

NOTA TÉCNICA

Reclutamiento y mortalidad de las principales especies arbóreas del Chaco Semiárido, Argentina

Recruitment and mortality of the main tree species in the Semi-Arid Chaco, Argentina

Iturre, M. C.¹; P. A. Araujo¹; M. P. Rueda¹; C. V. Rueda¹ y M. G. Pece¹

Recibido en abril de 2017; aceptado en junio de 2020

RESUMEN

El estudio se llevó en un bosque del Chaco Semiárido de Santiago del Estero. El objetivo fue determinar las tasas de mortalidad, tasas de reclutamiento y el dinamismo de las principales especies arbóreas. Se instalaron parcelas permanentes para un inventario forestal continuo de los árboles con un DAP mayor a 5 cm. La medición inicial fue en 1996 y se efectuaron remediciones en 2000, 2009, 2014 y 2017. Para calcular la tasa de mortalidad anual se aplicó un modelo de crecimiento exponencial del cual se obtuvo una tasa negativa de interés compuesto. La tasa de reclutamiento se calculó a partir de un modelo similar como una tasa positiva de interés compuesto. La especie *Prosopis nigra* tiene la tasa más alta de mortalidad (11,12 %) y es la de mayor dinamismo, en tanto que las demás especies tuvieron una variación entre 0 % y 2,36 %. La tasa de reclutamiento tuvo valores entre 0 y 3,15 %, siendo *Schinopsis lorentzii* la que registró mayores incorporaciones. Al considerar el grupo de especies la tasa de mortalidad fue mayor que la de reclutamiento en los períodos de 4 y 13 años desde la primera medición. La tasa de reclutamiento creció por encima de la tasa de mortalidad en los períodos de 18 y 21 años. El balance entre la mortalidad y el reclutamiento permite inferir que el bosque tiene potencial para continuar su desarrollo.

Palabras clave: tasa de mortalidad, tasa de reclutamiento, bosques secos, dinamismo.

ABSTRACT

The study was carried out in a semi-arid Chaco forest in Santiago del Estero. The objective was to determine the mortality and recruitment rates of the main tree species. Permanent plots were installed for a continuous forest inventory of trees with a DBH greater than 5 cm. The initial measurement occurred in 1996 and remeasurements in 2000, 2009, 2014 and 2017. To calculate the annual mortality rate, an exponential growth model was applied, from which a negative compound interest rate was obtained. The recruitment rate was calculated from a similar model as a positive compound interest rate. The species *Prosopis nigra* showed the highest mortality rate (11.12 %) and was the most dynamic, while that of the others species varied between 0 % and 2.36 %. The recruitment rate had values between 0 and 3.15 %, with *Schinopsis lorentzii* registering the highest number of incorporations. When considering the group of species, the mortality rate was higher than that of recruitment in the periods of 4 and 13 years from the first measurement. The recruitment rate grew above the mortality rate in the 18 and 21 year periods. The balance between mortality and recruitment allows us to infer that the forest has the potential to continue its development.

Key word: mortality rate, recruitment rate, dry forests, dynamism.

¹ Instituto de Silvicultura y Manejo de Bosques (INSIMA), Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero. Av. Belgrano (s) 1912. Santiago del Estero, Argentina. E-mail: miturre@unse.edu.ar

1. INTRODUCCIÓN

La mortalidad, sobrevivencia y reclutamiento de los árboles son factores claves que influyen en el dinamismo del bosque (Valderrama, 2019). Constituyen eventos que afectan la dinámica de la vegetación, las tasas de recambio de la biomasa (Carey *et al.*, 1994) e influyen en el desarrollo de la masa forestal por ser determinantes de la cantidad de individuos y de la demografía arbórea (Aguilar y Reynel, 2011). Estos efectos también producen cambios en la distribución diamétrica y en la distribución espacial de las especies.

La mortalidad juega un papel importante en la regulación de la población. Ocurre a diferentes escalas de espacio y de tiempo como consecuencia de procesos endógenos y exógenos. Puede variar en función de las condiciones del bosque y puede resultar difícil determinar la causa de muerte de los árboles (Londono Vega y Jiménez, 1999).

