



Artículo

La dendrocronología como herramienta útil para evaluar la variabilidad del crecimiento radial en 11 especies tropicales de Bolivia

Dendrochronology as a useful tool to assess the variability of radial growth in 11 tropical species from Bolivia

Lidio López*, Melisa Giménez & Ricardo Villalba

Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental, Instituto Argentino de Nivelología, Glaciología y Ciencias Ambientales/ CONICET, Mendoza, Casilla de Correo 130, C.P. 5500, Mendoza, Argentina

*Autor de correspondencia: lopez@mendoza-conicet.gob.ar

Resumen

Los métodos dendrocronológicos han permitido determinar las variaciones del crecimiento diamétrico en los bosques secos tropicales de la Chiquitania en Bolivia. Hasta la fecha, los análisis de anillos de crecimiento han sido aplicados en 11 especies provenientes de 12 sitios en la región. Como es de esperar, el diámetro en general aumenta con la edad de los árboles, pero los ritmos de crecimiento difieren entre especies, y para una misma especie entre bosques con diferentes condiciones de sitio. Así, para alcanzar 40 cm de diámetro, las especies de rápido crecimiento como *Ficus boliviana* requieren en promedio aproximadamente 38 años, mientras que especies de lento crecimiento como *Aspidosperma tomentosum* necesitan en promedio 150 años para alcanzar este diámetro. Especies de rápido crecimiento, ubicadas mayormente en los ambientes más húmedos, registran crecimientos radiales próximos a 1.20 cm/año, mientras que, en los ambientes más secos, las maderas de alta densidad muestran incrementos cercanos a los 0.25 cm/año. Los contrastantes ritmos de crecimiento entre diferentes especies de la Chiquitania indican la importancia de considerar estas diferencias en el crecimiento para aplicar planes de manejos diseñados para cada especie y para cada sitio de crecimiento. Los nuevos criterios para el uso y conservación de los bosques deberán contemplar estas variaciones en los ritmos de crecimiento entre especies, reconociendo diferencias en los tiempos necesarios para que un rodal alcance su madurez y maximice los servicios ecosistémicos que provee a la comunidad.

Palabras clave: Bosques chiquitanos, Crecimiento diamétrico, Gestión forestal.

Abstract

Dendrochronological methods have allowed to determine variations in radial tree growth in the tropical dry forests of the Chiquitania in Bolivia. To date, growth ring analyses have been applied to 11 species from 12 sites in the region. As expected, diameter generally increases with tree age, but growth rates differ between species, and for the same species between sites with different site conditions. Thus, to reach 40 cm in diameter, fast-growing species such as *Ficus boliviana* requires on average approximately 38 years, while slow-growing species such as *Aspidosperma tomentosum* requires on average 150 years to reach this diameter. Fast-growing species, located mostly in the more humid environments, register radial growth rates close to 1.20 cm/year, while, in the drier environments, high-density woods show increases close to 0.25 cm/year. The contrasting growth rates among different species in the Chiquitania indicate the importance of considering these differences in radial growth rates, and apply management plans designed for each species and site. New criteria for forest use and conservation should take into account these variations in growth rates among species, recognizing differences in the time required for a stand to reach maturity and maximize the ecosystem services it provides to the community.

Key words: Chiquitanian forests, Diametric growth, Forest management.

Recibido: 10.11.22, Aceptado: 10.01.23

Introducción

La determinación de la estructura de edades y de los ritmos de crecimiento de los árboles es información básica para la gestión forestal sostenible de los bosques tropicales de América del Sur (Brienen & Zuidema 2007, Schöngart *et al.* 2007, López & Villalba 2016). Esta actividad requiere del fechado de maderas y de la evaluación fiable de los ritmos pasados y presentes del crecimiento de las diferentes especies (Villalba *et al.* 2006). Esta información no solo es válida para establecer las relaciones entre el crecimiento radial y el clima (Fritts 1976), sino también para determinar las tasas anuales de crecimiento, los ciclos

de rotación forestal y la edad que alcanzan los rodales en diferentes hábitats (Worbes & Junk 1999, Schöngart 2008, López *et al.* 2013). Asimismo, los cambios en el crecimiento permiten evaluar la respuesta del bosque a la intervención humana o simplemente a una determinada práctica silvicultural (Brienen & Zuidema 2005, Peña-Claros *et al.* 2008).

En comparación con otras técnicas de monitoreo del crecimiento que requieren años, incluso décadas para obtener resultados válidos, los anillos de crecimiento proveen información muy valiosa en forma práctica,

económica y a corto plazo (Eckstein *et al.* 1981). Sin embargo, la aplicación de las técnicas dendrocronológicas en árboles tropicales todavía está limitada a pocas especies, mayormente a aquellas explotadas maderablemente con anillos de crecimiento visibles de carácter anual, de leño blando, y con relativamente buena uniformidad circular o bandas de crecimiento no muy irregulares (López & Villalba 2016). La aplicación de esta técnica dendrocronológica en biomas tropicales estuvo asociado principalmente a la incorporación de nuevas especies maderables al mercado (Brienen *et al.* 2020, López & Villalba 2016). En este sentido, la incorporación de la dendrocronología en los bosques tropicales es reciente y acompaña el uso de especies y sitios no anteriormente explotados (Brienen & Zuidema 2005, López & Villalba 2020, López *et al.* 2022).

