

Estructura forestal y regeneración natural de poblaciones del pino de monte (*Podocarpus parlatorei* Pilg.) en el Departamento de Santa Cruz, Bolivia

ROMEL E. NINA-CHURQUI^{1,2,✉}; MARCO A. PINTO-VIVEROS^{1,2,3}; JOSELIN SÁNCHEZ^{1,4};
LILIANA ARROYO-HERBAS^{1,4}; DIEGO ESPINOZA^{1,4}; ERWIN BANEGAS⁴; SERGIO PANTOJA^{1,4}
& MARISOL TOLEDO^{1,3}

¹ Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolivia. ² Carrera de Ciencias Ambientales, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolivia. ³ Academia Nacional de Ciencias de Bolivia - Departamental Santa Cruz, Santa Cruz, Bolivia. ⁴ Carrera de Biología, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolivia.

RESUMEN. El pino de monte (*Podocarpus parlatorei* Pilg.) es endémico de los bosques montañosos australes. A lo largo de la historia fue sobreexplotado con fines maderables y actualmente se encuentra en peligro de extinción. En Bolivia existen vacíos de información con respecto a su estructura y dinámica poblacional. En este estudio describimos su estructura forestal (individuos adultos, >10 cm de diámetro) y su regeneración (individuos jóvenes, <10 cm) en el complejo de pinares boliviano-tucumano del Departamento de Santa Cruz (Bolivia). Se evaluaron 16 localidades en los municipios de Vallegrande, Postrer Valle, Pucara y Quirusillas (81 parcelas de muestreo). Las densidades (individuos/ha) de estructura y regeneración se contrastaron entre municipios y categorías diamétricas (pruebas de Kruskal-Wallis), y se analizó la asociación de ambas variables entre sí y con la elevación, la pendiente y la cobertura arbórea (correlaciones de Spearman). La estructura forestal fue clasificada en cinco categorías diamétricas y se distribuyó en forma de J invertida. Vallegrande presentó la mayor densidad (650 individuos/ha), superior a lo determinado para el paisaje en general (200 individuos/ha). La regeneración, entre sus cuatro categorías diamétricas, también presentó una distribución de J invertida; la mayor regeneración se cuantificó en Pucara (1700 individuos/ha), que superó lo registrado a nivel paisaje (1100 individuos/ha). Sólo tres variables mostraron asociaciones significativas ($P < 0.05$). La elevación ($\rho = 0.23$) y la cobertura arbórea ($\rho = 0.43$) se relacionaron de forma positiva con la estructura forestal, mientras que la regeneración lo hizo negativamente ($\rho = -0.30$). La estructura forestal y la regeneración natural de las poblaciones del pino de monte revelaron que la especie está distante de presentar un buen estado de conservación.

[Palabras clave: Podocarpaceae, bosque montano, complejo de pinares boliviano-tucumano, ecología]

ABSTRACT. Forest structure and natural regeneration of mountain pine (*Podocarpus parlatorei* Pilg.) populations in the department of Santa Cruz, Bolivia. The mountain pine (*Podocarpus parlatorei* Pilg.) is endemic to the southern montane forests, historically over-exploited for timber purposes and currently is in danger of extinction. In Bolivia, also presents information gaps regarding its population structure and dynamics. We describe its forest structure (adult individuals, ≥ 10 cm in diameter) and regeneration (young individuals, < 10 cm) in the complex of the bolivian-tucuman pine forest in the Department of Santa Cruz (Bolivia). Sixteen localities were evaluated in the municipalities of Vallegrande, Postrer Valle, Pucara and Quirusillas (81 sampling plots). The densities (individuals/ha) of structure and regeneration were contrasted (Kruskal-Wallis tests) between municipalities and diameter categories; the association (Spearman correlations) of both variables was analyzed with each other, with elevation, slope and tree cover. The forest structure was classified into five diameter categories and was distributed in the form of an inverted J; Vallegrande presented the highest density (650 individuals/ha), higher than that determined for the landscape in general (200 individuals/ha). Regeneration, among its four diameter categories, also presented an inverted J distribution; the greatest regeneration was quantified in Pucara (1700 individuals/ha), which exceeded what was recorded at the landscape level (1100 individuals/ha). Only three variables presented significant associations ($P < 0.05$); elevation ($\rho = 0.23$) and tree cover ($\rho = 0.43$) were positively related to forest structure, while regeneration was negatively related ($\rho = -0.30$). The forest structure and the natural regeneration of the mountain pine populations revealed that the species is far from presenting a good conservation status.

[Keywords: Podocarpaceae, montane forest, bolivian-tucuman pine forest complex, ecology]

INTRODUCCIÓN

Los bosques montanos han recibido el gran impacto de actividades productivas como la explotación de pozos petroleros, la instalación de yacimientos gasíferos y el cambio en el uso del suelo para cultivar hortalizas y la hoja de coca (Alanes 2012). Hasta el año 2010, Bolivia contaba con 2 millones de hectáreas de bosque montano y una tasa de pérdida anual del 0.53% (Killeen et al. 2007; Tejedor et al. 2012), que aumentó rápidamente hasta el 2017, llegando al 4% (MMAyA and ABT 2018). Al interior de esta cobertura vegetal, los bosques de *Podocarpus* —que cumplen importantes roles ambientales y socioeconómicos en los ecosistemas montañosos de la región austral (e.g., protección de fuentes de agua o provisión de madera y leña para los asentamientos humanos rurales) (Ayma-Romay and Sanzetenea 2008)— han sido muy presionados por su uso indiscriminado, lo cual llevó a que varias especies del género sean consideradas en peligro de conservación o vulnerables a una potencial extinción (Meneses and Beck 2005; MMAyA 2012), siendo el pino de monte (*P. parlatorei* Pilg.) una de ellas.

El *Podocarpus parlatorei* es endémica de los bosques montanos. En décadas pasadas fue explotada con alta intensidad por su buena madera, que es liviana, trabajable y apta para debobinar con destino a la mueblería y carpintería fina (Novara 2012). Su sobreexplotación hizo que sea incluida en el Apéndice I de la CITES en el año 1975, para así garantizar su conservación al prohibir su comercio a nivel internacional. Existen numerosos estudios sobre el pino de monte en Bolivia, destacándose el realizado por Mostacedo y Fredericksen (2000a), quienes describieron aspectos de la regeneración natural junto a otras especies con valor forestal. Por otra parte, Ayma-Romay y Sanzetenea (2008) describieron los patrones fenológicos de esta especie y otras Podocarpaceas en las Yungas de Cochabamba, y Quiroga y Premoli (2013) valoraron el rol de las poblaciones marginales en la conservación del acervo genético. Finalmente, otros trabajos evaluaron el efecto del cambio climático en la distribución de la especie (Quiroga et al. 2012), así como la reducción de su distribución bajo escenarios futuros con un aumento en las concentraciones de CO₂ (Quiroga et al. 2018).

