

Estructura poblacional de la palmera endémica *Parajubaea torallyi* (Mart.) Burret en zonas aprovechadas del Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Chuquisaca, Bolivia)

Population structure of the endemic palm *Parajubaea torallyi* (Mart.) Burret in harvested zones of the Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Chuquisaca, Bolivia)

L. Natali Thompson B.¹, Mónica Moraes R.¹ & Mario Baudoin W.²

¹Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077 – Correo Central, La Paz, Bolivia

Email: natlii_haia@yahoo.com, monicamoraes@accelerate.com

²Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés,

Casilla 10077 – Correo Central, La Paz, Bolivia

e-mail: mario.baudoin@gmail.com

Resumen

Parajubaea torallyi es una palmera endémica de los valles interandinos de Bolivia, está considerada “en peligro” y es aprovechada localmente. Se realizó un estudio exploratorio de su población en el Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Chuquisaca). Se distinguieron ocho categorías de crecimiento en base a su morfología, altura, estado reproductivo y posibles presiones por el uso. Se evaluó su estructura poblacional por categorías de crecimiento en cinco zonas comunales con aprovechamiento, estableciendo por zona 3-4 parcelas temporales de 600 m². Se aplicó un análisis de conglomerados para ver si las similitudes en la estructura poblacional se daban a nivel de zonas o parcelas y un análisis de correspondencia para advertir el ordenamiento de las categorías en función a la densidad de las mismas. A nivel general, la estructura poblacional presentó una distribución a manera de J invertida, con buena representación de semillas, plántulas y juveniles (39.9%, 48.4% y 10%, respectivamente) y disminución casi exponencial de las siguientes categorías (0.8, 0.3, 0.1, 0.4 y 0.1%). A nivel local, la estructura poblacional varió entre zonas, existiendo dos tipos de distribuciones: una continua, a manera de J invertida y otra bimodal, discontinua, con reducida representación de juveniles y subadultos ($\leq 0.1\%$). En el análisis de conglomerados las estructuras poblacionales se agruparon por zonas comunales. De acuerdo al análisis de correspondencia, la distribución de juveniles y subadultos estuvo inversamente correlacionada con la de palmeras mayores a 20 m. Se concluye que *P. torallyi* presenta indicios de auto-regeneración; pero, a nivel local tiene limitaciones en el reclutamiento de juveniles que podría ser resultado de la regulación poblacional denso-dependiente y la reducida disponibilidad de hábitats con condiciones adecuadas para su regeneración. La zonificación comunal reflejó diferencias en las características poblacionales de *P. torallyi* y puede ser útil para planificar su conservación y manejo.

Palabras clave: Estructura poblacional, *Parajubaea torallyi*, Endémica, Bolivia.

Abstract

Parajubaea torallyi is an endemic palm of the interandean valleys of Bolivia. It is considered “endangered” and is used locally. An exploratory study of its population was carried out in the Natural Area of Integrated Management El Palmar (Chuquisaca). Eight growth stages or categories were used on the basis of morphology, height, reproductive state and possible pressures from use. Its growth stage population structure was evaluated in five harvested communal zones, 3-4 temporary plots, each of 600 m², were located per communal zone of 600 m². Cluster analyses were carried out to see if similarities in population structure were given at the zone or plot level and an analysis of correspondence to detect categories as a function of density. In general, the population structure presented an inverted J distribution, with good presence of seeds, seedlings and juveniles (39.9%, 48.4% and 10% respectively) and an almost exponential decrease in the following stages (0.8, 0.3, 0.1, 0.4 and 0.1%). At the local level, population structure varied among zones, existing two types of distributions: a continuous one, like an inverted J and another bimodal, discontinuous, with reduced representation of juveniles and subadults ($\leq 0.1\%$). In the cluster analyses population structures were grouped by communal zone. According to the cluster analyses, the distribution of juvenile and subadults was inversely correlated with that of palms taller than 20 m. We conclude that *P. torallyi* presents indications of regeneration but that at the local level it has limitations in juvenile recruitment that could be due to dense-dependent population regulation and reduced availability of habitat suitable for regeneration. The communal zonation used reflected differences in population characteristics of *P. torallyi*, and can be useful to plan its conservation and management.

Keywords: Population structure, *Parajubaea torallyi*, Endemic, Bolivia.

Introducción

Uno de los mayores retos para la conservación y manejo sostenible de los recursos biológicos es mantener poblaciones viables en sus entornos naturales (CBD 1992). En este sentido, las especies endémicas, amenazadas y aquellas con mayor potencial de uso sostenible son consideradas prioritarias (CBD 1992, MDSP 2001). Las especies endémicas tienen mayor riesgo de extinción, porque son más susceptibles a la degradación de su hábitat y a erosión genética debido a su reducido número de poblaciones (Lubchenco *et al.* 1991, García 2002). No obstante, el grado de vulnerabilidad de cada especie depende de sus características biológicas y del ambiente en que se desarrolla (Lubchenco *et al.* 1991, García 2002).

Entre las especies endémicas, aquellas utilizadas por el hombre requieren atención a corto plazo, porque su uso insostenible

provocaría la extinción local de sus poblaciones o la pérdida de su variabilidad genética. En este sentido las palmeras son un grupo importante, ya que su rol histórico y aprovechamiento en las culturas humanas es ampliamente reconocido (Johnson 1997). Las palmeras son fuente primaria de diversos productos útiles, ya sean alimentos, fibras, combustibles, medicinas, materiales de construcción, productos químicos e industriales entre otros (Johnson 1988, Balick & Beck 1990). Por lo tanto, su manejo adecuado contribuirá no sólo a su conservación, sino también al desarrollo sostenible de poblaciones humanas (Moraes 1996). La palmera de montaña *Parajubaea torallyi* (Mart.) Burret es una especie endémica, prioritaria en cuanto a acciones para su conservación y manejo sostenible (Moraes 1996, 1998). Según criterios de amenaza de la UICN, esta planta está catalogada “en peligro” (Johnson 1988, Moraes 1998). Es considerada una rareza biológica y biogeográfica, ya que

crece en hábitats poco característicos para la familia de las palmeras, en áreas de baja precipitación y a elevadas altitudes, llegando hasta los 3.400 m (Cárdenas 1970, Moraes 2004, Ribera & Liberman 2006).

El interés en el manejo sostenible de *P. torallyi* se debe a que es una de las nueve especies seleccionadas para la elaboración de planes de manejo sostenible de palmeras nativas de Bolivia (Moraes 1996). Esta planta es fuente de múltiples recursos para las poblaciones humanas locales. Los frutos y semillas de esta palmera son usados con fines alimenticios y de forraje, las hojas y troncos como materiales de construcción y las fibras de sus hojas para la elaboración de utensilios domésticos, sogas y artesanías (Moraes 2004, Thompson 2007). La mayoría de los usos se dan con fines de subsistencia, sin embargo las semillas y artesanías también son comercializadas a pequeña escala; siendo las semillas la principal fuente de ingresos económicos para familias de escasos recursos (Ribera & Liberman 2006). Aunque se tienen referencias del estado de conservación y aprovechamiento de *P. torallyi*, no se tienen datos de las poblaciones de esta especie ni del efecto del manejo tradicional de las mismas (Sánchez & Brugioni 2003). Además, debido al escaso conocimiento de la biología de esta palmera y del ambiente en que se desarrolla, no se cuenta con los elementos necesarios para incorporar supuestos reales en estudios de dinámica poblacional o del impacto de los usos.

En este trabajo se presenta un análisis exploratorio de la estructura poblacional de *P. torallyi* en zonas aprovechadas del Área Natural de Manejo Integrado El Palmar. Uno, con el fin de evaluar preliminarmente el estado de la población y la existencia de categorías críticas de esta especie en zonas aprovechadas. Dos, se comparan zonas comunales para evaluar si esta zonificación podría ser útil para realizar planes de conservación y manejo, ya que si las características poblacionales de la palmera varían entre zonas, diferentes estrategias podrían requerirse entre ellas. Por último, se

analiza la estructura poblacional para proponer hipótesis sobre el comportamiento ecológico e historia de reclutamiento de *P. torallyi*, que sirvan de base para futuros estudios poblacionales.

