresada por año, R%/año = reclutamiento expresado por año, Mu = área basal muerta, Mo = mortalidad determinada por el método del conteo.

Clase	N°	G 93	G 97	G 01	GSV 01	GM	M%/año	R%/año	Mu%	%Mo
10 - 19.9	882	11.07	11.31	12.03	8.64	2.70	3.60	4.67	43.02	4.88
20 - 29.9	159	6.99	6.85	7.33	3.85	1.08	2.18	2.80	17.30	1.96
30 - 39.9	70	4.96	4.46	5.02	1.08	1.04	3.03	3.17	16.57	1.88
40 - 49.9	25	5.81	6.74	7.53	2.45	0.00	0.00	3.34	0.00	0.00
50 - 59.9	21	3.28	3.42	3.37	6.01	0.26	1.08	1.43	4.21	0.48
60 - 69.9	12	4.59	4.96	5.32	3.99	0.30	0.88	2.79	4.82	0.55
70 - 79.9	13	5.22	5.32	5.54	5.87	0.00	0.00	0.78	0.00	0.00
80 - 89.9	3	3.08	3.19	3.33	3.03	0.00	0.00	1.01	0.00	0.00
90 - 99.9	3	0.97	0.97	0.98	4.40	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00
100 - 110	3	4.63	4.69	3.85	3.10	0.88	2.73	0.34	14.08	1.60
110 - 120	2	1.04	1.04	1.05	0.65	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00
120 - 130	1	2.37	2.37	2.37	0.77	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
Total	1194	54.01	55.32	57.71	49.11	6.27	1.59	2.45	100	11.34

Tabla 4: Proyección de la mortalidad y edad de cohorte en función al área basal para el bosque húmedo siempreverde.

Decadencia del cohorte (área basal)	Proyección de la edad de cohorte (años)
54.01	43.59
27.01	87.19
13.50	130.78
6.75	174.38
3.38	217.97
1.69	261.56
0.84	305.16
0.42	348.75
0.21	392.35
0.11	435.94
0.05	479.53
0.03	523.13
0.01	566.72
0.01	610.32

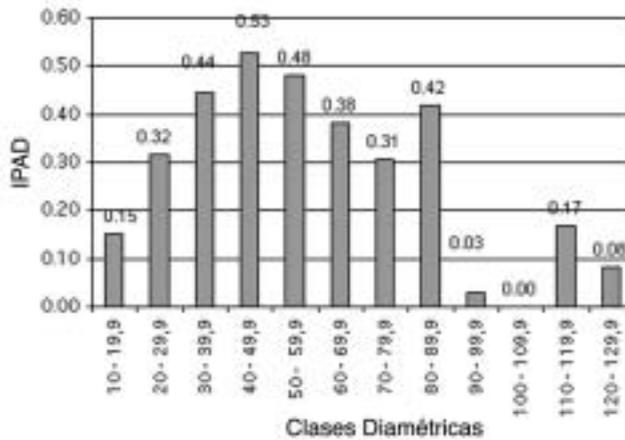


Fig. 2: Incremento periódico anual diamétrico en el bosque húmedo siempreverde.

Tabla 5: IPAD promedio en función a las variables Dawkins, posiciones y formas de copa en el bosque húmedo siempreverde.

IPAD	Forma de copa						Total
	1	2	3	4	5	Indefinida	
Posición de copa							
1	0.48	0.23	0.22	0.32	0.39		0.33
2	0.70	0.53	0.42	0.35	0.10		0.45
3	0.31	0.32	0.30	0.13	0.17		0.24
4	0.30	0.30	0.26	0.13	0.15		0.23
5	0.19	0.16	0.15	0.09	0.07		0.12
Indefinida						0.02	0.02
Total	0.46	0.33	0.25	0.13	0.11	0.02	0.24

Proyección del crecimiento

El coeficiente de determinación o la regresión elevada al cuadrado (r^2) y el error de estimación muestran al modelo inverso con mejor adaptación con un coeficiente de determinación de 0.79 y un error de estimación de 0.034 (Tabla 6).

Las curvas ajustadas en función a los modelos inverso y parabólico exponen que el

mayor crecimiento se da en las primeras clases diamétricas, para luego llegar a un máximo y descender drásticamente y posteriormente mantener un suave descenso en el modelo inverso. En cambio, el modelo parabólico presenta mayor discreción en el descenso (Figuras 3 y 4).

Los tiempos de paso y tiempos acumulados calculados en base a los incrementos ajustados en función al modelo

Tabla 6: Selección del modelo matemático para el bosque húmedo siempreverde.
Abreviaciones: Syx = error de estimación, r^2 = coeficiente de determinación.

Modelo propuesto por:	Parámetros estadísticos				
	A	B	C	Syx	r^2
Del Valle (parabólico)	0.126	-0.037	0.198	0.035	0.773
Michelis-Mertens Holling (inversa)	-6.073	0.098	167.422	0.034	0.794

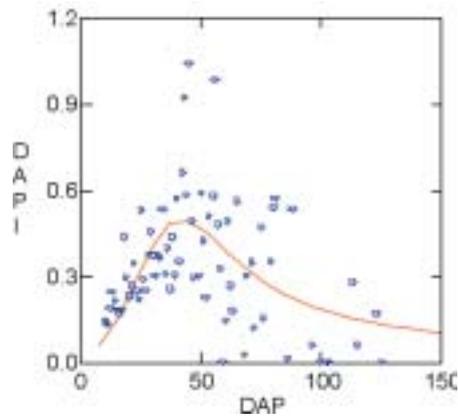


Fig. 3: Modelo inversa (BHSV).