El reclutamiento es una expresión de la capacidad del bosque para aumentar el número de individuos que se promueven desde la regeneración natural hasta alcanzar el diámetro mínimo inventariable. Junto a la producción y dispersión de semillas, el reclutamiento es un proceso que define la estructura y la dinámica de la población vegetal (Clark *et al.*, 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000). La dispersión de la semilla determina el área potencial de reclutamiento de las plantas (Barot *et al.*, 1999; Clark *et al.*, 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000). A su vez la dispersión tiene efectos sobre los modelos de competencia y crecimiento (Nathan y Muller-Landau, 2000) pero no es el único factor que influye en el número de individuos reclutados.

El balance entre mortalidad y reclutamiento afecta variables estructurales como la densidad, área basal y riqueza de especies, modificándolas con el transcurso del tiempo (Ramírez Angulo *et al.*, 2002; Uslar *et al.*, 2004). La información necesaria para este tipo de estudios se obtiene de parcelas permanentes monitoreadas en períodos largos de tiempo (Condit *et al.*, 1995; Manokaran y Swaine, 1994), sobre todo cuando las especies que constituyen el bosque son de lento crecimiento. Generalmente el mayor inconveniente ha sido la dificultad de mantener esas parcelas para dar continuidad a las remediciones.

En ese contexto, el objetivo de este estudio fue estimar las tasas de mortalidad, reclutamiento y dinamismo de las principales especies arbóreas de un bosque representativo del Chaco Semiárido.

Se ha planteado como hipótesis principal que las tasas de mortalidad y reclutamiento difieren entre las especies y su dinamismo cambia con el tiempo lo cual se pone en evidencia sólo en largos períodos de estudio. Tratándose de un bosque en regeneración el reclutamiento debería ser mayor que la mortalidad para que pueda continuar desarrollándose.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio es un bosque característico del Chaco Semiárido localizado en el Campo Experimental “Ing. Francisco Cantos” de la EEAA INTA Santiago del Estero ubicada sobre la ruta Nacional N° 9 a 27 km al Sur de la ciudad de Santiago del Estero (28°02'50”S - 64°16'48”W). Se encuentra en la zona clasificada como Categoría II, de Mediano Valor de Conservación (Amarillo) del Ordenamiento Territorial de Bosques Nativos de Santiago del Estero (Ley Provincial N° 6942). El clima es subtropical continental con veranos muy calientes. Las temperaturas máximas absolutas alcanzan 45 °C. En invierno la mínima absoluta puede descender hasta -10 °C, es una estación seca, con cielo diáfano en la mayoría de los días y con intensa radiación solar. La primavera es seca también con un rápido incremento de la temperatura. El verano es la estación donde se concentran las lluvias (Boletta, 1989; Brown y Pachelo, 2006). El balance hídrico es deficitario todo el año. La evapotranspiración potencial es de 1.100 mm a 1.200 mm, con un déficit equivalente a la precipitación media anual (500 mm) (Boletta, 1989).

Según los registros de la EEA INTA Santiago del Estero, existe una marcada variación interanual de las precipitaciones, con una tendencia decreciente en el período 2000 a 2015 (Figura 1).

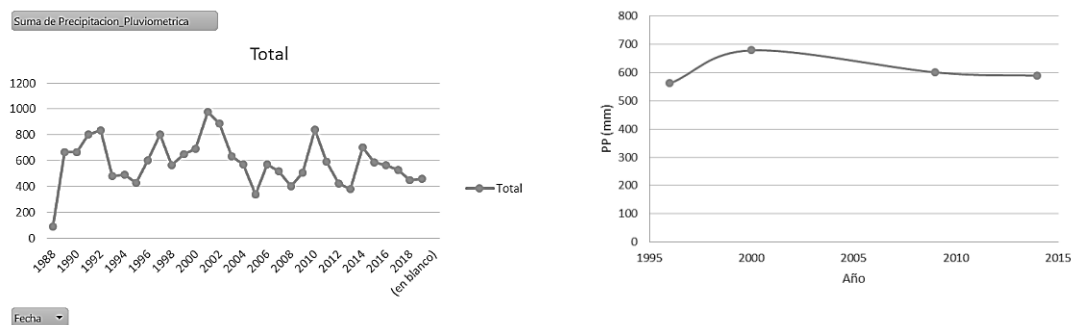


Figura 1. Precipitación media anual en el período 1988-2018.