Sin embargo, en Bolivia aún existen vacíos de información sobre diversos aspectos ecológicos del pino de monte (e.g., su estructura y

dinámica poblacional), igualmente necesarios para conocer con precisión su estado de conservación actual y la respuesta frente a la presión por el aprovechamiento forestal, la degradación de su hábitat por actividades productivas y el impacto del cambio climático (Blendinger 2006; González-M. et al. 2012). Esta información resulta fundamental para generar pautas eficientes de manejo y conservación a escala de paisaje (Thompson et al. 2009). En este contexto, el objetivo del estudio fue describir la estructura forestal y la regeneración natural del pino de monte en el complejo de pinares boliviano-tucumano del Departamento de Santa Cruz (Bolivia). Con estos resultados se pretende aportar conocimiento básico que ayude a diseñar una estrategia de monitoreo para esta especie forestal de gran importancia social y económica, pero fuertemente amenazada.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en 16 localidades de las provincias de Vallegrande (municipios de Vallegrande, Pucara y Postrer Valle) y Florida (Quirusillas) del Departamento de Santa Cruz (Bolivia) (Tabla 1), donde se encuentra el mayor complejo de pinares boliviano-tucumano (Navarro and Maldonado 2002; Navarro and Ferreira 2007; Navarro 2011). Este complejo de vegetación se ubica al oeste del departamento (Figura 1), sobre las serranías andinas de la cordillera oriental, entre 1900 y 3000 m s. n. m., y comprende casi 10% de la superficie total de la provincia biogeográfica boliviana-tucumana (Navarro and Ferreira 2007). Estos pinares se caracterizan por poseer un dosel de 10 a 15 m de altura y generalmente son dominados por pinos de monte. El dosel inferior es más discontinuo, variando entre 5 y 8 m de altura, donde frecuentemente la vegetación dominante es la arbustiva, junto a un sotobosque formado por escasos arbustos, hierbas y matorrales según su estado de conservación (Navarro 2011).

Diseño de muestreo y toma de datos

Se empleó un diseño de muestreo de tipo estratificado (Mostacedo and Fredericksen 2000b), segregando el complejo de pinares en 4 estratos en función de los municipios involucrados en el estudio. Cada municipio posee diferente historia e intensidad de uso de la especie y la tierra según las

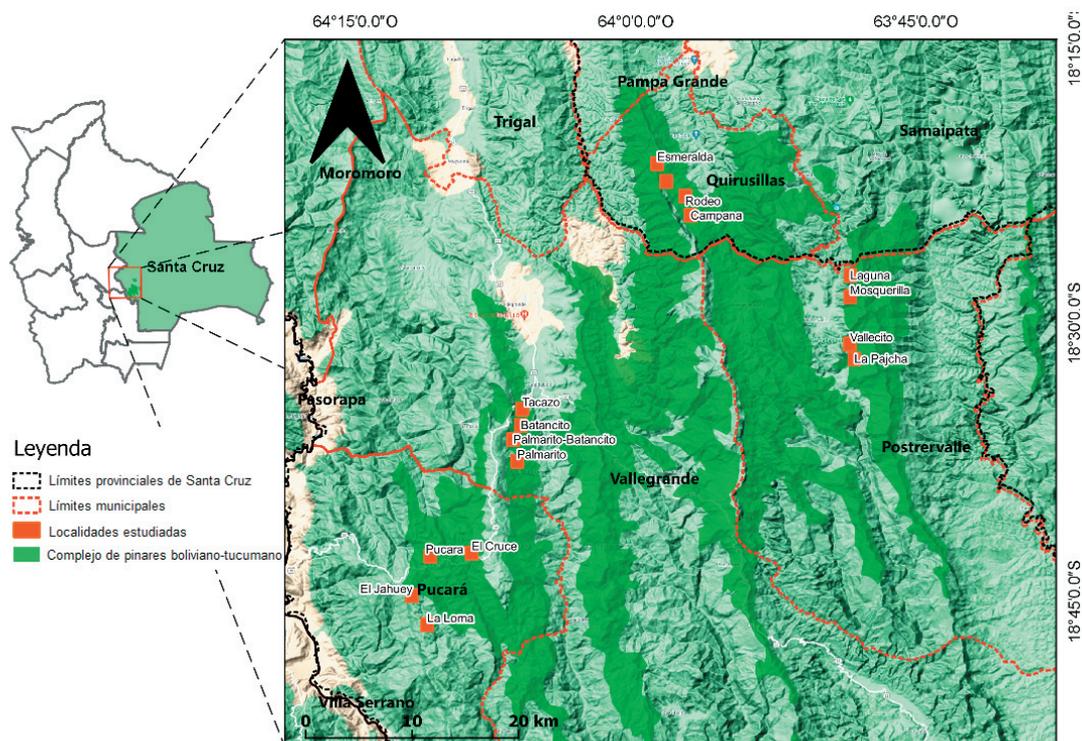


Figura 1. Ubicación de las 16 localidades de estudio en las provincias de Vallegrande y Florida (Bolivia), dentro del complejo de pinares boliviano-tucumano en Santa Cruz.

Figure 1. Location of the 16 study localities in the provinces of Vallegrande and Florida (Bolivia), within the complex of Bolivian-Tucuman pine forests in Santa Cruz.

Tabla 1. Principales características de las localidades estudiadas en el complejo de pinares boliviano-tucumano.

Table 1. Main characteristics of the localities studied in the complex of bolivian-tucuman pine forests.

Provincia	Municipio	Localidad	N° de parcelas	Elevación (m s. n. m.)	Pendiente (grados)	Cobertura bosque (%)	Estado de conservación	Usos y otras actividades					
								Re	Ca	Ag	Ga	Tu	Ta
Florida	Quirusillas	Laguna Esmeralda	7	2052-2134	2-18	53-62	Medio	x	x			x	x
		Esmeralda - Rodeo	5	2106-2256	9-18	44-81	Medio	x		x	x		x
		Rodeo	3	1880-2029	12-15	53-75	Malo			x	x		x
		Laguna Campana	6	1927-2272	8-28	60-96	Malo			x	x	x	x
Vallegrande	Poster Valle	Laguna Verde	5	1928-2027	3-31	40-87	Medio				x		
		Mosquerilla	5	1965-2114	20-41	62-88	Medio		x				x
		Vallecito	5	1825-1860	11-18	44-85	Malo			x	x		
		La Pajcha	5	1745-1808	2-22	21-95	Medio	x	x				x
	Pucara	El Cruce	6	2590-2704	3-24	36-86	Buena			x	x		x
		Pucara	6	2479-2626	9-19	45-80	Medio			x	x		x
		El Jahuey	3	2300-2512	18-34	46-64	Medio				x	x	
		La Loma	5	2359-2550	16-26	24-77	Medio				x	x	
Vallegrande	Tacazo	Tacazo	5	2218-2402	25-33	68-83	Buena	x	x		x		
		Batancito	5	2210-2430	11-25	70-82	Buena	x	x	x	x		
		Palmarito-Batancito	4	2251-2525	6-32	76-83	Medio	x	x	x	x		
		Palmarito	6	2231-2452	20-27	66-84	Buena	x	x	x	x		