Las condiciones climáticas en la provincia biogeográfica del Cerrado boliviano, con una estacionalidad marcada en las precipitaciones entre el periodo seco y el húmedo, brinda condiciones favorables para la formación de anillos de crecimiento (Worbes 1992). La mayoría de las especies arbóreas que crecen en esta región presentan bandas de crecimiento anuales bien diferenciadas (Brienen & Zuidema 2005, López & Villalba 2016).

En base a estos antecedentes, en esta contribución se examinan las secciones transversales de árboles previamente apeados con fines maderables, con el objetivo principal es, evaluar si las especies con diferentes densidades de madera, que crecen en diferentes condiciones ambientales, cumplen con el supuesto de crecimiento teórico (1 cm/año) adoptado en los planes de manejo de los bosques bolivianos. La dinámica del crecimiento entre especies y sitios proveerá una visión más realística del crecimiento y permitirán evaluar las incertidumbres asociadas a las pautas actuales con los que se manejan los bosques nativos tropicales. Esta nueva perspectiva permitiría garantizar la sostenibilidad a largo

plazo de los bosques secos tropicales del Cerrado boliviano.

Áreas de estudio

Los sitios de colección del material leñoso se encuentran en la región de la Chiquitania, porción del territorio también llamada provincia biogeográfica del Cerrado boliviano (Navarro & Maldonado 2004). Los sitios de muestreo están distribuidos de norte a sur, incluyendo desde los bosques húmedos tropicales, la transición semiárida, hasta alcanzar los bosques secos chiquitanos, muy próximos a los xéricos del Chaco. Los bosques chiquitanos comprenden extensas áreas de sabanas húmedas y bosques semidecíduos distribuidos en pequeñas serranías, valles y llanuras (Navarro 2011). Estos bosques cubren una gran extensión territorial y cuentan con una alta biodiversidad, característica de ambientes tropicales estacionales. Los bosques se encuentran distribuidos en altitud que va desde los 200-600 m (Tabla 1). Particularmente, los bosques chiquitanos están dominados por especies leguminosas y alcanzan alturas del dosel superior entre 20-30 m (Killeen *et al.* 1993).

Todos los sitios estaban ubicados dentro de áreas destinadas al aprovechamiento forestal. En la mayoría de estos bosques nativos se extraen árboles maderables de 3 a 6 especies forestales. Los muestreos del material leñoso fueron realizados específicamente en áreas denominadas Concesiones Forestales, propiedades privadas y en Tierras Comunitarias de Origen (TCO). Los sitios BPA (Bajo Paragua), INP (Concepción) y LCH (La Chonta), son Concesiones Forestales. Por su parte, los sitios MAK (Makanaté), PAL, (Palestina), RDF (Rosario de la Frontera), STA (Santa Anita) y SPS (San Pablo del Sur), pertenecen al Manejo de bosques Intercomunales. Finalmente, los sitios de BTA (Bella Vista), MER (Mercedes), SAJ (San Julián) y SMV (San Miguel de Velasco) son propiedades privadas con áreas de bosques destinados al aprovechamiento maderable (Fig. 1).

Tabla 1. Especie, nombre científico, local y coordenadas geográficas de los sitios de colección.

Especie	Sitio (Código)	Altitud m	Coordenadas geográficas
<i>Amburana cearensis</i> (roble)	Bella Vista (BTA)	290	15°40'38", 60°59'21"
<i>Copaifera chodatiana</i> (sirari)	Inpa (INP)	503	16°21'28", 61°68'07"
<i>Anadenanthera colubrina</i> (curupaú)	Inpa (INP)	503	16°21'28", 61°68'07"
<i>Centrolobium microchaete</i> (tarara amarilla)	Inpa (INP)	503	16°21'28", 61°68'07"
<i>Aspidosperma tomentosum</i> (jichi)	San Julián (SAJ)	249	16°51'48", 62°30'52"
<i>Platimiscium ulei</i> (tarara colorada)	Santa Anita (STA)	430	16°32'12", 61°55'33"
<i>Amburana cearensis</i> (roble)	Santa Anita (STA)	430	16°32'12", 61°55'33"
<i>Cedrela fissilis</i> (cedro)	Santa Anita (STA)	430	16°32'12", 61°55'33"
<i>Amburana cearensis</i> (roble)	San Pablo del Sur (SPS)	463	16°29'44", 61°26'06"
<i>Schinopsis brasiliensis</i> (soto)	S. M. de Velasco (SMV)	480	16°34'56", 61°07'48"
<i>Centrolobium microchaete</i> (tarara amarilla)	Mercedes (MER)	457	16°38'11", 62°04'03"
<i>Machaerium acutifolium</i> (tipa)	R. de la frontera (RDF)	420	15°37'04", 61°39'12"
<i>Centrolobium microchaete</i> (tarara amarilla)	Bella Vista (BTA)	290	15°40'38", 60°59'21"
<i>Ficus boliviana</i> (bibosí)	La Chonta (LCH)	250	15°38'33", 62°46'51"
<i>Hymenaea courbaril</i> (paquió)	La Chonta (LCH)	250	15°38'33", 62°46'51"
<i>Centrolobium microchaete</i> (tarara amarilla)	Palestina (PAL)	296	15°38'20", 62°24'38"
<i>Centrolobium microchaete</i> (tarara amarilla)	Makanaté (MAK)	246	15°29'13", 62°17'41"
<i>Amburana cearensis</i> (roble)	Bajo Paragua (BPA)	247	14°31'55", 61°44'57"