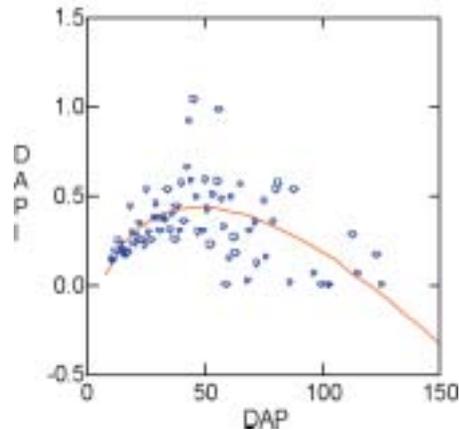


Fig. 4: Modelo parabólico (BHSV).

de crecimiento seleccionado para este bosque, determinan que, para que un individuo cualquiera llegue a la clase diamétrica superior (con 130 cm de DAP) necesita 518 años y para que llegue a los 50 cm de diámetro necesita 138 años (Tabla 7).

Incorporación y almacenamiento de biomasa y carbono

La biomasa fue estimada usando los modelos alométricos, con los que se determinó que este bosque almacena 325.8 tn/ha de biomasa, de las que 62.2 tn se encuentran en el suelo y 260.6 tn en el vuelo o en la parte aérea del bosque (Figura 5). La biomasa contiene 156.38 tn/ha de carbono, de las cuales el 75% se encuentra en la parte aérea y el 25% en el suelo. El BHSV incorpora anualmente 3.43 tn/ha de biomasa con 1.65 tn/ha de carbono, lo que muestra que este bosque en un verdadero sumidero de carbono (Figura 6).

Bosque seco semideciduo

Mortalidad y reclutamiento en función al número de individuos

El BSS registra una mortalidad de 2.97% por año y un reclutamiento de 2.64% por año; la clase diamétrica de mayor mortalidad y reclutamiento es la de 50-59.9, las dos últimas clases no presentaron ninguna alteración. La mortalidad calculada por este método determina un tiempo de vida media de 23.33 años, para posteriormente proyectar la edad de cohorte en 256 años (Tabla 8).

En abril de 1994 se registraron 1.032 individuos, la dinámica de mortalidad y reclutamiento eliminó a 114 individuos y reclutó a 72 individuos, dejando como resultado a 986 individuos de diferentes familias y especies en el registro de junio de 1997. Después de cuatro años en junio del 2001, se registraron

Tabla 7: Tiempo de pasos y acumulados del bosque húmedo siempreverde en función al modelo inverso. Abreviaciones: C. de C. = centro de clase, IPAD = incremento periódico anual diamétrico, IPADa = IPAD ajustado, T. de p. = tiempo de paso, T. A = tiempo acumulado o de espera.

Clases	C. de C	IP AD	IP ADa	T. de p.	T. A.
10-19.9	15	0.15	0.15	65.58	65.58
20-29.9	25	0.32	0.33	30.74	96.32
30-39.9	35	0.44	0.47	21.40	117.73
40-49.9	45	0.53	0.49	20.57	138.30
50-59.9	55	0.48	0.42	23.61	161.91
60-69.9	65	0.38	0.35	28.73	190.64
70-79.9	75	0.31	0.28	35.09	225.73
80-89.9	85	0.42	0.24	42.27	268.00
90-99.9	95	0.00	0.20	49.99	317.99
100-109.9	105	0.00	0.17	58.11	376.11
110-119.9	115	0.17	0.15	66.53	442.64
120-129.9	125	0.08	0.13	75.16	517.80

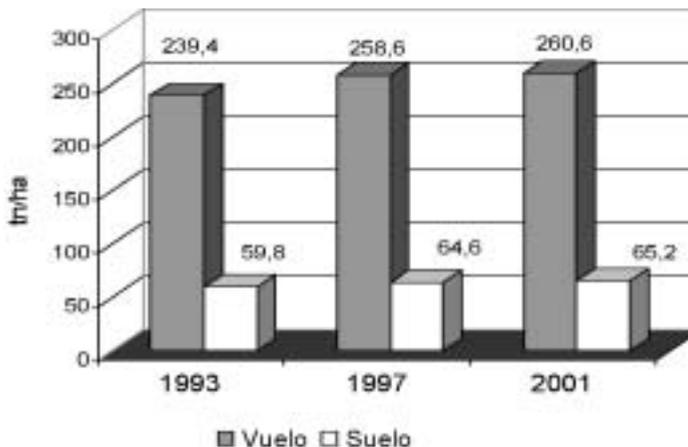


Fig. 5: Biomasa del vuelo y del suelo en el bosque húmedo siempreverde.