(Fuente de datos: <http://siga.inta.gob.ar>)

La semiaridez es la característica predominante puesta de manifiesto en el tipo de vegetación (Brown y Pachelo, 2006). Los suelos son deposiciones del terciario o cuaternario mezclados con cenizas volcánicas o con material eólico (Lorenz, 1995).

La vegetación juega un rol importante en el mantenimiento de la fertilidad (Vargas Gil y Bianchi, 1981). La fisonomía principal es el bosque de quebracho colorado (*Schinopsis lorentzii* Griseb. Engl.) y quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht.), con una densidad de 317 árboles por hectárea. El 87 % de los individuos corresponde a los quebrachos, algarrobo negro (*Prosopis nigra* Griseb.) y mistol (*Ziziphus mistol* Griseb.) (Bonino y Araujo, 2005). El 13 % restante lo conforman las demás especies. Los quebrachos colorado y blanco son las especies dominantes y determinantes del área basal (Araujo, 2003). El quebracho blanco tiene una densidad relativa del 60 % y es la especie más importante, seguida por el quebracho colorado (Araujo *et al.*, 2007; Cid Lendínez *et al.*, 2013). El algarrobo y mistol tienen la misma jerarquía, aunque el mistol tiene una mejor distribución vertical y mayor presencia en la regeneración natural. Los parámetros dasométricos corresponden a un bosque en regeneración con potencial para continuar desarrollándose (Araujo *et al.*, 2007; Cid Lendínez *et al.*, 2013).

Obtención de los datos

Los datos provienen de un inventario forestal continuo de 24 parcelas permanentes donde se midieron todos los árboles de las principales especies con un DAP mayor a 5 cm. Las parcelas de forma circular y 500 m² de superficie están ubicadas en 8 lotes de 25 ha (Figura 2). La medición inicial fue en 1996 y se efectuaron remediciones y registros en los años 2000, 2009, 2014 y 2017.