Área de estudio

El estudio fue realizado en el Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Prov. Zudañez, Chuquisaca), un área protegida situada a 165 km al NE de la ciudad de Sucre (Guerra *et al.* 1997, MDSP & SERNAP 2001). El área contiene dos subpoblaciones de *P. torallyi* enclavadas en una región de valles secos entre los 2.400 m y 3.200 m de altitud (Guerra *et al.* 1997, Moraes 1998, Ribera & Liberman 2006). El muestreo se realizó en la subpoblación denominada localmente Palmar Grande (18°37'23" – 18°43'14" S y 64°52'38" - 64°56'36" W), donde *P. torallyi* ocupa un área de 24 km² (Anibarro 1994, MDSP & SERNAP 2001).

La región es típica de la Cordillera Central de los Andes; presenta valles profundos, laderas de fuerte inclinación y mesetas elevadas (Ribera & Liberman 2006). En el área de los palmares, las temperaturas promedio son 8°C (mín.) y 15°C (máx.) y la precipitación llega a 1000 mm anuales por la presencia de lluvias orográficas y alta frecuencia de neblinas nocturnas (Ribera & Liberman 2006). La vegetación varía según la exposición y humedad de las laderas; predominando gramíneas, arbustos dispersos (p.e. *Baccharis* spp.) y kewiñas aisladas (*Polylepis tomentella*) en exposición NE; en laderas expuestas al SW la cobertura arbórea - arbustiva es mayor, con presencia de pino de monte (*Podocarpus parlatorei*), aliso (*Alnus acuminata*) y *Polylepis neglecta* (Guerra *et al.* 1997).

En Palmar Grande no existen áreas sin intervención humana. Los palmares son utilizados para diversos fines: pastoreo de ganado vacuno, agricultura, extracción de recursos de la palmera y de otras especies vegetales (Ribera & Liberman 2006, Thompson 2007). Aunque cinco comunidades campesinas acceden a los recursos de las palmeras, sólo la

Comunidad El Palmar está asentada en medio de esta zona. No existe una zonificación en cuanto a los usos de los palmares, ya que éstos se aprovechan simultáneamente para varios fines. Sin embargo, los pobladores de El Palmar, nombran sectores del bosque y los delimitan de acuerdo a características ambientales, como topografía, fauna o vegetación característica.

Especie de estudio

Parajubaea torallyi (Mart.) Burret (Arecaceae) –localmente llamada palma del “janch’icoco”– es una especie arbórea heliófila de larga vida (Moraes 1996). Su tronco único puede alcanzar 26 m de altura y 70 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) (Montecinos *et al.* 1996, Moraes 2004). Las hojas pinnadas tienen hasta 7 m de longitud (N. T., obs. pers.). Tiene inflorescencias interfoliarias de 1 m de largo que producen hasta 100 frutos por inflorescencia (Cárdenas 1970, Moraes 1996). Cada planta sostiene de una a siete infrutescencias en diferentes etapas de maduración, de ellas se desprenden gradualmente los frutos maduros (N. T., N. obs. pers.), cada uno de los cuales contiene un endocarpo de una a tres semillas (Carretero 1999). La palmera *P. torallyi* crece en grupos densos o en agregados dispersos, junto a bosques semidecídulos o siempreverdes, entre arbustos o en pastizales de montaña (Cárdenas 1970, Moraes 2004, Thompson 2007).

En el área de estudio, los pobladores locales utilizan varios recursos de *P. torallyi* (Ribera & Liberman 2006). Los frutos son empleados como forraje para el ganado vacuno y porcino; estos animales sólo consumen el pericarpo y el mesocarpo fibroso de los frutos que encuentran en el suelo, no ingieren el endocarpo que contiene las semillas. Los pobladores recogen los endocarpos que quedan en el suelo y los dejan al sol para poder extraer las semillas enteras, ya sea para consumo local o para su comercialización (Anibarro 1994, Thompson 2007).

Los troncos y las hojas de individuos con tronco son utilizados con fines de construcción.

En el primer caso se utilizan mayormente las palmeras que caen naturalmente; en el segundo caso se cosechan los raquis de las hojas más grandes, dejando las hojas nuevas para que las palmeras continúen su desarrollo. Por otra parte, las hojas de individuos jóvenes son utilizadas para la elaboración de artesanías, sogas y utensilios domésticos; en estos casos los recolectores extraen las fibras de las pinnas cerradas de las hojas jóvenes, y dejan los raquis y las pinnas abiertas para que continúe el desarrollo de las mismas (Thompson 2007).

Métodos

Selección de zonas comunales

Inicialmente se realizó un taller con la Comunidad El Palmar para elaborar mapas parlantes del área de estudio (Cox 1996). En estos mapas se documentaron nombres y usos de varias zonas del Palmar Grande. En este trabajo, estas zonas son denominadas comunales, debido a que sus nombres y límites son los que tradicionalmente emplea la comunidad.

Para obtener información detallada de las zonas se realizaron entrevistas semiestructuradas. En éstas se indagó respecto a los usos de los palmares, abundancia de *P. torallyi* y sitios específicos de recolección de recursos de las palmeras. De acuerdo a las entrevistas, en el área no existen sitios específicos por uso, ni sitios sin uso que sirvan de control. Por esto, se decidió comparar zonas comunales, ya que si las características poblacionales de la palmera varían entre zonas, esta zonificación podría ser útil para realizar planes de conservación y manejo de *P. torallyi*.

En base a las entrevistas se elaboró una lista de las zonas que tuvieron mayor número de reportes de recolección de semillas u hojas o mayor abundancia de palmeras. Se eligieron cinco zonas de la lista en función al acceso logístico y disponibilidad de guías locales. Los nombres y las características principales de las zonas están resumidas en la tabla 1.

Categorías de crecimiento

Considerando que el crecimiento, supervivencia y fecundidad de las plantas varían notablemente entre individuos de la misma edad, se describió la estructura de la población de *P. torallyi* por categorías de crecimiento (Silvertown & Lovett 1993, Akcakaya *et al.* 1999). En principio se diferenciaron las categorías básicas en base a criterios morfológicos de las palmeras: semillas, plántulas (hojas no divididas), juveniles (con hojas divididas, sin tronco), subadultos (con tronco, no reproductivos) y adultos (con tronco, reproductivos) (Pinard & Putz 1992, Paniagua 1998). Posteriormente, algunas de estas categorías fueron subdivididas como resultado de observaciones de campo, datos del estado reproductivo en relación a la altura de la palmera, la proporción de individuos reproductivos por clase de altura y posibles presiones a las que son sometidas las diferentes categorías de las palmeras en relación al uso (Akcakaya *et al.* 1999).

Para identificar las presiones por categoría de crecimiento de la palmera se indagó acerca de las prácticas de cosecha de *P. torallyi* mediante entrevistas abiertas. Se cubrieron aspectos como: los usos que dan a las palmeras, las partes empleadas para cada tipo de uso, las características de las palmeras cosechadas (p.e. tamaño de la palmera o de las hojas, presencia o ausencia de tronco) y la forma de extracción del recurso. Se incluyeron a las semillas como la primera categoría de crecimiento debido a que podría existir alta mortalidad en esta etapa, ya que su recolección es una de las principales actividades en el área de estudio.

Muestreo de la población

Se muestrearon las categorías de crecimiento de *P. torallyi* estableciendo tres a cuatro parcelas temporales de 20 x 30 m² en cada zona seleccionada. La forma de las parcelas fue rectangular para incrementar la eficiencia del muestreo debido a la distribución agregada

de *P. torallyi* (Elzinga *et al.* 2001). Cada parcela fue subdividida en subparcelas de 5 x 10 m² para evitar el conteo repetido de los individuos y submuestrear categorías con abundantes individuos (Hall & Bawa 1993, Peña-Claros & Zuidema 2000).