Cobertura bosque: cobertura del dosel del bosque; Estado de conservación: estado de conservación del habitat; Re: área de recolección de frutos y leña; Ca: área de conservación de afluentes y lagunas; Ag: área de agricultura; Ga: ganadería de ramoneo de pequeña escala; Tu: turismo comunal; Ta: presencia de tala de individuos de *P. parlatorei*.

actividades productivas que históricamente se desarrollaron en ellos. Así, también poseen diferentes medidas de conservación implementadas para proteger el pino de monte y los afluentes de agua (Tabla 1). Las localidades de muestreo en cada estrato fueron seleccionadas de forma no probabilística, ya que los pinares son hábitats de difícil acceso (presentan elevada altitud y pendiente pronunciada).

El trabajo de campo se realizó entre agosto de 2018 y enero de 2019. Se determinó la estructura forestal y la regeneración natural de la especie registrando todos los individuos en vida arbórea, arbustiva y plántula encontrados en las siguientes categorías de diámetro de fuste de acuerdo con Ayma-Romay et al. (2007): Regeneración ('1 cm [plántula], 1.1-3 cm [sub-brinzal], 3.1-6 cm [brinzal] y 6.1-9.9 cm [latizal]) y Población adulta: ≥ 10 cm (Figura 2). La población adulta se evaluó en 81 parcelas de 20x20 m (400 m²) –3.2 ha de superficie muestreada en total– y los individuos fueron categorizados en clases diamétricas con intervalos de 10 cm para caracterizar su estructura forestal (Ayma-Romay et al. 2007). La regeneración natural fue evaluada en subparcelas de 10x10 m (100 m²) que se instalaron al azar al interior de la parcela mayor. Además, para cada parcela se registró la elevación (m s. n. m.), la pendiente (%), la exposición de la pendiente, y se determinó su cobertura arbórea (%) mediante la aplicación móvil Canopeo, versión 1.1.7 (Patrignani and Ochsner 2015).

Análisis de datos

Para analizar la estructura forestal y la regeneración natural del pino de monte, las abundancias cuantificadas por categorías diamétricas dentro de cada parcela fueron extrapoladas para determinar la densidad de individuos por ha (individuos/ha). Estos valores de densidad (para la población adulta y la regeneración por separado) fueron contrastados entre municipios y categorías diamétricas mediante pruebas de Kruskal-Wallis ($\alpha=0.05$). Se analizó la relación existente entre la densidad de la población adulta y la regeneración, y también de ambas variables con la elevación, la pendiente y la cobertura arbórea mediante correlaciones de Spearman ($\alpha=0.05$). Todos los análisis se calcularon y graficaron con el paquete ggstatsplot versión 0.6.5 (Patil 2021) dentro del lenguaje R versión 4.0.2 (R Core Team 2021) haciendo uso de RStudio versión 1.2.1335 (R Core Team 2021).

RESULTADOS

Densidad y estructura de las poblaciones adultas del pino de monte

Las poblaciones adultas del pino de monte fueron clasificadas en cinco categorías diamétricas que estuvieron presentes en todos los municipios. En general, las densidades cuantificadas entre clases diamétricas presentaron una distribución a manera de J invertida, concentrándose los mayores valores en la primera clase (individuos entre 10 y 20 cm



Figura 2. Categorías de diámetro de fuste del pino de monte. A: plántula (≤ 1 cm); B: sub-brinzal (1.1-3 cm); C: brinzal (3.1-6 cm); D: latizal (6.1-9.9 cm); E: adulto (≥ 10 cm).

Figure 2. Mountain pine stem diameter categories. A: seedling (≤ 1 cm); B: sub-sapling (1.1-3 cm); C: sapling (3.1-6 cm); D: latizal (6.1-9.9 cm); E: adult (≥ 10 cm).

de diámetro) y declinando gradualmente para las demás (individuos >20 cm de diámetro). La población adulta de Vallegrande se caracterizó por presentar mayores densidades en sus dos primeras categorías diamétricas (387 y 150 individuos/ha, respectivamente), los que llegaron a duplicar o triplicar lo cuantificado en el resto de los municipios. En Quirusillas se registraron las más bajas densidades en general (Figura 3a).

Al considerar las abundancias totales de individuos adultos por municipio, Vallegrande presentó la mayor densidad (mediana=650 individuos/ha; IQR=587), superando amplia y significativamente lo cuantificado en los demás municipios ($\chi^2_{\text{Kruskal-Wallis}}=26.35$; $P<0.05$) (Figura 3b). Sin embargo, sólo 35% de la diferencia presentada en la densidad poblacional se puede atribuir a la ubicación del pinar en el Municipio de Vallegrande ($\epsilon^2=0.35$).