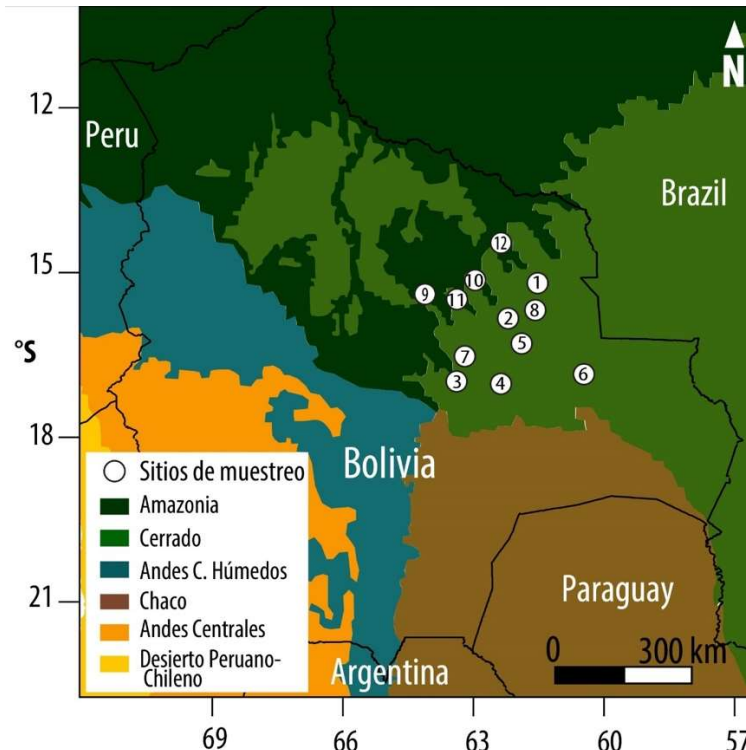


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de colección del material leñoso, 1-BTA Bella Vista, 2-INP Inpa, 3-SAJ San Julián, 4-STA Santa Anita, 5-SPS San Pablo del Sur, 6-SMV San Miguel de Velasco, 7-MER Mercedes, 8-RDF Rosario de la Frontera, 9-LCH La Chonta, 10-MAK Makanaté, 11-PAL Palestina, 12-BPA Bajo Paragua.

En general, la mayoría de los sitios presentan suelos moderadamente profundos y con relieves rocosos dominados por serranías y mesetas (Navarro & Maldonado 2004). La temperatura media presenta una mínima variación entre los sitios cercanos a la Amazonia al norte y próximos al Chaco en el sur, variando de 25.6°C (1958-2019) en la estación meteorológica de Trinidad, a 24.3 °C (1979-2019) en San Miguel de Velasco, respectivamente. La precipitación total anual se caracteriza por una marcada estacionalidad, variando entre 1.682 mm en Trinidad (1959-2019) y 1.110 mm en San Miguel de Velasco (1950-2019). Las diferencias en la precipitación entre sectores determinan que en los sitios más húmedos el periodo seco sea más corto (mayo–septiembre) que, en los sitios más secos, donde se extiende en promedio a siete meses (abril–octubre).

Especies en estudio

Dentro de 12 áreas de aprovechamiento se colectaron 527 secciones transversales provenientes de 11 especies forestales del Cerrado boliviano y sus regiones boscosas vecinas (Tabla 1). Todos los árboles colectados formaban parte del dosel superior y tenían entre 40-50 cm de diámetro. En su mayoría provenían de aprovechamientos con Diámetros Mínimos de Corta (DMC) establecidos, en bosques con 25 años de Ciclos de Corte (CC) o rotación entre cosechas, siguiendo los lineamientos establecidos por la Ley Forestal de Bolivia (MDSMA 1997). Las 11 especies forestales fueron seleccionadas en base a la intensidad de aprovechamiento y la disponibilidad de más de 20 árboles de cada especie en cada sitio de muestreo. En las Fabaceae las especies *Amburana cearensis*, *Platimiscium ulei* y *Centrolobium microchaete*, *Cedrela fissilis* (Meliaceae) y

Aspidosperma tomentosum (Apocynaceae) son consideradas maderas finas de fácil trabajabilidad (ITTO 2006). Por su parte las fabáceas *Hymenaea courbaril*, *Anadenanthera colubrina*, *Copajifera chodatiana*, *Schinopsis brasiliensis* y *Machaerium acutifolium* son especies de leño más denso (maderas duras), siendo sus principales usos la construcción y la fabricación de pisos. Finalmente, *Ficus boliviana* (Moraceae) es considerada una especie de madera muy liviana de baja densidad. Las 11 especies tienen anillos de crecimiento anual, 10 están delimitados por parénquima y solo *F. boliviana* por estrechamiento de fibras al final del periodo de crecimiento (Fig. 2). Las especies en estudio tienen una distribución exclusivamente tropical y subtropical en América del Sur (Killeen *et al.* 1993).

Colección y procesamiento de muestras

En sitios con aprovechamiento forestal, se colectaron secciones transversales del fuste de aquellos árboles que eran en su momento cortados para obtener maderas. En cada sitio se eligieron las especies de aquellos árboles intensamente aprovechados. Estudios preliminares en los bosques tropicales secos de América del Sur indican la dificultad de obtener muestras leñosas empleando métodos dendrocronológicos tradicionales (López 2011). Las dificultades de delimitar con precisión los anillos de crecimiento en estas especies, obliga a trabajar con secciones transversales del fuste de los árboles, en lugar de los tradicionales núcleos o tarugos de 5 mm de espesor. Las secciones transversales o radios permiten tener una mejor visión del plan leñoso y aumentar la precisión en la determinación y medición del espesor de los anillos de crecimiento.