Las parcelas fueron ubicadas en campo tomando como referencia la senda que atraviesa al bosque y dos números aleatorios: uno para la distancia en metros a recorrer sobre la senda y otro que determinó la distancia perpendicular a la senda. Para evitar que las parcelas estuvieran agrupadas, cada nueva parcela fue ubicada a partir del último punto muestreado. Se consideró una distancia mínima de 100 m entre parcelas procurando la independencia de las muestras (Greenwood 1999).

En cada parcela, se registró la altura y el estado reproductivo de todos los individuos con tronco. La altura fue medida de la base, encima del cono de las raíces, hasta el inicio de la vaina foliar. En individuos mayores a 3 m se estimó la altura con un clinómetro (SUUNTO), y se calculó la altura de la palmera en base a fórmulas que se aplican según la pendiente (Tórrez 2000). El estado reproductivo fue determinado en base a la presencia o ausencia de inflorescencias o infrutescencias. También fueron registradas y medidas todas las palmeras juveniles con hojas mayores a 2 m, de la base al inicio de las fibras amarillas más jóvenes.

Las semillas, plántulas y juveniles menores a 2 m fueron contabilizadas en seis subparcelas ubicadas sistemáticamente dentro de la parcela. No se tomó un registro individual del tamaño por su abundancia (Hall & Bawa 1993). Se usó el promedio de individuos de cada categoría de crecimiento por subparcela para caracterizar las parcelas.

En el caso de semillas, sólo se registraron endocarpos en buen estado, siendo discriminados por su aspecto y variación en el peso los que contenían semillas podridas, secas o inmaduras. Ya que cada endocarpo puede contener una a tres semillas viables (Carretero 1999), se obtuvo una muestra de 100 endocarpos a partir del total recogido en las subparcelas y se caracterizó la

Tabla 1. Principales características de las zonas comunales estudiadas en Palmar Grande (ANMI – El Palmar, Chuquisaca).

Zona	Topografía/ Exposición	Vegetación	Usos	Quema	Referencias geográficas
Monte Kimray	Ladera SW	Bosque siempreverde de <i>Podocarpus parlatorei</i> (pino de monte) y <i>Alnus acuminata</i> (aliso), con palmeras emergentes dispersas	Cosecha de frutos para el ganado porcino, extracción de hojas y pastoreo de ganado vacuno	L e v e s indicios de quema	18° 41' 48.4" S – 64° 54' 38.7" W 2.910–2.970 m
Palma Cuesta	Ladera que sigue una quebrada NNE – NNW	Mosaico de parches de <i>P. torallyi</i> y matorrales abiertos de <i>Baccharis</i> spp. (t'hola). Con <i>Polylepis</i> sp. (kewiña) en la parte más alta y <i>Myrcianthes cisplatensis</i> (sawinto) en la parte más baja	Extracción de semillas y hojas, pastoreo de ganado vacuno y porcino	Indicios de quema intensa	18° 41' 47.9" S – 64° 55' 38.3" W 2.900–3.050 m
Palma T'uqu	Laderas adyacentes NNW y SSW	Rodal de palmeras con sotobosque arbustivo de <i>Dodonaea viscosa</i> (ch'ágatea) o con bosque bajo de <i>Podocarpus parlatorei</i> (pino de monte)	Extracción de semillas y pastoreo de ganado vacuno	Indicios de quema intensa	18° 40' 30.0" S – 64° 55' 29.1" W 2.800–2.950 m
Say'tu Meq'a	Conjunción de laderas SSE – EES	Bosque siempreverde de <i>Podocarpus parlatorei</i> (pino de monte) con grupos de palmeras emergentes. Zona húmeda con presencia de <i>Waimania</i> sp., helechos en el sotobosque y abundantes epifitas	Extracción de semillas y pastoreo de ganado vacuno	Indicios de quema intensa	18° 40' 56.9" S – 64° 54' 54.5" W 2.920–2.970 m
Loropuñuna	Ladera siguiendo una quebrada NNE	Palmar con bosque semidecídúo de <i>Myrcianthes osteomeleoides</i> (arrayán) y arbustos espinosos. Abundantes <i>Tillandsia</i> cf. <i>usneoides</i> colgando de troncos de árboles y palmeras	Extracción de semillas y pastoreo de ganado vacuno	Indicios de quema intensa o reiterada	18° 40' 22.7" S – 64° 54' " W 2.530–2.700 m

parcela en base al promedio de semillas por endocarpo.

VARIABLES AMBIENTALES

Se registraron variables ambientales para la caracterización de cada parcela. La altitud, exposición de la ladera y la pendiente, fueron registradas con altímetro, brújula y clinómetro respectivamente. El porcentaje de suelo desnudo en base a estimaciones visuales. La presencia de extracción de hojas fue registrada a partir de indicios de cosecha en las palmeras y también por la información dada por los guías locales.

El tamaño del palmar y la quema fueron dos variables cualitativas. En el primer caso se registró visualmente la extensión que abarcaban los palmares en la ladera: Grande, si cubría una o dos laderas contiguas; Mediano, si cubría sólo una parte de la ladera, y Pequeño, cuando sólo cubría las quebradas. Además, se registraron los indicios de quema en el tronco de las palmeras: Leve, si los rastros de quema eran poco visibles, Media, si la parte superficial del tronco estaba quemada; y Fuerte cuando parte de la superficie del tronco se desprendía casi carbonizada y la parte interna también estaba quemada.

ANÁLISIS DE DATOS

Categorías de crecimiento

Para determinar si era necesario diferenciar categorías entre individuos con tronco, se evaluó si existía una relación entre el estado reproductivo (variable dependiente) y la altura del tronco de las palmeras (variable independiente). Para esto se realizó una regresión logística binaria con datos de las 135 palmeras, registradas en las 18 parcelas muestreadas. Utilizamos este análisis debido a que la variable dependiente es binaria, fértil o estéril. Después de comprobar la relación positiva entre estas variables, se determinó el tamaño mínimo a partir del cual las palmeras

empiezan el estado reproductivo para diferenciar palmeras subadultas y adultas. Debido a que las palmeras reproductivas tienen entre 4 y 26 m de altura, se subdividió la categoría de palmeras adultas por rangos de altura de acuerdo a la proporción de individuos en estado reproductivo.

ESTRUCTURA POBLACIONAL

Para evaluar si las similitudes en la estructura poblacional se daban a nivel de zonas comunales o parcelas se realizó un análisis de conglomerados (*Cluster analysis*). Este método es utilizado para ordenar o clasificar sitios, especies o variables de acuerdo a su similitud (Kent & Coker 2000). En este trabajo se emplea este análisis para ordenar las parcelas en base a la abundancia relativa de las categorías de crecimiento. Si bien existen varias medidas de similitud que pueden ser utilizadas para realizar este análisis, se usó el índice de similitud de Morisita simplificado, que es uno de los índices más robustos para medidas de similitud para uso ecológico (Krebs 1999):

$$C_{\lambda} = \frac{2\sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sum_i^n P_{ij}^2 + \sum_i^n P_{ik}^2}$$

Donde, p_{ij} es la proporción de la categoría i en muestra j , p_{ik} es la proporción de la categoría i en la muestra k y n es el número total de categorías de crecimiento ($i = 1, 2, 3, \dots, n$). En base a los valores obtenidos del índice se elaboró la matriz de similitud y se realizó el análisis de conglomerados con el algoritmo "*Ward minimum variance method*" (Kent & Coker 2000); se elaboró un dendrograma para graficar las agrupaciones usando el programa estadístico SYSTAT 11 (2004). Finalmente se compararon estos resultados con las gráficas de la estructura poblacional por zona.