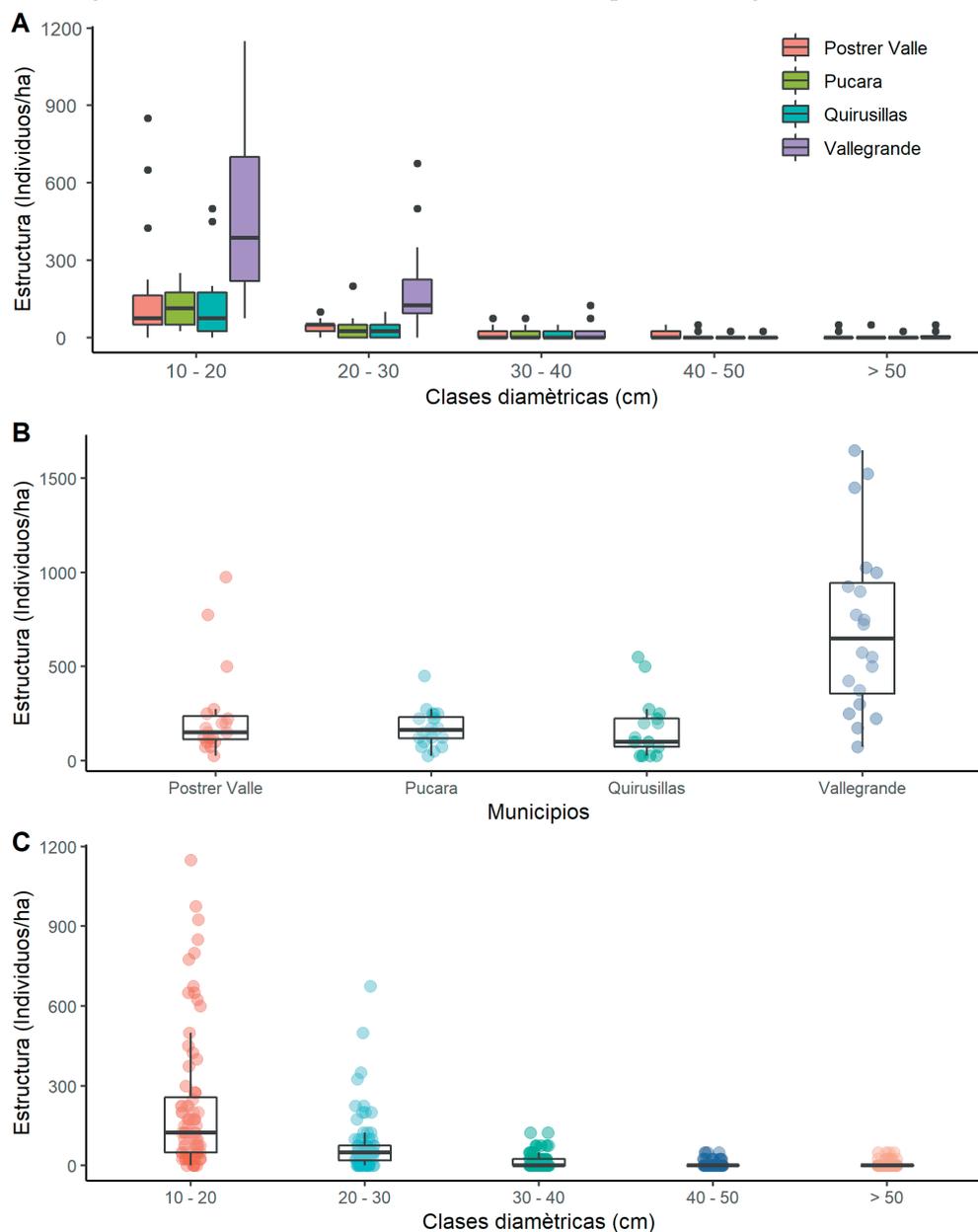


Figura 3. Estructura poblacional y densidad de individuos adultos del pino de monte en el paisaje estudiado. A: estructura poblacional por municipio y clase diamétrica; B: densidad total en cada municipio; C: densidad total por clase diamétrica.

Figure 3. Population structure and density of adult individuals of the mountain pine in the studied landscape. A: population structure by municipality and diameter class; B: total density in each municipality; C: total density by diameter class.

Por último, a nivel de paisaje (sin estratificar por municipios) se cuantificó una densidad típica del pino de monte de 200 individuos/ha (IQR=331) y se evidenció que esta especie dentro del complejo de pinares boliviano-tucumano presentó una población estructurada a manera de J invertida al

considerar la distribución de sus abundancias entre categorías diamétricas (Figura 3c). La primera categoría (individuos entre 10 y 20 cm de diámetro) presentó la mayor densidad del pino de monte (mediana=125 individuos/ha; IQR=206), logrando diferenciarse de manera significativa del resto ($\chi^2_{\text{Kruskal-Wallis}}=195.10$;

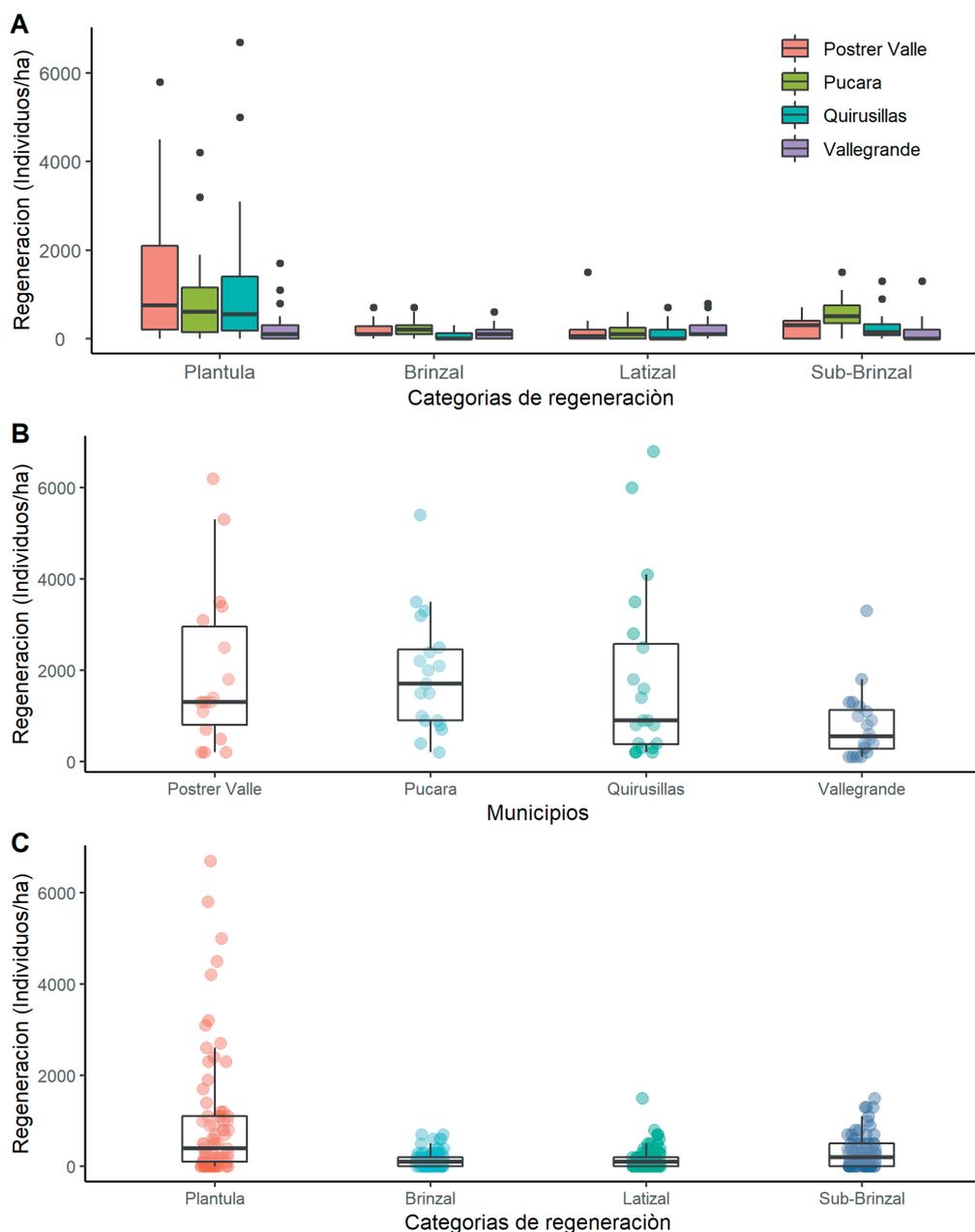


Figura 4. Estructura y densidad de individuos en regeneración del pino de monte en el paisaje estudiado. A: estructura de la regeneración por municipio y categoría de diámetro; B: densidad total en cada municipio; C: densidad total por categoría de diámetro.