Figura 2. Anillos de crecimiento en (a) *Amburana cearensis*, (b) *Copajfera chodatiana*, (c) *Anadenanthera colubrina*, (d) *Centrolobium microchaete*, (e) *Aspidosperma tomentosum*, (f) *Platymiscium ulei*, (g) *Cedrela fissilis*, (h) *Schinopsis brasiliensis*, (i) *Machaerium acutifolium*, (j) *Hymenaea courbaril*, (k) *Ficus boliviana*, y las flechas blancas indican los límites del crecimiento, escala (barras blancas) = 5 mm.

Las muestras fueron pulidas y posteriormente fechadas visualmente, siguiendo los criterios ya establecidos en dendrocronología (Stokes & Smiley 1968). En las muestras pulidas inicialmente se identificó el patrón anatómico característico de cada especie que ayuda y facilita la delimitación de los anillos de crecimiento (López 2011). Los anillos anuales fueron asignados al año en el cual comenzó la formación del leño siguiendo la convención para el Hemisferio Sur (Schulman 1956). En aquellas rodajas tomadas más próximas a la superficie del suelo notamos dificultad para datar, en este sentido se fecharon dos radios opuestos en una sección transversal. Si el número de anillos en un radio no coincidió con el número en el radio opuesto, los radios fueron reexaminados hasta lograr una coincidencia entre ambos. Posteriormente se procedió al fechado y medición del espesor de los anillos de crecimiento en una tableta *Velmex UniSlide* conectada a un contador digital *Metronics Quick-Chek QC-10V* con una precisión de 0.001 mm.

A partir de la medición del ancho de los anillos, se procedió a la construcción de las curvas de crecimiento anual acumulado empleando el programa AGE (crecimiento de los árboles por

la edad). Este programa, que forma parte de la Librería de Programas para Dendrocronología (DPL, Holmes 1983), estima el incremento diamétrico corriente anual (ICA) y medio anual (IMA) para cada grupo de árboles y provee además un promedio para cada especie por sitio de colección (Holmes 1983). Los incrementos diamétricos corrientes y medios resultaron de promediar los incrementos correspondientes a dos radios (por lo general opuestos) dentro de una misma sección transversal. Para ello e independiente de la fecha calendario, se asignó al anillo central (en contacto con la médula) el año 1 (es decir, correspondiendo en cada sección transversal el año $t = 1$ al anillo más interno). Luego se compararon los incrementos anuales por especies con el supuesto de árboles con una tasa anual de 1 cm/año para todas las especies en todos los sitios estudiados (Fig. 3).

Por otro lado, se compararon los incrementos anuales por especies y por sitios, las diferencias en el crecimiento entre árboles se determinaron mediante una prueba estadística de Kruskal Wallis (Balzarini *et al.* 2008). Las diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) en el incremento diamétrico medio entre localidades y especies fueron

evaluadas asumiendo que esta prueba no requiere distribución normal de las variables. Las diferencias de crecimiento fueron evaluadas durante periodos comunes entre sitios, tratando de

incluir el número de individuos más elevado posible (≥ 10) con base en el número total de individuos colectados.