Por otra parte, se aplicó un análisis de correspondencia sin tendencias (*Detrended correspondence analysis*) en el programa de

ordenación PC-ORD versión 4.01. Esta técnica de ordenación indirecta se destaca en la reducción y exploración de datos y para la generación de hipótesis (Kent & Coker 2000). En el presente trabajo se realizó este análisis con el fin de visualizar el ordenamiento de las ocho categorías de crecimiento de *P. torallyi* en función a su densidad. Se utilizaron datos de las 18 parcelas y se incluyeron seis variables ambientales de las parcelas (altitud, pendiente, porcentaje de suelo desnudo, tamaño del palmar, quema y presencia de extracción de hojas), para ver la asociación de éstas con el ordenamiento de las categorías de crecimiento. Como parte de este análisis se obtuvieron correlaciones de las variables con los ejes de ordenación, debido a que es uno de los principales medios para interpretar la ordenación obtenida (McCune & Mefford 1999).

Resultados

Categorías de crecimiento

Se identificaron ocho categorías de crecimiento en el ciclo de vida de *P. torallyi* (Tabla 2, Fig. 1). Las dos categorías de juveniles podrían presentar tasas de crecimiento diferentes, por factores biológicos intrínsecos, como el crecimiento en grosor o altura, así como el número de folíolos por hoja o por presiones externas, como el efecto generado por la cosecha de hojas. Por otra parte, por la relación que existe entre la altura de las palmeras con tronco y su estado reproductivo ($\beta=0.283$, $ES=0.043$, $P<<0.01$), se distinguieron cuatro categorías que presentan diferencias en la proporción de individuos reproductivos (Tabla 2).

Tabla 2. Categorías de crecimiento de *P. torallyi* en función a criterios morfológicos, el respaldo justificado y otras observaciones.

Categorías de crecimiento	Criterio morfológico	Justificación	Otras observaciones
Semilla	Semilla con embrión no dañado	Existen endocarpos con semillas podridas, secas o prematuras	Cosechadas a nivel del suelo
Plántula	Hojas no divididas		Sin uso
Juvenil 1	Hojas divididas, < 2 m	Incremento en número de hojas, para formar el tronco	Sin uso
Juvenil 2	Hojas divididas, > 2 m, sin tronco evidente, vainas foliares leñosas notorias	Inicio de crecimiento vertical	Cosecha de hojas viejas y pinnas nuevas
Subadulto	Tronco evidente < 4 m	0% de individuos reproductivos	Cosecha de hojas
Adulto 1	Tronco > 4 m y < 7 m	21% de individuos reproductivos	Cosecha de hojas
Adulto 2	Tronco evidente > 7 m y < 20 m	72% de individuos reproductivos	Sin uso directo
Adulto 3	Tronco evidente > 20 m	100% de individuos reproductivos	Mayor mortalidad por raíces expuestas y debilitadas

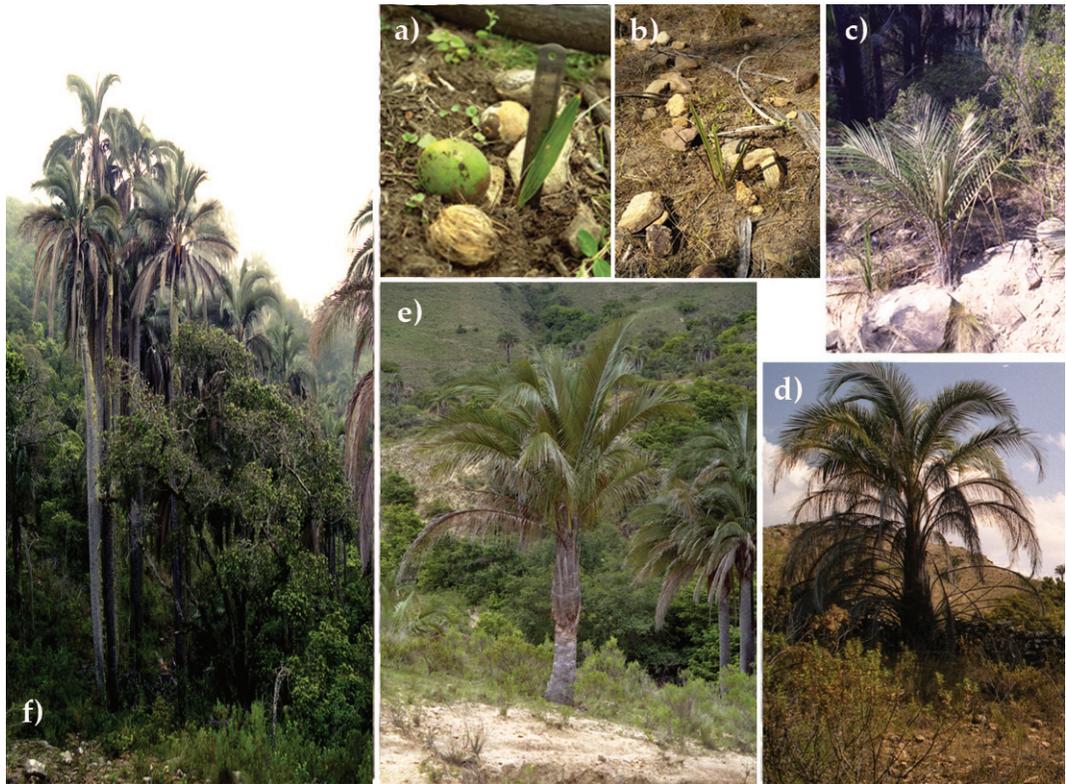


Figura 1. Categorías de crecimiento de *Parajubaea torallyi*: a) Fruto y semilla, b) Plántula, c) Juvenil 1, d) Juvenil 2, e) Subadulto y f) Palmeras adultas (Fotografías: N. Thompson).

Estructura poblacional

En las zonas con aprovechamiento, la población de *Parajubaea torallyi* presentó una distribución de categorías de crecimiento a manera de una J invertida (Fig. 2). La población se caracterizó por la alta proporción de semillas y plántulas (39.9% y 48.4%, respectivamente) y baja proporción de las categorías siguientes (10, 0.8, 0.3, 0.1, 0.4 y 0.1%, para juveniles 1 y 2, subadultos, adultos 1, 2 y 3, respectivamente). Las semillas, plántulas y adultos de 7 a 20 m presentaron menor variación dentro la población (Fig. 2).

En base a la similitud de la abundancia relativa por categorías de crecimiento, se obtuvieron cuatro tipos de poblaciones (Fig. 3). Los grupos formados estuvieron relacionados

con las zonas. Un tipo de población corresponde a Monte Kimray y Palma Cuesta, los siguientes tres a Palma T'uqu, Sayt'u Meq'a y a Loro Puñuna. Los tipos de población varían en la forma de la distribución y en la representación de algunas categorías (Fig. 4).

La población en Monte Kimray y Palma Cuesta se caracterizó por la distribución continua de las categorías, a manera de una J invertida. La proporción de semillas fue menor a la observada en las otras zonas. Sin embargo, la proporción de juveniles fue notoriamente mayor (Tabla 3). No se observaron adultos mayores a 20 m en estas zonas (Figs. 4a y 4b). En Palma T'uqu, la población siguió una distribución bimodal con baja representación de juveniles y subadultos (Fig. 4c); en Sayt'u

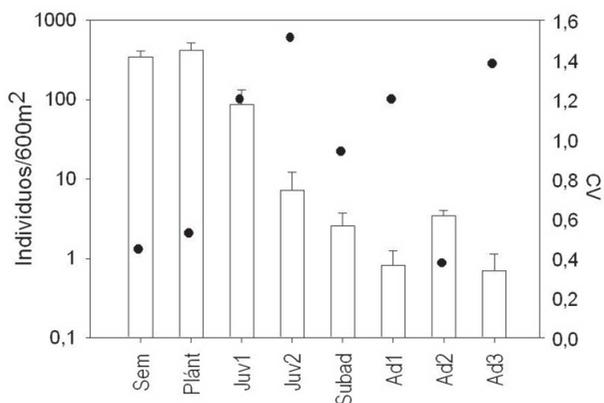


Figura 2. Estructura de la población de *Parajubaea torallyi* en zonas aprovechadas del Palmar Grande, en base a datos de cinco zonas. En las barras se muestra el error estándar. Los puntos corresponden al coeficiente de variación de individuos de las categorías de crecimiento entre zonas.