Figure 4. Structure and density of individuals in regeneration of the mountain pine in the studied landscape. A: structure of regeneration by municipality and diameter category; B: total density in each municipality; C: total density by diameter category.

$P < 0.05$); las diferencias presentadas se atribuyeron en un 51% a la influencia de las categorías diamétricas ($\epsilon^2=0.51$). Resulta importante resaltar que a partir de la tercera categoría (individuos >30 cm de diámetro) se determinó una densidad típica de 0 individuos/ha, lo cual, en términos generales, indica que encontrar individuos adultos con estas características diamétricas puede considerarse como muy raro dentro del complejo de pinares boliviano-tucumano.

Regeneración natural del pino de monte

En función de las densidades cuantificadas entre categorías de regeneración se determinó la existencia de dos patrones de distribución. Los pinares de los municipios de Pucara, Postrer Valle y Quirusillas presentaron sus densidades distribuidas a manera de J invertida, mientras que Vallegrande se diferenció mostrando una distribución a manera de U, donde la regeneración empezó a disminuir a partir de los sub-brinzales

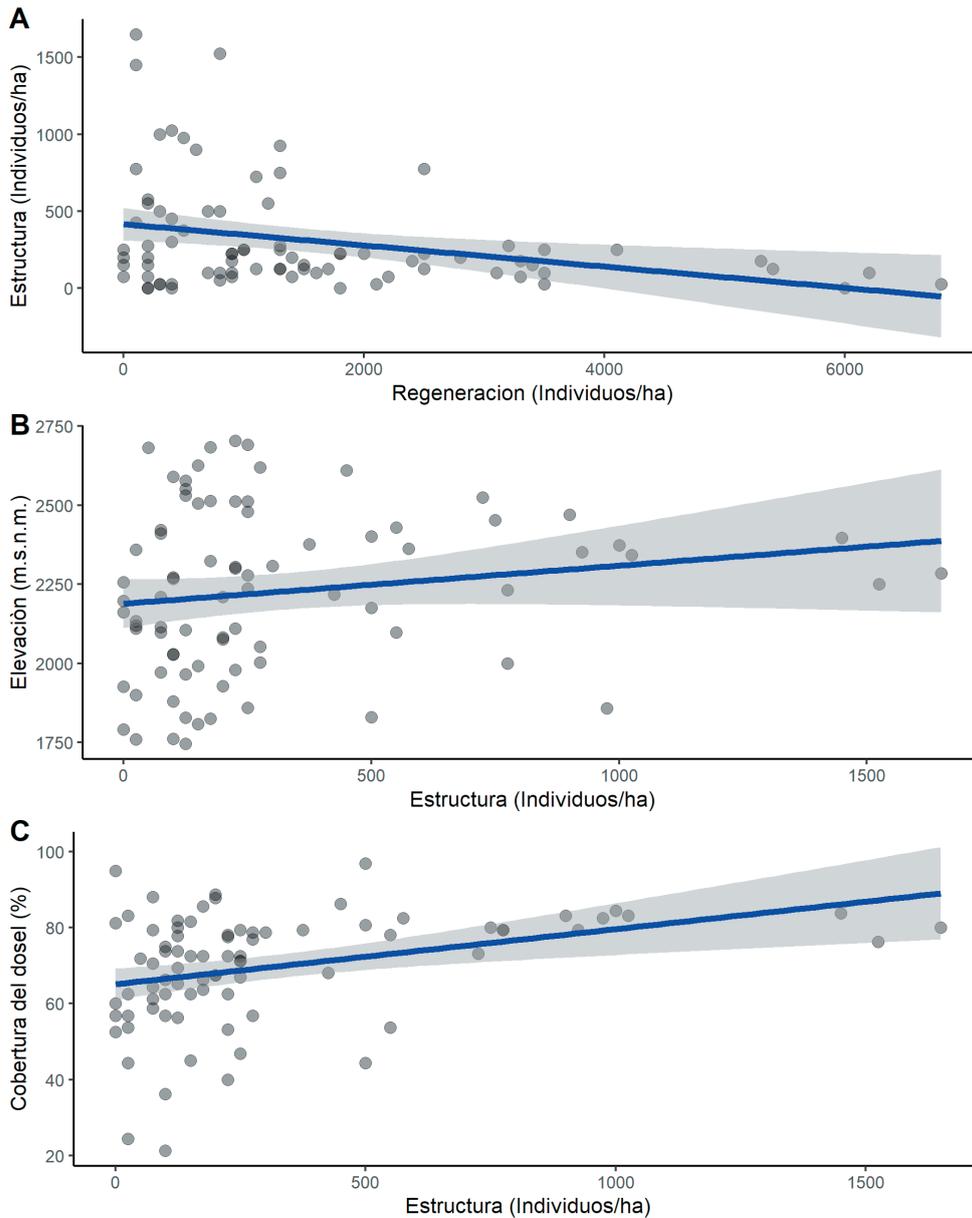


Figura 5. Valores de correlación estadísticamente significativos en el estudio. A: estructura (densidad de pinos adultos) vs. regeneración (densidad de pinos juveniles); B: elevación (m s. n. m.) vs. estructura; C: cobertura (% de cobertura arbórea) vs. estructura.

Figure 5. Statistically significant correlation values in the study. A: structure (density of adult pines) vs. regeneration (density of juvenile pines); B: elevation (m a. s. l.) vs. structure; C: coverage (% of arboreal cover) vs. structure.

hacia los brinzales y luego aumentó en los latizales (Figura 4a). Si bien la regeneración natural por categoría entre municipios fue en general similar, Vallegrande presentó una menor densidad de plántulas (mediana=75 individuos/ha; IQR=125) y Pucara mostró una mayor densidad de sub-brinzales (mediana=125 individuos/ha; IQR=93).

La mayor densidad total de regeneración (sin discriminar por categorías) fue cuantificada en Pucara (mediana=1700 individuos/ha; IQR=1550) y sólo se diferenció significativamente ($\chi^2_{\text{Kruskal-Wallis}}=10.76$; $P<0.05$) de lo registrado en Vallegrande (mediana=550 individuos/ha; IQR=850). Ambos municipios mostraron densidades estadísticamente similares a las determinadas en Postrer Valle y Quirusillas (Figura 4b). Por tanto, evidentemente, la influencia del municipio sobre la densidad de regeneración natural fue muy baja ($\varepsilon^2=0.15$).