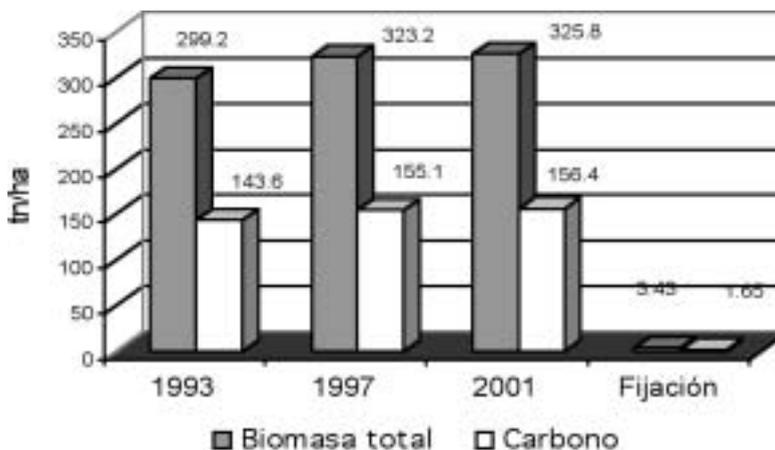


Fig. 6: Almacenamiento e incorporación (Fijación tn/ha/año) de biomasa y carbono en el bosque húmedo siempreverde.

1.005 individuos, como resultado de la mortalidad de 86 individuos y el reclutamiento de 109 individuos durante el segundo periodo de estudio. Existe una disminución de 46 individuos (4.46%) en el primer periodo de estudio y un aumento de 19 individuos (1.84%) en el segundo, pero aún sigue reducido el número de individuos iniciales (27 individuos).

La mortalidad y reclutamiento (Tabla 3) están distribuidos en la mayoría de las clases diamétricas que presentan, al igual que en el BHSV altos índices de muertes e ingresos; a pesar de esto, las distribuciones diamétricas observadas en la figura 7 permanecen casi inalteradas o con pequeñas modificaciones, que no dejan de ser la misma curva.

Tabla 8: Mortalidad, reclutamiento, tiempo de vida media y edad de cohorte para el bosque seco semidecíduo. Abreviaciones: T = número de individuos presentes en cada evaluación, Sv = número de sobrevivientes, M = mortalidad, R = reclutamiento, Tvm = tiempo de vida media, E. C. = edad de cohorte.

Clases	T 1994	T 1997	Sv 2001	T. 2001	Muertos	M%/a	R%/a	Tvm	E. C.
10 - 19.9	622	563	492	604	130	3.23	2.86	21.43	235
20 - 29.9	236	247	197	233	39	2.49	2.34	27.82	250
30 - 39.9	106	105	88	101	18	2.57	1.92	27.00	216
40 - 49.9	38	41	31	39	7	2.81	3.20	24.68	148
50 - 59.9	13	16	10	14	3	3.62	4.70	19.15	96
60 - 69.9	9	7	8	7	1	1.62	-1.86	42.67	170
70 - 79.9	6	6	6	6	0	0.00	0.00	0.00	0
80 - 89.9	2	1	0	1	2	0.00	0.00	0.00	0
Total	1032	986	832	1005	200	2.97	2.64	23.33	256.0

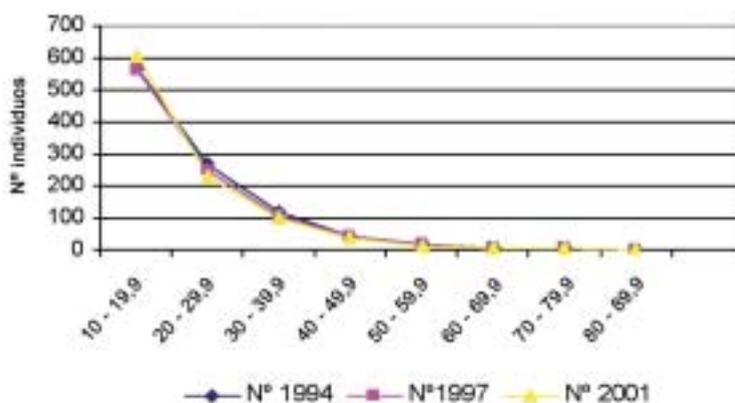


Fig. 7: Distribución diámetrica para las tres evaluaciones del bosque seco semidecíduo.

Mortalidad y reclutamiento (área basal y proyección de la decadencia y edad de cohorte)

La mortalidad del área basal es de 3.77% por año y el reclutamiento de 4.22% por año. De la mortalidad ocurrida en este bosque, el 17.15% pertenece a la clase inferior, seguida de la tercera clase (30 a 39.9) con el 12.43% y luego la segunda clase (20 a 29.9) con el 8.35% (Tabla 9). La edad

de cohorte es de 163.63 años, basada en la supuesta sobrevivencia del área basal de un individuo de 10 cm DAP (Tabla 10).

Incremento periódico anual diamétrico

En el BSS se registró un IPAD promedio de 0.43 cm/año y un IPAD máximo de 2.52 cm/año. El mayor IPAD se registra en la clase 40-49.9 con 0.59 cm/año, seguida por la clase 50-59.9 con

un IPAD de 0.43 cm/año (Figura 8). En función a las variables de Dawkins (posición y forma de copa), el mayor IPAD lo registran aquellos individuos de copa completa (1) y de posición dominante (1), seguidos por ambas interrelaciones de posición y forma de copa, mientras que los individuos de menor

crecimiento son aquellos de copa suprimida (5) y poco follaje (5) (Tabla 11).

Proyección del crecimiento

El modelo seleccionado en este bosque es el parabólico, el cual fue determinado por el

Tabla 9: Mortalidad y reclutamiento en función al área basal para el bosque seco semidecíduo
Abreviaciones: G = área basal por año, GSV = área basal de sobrevivientes, GM = área basal muerta, M% = mortalidad calculada por el método logarítmico expresada por año, R% = reclutamiento calculado por el método logarítmico expresado por año, Mu = porcentaje de área basal muerta por clase, Mo = mortalidad determinada por el método del conteo.