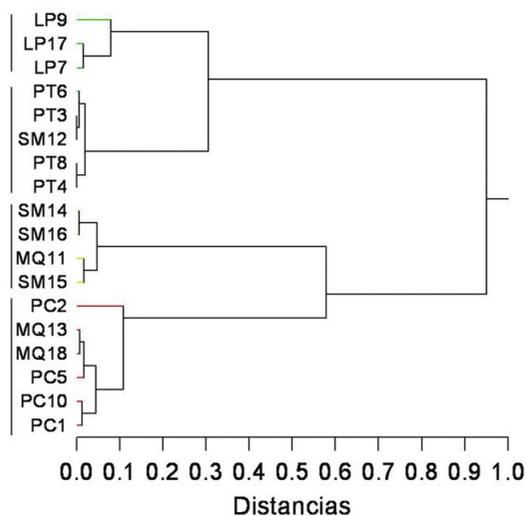


Figura 3. Dendrograma del análisis de conglomerados (*Ward minimum variance method*), en base a la similitud en la composición de categorías de crecimiento en las parcelas.

Meqa y Loro Puñuna también fue bimodal, pero careció de adultos de 4.1 a 7 m y se registraron palmeras mayores a 20 m (Figs. 4d y 4e). Entre Sayt'u Meq'a y Loro Puñuna, la población se

diferencia en la proporción de plántulas y juveniles tempranos (Tabla 3).

En el análisis de ordenación, los dos primeros ejes explicaron el 72% de la variación en los

datos. La variación en el primer eje estuvo dada por diferencias en la densidad de juveniles, subadultos y adultos mayores a 20 m (Fig. 5). Los juveniles y subadultos estuvieron inversamente correlacionados con la densidad de adultos mayores a 20 m (Tabla 3). En el segundo eje, la distribución de la densidad de plántulas fue inversa a la de juveniles 2; sin embargo,

este eje explica un porcentaje reducido de la varianza (Fig. 5).

En cuanto a las variables ambientales, la extracción de hojas, quema y altitud variaron juntamente con los ejes de ordenación (Tabla 4, Fig. 5). Los datos sugieren que la densidad de juveniles y subadultos estuvo positivamente correlacionada con la extracción de hojas e

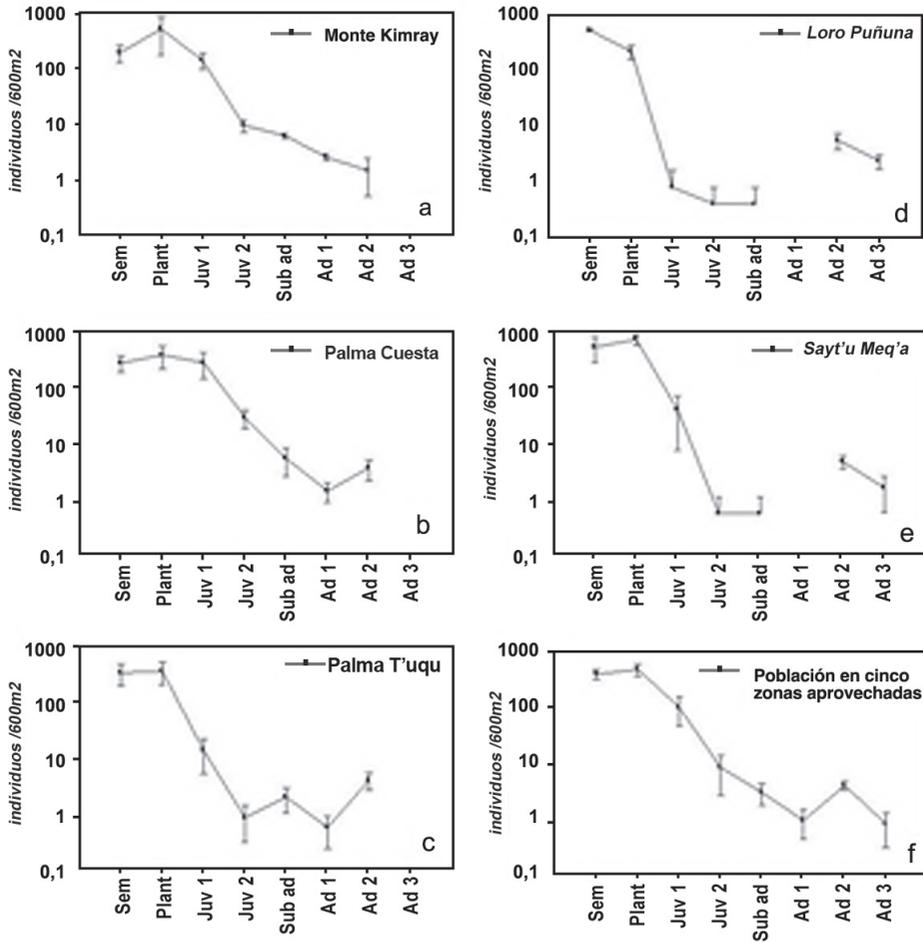


Figura 4. Estructura poblacional de *Parajubaea torallyi* en cinco zonas en el Palmar Grande y de la población en zonas aprovechadas a nivel general. Se presenta el promedio \pm error estándar.

Tabla 3. Proporción de las categorías de crecimiento en la estructura poblacional por zonas.

Categoría de crecimiento	Monte Kimray	Palma Cuesta	Palma T'uqu	Sayt'u Meq'a	Loropuñuna
Semilla	0.222	0.280	0.467	0.405	0.698
Plántula	0.592	0.394	0.504	0.561	0.289
Juvenil 1	0.163	0.286	0.019	0.029	0.001
Juvenil 2	0.011	0.029	0.001	0.0004	0.001
Subadulto	0.007	0.005	0.003	0.0004	0.001
Adulto 1	0.003	0.001	0.001	0.000	0.000
Adulto 2	0.002	0.004	0.006	0.003	0.007
Adulto 3	0.000	0.000	0.000	0.001	0.003

Tabla 4. Correlaciones Pearson de categorías de crecimiento y variables ambientales con los tres primeros ejes de ordenación (n = 18).

Categoría de crecimiento/ Variable ambiental	Eje 1		Eje 2		Eje 3	
	r	r ²	r	r ²	r	r ²
Semilla	-0.367	0.134	-0.188	0.035	-0.187	0.035
Plántula	0.217	0.047	-0.599	0.359	-0.593	0.351
Juvenil 1	0.704	0.496	0.223	0.050	0.236	0.056
Juvenil 2	0.621	0.385	0.516	0.266	0.525	0.276
Subadulto	0.569	0.324	0.318	0.101	0.323	0.104
Adulto1	0.644	0.414	0.142	0.020	0.150	0.022
Adulto 2	-0.353	0.125	-0.375	0.141	-0.377	0.142
Adulto 3	-0.561	0.315	-0.087	0.008	-0.089	0.008
Altitud	0.458	0.210	0.180	0.033	0.185	0.034
Pendiente	0.084	0.007	-0.399	0.160	-0.402	0.162
Suelo desnudo	-0.066	0.004	-0.180	0.033	-0.182	0.033
Tamaño del Palmar	-0.167	0.028	-0.119	0.014	-0.123	0.015
Quema	-0.691	0.477	-0.280	0.078	-0.287	0.082
Extracción de hojas	0.790	0.624	0.535	0.287	0.541	0.292

inversamente correlacionada con la intensidad de quema, y débilmente correlacionada (positivamente) con la altitud.