La densidad típica total (sin estratificar por municipios o categorías) de la regeneración natural del pino de monte para todo el complejo de pinares boliviano-tucumano fue 1100 individuos/ha (IQR=331). La estructura de la regeneración presentó una distribución de J invertida (Figura 4c). Las plántulas concentraron la mayor densidad (mediana=400 individuos/ha; IQR=1000), seguida por los sub-brinzales (mediana=200 individuos/ha; IQR=500), mostrando ambas categorías de regeneración diferencias estadísticamente significativas entre sí y también con las demás ($\chi^2_{\text{Kruskal-Wallis}}=195.1$; $P<0.05$). Las dos últimas categorías (brinzales y latizales) no se diferenciaron significativamente entre sí con respecto a sus valores de densidad. Por último, las diferencias presentadas entre los valores de densidad sólo fueron explicadas en un 11% por la influencia de las clases de regeneración ($\varepsilon^2=0.11$).

Correlación entre las variables evaluadas

Finalmente, de todas las variables analizadas (i.e., densidad de la población adulta, de la regeneración, elevación, pendiente y cobertura arbórea), sólo tres presentaron correlaciones estadísticamente significativas ($P<0.05$). La elevación ($\rho=0.23$) (Figura 5b) y la cobertura arbórea ($\rho=0.43$) (Figura 5c) se relacionaron de manera positiva con la densidad de individuos adultos del pino de monte (estructura forestal), mientras que la regeneración lo hizo negativamente ($\rho=-0.30$) (Figura 5a).

DISCUSIÓN

Estructura de las poblaciones adultas del pino de monte

En general, la estructura poblacional adulta (individuos >10 cm de diámetro) del pino de monte determinada en el complejo de pinares boliviano-tucumano evaluado fue similar a lo reportado en otras poblaciones de *Podocarpus* de bosques montanos de Argentina y Bolivia (Zárate et al. 1999; Pinazo et al. 2003; Ayma-Romay et al. 2007; Ayma-Romay and Padilla-Barroso 2009; Ayma-Romay 2016; Barros and Giménez 2017), pero se diferenció de lo esperado en áreas con buen estado de conservación. Diversos estudios indican que la estructura de poblaciones saludables de *Podocarpus* debería ser a manera de una campana inclinada a la derecha, la cual agruparía un mayor número de individuos maduros (>40 cm de diámetro) de gran porte, fustes altos, considerables volúmenes de madera y una baja densidad de individuos jóvenes (Arturi et al. 1998; Bergin 2000; Grau 2006; Carilla and Grau 2011).

El que en este estudio los resultados expresaran exactamente lo contrario (i.e., una estructura poblacional ampliamente dominada por individuos de porte menor, entre 10 y 20 cm de diámetro) respalda la tesis de que estos pinares han sido muy presionados por el uso indiscriminado (Meneses and Beck 2005; MMAyA 2012), concentrándose la tala sobre todo en individuos maduros, lo que conlleva grandes cambios en su estructura poblacional (Ayma-Romay and Padilla-Barroso 2009). Entonces, se puede entender que las poblaciones naturales del pino de monte están lejanas de presentar un buen estado de conservación, pues la densidad de individuos que denotan tal característica (>40 cm de diámetro) es casi nula dentro del complejo de pinares. Además, considerando que el género *Podocarpus* se caracteriza por ser longevo y de lento crecimiento (0.15 cm/año) (Bergin 2000; Blendinger 2006; Ayma-Romay et al. 2007), no se espera que esta realidad cambie favorablemente a corto plazo.

La mayor población adulta del pino de monte se registró en el Municipio de Vallegrande, y superó por mucho lo cuantificado en los demás municipios. Su densidad poblacional (650 individuos/ha) fue superior a lo reportado por Carilla y Grau (2011) para áreas sin aparente intervención antrópica del parque Sierra San Javier en Argentina (que varió entre 4 y 383

individuos/ha) y similar a lo registrado por Pinazo et al. (2003) en dos zonas de bosque montano (750 individuos/ha) con distinto uso (tala selectiva de cedro y nogal, agricultura y ganadera). Esta situación podría indicar que en Vallegrande se dio una menor presión de uso para la especie, lo cual podría relacionarse con las actividades en las que este asentamiento rural basa su subsistencia (que probablemente no se centra en la tala), ya que se conoce que la intensidad de aprovechamiento se encuentra en función de lo anterior (Ulloa and Moraes 2010).

Regeneración natural del pino de monte

La densidad de regeneración cuantificada en los pinares de Santa Cruz (1100 individuos/ha), superó ampliamente lo reportado en otros bosques de *Podocarpus* en mejor estado de conservación y con menor influencia antrópica (Arturi et al. 1998; Gálvez et al. 2003). Esto suma evidencia de que el complejo de pinares ha sido muy impactado, pues el pino de monte posee un patrón de regeneración que se detiene tras la formación de un bosque maduro y se acelera ante la ocurrencia de disturbios (Grau 2006). Reportes de alta densidad de regeneración de la especie se han dado por Ayma-Romay et al. (2007) en Pajchanti (Cochabamba, Bolivia), al interior de áreas donde los comunarios realizan un manejo tradicional del bosque que se basa en aprovechar árboles caídos y árboles en clases muy avanzadas (>80 cm). La densidad de regeneración en estas áreas osciló entre 2300 y 3800 individuos/ha, lo que se podría entender como una respuesta ecológica a los disturbios, que estarían favoreciendo el reclutamiento de plantines.

Al ser el Municipio de Pucara el que presentó la mayor densidad de regeneración natural en el presente estudio (1700 individuos/ha), es posible inferir que, a nivel paisaje, el complejo de pinares existente en este municipio es el más afectado por perturbaciones, habiéndose identificado la existencia de ganadería por ramoneo y tala del pino de monte. Esto tiene sentido al considerar lo expuesto por Miller (2006), quien halló que algunas especies de Podocarpaceae pueden verse favorecidas por la presencia del ganado. Así mismo, los disturbios que produce la tala selectiva ocasionan también un mejor reclutamiento para la regeneración en sus fases iniciales, ya que generan claros en el bosque (Grau 2006; Ayma-Romay et al. 2007). Al presentarse lo

contrario en el Municipio de Vallegrande, donde se registró la menor densidad de regeneración (550 individuos/ha) dentro del complejo de pinares boliviano-tucumano evaluado, se podría entender que esta región sería la menos afectada por disturbios antrópicos dentro del paisaje.