Clases	N°	G1994	G1997	G2001	GSV2001	GM	M%/año	R%/año	Mu%	%Mo
10 - 19.9	567	8.68	9.07	10.35	6.7	1.98	3.61	6.07	17.15	4.41
20 - 29.9	268	10.07	10.22	10.79	9.1	0.96	1.4	2.37	8.35	2.15
30 - 39.9	117	9.08	8.66	9.08	7.64	1.43	2.4	2.4	12.43	3.2
40 - 49.9	46	5.93	5.74	5.96	5.02	0.91	2.32	2.4	7.85	2.02
50 - 59.9	17	3.52	3.59	3.26	2.82	0.7	3.08	2.01	6.02	1.55
60 - 69.9	8	2.47	2.3	2.42	2.13	0.34	2.08	1.79	2.96	0.76
70 - 79.9	6	2.26	2.4	2.65	2.26	0	0	2.27	0	0
80 - 90	3	1.69	0.54	0.63	0.63	1.06	13.69	0	9.17	2.36
Total	1032	43.69	42.52	45.15	33.36	10.33	3.77	4.22	100	23.01

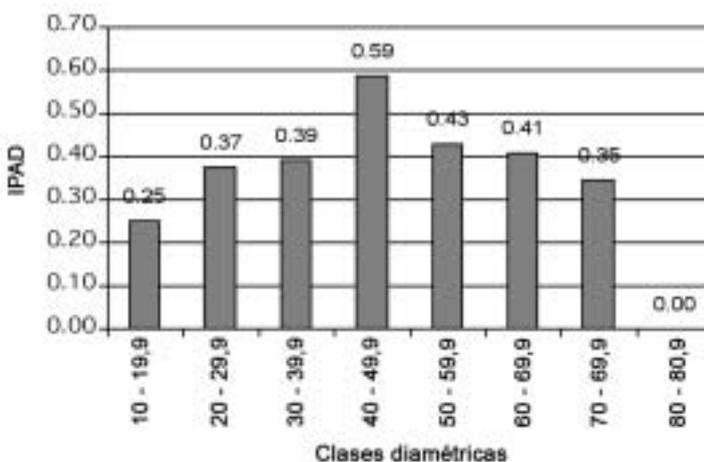


Fig. 8: Incremento periódico anual diamétrico en el bosque seco semidecíduo.

Tabla 10: Proyección de la decadencia de cohorte y edad de cohorte en función al área basal para el bosque seco semideciduo.

Decadencia de cohorte (área basal)	Proyección de la edad de cohorte (años)
43.69	18.43
21.85	30.53
10.92	42.63
5.46	54.73
2.73	66.83
1.37	78.93
0.68	91.03
0.34	103.13
0.17	115.23
0.09	127.33
0.04	139.43
0.02	151.53
0.01	163.63

Tabla 11: IPAD promedio en función a las variables Dawkins, posiciones y forma de copa en el bosque seco semideciduo.

IPAD Posición de copa	Forma de copa						Total
	1	2	3	4	5	Indefinida	
1	0.58	0.39	0.26	0.25	0.30		0.48
2	0.40	0.44	0.29	0.35	0.20	0.69	0.36
3	0.38	0.27	0.22	0.15	0.10		0.26
4	0.36	0.28	0.22	0.27	0.33		0.27
5	0.29	0.29	0.24	0.19	0.12	0.03	0.23
Indefinida						1.29	1.29
Total	0.40	0.36	0.26	0.24	0.15	1.28	0.43

coeficiente de determinación de 0.84 y el error de estimación de 0.022 (Tabla 12).

Las curvas ajustadas en función a los modelos inverso y parabólico muestran que el mayor crecimiento se da en las primeras clases diamétricas y luego llegan a un máximo para después descender lentamente (Figuras 9 y 10).

Los tiempos de paso y tiempos acumulados calculados en función a los incrementos ajustados por el modelo parabólico determinan que un individuo cualquiera requiere 292 años para llegar a la clase diamétrica superior (con 90 cm de DAP) y 122 años para llegar a los 50 cm de diámetro a la altura del pecho (Tabla 13).

Tabla 12: Selección de modelo matemático para el bosque seco semideciduo. Abreviaciones: Syx = desviación estándar, r^2 = coeficiente de determinación.

Modelo	Parámetros estadísticos				
	A	B	C	Syx	r^2
Propuesto por:					
Del valle (parabólico)	-0.026	-0.022	0.107	0.022	0.840
Micheles - Mertens Holling (inversa)	1.158	0.026	25.731	0.023	0.837

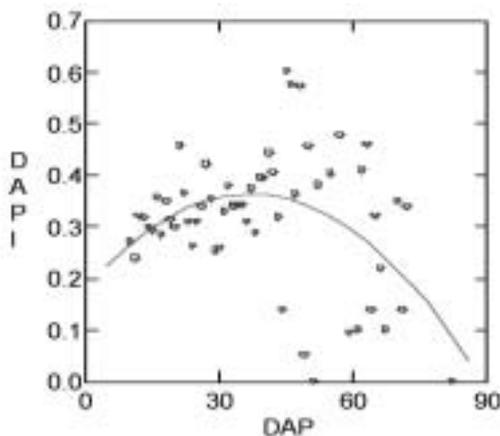


Fig. 9: Distribución diámetrica para las tres evaluaciones del bosque seco semideciduo. Modelo parabólico (BSS).