Discusión

Se distinguieron ocho categorías de crecimiento en el ciclo de vida de *P. torallyi*, a diferencia de

Montecinos *et al.* (1996), quienes distinguen tres categorías para esta especie: regeneración natural, latizales y adultos. No obstante, se justifica una división más detallada, ya que existe una relación positiva entre la altura y el estado reproductivo, como ocurre en otras especies de palmeras (Pinard & Putz 1992, Peña-Claros & Zuidema 2000). Asimismo,

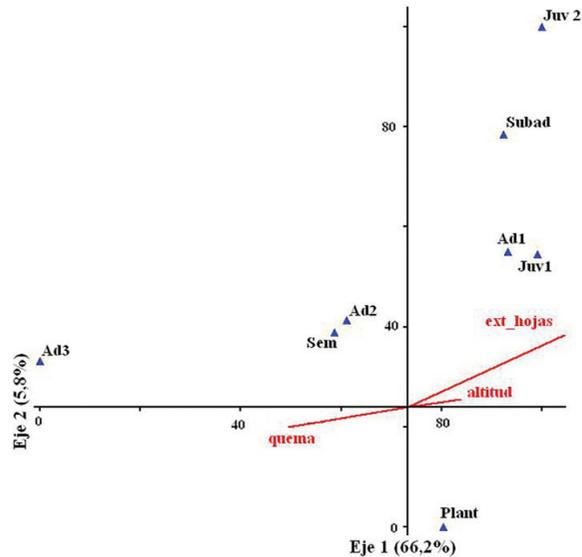


Figura 5. Diagrama de ordenación (*biplot*) del análisis de correspondencia *Detrended* de 18 parcelas, ocho categorías de crecimiento de *P. torallyi* y seis variables ambientales. Entre paréntesis el porcentaje de varianza explicada. En el diagrama las categorías se encuentran representadas por sus iniciales. La variable ambiental extracción de hojas fue abreviada como *ext_hojas*.

porque los juveniles podrían variar en las tasas de crecimiento y mortalidad de acuerdo al tamaño.

Si bien no se discriminaron categorías de plántulas, aquellas menores a 10 cm podrían representar plántulas incorporadas a la población en el último año. Dado que las primeras plántulas emergen después de 80 días desde la germinación (Carretero 1999) y su crecimiento varía de 13 a 20 cm en once meses (Walther 2001). Incorporar esta categoría puede ser relevante para diferenciar las plántulas que son reclutadas cada año.

Se debe considerar que en otras poblaciones de *P. torallyi* o aun para la subpoblación de El Palmar Chico otros factores que afectan la mortalidad, crecimiento y fecundidad de las palmeras podrían estar interviniendo por condiciones específicas del sitio. De acuerdo a observaciones del guardaparque V. Choque (2005, *com. pers.*) del ANMI El Palmar, los

brotos foliares de algunas categorías de la palmera son consumidas por el oso jukumari (*Tremarctus ornatus*) en el Palmar Chico. Además, el tamaño mínimo reproductivo podría variar entre subpoblaciones, tal como se observa en otras especies de palmeras (p.e. Peña-Claros & Zuidema 2000).

Población a nivel general

A nivel general, la estructura poblacional de *P. torallyi* en zonas aprovechadas sugiere una población autoregenerativa. La presencia de individuos de todas las categorías y su disminución casi exponencial es característica de poblaciones con gran probabilidad de reemplazo de individuos adultos que mueren por el crecimiento de aquellos que se encuentran en categorías previas (Hall & Bawa 1993, Peters 1996). No obstante, esta interpretación debe tomarse con cautela por las limitaciones

que se tienen al inferir la dinámica de una población a partir de apreciaciones estáticas como la estructura poblacional (Condit *et al.* 1998, García 2002).

El patrón observado en la población de *P. torallyi* ha sido reportado para varias especies de palmeras (p.e. Pinard 1993, Ratsirarson *et al.* 1996, Paniagua 1998, Peña-Claros & Zuidema 2000). Sin embargo, la estructura poblacional presenta dos desviaciones de la curva exponencial negativa. Por un lado, la proporción de semillas fue menor a la esperada en relación a la de las plántulas; esto en parte puede deberse al aprovechamiento de las semillas, como se sugiere para la palmera *Phytelephas seemanii* (Bernal 1998). No obstante, el principal factor debe ser la diferencia en la duración de ambas categorías. A diferencia de las semillas, las plántulas permanecen varios años en esa categoría y su abundancia resulta de la acumulación de individuos en el tiempo. Por otro lado, palmeras de 7-20 m tuvieron mayor representación que las demás categorías adultas, esto podría ser debido a una mayor duración de esta categoría ya que el intervalo de altura es más amplio (Barot & Gignoux 1999). Este patrón no es inesperado en modelos poblacionales basados en categorías de crecimiento, siempre y cuando la duración de las categorías sea desigual (Pinard 1993).

Considerando la presencia de todas las categorías de crecimiento y la alta proporción de individuos en las primeras categorías, se sugiere reclutamiento continuo y regeneración en la población de *P. torallyi* (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992, Hall & Bawa 1993, Peters 1996). Asimismo, porque plántulas y juveniles fueron registradas en casi todas las zonas visitadas. Esto coincide con lo reportado por Montecinos *et al.* (1996). Estos datos son importantes, ya que anteriormente se indicaron problemas de regeneración o reclutamiento en *P. torallyi* y se señaló la carencia de sus categorías regenerativas en

la mayoría de los palmares, pero sin contar con evaluaciones poblacionales (Moraes 1998, Ribera & Liberman 2006).

Población a nivel local

A nivel local la estructura poblacional por zonas refiere a cuatro tipos de poblaciones caracterizadas por dos tipos de distribución. En dos zonas, la distribución es de J invertida y la elevada representación de categorías de crecimiento intermedias son indicios del reclutamiento y crecimiento de la población de *P. torallyi* en dichas zonas (Peters 1996, Hall & Bawa 1993). La escasa representación de categorías intermedias en las otras zonas podría indicar que el reclutamiento fue interrumpido o reducido (Hall & Bawa 1993, Souza 2007). No obstante, en Sayt'u Meq'a, el reclutamiento podría haberse reanudado, ya que la representación de juveniles 1 es mayor.

Las diferencias poblacionales de *P. torallyi* entre zonas no se explican por las características del hábitat o por el tipo de uso actual como se ha sugerido para algunas especies de palmeras (p.e. Michea 1988, Durán & Franco 1992, Paniagua 1998). Ya que por ejemplo, Palma Cuesta y Monte Kimray tienen el mismo patrón en la estructura poblacional, sin embargo presentan exposiciones y tipos de vegetación diferentes. Asimismo, Sayt'u Meq'a, Palma T'uqu y Loropuñuna tienen en común la distribución bimodal en la estructura poblacional de *P. torallyi*, pero presentan diferencias en la exposición, tipo de vegetación y altitud. Por otra parte, en todas las zonas evaluadas se sobreponen usos (p.e. pastoreo de ganado vacuno y recolección de semillas de *P. torallyi*).

Si bien tres variables ambientales estuvieron correlacionadas con la abundancia de juveniles y subadultos, no podemos generar hipótesis de relaciones causa – efecto entre ellas en cuanto a un significado biológico. Aunque se tiene una fuerte correlación positiva entre la

extracción de hojas y la densidad de juveniles y subadultos, esto resulta de la preferencia de estas categorías para la extracción de fibras, y la cosecha necesariamente se da en zonas donde estas categorías abundan. La correlación negativa encontrada entre la extracción de hojas y la densidad de semillas, y la extracción de hojas y densidad de plántulas en el segundo eje de ordenación, más que a un efecto negativo de esta práctica puede deberse a que en sitios donde se produce la recolección abundan los juveniles y las palmeras con mayor probabilidad de reproducción son escasas.