Por último, muchas teorías respaldan la idea de que la regeneración del pino de monte (al igual que otras especies de *Podocarpus*) se ve favorecida por disturbios (naturales y antropogénicos). Entre estas teorías podemos mencionar las de Hutchinson (1926); *Selection life history*, que indica que las plántulas prosperan dentro del bosque tras la caída de los árboles maduros, y *Evanaged life history*, que plantea que la regeneración ocurre tras la ruptura de las copas de los árboles por los vientos fuertes. Sin embargo, Wardle (1963) menciona que las estrategias de regeneración pueden variar en torno a las condiciones climáticas y edáficas de cada lugar.

Correlación entre las variables evaluadas

El que se haya determinado una correlación positiva entre las densidades de individuos adultos del pino de monte y la elevación coincide con lo mencionado por Rocha et al. (2013), quienes destacan que a medida que la elevación aumenta, la accesibilidad disminuye y las áreas más elevadas se tornan difíciles de acceder para los asentamientos rurales, lo cual repercute en una menor presión de uso sobre la especie y mantiene a estas zonas en mejor estado de conservación. Por otro lado, la asociación negativa entre la densidad de regeneración y la de individuos adultos puede explicarse al considerar que si bien el pino de monte es una especie esciofita parcial (Mostacedo and Fredericksen 2000a) que puede germinar y generar un banco de plántulas bajo la sombra del bosque, para que el reclutamiento poblacional sea exitoso es necesaria la presencia de claros (Ayma-Romay and Padilla-Barroso 2009). Por ello, puede esperarse que la regeneración natural no sea abundante en un bosque con alta densidad de pinos adultos. Otro factor a considerar con relación a lo anterior es el proceso de envejecimiento natural del bosque de *Podocarpus*, en el cual, a medida que pasa el tiempo, aumentan las densidades en las clases diamétricas mayores y la mortalidad de las especies dominantes (Ceballos et al. 2021), lo que también reduce la regeneración por competencia interespecífica.

Recomendaciones para el manejo y la conservación

Los resultados alcanzados en este estudio aportan información valiosa sobre dos atributos ecológicos (estructura forestal y regeneración natural) del pino de monte dentro del complejo de pinares boliviano-tucumano del Departamento de Santa Cruz. Estos atributos deben ser ampliamente considerados en el proceso de decisión de mecanismos y estrategias dirigidas al monitoreo, manejo y conservación de la especie y su paisaje asociado. Para aportar en el regreso de sus poblaciones adultas a lo esperado en áreas con buen estado de conservación sin dejar de lado el aprovechamiento, se recomienda implementar planes de manejo y sistemas silviculturales que restrinjan el aprovechamiento de pinos maduros (>40 cm de diámetro) o individuos cercanos de estarlo (>30 cm de diámetro), identificando zonas prioritarias de conservación y también áreas apropiadas para el aprovechamiento forestal.

En función de las densidades poblacionales por municipios se podrían establecer cuotas de aprovechamiento forestal que protejan individuos semilleros. Idealmente, el aprovechamiento regulado debería darse sólo sobre la primera categoría diamétrica (entre 10 y 20 cm de diámetro), pues es la que presenta las mayores densidades a nivel del paisaje. Esto también aportaría a los procesos de sucesión vegetal, favoreciendo el reclutamiento poblacional por regeneración natural. Sin embargo, esto quedaría sujeto a una evaluación socioeconómica que determine si el aprovechamiento de individuos con estas características diamétricas se justifica en función de un análisis de costo-beneficio.

CONCLUSIONES

La estructura forestal y la regeneración natural de las poblaciones del pino de monte pertenecientes al complejo de pinares boliviano-tucumano evaluado, ya sea a nivel local (municipios) o paisajístico, revelan que la especie se encuentra muy distante de presentar un buen estado de conservación. Esto respondería a la existencia de una fuerte presión de uso centrada en el aprovechamiento de individuos maduros, casi extintos a nivel de paisaje. Las poblaciones adultas de los pinares están dominadas por individuos de porte menor que incrementan su densidad junto con la elevación, disminuyendo el reclutamiento poblacional (regeneración) de la especie.

Este estudio aporta información para desarrollar futuras investigaciones enfocadas en el monitoreo de las poblaciones naturales del pino de monte que evidencien los procesos de sucesión vegetal y restauración ecológica dentro del complejo de pinares. Además, sienta las bases para determinar su estado de conservación actual, como también para desarrollar pautas eficientes de manejo y conservación a escala de paisaje.

AGRADECIMIENTOS. La investigación fue realizada en el marco del proyecto "Distribución y ecología poblacional del pino de monte en Santa Cruz, Bolivia" financiado por la Fundación UPSA - Academia Nacional de Ciencias de Bolivia - Departamental Santa Cruz y la Universidad Autónoma Gabriel René Moreno (beca IDH). Los autores agradecen por el soporte logístico a los alcaldes de los municipios de Quirusillas, Postrer Valle y Pucara, como también a la Cooperativa de Agua COSMON; a Martika Valdez, Limber Medellín, Adalberto Rojas y Rosely Lijeron, por el apoyo durante la fase de campo.

REFERENCIAS

- Alanes, R. D. 2012. Tratamiento taxonómico y distribución potencial de las especies de Podocarpaceae en Bolivia. Tesis de licenciatura en Ingeniería Agronómica. Universidad Mayor de San Andrés. La Paz. Pp. 114.
- Arturi, M. F., R. R. Grau, P. G. Aceñolaza, and A. D. Brown. 1998. Estructura y sucesión en bosques montanos del Noroeste de Argentina. *Revista de Biología Tropical* 46:525-532. <https://doi.org/10.15517/rbt.v46i3.19721>.
- Ayma-Romay, A. I. 2016. Ecología y manejo del pino de monte (*Podocarpus glomeratus*), Bolivia. Proyecto de Manejo y Restauración de Bosques Nativos en Independencia, Bolivia.
- Ayma-Romay, A. I., E. P. Barroso, and E. Calani. 2007. Estructura, composición y regeneración de un bosque de niebla: sugerencias silviculturales para *Podocarpus glomeratus* (Podocarpaceae) en la comunidad de Pajchanti Cochabamba, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 21:27-42.
- Ayma-Romay, A. I., and E. Padilla-Barroso. 2009. Efecto de la tala de *Podocarpus glomeratus* (Podocarpaceae) sobre la estructura de un bosque de neblina en los Andes (Cochabamba, Bolivia). *Revista Peruana de Biología* 16:73-79. <https://doi.org/10.15381/rpb.v16i1.180>.
- Ayma-Romay, A. I., and E. S. Sanzeteña. 2008. Variaciones fenológicas de especies de Podocarpaceae en estación seca de los Yungas (Cochabamba, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 43:16-28.
- Barros, J., and A. M. Giménez. 2017. El valor de un bosque montano en Catamarca, Argentina. *En* A. M. Giménez and