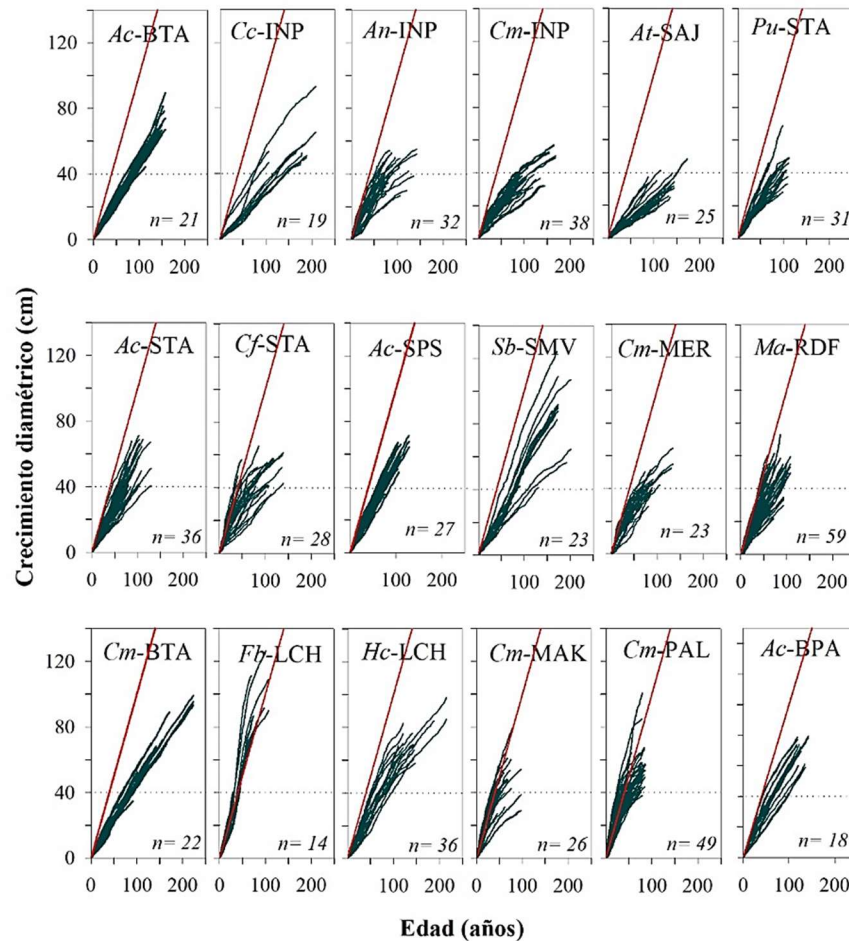


Figura 3. Las líneas verdes corresponden al crecimiento acumulado individual para cada especie en sitios específicos de crecimiento y la línea roja al ritmo supuesto de crecimiento de 1 cm/año. *Ac-BTA* *Amburana cearensis*, *Cc-INP* *Copaifera chodatiana*, *An-INP 2* *Anadenanthera colubrina*, *Cm-INP* *Centrolobium microchaete*, *At-SAJ* *Aspidosperma tomentosum*, *Pu-StA* *Platimiscium ulei*, *Ab-StA* *A. cearensis*, *Cf-StA* *Cedrela fissilis*, *Ac-SPS* *A. cearensis*, *Sb-SMV* *Schinopsis brasiliensis*, *Cm-MER* *C. microchaete*, *Ma-RDF* *Machaerium acutifolium*, *Cm-BTA* *C. microchaete*, *Fb-LCH* *Ficus boliviana*, *Hc-LCH* *Hymenaea courbaril*, *Cm-MAK* *C. microchaete*, *Cm-PAL* *C. microchaete*, *Ab-BPA* *Amburana cearensis*. Las líneas en puntos indica cuando todos los árboles alcanzan 40 cm de crecimiento diamétrico.

Resultados

La determinación del anillo de crecimiento está marcada por el contraste entre los vasos con de mayor y menor diámetro en la madera temprana y la madera tardía, respectivamente. El cambio de tamaño en los vasos a lo largo del anillo anual fue acompañado por el aumento gradual de fibras, lo que da un color más oscuro a la madera tardía (Fig. 2). En la mayoría de las especies se observó una marcada variación en los crecimientos diamétricos. Esta variación en los ritmos de crecimiento entre árboles es comparativamente menor durante la etapa juvenil y a medida que los árboles alcanzan diámetros mayores edades el crecimiento es más variable y la diferencia entre árboles es mayor. Así, las diferentes especies estudiadas necesitan entre 38 y 150 años para alcanzar un diámetro medio de 40 cm. La especie que registró la menor variación entre los árboles de mayor y menor crecimiento para alcanzar un diámetro de 40 cm fue *Amburana cearensis* en el sitio Bella Vista (BTA). La especie con mayor variación en el crecimiento es *Schinopsis brasiliensis* en San Miguel de

Velasco (SMV). Para alcanzar 40 cm de diámetro, los árboles requieren periodos entre 43 y 150 años (Fig. 3). Los árboles de *Ficus boliviana* tienen el mayor crecimiento anual dentro de los bosques secos tropicales, crece en promedio 1.18 cm/año, y requiere 38 años para alcanzar 40 cm de diámetro. En cambio, *Aspidosperma tomentosum* solo alcanza un crecimiento diamétrico medio de 0.27 cm/año (Tabla 2). Solo *Ficus boliviana* (LCH) y algunos individuos de *C. microchaete* en los sitios de Palestina (PAL) y Makanaté (MAK) alcanzan crecimientos diamétricos cercanos a 1 cm/año. Las otras especies en los diferentes sitios de muestreo, incluso aquellas consideradas de crecimiento rápido solo alcanzan 40 cm de diámetro en periodos menores a los 40 años (Fig. 3).

La comparación de los crecimientos medios anuales indica diferencias entre especies, y para una misma especie entre sitios. La prueba estadística de Kruskal Wallis muestra diferencias significativas en el crecimiento entre especies y entre especies creciendo en sitios diferentes. En base al

estadístico de Kruskal Wallis, las especies del bosque chiquitano pueden agruparse en cinco categorías con diferencias significativas en el crecimiento. *A. tomentosum*, *Copaifera chodatiana* y *C. microchaete* en los ambientes secos de Concepción (INP) conforman el grupo de especies de menor crecimiento radial (Tabla 2) variando entre 0.27 y 0.36 mm/año. Un número importante de especie integra el segundo grupo con crecimientos medios en 100 años entre 0.45 y 0.57 mm/año. Este grupo está compuesto por *Platimiscium ulei*, *Amburana cearensis* en BTA, *Centrolobium microchaete* en BTA y MER, *Anadenanthera colubrina* en INP, *Cedrela fissilis* en STA y *Schinopsis brasiliensis* en SMV, sitios con condiciones de humedad intermedia. *Hymenaea courbaril*,

Machaerium acutifolium y *Amburana cearensis* en tres localidades SPS, BPA y STA registran crecimientos medios entre 0.54 y 0.60 mm/año. Un cuarto grupo está conformado exclusivamente por *C. microchaete* en las localidades de MAK y PAL con crecimientos medios entre 0.69 y 0.71 mm/año, respectivamente. Finalmente, *Ficus boliviana* en LCH alcanza un ritmo de crecimiento cercano a 1.2 mm/año conformando un grupo independiente (Tabla 2). Existen especies que conforman más de un grupo, el caso de *C. microchaete* presente en los grupos de menor (a), menor a medio (b) y alto (d) crecimiento, indicando que el ritmo de crecimiento no solo depende de la especie, sino también de las condiciones del sitio de crecimiento (Tabla 2).