Por otra parte, la quema presentó fuerte correlación negativa con la densidad de juveniles y subadultos. Una hipótesis, podría ser que la quema afecte a estas categorías. Sin embargo, se sabe que las palmeras en general son resistentes a las quemaduras, porque la alta densidad de hojas que rodean al brote foliar impide su destrucción (Tomlinson 2006). No obstante, se debería evaluar el efecto de las quemaduras en el establecimiento de juveniles, pero considerando referencias más consistentes de la intensidad de quema, que los indicios de quema en los troncos.

En el caso de la altitud, ésta estuvo débilmente correlacionada con la abundancia de juveniles y subadultos. Estos resultados no son suficientes para generar una hipótesis, ya que no se cuenta con datos de altitudes extremas. Sin embargo, es importante considerar que la zona de menor altitud, Loro Puñuna, presentó la menor densidad de juveniles 1. Considerando que entre las zonas evaluadas, esta zona es la única en que predominan bosques semidecíduos, un factor asociado a la altitud y que podría afectar al reclutamiento de los juveniles podría ser la humedad.

Hipótesis planteadas

Las diferencias en la estructura poblacional entre sitios pueden resultar de la fase de regulación poblacional denso-dependiente de cada zona (Alvarez-Buylla 1994 cit in Alvarez-Buylla et al.

1996, Silva Matos et al. 1999). Distribuciones con escasa representación en categorías intermedias como en Loro Puñuna, Palma T'uqu y Sayt'u Meq'a han sido registradas en poblaciones sujetas a fuerte regulación poblacional denso-dependiente (Silva Matos et al. 1999, Blundell & Peart 2004), mientras que en Monte Kimray y Palma Cuesta la densidad podría ser insuficiente para generar un efecto de regulación (Silva Matos et al. 1999, Freckleton et al. 2003).

Considerando que la estructura poblacional puede ser reflejo de la historia de reclutamiento (Peters 1996), entonces la regulación denso-dependiente podría estar actuando durante el paso de plántulas a juveniles, ya que se ha visto una disminución drástica de juveniles 1 en las zonas donde podría actuar este tipo de regulación poblacional.

De acuerdo a los resultados del análisis de ordenación, la densidad de juveniles 1 está inversamente correlacionada con la densidad de palmeras adultas de mayor altura. Si bien la correlación no prueba una relación causa efecto (Kent & Coker 2000), esta observación contribuye al planteamiento de la hipótesis de que el reclutamiento de juveniles es reducido en presencia de un dosel de palmeras adultas, como ocurre en otras especies de plantas (Silvertown & Lovett 1993, Silva Matos et al. 1999, Blundell & Peart 2004). Las palmeras adultas pueden afectar al reclutamiento de juveniles de diversas maneras, ya sea por los daños ocasionados a las plántulas por caída y acumulación de hojas secas de palmeras adultas (Denslow et al. 1991, Ratsirarson et al. 1996), por interferencia a nivel de raíces o por el efecto de la sombra que producen (Silvertown & Lovett 1993, Freckleton et al. 2003). Aunque los tres factores podrían operar conjuntamente, el último debe ser de gran importancia dado que *P. torallyi* es una especie heliófila y porque el requerimiento de luz de las palmeras aumenta conforme van desarrollándose (Kahn 1986, Moraes 1996).

Otra hipótesis que podría explicar la diferencia entre zonas, es que éstas varíen en

la disponibilidad de hábitats con condiciones adecuadas para la regeneración. Ya que al igual que en muchas especies de larga vida, el reclutamiento de *P. torallyi* podría ser dependiente de condiciones ambientales (Clark 1991, Alvarez-Buylla *et al.* 1996, Peters 1996). Es usual observar manchas parches formados por palmeras de la misma categoría de crecimiento en Palmar Grande, siendo posible que estas manchas consistan en cohortes que datan de la ocurrencia de hábitats con condiciones adecuadas para la regeneración (Clark 1991 cit. en Alvarez-Buylla *et al.* 1996).

El reclutamiento de *P. torallyi* en zonas con bosque continuo podría ser favorecido por la apertura de claros en el dosel o por la formación de hábitats semiabiertos, como ocurre en otras especies de palmeras (Martínez-Ramos *et al.* 1989, Pinar 1993, Svenning & Macía 2002). El hecho de que encontremos plántulas en todas las zonas puede ser debido a que las plántulas de esta especie presentan mayor crecimiento en condiciones de sombra parcial que en sitios sombríos o muy iluminados (Walther 2001). Sin embargo, la ausencia de juveniles puede deberse a que sus requerimientos de luz se incrementen con el tamaño de sus hojas, como ocurre en varias palmeras arborescentes (Kahn 1986).

Hay características de las zonas que dan indicios de diferencias en la disponibilidad de nichos de regeneración. Por ejemplo en Palma Cuesta, la vegetación es un mosaico de diferentes tipos de vegetación y espacios abiertos, pudiendo facilitar el establecimiento de nuevos individuos. En Palma T'uqu el dosel de copas de palmeras cubre de manera continua dos laderas, en Loro Puñuna además del dosel emergente de palmeras hay un dosel continuo de otras especies arbóreas y en Sayt'u Meq'a existe un dosel de pino de monte y otras especies del cual emergen pequeñas manchas de palmeras. Por lo que podría ser uno de los factores que contribuya a la diferencia de la estructura poblacional entre zonas.

Debido al carácter exploratorio de este estudio, la regulación poblacional denso-

dependiente y la disponibilidad de hábitats con condiciones adecuadas para la regeneración, más que hipótesis comprobadas, son explicaciones biológicas potenciales para las diferencias poblacionales entre zonas. Sin embargo, ya que estos aspectos podrían determinar la mortalidad y el reclutamiento de *P. torallyi*, es preciso que estas hipótesis sean investigadas y consideradas en el estudio de la dinámica poblacional de esta especie.

Conclusiones

En base a ocho categorías de crecimiento, la población de *P. torallyi* en zonas aprovechadas presentó alta proporción de semillas y plántulas (39.9 y 48.4%, respectivamente) y disminución casi exponencial de las siguientes categorías. El análisis de la estructura poblacional sugiere que la población de *P. torallyi* en estas zonas es autoregenerativa a nivel general, pero que a nivel local existen limitaciones en el reclutamiento de juveniles. La regulación poblacional denso-dependiente y la reducida disponibilidad de hábitats con condiciones adecuadas para la regeneración son dos hipótesis planteadas para explicar la escasa representación de juveniles en algunas zonas. La zonificación comunal reflejó diferencias en las características poblacionales de *P. torallyi* y puede ser útil como un instrumento para planificar su conservación y manejo.

Agradecimientos

Este trabajo formó parte de la tesis de licenciatura en biología de Natali Thompson en la Universidad Mayor de San Andrés. La investigación estuvo auspiciada por el proyecto "Biodiversidad de especies económicamente importantes de los Andes tropicales – Una colaboración entre Bolivia, Ecuador y Dinamarca (BEISA)", ejecutado por el Herbario Nacional de Bolivia de la Universidad Mayor de San Andrés entre 2003-2006; fue financiada por el programa ENRECA, Danida (Proyecto 91136,

104.DAN.8.L.206) y una beca de investigación del Instituto de Ecología. Agradecemos el apoyo logístico de personal del SERNAP y del ANMI El Palmar, la hospitalidad y colaboración de la Comunidad El Palmar y el apoyo de Rosember Hurtado, Viviana Urrelo y Geovana Mendieta en el trabajo de campo. Agradecemos también a Emilia García, Luis Arteaga y a los revisores del manuscrito, sus comentarios y sugerencias nos ayudaron a mejorar este trabajo.