- J. G. Moglia (eds.). Los Bosques actuales del Chaco semiárido argentino. Economía y Biodiversidad. Una mirada propositiva. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Santiago del Estero., Santiago del Estero, Argentina.
- Bergin, D. O. 2000. Current knowledge relevant to management of *Podocarpus totara* for timber. *New Zealand Journal of Botany* 38:343-359. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2000.9512687>.
- Blendinger, P. G. 2006. El Pino del Cerro (*Podocarpus parlatorei*) como Modelo de Estudio para la Conservación, Ecología y Biogeografía de los Bosques Montanos Nublados de Yungas. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Tucumán, Argentina.
- Carilla, J., and R. Grau. 2011. Tendencias sucesionales de los bosques montanos subtropicales del noroeste argentino. *BOSQUE* 32:97-111. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000200001>.
- Ceballo, S. J., C. Blundo, A. Malizia, O. Osinaga, and J. Carrilla. 2021. Dynamics of tree mortality in subtropical montane forests of Northwestern Argentina. *Forest Ecology and Management* 497:1-9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119528>.
- Gálvez, J. R., H. Aguirre, O. A. Sánchez, and N. L. Tandazo. 2003. Estado actual de conservación y posibilidades de manejo del bosque de Romerillo en la región sur occidental del Parque Nacional *Podocarpus*, Ecuador.
- González-M., R., Á. Parrado-Rosselli, and R. López-Camacho. 2012. Estructura poblacional de la palma *Iriartea deltoidea*, en un bosque de tierra firme de la Amazonia Colombiana. *Caldasia* 34:187-204.
- Grau, H. R. 2006. Dinámica de Bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas argentinas. Pp. 1-30 en M. Arturi, J. Frangi and J. Goya (eds.). *Ecología y manejo de los Bosques de Argentina*, Buenos Aires, Argentina.
- Hutchinson, F. E. 1926. The value of growth rings in New Zealand mensuration studies. *New Zealand Journal of Forestry* 2:5-10.
- Killeen, T. J., V. Calderon, L. Soria, B. Quezada, M. K. Steininger, G. Harper, L. A. Solórzano, and C. J. Tucker. 2007. Thirty years of land-cover change in Bolivia. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36:600-606. [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2007\)36\[600:TYOLCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36[600:TYOLCI]2.0.CO;2).
- Meneses, R. I., and S. Beck. 2005. Especies amenazadas de la flora boliviana. Herbario Nacional de Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Miller, C. 2006. Does cattle grazing facilitate or hinder the recruitment of podocarps in floodplain forest patches, south Westland, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 27:37-44. https://doi.org/10.1111/j.1442-8903.2006.312_5.x.
- MMAYa. 2012. Libro Rojo de la Flora amenazada de Bolivia. Vol. I. Zona Andina, La Paz, Bolivia.
- MMAYa, and ABT. 2018. Deforestación en el estado plurinacional de Bolivia: Período 2016-2017.
- Mostacedo, B., and T. S. Fredericksen. 2000a. Estado de regeneración de especies forestales importantes en Bolivia: Evaluación y recomendaciones BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Mostacedo, B., and T. S. Fredericksen. 2000b. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. El País, Santa Cruz, Bolivia.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la Vegetación de Bolivia. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz, Bolivia.
- Navarro, G., and W. Ferreira. 2007. Mapa de Vegetación de Bolivia a escala 1:250000. Rumbol, Cochabamba, Bolivia.
- Navarro, G., and M. Maldonado. 2002. Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia.
- Novara, L. J. 2012. Podocarpaceae Endl. *Aportes Botánicos de Salta - Ser Flora* 12:1-6.
- Patil, I. 2021. Visualizations with statistical details: The 'ggstatsplot' approach. *Journal of Open Source Software* 61: 1-5. <https://doi.org/10.21105/joss.03167>.
- Patrignani, A., and T. E. Ochsner. 2015. Canopeo: A Powerful New Tool for Measuring Fractional Green Canopy Cover. *Agronomy Journal* 107:2312-2320. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0150>.
- Pinazo, M. A., N. I. Gasparri, J. F. Goya, and M. F. Arturi. 2003. Caracterización estructural de un bosque de *Podocarpus parlatorei* y *Juglans australis* en Salta, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 51:361-368.
- Quiroga, M. P., S. Pacheco, L. R. Malizia, and A. C. Premoli. 2012. Shrinking Forests under Warming: Evidence of *Podocarpus parlatorei* (pino del cerro) from the Subtropical Andes. *Journal of Heredity*. 103(5):682-691. <https://doi.org/10.1093/jhered/ess031>.
- Quiroga, M. P., and A. C. Premoli. 2013. El rol de las poblaciones marginales en la conservación del acervo genético de la única conífera del sur de Yungas en Argentina y Bolivia, *Podocarpus parlatorei* (Podocarpaceae). *Ecología en Bolivia* 48:4-16.
- Quiroga, M. P., A. C. Premoli, and T. Kitzberger. 2018. Niche squeeze induced by climate change of the cold-tolerant subtropical montane *Podocarpus parlatorei*. *Royal Society Open Science* 5:180513. <https://doi.org/10.1098/rsos.180513>.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Rocha, O., A. Moreira, and S. Copa. 2013. Diagnóstico de la zona montañosa de Bolivia: Fortalecimiento de la gestión participativa para el desarrollo sostenible de los Andes. Ministerio de relaciones exteriores, La Paz, Bolivia.
- Tejedor, G. N., E. Álvarez, S. Arango Caro, A. Araujo-Murakami, C. Blundo, T. E. Boza, M. A. La Torre, J. Gaviris, N. Gutiérrez, P. M. Jorgensen, B. León, R. López, L. Malizia, B. Millan, M. Moraes, S. Pacheco, J. M. Rey, C. Reynel, M.

- Timaná de la Flor, C. Ulloa, O. Vacas, and A. C. Newton. 2012. Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Ecosistemas* 21(1-2):148-166.
- Thompson, L. N., M. M. R., and M. Baudoin W. 2009. Estructura poblacional de la palmera endémica *Parajubaea torallyi* (Mart.) Burret en zonas aprovechadas del Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Chuquisaca, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 44:17-35.
- Ulloa, R. H., and M. Moraes. 2010. Comparación del uso de plantas por dos comunidades campesinas del bosque tucumano - boliviano de Vallegrande (Santa Cruz, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 45:20-54
- Wardle, P. 1963. Vegetation studies on secretary island, Fiodland Part 5: Population structure and growth of Rimu (*Dacrydium cupressinum*). *New Zealand Journal of Botany* 1:208-214. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1963.10443940>.
- Zárate, M., D. Goitia, and G. Lazarte. 1999. Estudio estructural y ecológico de los bosques relictos de tres especies de pinos de monte (*Podocarpus* spp., Podocarpaceae) en Cochabamba, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología* 5:51-59.