Tabla 2. Prueba de varianza de Kruskal Wallis para estimar diferencias, dentro de un periodo común de comparación de 100 años entre los incrementos medios anuales para las 11 especies forestales y 12 sitios de muestreo en bosques tropicales de Bolivia. Para el Incremento Medio Anual (IMA en cm), las diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq .05$). SD = desviación estándar de la media.

Especies (sitio)	Número de árboles	IMA (cm) / ± SD	IMA prom (cm)	IMA máx. (cm)	IMA mín. (cm)
<i>Aspidosperma tomentosum</i> (SAJ)	25	0.27 ± 0.07 a	0.27	0.43	0.19
<i>Copaifera chodatiana</i> (INP)	19	0.33 ± 0.09 a	0.33	0.50	0.26
<i>Centrolobium microchaete</i> (INP)	39	0.36 ± 0.06 a	0.36	0.47	0.22
<i>Platimiscium ulei</i> (STA)	31	0.45 ± 0.11 b	0.45	0.70	0.29
<i>Centrolobium microchaete</i> (BTA)	22	0.46 ± 0.05 b	0.46	0.56	0.36
<i>Amburana cearensis</i> (BTA)	22	0.47 ± 0.03 b	0.46	0.53	0.41
<i>Centrolobium microchaete</i> (MER)	23	0.48 ± 0.08 b	0.48	0.68	0.36
<i>Anadenanthera colubrina</i> (INP)	32	0.48 ± 0.12 b	0.48	0.67	0.24
<i>Cedrela fissilis</i> (STA)	28	0.59 ± 0.24 b	0.59	1.18	0.31
<i>Schinopsis brasiliensis</i> (SMV)	23	0.57 ± 0.25 b	0.57	1.45	0.30
<i>Hymenaea courbaril</i> (LCH)	36	0.54 ± 0.11 c	0.54	0.74	0.39
<i>Machaerium acutifolium</i> (RDF)	59	0.60 ± 0.17 c	0.60	1.01	0.30
<i>Amburana cearensis</i> (SPS)	27	0.58 ± 0.06 c	0.58	0.69	0.46
<i>Amburana cearensis</i> (BPA)	18	0.57 ± 0.08 c	0.57	0.76	0.43
<i>Amburana cearensis</i> (STA)	36	0.57 ± 0.11 c	0.57	0.78	0.31
<i>Centrolobium microchaete</i> (PAL)	26	0.71 ± 0.17 d	0.71	1.27	0.30
<i>Centrolobium microchaete</i> (MAK)	49	0.69 ± 0.20 d	0.69	1.02	0.30
<i>Ficus boliviana</i> (LCH)	14	1.18 ± 0.20 e	1.18	1.60	0.84

Discusión

En la última década, la fragmentación y el acentuado cambio en el uso de miles de hectáreas de bosque se intensificó, con extensos incendios forestales que resultaron favorecidos por sequías prolongadas (Lean & Warrilw 1989). El presente estudio tiene por objetivo presentar la variación interanual en el crecimiento diamétrico de 11 especies forestales en 12 sitios a lo largo de los bosques tropicales chiquitanos (Fig. 1). Esta información fue obtenida a partir del fechado y medición del espesor de los anillos de crecimiento, técnica de fácil aplicación que provee datos precisos en el corto plazo para aplicaciones en temas ecológicos, forestales y climáticos, entre otros. Por muchos años la falta de información sobre tasas de crecimiento de los árboles ha sido un factor limitante para el establecimiento de pautas forestales validadas con datos específicos y bien replicados. El empleo de esta información obtenida para diferentes especies en sus hábitats de crecimiento, es fundamental ya que combina observaciones precisas y a largo plazo, muy difícil de lograr con otras técnicas de monitoreo del crecimiento (Schöngart 2008, López *et al.* 2013).

Los bosques chiquitanos son considerados los de mayor producción tanto de recursos maderables como no maderables de Bolivia. A su vez, estos bosques albergan la mayor biodiversidad de flora y fauna en Bolivia (Jardim *et al.*

2003, Vides-Almonacid *et al.* 2007). Su alta productividad ha convertido a la Chiquitania en una de las regiones más explotadas, y consecuentemente degradadas de los bosques nativos tropicales en América del Sur (Killeen *et al.* 2008). La presencia de especies maderables de alto valor comercial abrió el rápido acceso a la explotación selectiva y sin fiscalización de la madera, así como de otros productos del bosque chiquitano.