Referencias

- Akçakaya, H., M. Burgman & L. Ginzburg. 1999. Applied population ecology. Principles and computer exercises. 2aed. Sinauer Associates. Inc., Massachusetts. 285 p.
- Alvarez-Buylla, E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* 143: 155-191.
- Alvarez-Buylla, E. R. & M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree—an evaluation of the climax–pioneer paradigm for tropical rain forest. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- Alvarez-Buylla, E.R., R. García-Barrios, C. Lara-Moreno & M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Anibarro, E. 1994. Diagnóstico de potencialidades del bosque de palmeras en los cantones Pasopaya y Rodeo del municipio Presto. Acción Cultural Loyola, Sucre. 44 p. (Informe no publicado).
- Balick, M.J. & H.T. Beck (eds.). 1990. Useful palms of the world: a synoptic bibliography. Columbia University Press, Nueva York. 724 p.
- Barot, S. & J. Gignoux. 1999. Population structure and life cycle of *Borassus aethiopum* Mart.: Evidence of early senescence in a palm tree. *Biotropica* 31(3): 439-448.
- Bernal, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemannii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-74.
- Blundell, A.G. & D.R. Peart. 2004. Density-dependent population dynamics of a dominant rain forest canopy tree. *Ecology* 85(3): 704-715.
- Cárdenas, M. 1970. Palm forests of the Bolivian high Andes. *Principes* 14: 50-54.
- Carretero, A. 1999. Efecto de cuatro formas de escarificación y el uso de ácido giberélico en la germinación del janchi coco *Parajubaea torallyi* (C. Martius) Burret var. *torallyi*. Tesis de licenciatura en agronomía, Universidad Mayor Real y Pontificia de San Francisco Xavier de Chuquisaca, Sucre. 119 p.
- Clark, J.S. 1991. Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape. *Ecology* 72(3): 1119-1137.
- Condit, R., R. Sukumar, S.P. Hubbell & R.B. Foster. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* 152(4): 495-509.
- Cox, R. 1996. El saber local. Metodologías y técnicas participativas. NOGUB-COSUDE/CAF, Bolivia. 93 p.
- CBD (Convención sobre la Biodiversidad). 1992. Convenio sobre la diversidad biológica. Disponible en: www.cbd.int/doc/legal/cbd-un-es.pdf
- Denslow, J.S., E. Newell & A.M. Ellison. 1991. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. *Biotropica*. 23: 225-234.
- Durán, R. & M. Franco. 1992. Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bull. Inst. fr. études andines* 21(2): 609-621.

- Elzinga, C., D. Salzer, Willoughby J. & J. Gibbs. 2001. Monitoring plant and animal populations. Blackwell Science, Inc., Nueva York. 360 p.
- Freckleton, R.P., D.M. Silva Matos, M.L.A. Bovi & A.R. Watkinson. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846-858.
- García, M.B. 2002. Inventario y monitorización en poblaciones de especies amenazadas. pp. 27-41. En: Bañares, A. (coord.). *Biología de la Conservación de Plantas Amenazadas. Técnicas de Diagnóstico del Estado de Conservación*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Jonhson, D.V. 1988. Worldwide endangerment of useful palms. *Advances in Economic Botany* 6: 268-273.
- Johnson, D.V. 1997. Non-wood forest products: tropical palms. FAO RAP Publication Non-Wood Forest Products (10): 1-165.
- Kent, M. & P. Coker. 2000. *Vegetation description and analysis. A practical approach*. John Wiley & Sons, West Sussex. 354 p.
- Krebs, C. 1999. *Ecological methodology*. 2a edición. Benjamin / Cummings, California. 620 p.
- Lubchenco, J., A. Olson, L. Brubaker, S. Carpenter, M. Holland, S. Hubbell, S. Levin, J. MacMahon, P. Matson, J. Melillo, H. Mooney, C. Peterson, H. Pulliam, L. Real, P. Regal & P. Risser. 1991. The sustainable biosphere initiative: A ecological research agenda. A report from the Ecological Society of America. *Ecology* 72(2): 371-412.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla & J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70(3): 555-558.
- McCune, B. & M.J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 4.01. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- MDSP (Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación). 2001. Estrategia nacional de conservación y uso sostenible de la Biodiversidad. Dirección General de Biodiversidad, La Paz. 193 p.
- MDSP (Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación) y SERNAP (Servicio Nacional de Áreas Protegidas). 2001. Sistema nacional de áreas protegidas de Bolivia. 2ª ed., SERNAP, La Paz. 218 p.
- Michea, G. 1988. Estudio poblacional de palma chilena (*Jubaea chilensis*) en el sector Ocoa, Parque Nacional de la Campana. *Medio Ambiente* 9(1): 124-130.
- Montecinos, P., V. Villafan, R. Salazar & B. Guizada. 1996. Inventario forestal y propuesta de manejo de bosques nativos andinos. Caso: El Palmar, Chuquisaca. FUNDFORMA, Cochabamba. 40 p. (Informe no publicado).
- Moraes R., M. 1996. Bases para el manejo sostenible de palmeras nativas de Bolivia. Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente – Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, La Paz. 88 p.
- Moraes R., M. 1998. *Parajubaea torallyi*. En: IUCN 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species. Disponible en: www.iucnredlist.org. Acceso: 13 de Junio de 2007.
- Moraes R., M. 2004. Flora de palmeras de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, Plural Editores, La Paz. 262 p.
- Moraes R., M. & A. Henderson. 1990. The genus *Parajubaea* (Palmae). *Brittonia* 42(2): 92-99.
- Paniagua, N. 1998. Estudio comparativo de la densidad y los niveles de producción de hojas, frutos y semillas en poblaciones naturales de *Attalea phalerata* (Palmae) sometidas a diferente intensidad de

- extracción (Riberalta, Dpto. Beni, NE Bolivia). Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 133 p.
- Peña-Claros, M. & P. Zuidema. 2000. Limitaciones demográficas para el aprovechamiento sostenible de *Euterpe precatoria* para producción de palmito en dos tipos de bosque de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 34: 7–25.
- Peters, C.M. 1996. The ecology and management of non-timber forest resources. World Bank Technical Paper 332: 1–157.
- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brasil. *Biotropica* 25(1): 2–14.
- Pinard, M. & F.E. Putz. 1992. Population matrix models and palm resource management. *Bull. Instr. Fr. études andines* 21(2): 637–649.
- Ratsirarson, J., Silander J.A., Jr. & A.F. Richard. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation biology* 10(1): 40–52.
- Ribera, M.O. s/a. Diagnóstico sobre el aprovechamiento de los recursos del Área Natural de Manejo Integrado El Palmar. SERNAP, Proyecto GEF II, La Paz. 18 p. (Informe no publicado).
- Ribera, M.O. & M. Libermann. 2006. El uso de la tierra y los recursos de la biodiversidad en las áreas protegidas de Bolivia. Un análisis crítico con propuestas para su conservación y manejo sostenible. SERNAP – GEF II, La Paz.
- Silva Matos, D.M., R.P. Freckleton & A.R. Watkinson. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80(8): 2635–2650.
- Silvertown, J. & J. Lovett. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications, 3ª ed., Oxford. 210 p.
- Souza, A. 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: the case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* 32: 524–533.
- Svenning, J.-C. & M.J. Macía. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. Leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167: 251–262.
- Thompson, N. 2007. Población y usos de la palmera endémica *Parajubaea torallyi* en el ANMI-El Palmar, Chuquisaca: Elementos para su manejo y conservación. Tesis de licenciatura en biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 61 p.
- Tomlinson, P. 2006. The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 5–14.
- Tórrez, J. 2000. Dasometría. Problemas resueltos. Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. No publicado.
- Walther, R. 2001. Untersuchungen des Einflusses von Standortsfaktoren auf das Wachstum von Palmennachwuchs (*Parajubaea torallyi*) in der Jugendphase in Bolivien. Diplom Eidgenössische Technische Hochschule, Zürich. 89 p.

Artículo recibido en: Octubre de 2008.

Manejado por: Peter Feinsinger.

Aceptado en: Febrero de 2009.