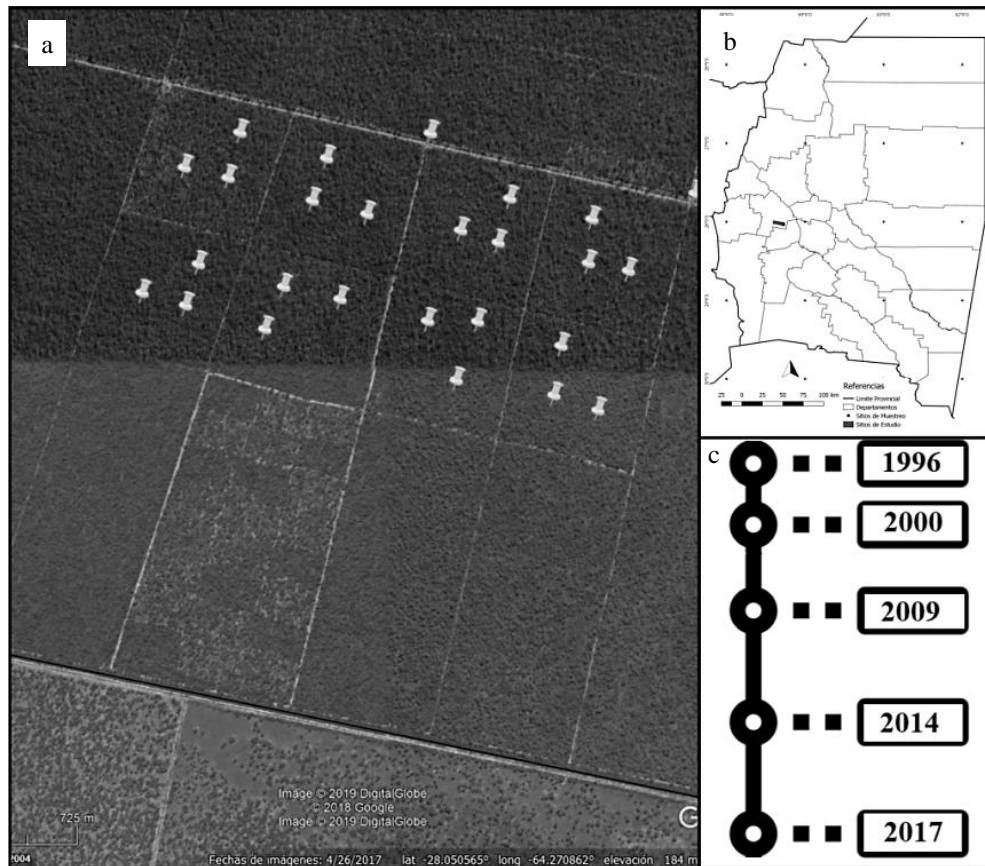


Figura 2. Área de estudio con la localización de **a)** las parcelas permanentes de medición; **b)** el campo experimental Francisco Cantos del INTA Santiago del Estero y **c)** la secuencia temporal medición.

Cálculo de la Mortalidad

Para calcular la tasa de mortalidad del grupo de especies principales se utilizó uno de los modelos exponenciales más usados en bosques tropicales (Korning y Balslev, 1994), cuya expresión es la de una tasa negativa de interés compuesto (Ecuación 1, Tabla 1) de la cual se deduce la tasa de mortalidad (r_m) que se relaciona con la variable tiempo (t) (Ecuación 2, Tabla 1). El cálculo se hizo para diferentes períodos comprendidos entre 1996 y 2017.

Tabla 1. Modelos de mortalidad.

| Nº | Ecuación | Observaciones |
|----|---|---|
| 1 | $N_s = N_0 (1 - r_m)^t$ | r_m = tasa anual de mortalidad (%) N_0 = número de individuos iniciales |
| 2 | $r_m = \left(1 - \left(\frac{N_s}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} \right) * 100$ | N_s = número de individuos iniciales - muertos en el período t (Sobrevivientes) t = intervalo de tiempo entre inventarios (años). |

Cálculo del Reclutamiento

La tasa de reclutamiento anual (r_r) se asimiló a una tasa positiva de interés compuesto (Korning y Balslev, 1994; Londoño-Vega y Álvarez-Dávila, 1997; Londono Vega y Jiménez, 1999; Sheil *et al.*, 1995), en la cual $(1 + r_r)$ es el factor de capitalización que incrementa el número de individuos iniciales (N_0), (Ecuación 1, Tabla 2). De la misma se deduce la tasa (r_r) que se relaciona con la variable tiempo (t) mediante la ecuación 2 (Tabla 2). Al igual que para la Mortalidad, se calculó para diferentes períodos comprendidos entre 1996 y 2017.

Tabla 2. Modelos de reclutamiento.

| N° | Ecuación | Observaciones |
|----|---|--|
| 1 | $N_t = N_0 (1 + r_r)^t$ | N_0 = número de individuos inicialmente inventariados R = número de individuos reclutados en el intervalo de tiempo t |
| 2 | $r_r = \left(\left(\frac{N_t}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} - 1 \right) * 100$ | $N_t = (N_0 + R)$ t = intervalo de tiempo entre inventarios (años). |

Cálculo del Dinamismo

El dinamismo del grupo de especies principales se calculó con la fórmula utilizada por Aguirre Mendoza *et al.* (2016) y Valderrama (2019) para tener una expresión comparativa de los cambios en la dinámica de la mortalidad y reclutamiento de las especies individualmente y agrupadas.

$$\text{Dinamismo} = (\text{mortalidad} + \text{reclutamiento}) / 2$$

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La Tabla 3 se construyó con los resultados del número de individuos en el inicio de la medición (N_0), las bajas debidas a la mortalidad (N_m) y las incorporaciones registradas por el reclutamiento (N_r) para el grupo de las principales especies arbóreas. También se han agregado las columnas de individuos sobrevivientes (N_s) y la columna ($N_f = N_s + N_r$) con el número de individuos al final del período.