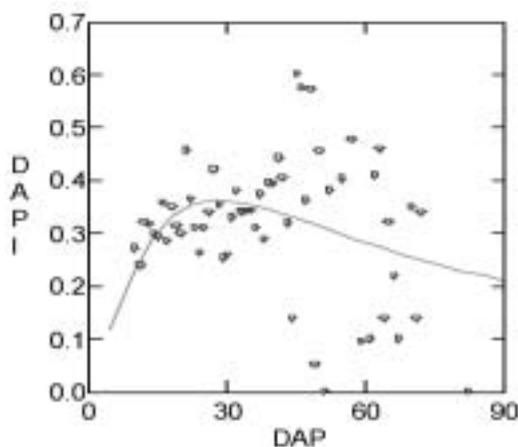


Fig. 10: Distribución diámetrica para las tres evaluaciones del bosque seco semideciduo. Modelo inversa (BSS).

Incorporación y almacenamiento de biomasa y carbono

El BSS almacena 259.85 tn de biomasa por hectárea del total, 207.85 tn se encuentra en la parte aérea o vuelo y 52 tn en el suelo, presentando una disminución de biomasa en

1997 a causa de un incendio (Figura 11). En este tipo de bosque se almacenan 259.8 tn de biomasa, que contienen 124.73 tn de carbono. En Cerro Pelao, el BSS tiene una incorporación de 0.91 tn/ha/año de biomasa con 0.44 tn de carbono, lo cual muestra que el BSS es un sumidero de carbono (Figura 12).

Tabla 13: Tiempo de pasos y tiempos acumulados del bosque seco semidecuido, calculados en función al modelo parabólico. Abreviaciones: C. de C. = edad de cohorte, IPAD = incremento periódico anual diamétrico, IPADa = IPAD ajustado, T. de P. = tiempo de paso, T. A. = tiempo acumulado.

Clases	C. De C	IPAD	IPADa	T. de p.	T. A.
10 - 19.9	15	0.25	0.29	33.92	33.92
20 - 29.9	25	0.37	0.34	29.51	63.43
30 - 39.9	35	0.39	0.35	28.66	92.10
40 - 49.9	45	0.59	0.34	29.61	121.71
50 - 59.9	55	0.43	0.31	32.10	153.81
60 - 69.9	65	0.41	0.27	36.52	190.34
70 - 79.9	75	0.35	0.23	44.06	234.40
80 - 89.9	85	0.00	0.17	57.96	292.36

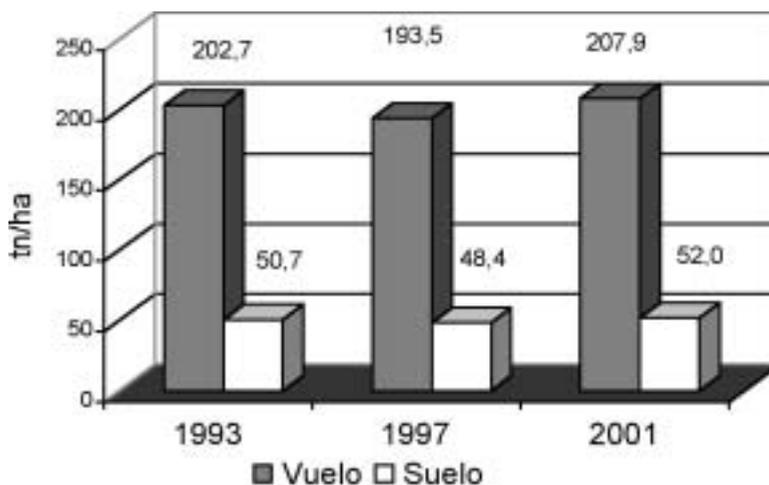


Fig. 11: Biomasa del vuelo o área y del suelo en el bosque seco semidecuido.

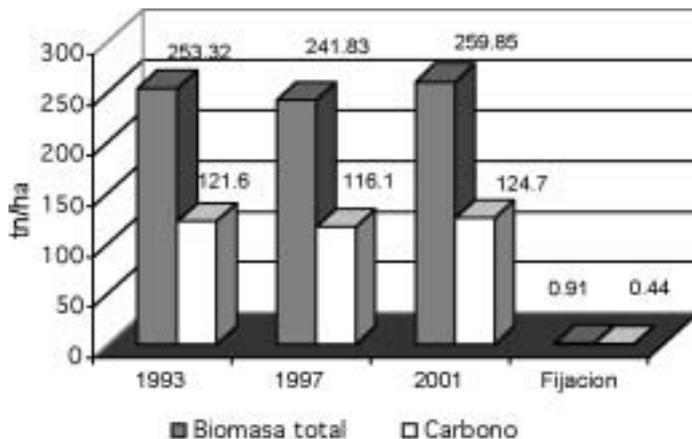


Fig. 12: Almacenamiento e incorporación (fijación th/ha/año) de biomasa y carbono en el bosque seco semideciduo.