La estructura de edades del bosque chiquitano muestra una alta variación entre rodales y árboles de un mismo rodal reflejando diferentes historias de manejos y la ocurrencia de disturbios naturales o antrópicos, particularmente el fuego en los sectores más secos. La mayoría de los rodales visitados están compuestos por especies longevas que requieren de muchos años para alcanzar diámetros maderables y conformar masas boscosas maduras. Considerando los ritmos de crecimiento, los tiempos necesarios para lograr individuos adultos de gran porte, y las condiciones ambientales desfavorables asociadas al cambio climático, es poco probable que en el corto plazo se puedan recuperar las áreas boscosas degradadas. Aun considerando las tasas de rápido crecimiento como en *Ficus boliviana* que puede alcanzar 40 cm de diámetro en aproximadamente 40 años, la dinámica del bosque chiquitano en respuestas a los constantes disturbios antrópicos, hacen pensar que la recuperación

forestal en el mediano plazo es poco probable. La situación es más crítica aun considerando que la mayoría de las especies forestales que crecen en estos bosques, requieren más de 50 años, a veces 150 años, para alcanzar un diámetro de 40 cm. Los escenarios de calentamiento regional, podrían a través de los incendios y sequías contribuir a la desaparición de los bosques chiquitanos (Urrutia & Vuille 2009). El aumento de las temperaturas incrementa las tasas de evapotranspiración, acelera la pérdida de agua en el suelo y reduce aún más la supervivencia y el desarrollo de los árboles en bosques secos tropicales (Lean & Warrilw 1989).

Mediante una comparación de los valores medios anuales del crecimiento entre árboles, se observó diferencias significativas entre especies y entre individuos de una misma especie creciendo en sitios diferentes (Tabla 2). Las tasas de crecimiento de las 11 especies estudiadas muestran la existencia de cinco grupos con similares ritmos de crecimiento, largamente asociados con las diferencias entre especies, pero también regulado por la calidad del sitio forestal donde crecen. Así, dependiendo de la calidad de sitio, una misma especie como *C. microchaete* puede formar parte de los grupos de menor (a), menor a medio (b) y alto (d) crecimiento (Tabla 2). Por ello, el ritmo de crecimiento no siempre depende de la especie, sino también de las condiciones del sitio de crecimiento, principalmente son favorecidos aquellos con mayor régimen de precipitaciones.

Estas observaciones indicarían que las pautas de manejo forestal basadas en diámetros mínimos de corta (DMC) de 40 cm y turnos de rotación (CC) de 25 años no se condicen con las tasas de crecimiento reportadas para la mayoría de las especies estudiadas (López *et al.* 2011). Las pautas de manejo necesitan ser revisadas en base a las tasas reales de crecimiento reportadas en este y otros trabajos, donde se ve que cada especie tiene diferentes ritmos de desarrollo, que a su vez varía en relación a la calidad forestal del sitio (Rozendaal & Zuidema 2011, Schöngart *et al.* 2017, López *et al.* 2019).

Conclusiones

Los anillos de crecimiento son una alternativa viable y exitosa para proveer edades y tasas de crecimiento de las especies forestales que son explotadas maderablemente. Esta técnica en comparación a otros métodos, permite observar la variación del crecimiento diamétrico durante toda la vida de un individuo. Por otro lado, existe una alta variabilidad con respecto al periodo necesario para alcanzar un diámetro de 40 cm, variando entre 38 y 150 años en la región chiquitana. En general, el crecimiento radial es substancialmente más bajo que el supuesto de 1 cm/año, ya que, si bien *Ficus boliviana* puede alcanzar crecimientos comparables, otras especies registran tasas mucho menores (0.27 cm/año, Tabla 2). Está marcada variabilidad del crecimiento entre especies y sitios sugiere que no se puede aplicar los mismos criterios de gestión para todas las especies y para una especie en diferentes sitios. Estos resultados enfatizan la necesidad de adecuar la gestión forestal a los crecimientos reales de las especies.

En este contexto, la gestión forestal sostenible y otras proyecciones de conservación de estos bosques requieren del conocimiento con precisión de la dinámica del crecimiento y los rendimientos futuros en base a los cambios ambientales.

La planificación sin considerar estos factores, en el mediano plazo los aprovechamientos forestales y el cambio de usos del bosque serían las principales actividades asociadas a la degradación los bosques chiquitanos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a las comunidades nativas de Bella Vista y Santa Rosita, Santa Anita, Zapocó, Makanaté, Rosario de la Frontera y Palestina, a las empresas forestales Dekma Bolivia, Inpa y La Chonta, por facilitar el muestreo de árboles en su propiedad. Agradecemos la asistencia de campo Ernesto Escalante, Adalid Cuellar, Gualberto Zalazar, Jimmy Sotelo y Daniel Velásquez. Este estudio fue posible gracias al apoyo del CONICET, Argentina, la Fundación Nacional de Ciencias de Estados Unidos (NSF 12-573) y la Fundación BNP-PARIBAS. Finalmente agradecemos a los revisores anónimos que contribuyeron a mejorar esta versión.