Discusión

Mortalidad y reclutamiento

En el BHSV la mortalidad basada en método logarítmico es de 3.35% anual y considerando exclusivamente a las dicotiledóneas (excluyendo a Arecaceae y Strelitziaceae), la mortalidad es del 2.09% anual. Estos resultados concuerdan con el límite superior de los rangos determinados por Swaine et al. (1987) y Peralta et al. (1987), quienes establecen según diferentes estudios en bosques tropicales que la tasa anual de mortalidad varía de 1.5-2.5% anual y 1.8-2.25%, respectivamente. En cuanto al reclutamiento, es del 2.68% anual para todo el bosque y para las dicotiledóneas del 2.90% anual, en ambos casos es mucho mayor al determinado por Veizaga (1999) en el Choré con 0.67% anual y al determinado por Montaña (2000) en Postrevalle, quien registró 1.91% anual de reclutamiento. Estos valores sugieren una elevada dinámica y movimiento en el BHSV.

Mientras que en el BHSV, la mortalidad y el reclutamiento - calculados también en función al área basal - fueron por año del 1.59% y 2.45%, respectivamente. En cuanto a los resultados del área basal de individuos muertos en

porcentaje, la clase inferior o clase de individuos mayores o igual a 10 y menores a 20 presenta el 43.02% de la mortalidad, siendo mucho más alta que la registrada en individuos mayores a 40 cm, que fue del 23.11%, lo que expresa que existe un alto dinamismo debajo del dosel o en estratos inferiores.

En el BHSV, el tiempo de vida media y edad de cohorte determinados en base al área basal y al número de individuos es importante, puesto que el área basal da una edad media de 43.59 años y proyecta la edad de cohorte de 523 años. Esto es mucho mayor a la determinada en función a la mortalidad calculada por el número de individuo (342 años) y si vemos el tiempo requerido para que un individuo alcance el máximo diámetro o tiempos acumulados (518 años) es similar a la edad de cohorte, determinada en función al área basal.

En el bosque seco semideciduo la mortalidad es del 2.97% anual, mayor a la mortalidad de las dicotiledóneas ocurrida en el BHSV y que está fuera del rango establecido por Swaine et al. (1987). Mientras que resulta ser contrario a lo registrado por Guzmán (1999). Probablemente esto implicaría que existen periodos con mayor mortalidad, por lo que se requiere de mayor número de años para definir

la tasa de mortalidad de esta formación boscosa. El reclutamiento en este tipo de bosque es del 2.64% anual, siendo mayor al presentado en el BHSV y mayor a la mortalidad, lo que determina una ganancia en abundancia y por supuesto en biomasa. Esta recuperación del ecosistema expresada por el mayor porcentaje de reclutamiento se debe a que ocurrieron incendios en años anteriores o durante el intervalo entre la primera y segunda medición.

En el BSS la vida media es de 23.33 años, determinando una vida de cohorte de 257 años, siendo menor a la vida media del BHSV. Cabe analizar que debido al incendio sucedido en este bosque, se ha presentado otro resultado en función al área basal y al análisis de edad de cohorte, lo que elevó a la mortalidad y por lo tanto disminuyó el valor de la edad de cohorte, siendo esta la razón por la que este bosque presenta un tiempo de vida media de 18.43 años y una edad de cohorte de 164 años.

Incremento periódico anual diamétrico

En los diferentes estudios realizados en bosques bolivianos, el IPAD promedio presenta resultados de 0.5 cm/año para la Chiquitanía (Contreras et al. 1996). En la zona del Choré, Veizaga (1999) determinó el IPAD en 0.45 cm/año y Saravia & Leaños (1998) en el bosque de Chimanes determinaron al IPAD en 0.34 cm/año. En nuestro estudio, el BHSV presentó un IPAD promedio de 0.24 cm/año, que es menor al presentado por los anteriores estudios realizados en diferentes bosques bolivianos. Tal vez este IPAD – que es notoriamente menor - se deba a que este bosque se encuentre en estado clímax. Mientras que para el BSS de Cerro Pelao, el IPAD promedio es de 0.43 cm/año, que se aproxima al obtenido por Contreras et al. (1996) en la Chiquitanía con 0.5 cm/año. Aunque se trata de la misma formación ecológica, en este estudio se aplicó mayor número de observaciones durante más tiempo.

El BSS presenta mayor IPAD promedio que el BHSV, lo que estaría mostrando en forma

preliminar que los bosques secos semidecuidos estudiados presentan mayor crecimiento promedio anual que los bosques húmedo siempre verdes. Esto está respaldado por la investigación realizada por Contreras et al. (1996) en la Chiquitanía y por Veizaga (1999), Saravia & Leaños (1998) en los bosques del Choré y Chimanes, respectivamente. Quizás es debido a que los bosques secos semidecuidos presentan una menor dispersión del incremento periódico anual, menor número de individuos y consecuentemente concentra su crecimiento en menor número de árboles. Además, el BSS presenta un dosel más abierto que el BHSV y consecuentemente existe una mayor disponibilidad lumínica, incidiendo directamente en los valores promedio de crecimiento.

Tiempos de paso y acumulados

Los tiempos de paso determinan los tiempos acumulados. Para que un individuo del BHSV de Los Fierros alcance 50 cm de DAP se necesitan 138 años, valor que es mayor al requerido por un individuo del bosque semidecuido de Cerro Pelao que más bien necesita 122 años, partiendo desde los 10 cm de DAP. Si comparamos los resultados encontrados en este estudio con los realizados por otros autores, Saravia & Leaños (1998) en su estudio de crecimiento en el bosque Chimanes reportaron que para que un individuo alcance los 50 cm de DAP requieren 132 años desde su germinación. Otro estudio realizado por Veizaga (1999) en la zona del Choré determinó que un individuo de 50 cm DAP necesita 106 años, partiendo desde los 10 cm de DAP. Por otro lado, en el bosque experimental de Postrevalle (bosque de montaña), Montaña (2000) determinó que un individuo alcanza los 50 cm después de 95 años, partiendo desde los 10 cm de DAP. Estos valores validan nuestros resultados y muestran que los individuos de los bosques tropicales necesitan en promedio aproximadamente 100 años para alcanzar los 50 cm de DAP, pero esto

puede variar: existen individuos de algunas especies que requieren menor tiempo y otras que necesitan más tiempo.

Biomasa y carbono

Como es de suponer, el bosque húmedo siempreverde de Los Fierros presenta una mayor biomasa que el bosque seco semidecuido del Cerro Pelao. En el BSS se registró una considerable pérdida de biomasa de la primera evaluación respecto a la segunda, debido a un incendio ocurrido durante este periodo de estudio, en cambio el BHSV presenta un constante aumento de biomasa.

El BHSV presentó 299.20 tn/ha de biomasa en la primera medición, aumentando en la segunda a 323.20 tn/ha y a 325.79 tn/ha de biomasa en la tercera, lo que muestra una incorporación de biomasa seca de 3.43 tn/ha/año con 1.65 tn de carbono. Por otro lado, el BSS presentó 253.20 tn/ha de biomasa en 1994 y 241.83 tn/ha en 1997; en 2001 aumentó a 259.85 tn por hectárea, lo que muestra una ligera disminución de 11 tn/ha en el primer intervalo, para luego tener un aumento de 18.20 tn/ha, dando una incorporación de biomasa de 0.91 tn/ha/año las que contienen 0.44 tn de carbono.

Brown et al. (1989), Brown & Lugo (1992) y Dauber et al. (2000) mencionan valores estimados de biomasa en Brasil, específicamente en la Amazonía (en la parte sur del Río Amazonas), reportando valores de biomasa entre 175 y 397 tn/ha, rango que engloba la cantidad de biomasa determinada para el BHSV y el BSS de nuestro estudio. Phillips et al. (1998) derivaron relaciones de diámetro/biomasa para árboles individuales, determinando en función a tres zonas cada una de 1 ha, que la biomasa del bosque amazónico central es de 353 tn/ha, cantidad casi similar a la del bosque húmedo siempreverde de nuestra investigación que en el año 2001 registró 325.8 tn/ha. Este mismo autor determinó la ganancia de biomasa en esos tres sitios, resultando en 30 tn/ha durante

un periodo de 1970-1997, concluyendo que el bosque incorpora anualmente 1.11 tn/ha/año, cantidad que es menor a la incorporación de biomasa del BHSV de Los Fierros y mayor al del BSS de Cerro Pelao. En la Amazonía peruana, Phillips et al. (2001) determinaron una ganancia de carbono de 0.62 tn/ha/año, menor a la registrada en el BHSV de Los Fierros con 1.28 tn/ha/año y mayor a la del BSS de Cerro Pelao.

Los resultados de este estudio y otros comparados muestran que existe una ganancia de biomasa y consecuentemente de carbono en los dos tipos de bosque estudiados. Pero los resultados aquí analizados simplemente no nos permiten definir las causas de este aumento del almacenamiento de carbono en diferentes bosques neotropicales. Lo que sí permite especular que estos cambios pueden ser una respuesta al cambio climático.

Conclusiones

La estructura de ambos tipos de bosque no cambia, como se observa en la distribución diamétrica de las tres evaluaciones. Los individuos muertos y que ascendieron a la clase inmediata superior son reemplazados por aquellos reclutados, que mantienen la estructura del bosque y muestran que la dinámica de estos bosques es determinada por la mortalidad (claros), el reclutamiento y el crecimiento en las diferentes clases diamétricas.

En el cálculo de la mortalidad y reclutamiento es muy importante tomar en cuenta el área basal, puesto que representa el grado de cobertura de los individuos dentro del bosque y porque la proyección de la edad del bosque considerado como cohorte es similar al tiempo que requiere un individuo cualquiera para alcanzar el diámetro máximo (tiempos acumulados).

El bosque seco semidecuido presenta mayor incremento periódico anual diamétrico que el bosque húmedo

siempreverde, debido a que presenta una menor dispersión del incremento periódico anual, un menor número de individuos y consecuentemente concentra su crecimiento en menor número de árboles.

El uso de relaciones alométricas o funciones matemáticas para estimar la cantidad de biomasa y por lo tanto de carbono resultó ser práctica, proporcionando resultados confiables y de bajo costo. Esta metodología adoptada permite hacer comparaciones tanto en el espacio como en el tiempo.

Ambos tipos de bosques tienen un potencial mitigador del carbono atmosférico (CO₂), ya que incorporan entre 0.44 a 1.65 tn/ha/año y almacenan de 124.7 a 156.4 tn/ha de carbono, siendo el bosque húmedo siempre verde el que incorpora y almacena una considerable mayor cantidad de biomasa y por consiguiente de carbono, que el bosque seco semidecídulo.

Agradecimientos

Nuestros sinceros agradecimientos a las instituciones que colaboraron en la ejecución del presente estudio y en especial al Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, a la Universidad Autónoma Gabriel René Moreno de Santa Cruz de la Sierra, al Proyecto Rainfor y para aquellos comunarios de las poblaciones próximas al Parque Nacional Noel Kempff Mercado, quienes colaboraron en las diferentes evaluaciones de las PPM. Igualmente agradecemos a los profesionales que colaboraron en la instalación y mediciones iniciales realizadas en ambas áreas de estudio.