Referencias

- Balzarini, M.G., L. Gonzalez, M. Tablada, F. Casanoves, J.A. Di Rienzo & C.W. Robledo. 2008. Infostat. Manual del usuario. Editorial Brujas, Córdoba.
- Brienen, R.J.W., L. Caldwell, L. Duchesne, S. Voelker, J. Barichivich, M. Baliva, G. Ceccantini, A. Di Filippo, S. Helama, G.M. Locosselli, L. Lopez *et al.* 2020. Forest carbon sink neutralized by pervasive growth-lifespan trade-offs. *Nature Communications* 11(1): 4241.
- Brienen, R.J.W. & P.A. Zuidema. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146: 1–12.
- Brienen, R.J.W. & P.A. Zuidema. 2007. Incorporating persistent tree growth differences increases estimates of tropical timber yield. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 302–306.
- Eckstein, D., J. Odgen, G.C. Jacoby & J. Ash. 1981. Age and growth rate determination in tropical trees: The application of dendrochronological methods. Pp. 83–106. En: Bormann, F. H. & Berlyn, G. (eds.) *Age and Growth Rate of Tropical Trees; New Directions for Research*. Yale University, New Haven.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, Londres.
- ITTO (International Tropical Timber Organization). 2006. *Status of tropical forest management 2005*. Technical Series, Yokohama.
- Jardim, A., T.J. Killeen & A. Fuentes. 2003. *Guía de los árboles y arbustos del bosque seco chiquitano Bolivia*. Fundación para la Conservación del Bosques Chiquitanos - Fundación Amigos de la Naturaleza, Santa Cruz de la Sierra.
- Killeen, T.J., E. García & S.G. Beck. 1993. *Guía de árboles de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden. Quipus S.R.L., La Paz.
- Killeen, T.J., A. Guerra, M. Calzada, L. Correa, V. Calderon, L. Soria, B. Quezada & M.K. Steining. 2008. Total historical land-use change in eastern Bolivia: Who, where, when, and how much? *Ecology and Society* 13: 1–36.
- Lean, J. & D.A. Warrilw. 1989. Simulation of the regional climatic impact of Amazon deforestation. *Nature* 342: 411–413.

- López, L. 2011. Una aproximación dendrocronológica a la ecología y el manejo de los bosques tropicales secos del Cerrado boliviano. Tesis de doctorado en biología, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Rio Negro.
- López, L., M. Rodríguez-Catón & R. Villalba. 2019. Convergence in growth responses of tropical trees to climate driven by water stress. *Ecography* 42: 1-14.
- López, L. & R. Villalba. 2016. Reliable estimates of radial growth for eight tropical species based on wood anatomical patterns. *Journal of Tropical Forest Science* 28(2): 139–152.
- López, L. & R. Villalba. 2020. Climate-growth relationships for *Aspidosperma tomentosum* Mart. in South American tropical dry forests. *Annals of Forest Science* 77(4): 96.
- López, L. & R. Villalba. 2011. Los anillos de crecimiento de *Centrolobium microchaete* (Fabaceae, Papilionoideae), una herramienta para evaluar el manejo forestal de los bosques secos tropicales del Cerrado boliviano. *Ecología en Bolivia* 46(2): 77-94.
- López, L., R. Villalba & F. Bravo. 2013. Cumulative diameter growth and biological rotation age for seven tree species in the Cerrado biogeographical province of Bolivia. *Forest Ecology and Management* 292: 49-55.
- López, L., R. Villalba & D. Stahle. 2022. High-fidelity representation of climate variations by *Amburana cearensis* tree-ring chronologies across a tropical forest transition in South America. *Dendrochronologia* 72: 125932.
- MDSMA (Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente). 1997. Nueva ley forestal. Ley N° 1700 del 12 de julio de 1996, La Paz.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz.
- Navarro, G. & M. Maldonado. 2004. Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón Patiño, Santa Cruz.
- Peña-Claros, M., E.M. Peters, M.J. Justiniano, F. Bongers, G.M. Blate, T.S. Fredericksen & F.E. Putz. 2008. Regeneration of commercial tree species following silvicultural treatments in a moist tropical forest. *Forest Ecology and Management* 255: 1283-1293.
- Rozendaal, A.M.D. & A.P. Zuidema. 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees* 25: 3–16.
- Schöngart, J. 2008. Growth-oriented logging (GOL): a new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecology and Management* 256: 46–58.
- Schöngart, J., A. Bräuning, A.C.M.C. Barbosa, C.S. Lisi & J.M. De Oliveira. 2017. Dendroecological studies in the Neotropics: history, status and future challenges. Pp. 35-73. En: Amoroso, M.M., L.D. Daniels, P.J. Baker & J.J. Camarero (eds.) *Dendroecology: Tree-Ring Analyses Applied to Ecological Studies*. Springer International Publishing, Cham.
- Schöngart, J., F. Wittmann, M. Worbes, M. Piedade, H. Krambeck & W. Junk. 2007. Management criteria for *Ficus insipida* Willd. (Moraceae) in Amazonian white-water floodplain forests defined by tree-ring analysis. *Annals of Forest Science* 64: 657-664.
- Schulman, E. 1956. *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson.
- Stokes, M.A. & T.L. Smiley. 1968. *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago.
- Urrutia, R. & M. Vuille. 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Geophysical Research Letters* 114: D02108.
- Vides-Almonacid, R., S. Reichle & F. Padilla. 2007. Planificación ecorregional del bosque seco chiquitano. Fundación Conservación del Bosque Chiquitano - The Nature Conservancy, Santa Cruz.
- Villalba, R., S. Delgado, M. De Membiela & D. Mendoza. 2006. Variabilidad interanual de los caracteres anatómicos en el leño de *Cedrela lilloi* en el noroeste de Argentina. Pp. 59-81. En: Pacheco, S. & A. Brown (eds.) *Ecología y Producción de Cedro (género Cedrela) en las Yungas Australes, Subtrópico*. Liey, Fundación, ProYungas, Tucumán.
- Worbes, M. 1992. Occurrence of seasonal climate and tree-ring research in the tropics. *Lund Qua Report* 34: 338-342.
- Worbes, M. & W. Junk. 1999. How old are tropical trees? The persistence of a myth. *IAWA* 20: 255-260.