Referencias

Acosta, M., J. D. Etchevers, C. Monreal, K. Quednow & C. Hidalgo. 2001. Un método para la medición de carbono almacenado en la parte aérea de sistemas con vegetación natural e inducida.

- Colegio de Postgraduados, Universidad Benito Juárez de Oaxaca, Oaxaca. 11 p.
- Araújo, T. M., N. Higuchi & J.A. Carvalho Jr. 1996. Comparação de métodos para determinar biomassa na região Amazônica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 68(1): 35-41.
- Brown, S., M. Burnham, M. Delaney, M. Powel & R. Vaca. 1997. Inventario y compensaciones de carbono para el caso del proyecto de acción climática Noel Kempff Mercado. Fundación Amigos de la Naturaleza (FAN). Santa Cruz. 34 p.
- Brown, S., A. J. R. Gillespie & A. E. Lugo. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35: 881-902.
- Brown, S. & A. E. Lugo. 1992. Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. *Interciencia* 17: 8-18.
- Carvalho, J. A., N. Higuchi, T. M. Araujo & J. C. Santos. 1998. Combustion completeness in a rainforest clearing experiment in Manaus, Brazil. *Journal of Geophysical Research—Atmospheres* 103(D11): 13195–13199.
- Carvalho, J. A., J. M. Santos, J. C. Santos, M. M. Leitão & N. Higuchi. 1995. A tropical rainforest clearing experiment by biomass burning in the Manaus region. *Atmos. Environ.* 29: 2301-2309.
- Chambers, J. Q., J. dos Santos, R. J. Ribeiro & N. Higuchi. 2001. Tree damage, allometric relationships, and aboveground net primary production in central Amazon forest. *Forest Ecology and Management* 5348:1–12.
- Contreras F., W. Cordero & J. Licona. 1996. Tiempos de pasos para cuatro especies forestales de Lomerio. *Boletín BOLFOR* Santa Cruz (8/98): 1-4.
- Dauber G., J. Terán & R. Guzmán. 2000. Estimaciones de biomasa y carbono en bosques naturales de Bolivia.

- Superintendencia Forestal, Santa Cruz. 32 p.
- Fearnside, M. 1994. Biomassa das florestas amazônicas brasileiras. Pp. 95-124 En: Anais Seminario Emissao x Sequestro de CO₂: uma nova oportunidade de negocios para o Brasil, Porto Alegre, Companhia Vale do Rio Doce, Rio de Janeiro.
- Fearnside, P. M. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology. Manage.* 90: 59-87.
- Finegan, B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. CATIE, Turrialba. 170 p.
- Guzmán, E. 1999. Mortandad y reclutamiento en dos tipos de bosques del Parque Nacional Noel Kempff Mercado y sus alrededores. Tesis de Ingeniería, Carrera Ingeniería Forestal. Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. 45 p.
- Hegarty E. E. & G. Caballe. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. Pp. 313-336 En: Putz, F. E. & H. E. Mooney (eds.) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Killeen, T. 1994. Historia natural y biodiversidad del Parque Nacional Noel Kempff Mercado (Plan de manejo – Componente científico). Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Missouri Botanical Garden y Fundación Amigos de la Naturaleza, Santa Cruz. 260 p.
- Killeen, T. J., B. T. Louman & T. Grimwood. 1990. La ecología paisajística de la región de Concepción y Lomerío en la provincia Ñuflo de Chávez, Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 16: 1-45.
- Montaño, T. 2000. Evaluación de la dinámica de un bosque de montaña en el Departamento de Santa Cruz, Bolivia. Tesis de Ingeniería, Carrera Ingeniería Forestal. Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. 60 p.
- Peralta, R., H. S. Hartshorn, D. Lieberman & M. Lieberman. 1987. Reseña de estudios a largo plazo sobre composición y dinámica del bosque tropical en La Selva. Costa Rica. En: Clark, D.S., R. Dirzo & N. Fetcher (eds). *Ecología y Ecofisiología de Plantas en los Bosques Mesoamericanos*. *Revista de Biología Tropical* 35. Suplemento 7: 23-40.
- Phillips O., Y. Malhi, N. Higuchi, W. I. Laurence, P. Nuñez, R. Vasquez, S. Laurence, L. Ferreira, M. Stern, S. Brown & J. Grace. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plot. *Science* 282:439-442.
- Phillips O., P. Nuñez, Y. Malhi & R. Vasquez. 2001. Amazonía peruana. Efecto sumidero de carbono. *Revista Ciencia y Sociedad de Lima* 22: 1-22.
- Saravia, P. & C. Leaños. 1998. Estimaciones preliminares del incremento diamétrico. Documento técnico 67/1998. BOLFOR, Santa Cruz.
- Swaine, M. D., D. Lieberman & F. E. Putz. 1987. The dynamic of tree population in tropical forest. *Journal Tropical Ecology* 3 (4): 356-366.
- Veizaga, B. 1999. Dinámica y determinación preliminar del incremento diamétrico en el Bosque Experimental Elías Meneses. Tesis de Ingeniería, Carrera Ingeniería Forestal. Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. 66 p.

Artículo recibido en: Septiembre de 2003.

Manejado por: Mónica Moraes

Aceptado en: Mayo de 2006.