Tabla 3. Número de individuos por hectárea al comienzo y final del período para el grupo de especies principales, resultante del balance entre los individuos muertos y reclutados en los diferentes períodos de remediación.

| Especie | Árboles iniciales N_0 (1996) | Árboles muertos N_m | Árboles sobrevivientes N_s | Árboles reclutados N_r | Árboles finales |
|----------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------|--------------------------------|--------------------|
| Período: 4 años | | | | | |
| <i>P. nigra</i> | 15,83 | 6,67 | 9,16 | 0,00 | 9,16 |
| <i>Z. mistol</i> | 30 | 0,00 | 30,00 | 0 | 30 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> | 113,33 | 0,83 | 112,5 | 1 | 113,5 |
| <i>S. lorentzii</i> | 45,83 | 4,17 | 41,66 | 1,5 | 43,16 |
| Total | 204,99 | 11,67 | 193,32 | 2,5 | 195,82 |
| Período: 13 años | | | | | |
| | N_0 (1996) | N_m | N_s | N_r | N_f (2009) |
| <i>P. nigra</i> | 15,83 | 14 | 1,83 | 0,83 | 2,66 |
| <i>Z. mistol</i> | 30 | 1,67 | 28,33 | 5,83 | 34,16 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> | 113,33 | 10,83 | 102,5 | 4,17 | 106,67 |
| <i>S. lorentzii</i> | 45,83 | 6,67 | 39,16 | 14,17 | 53,33 |
| Total | 204,99 | 33,17 | 171,82 | 25 | 196,82 |
| Período: 18 años | | | | | |
| | N_0 (1996) | N_m | N_s | N_r | N_f (2014) |
| <i>P. nigra</i> | 15,83 | 15 | 0,83 | 3,33 | 4,16 |
| <i>Z. mistol</i> | 30 | 1,67 | 28,33 | 25,83 | 54,16 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> | 113,33 | 11,67 | 101,66 | 8,33 | 109,99 |
| <i>S. lorentzii</i> | 45,83 | 7,5 | 38,33 | 34,17 | 72,5 |
| Total | 204,99 | 35,84 | 169,15 | 71,66 | 240,81 |
| Período: 21 años | | | | | |
| | N_0 (2014) | N_m | N_s | N_r | N_f (2017) |
| <i>P. nigra</i> | 15,83 | 15 | 0,83 | 2,66 | 3,49 |
| <i>Z. mistol</i> | 30 | 1,67 | 28,33 | 17,83 | 46,16 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> | 113,33 | 11,67 | 101,66 | 5,00 | 106,66 |
| <i>S. lorentzii</i> | 45,83 | 7,5 | 38,33 | 35,33 | 73,66 |
| Total | 204,99 | 35,84 | 169,15 | 60,82 | 229,97 |

Los resultados muestran que la mortalidad fue de 35,84 árboles ha⁻¹, en tanto que el reclutamiento fue de 60,82 árboles ha⁻¹ en el período de 21 años. El incremento del número de individuos entre el principio y el final del período fue del 12,1 %.

Tasa de Mortalidad

En la Tabla 2 se presentan los resultados para cada una de las especies principales en los cuatro períodos, los cuales se cuentan desde la medición inicial (1996) hasta el año en que se realizó cada una de las remediciones en forma acumulativa.

Tabla 2. Tasa de mortalidad (r_m) para las especies principales.

| Especie / Período | 1996-2000 | 1996-2009 | 1996-2014 | 1996-2017 |
|-----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | (4 años) | (13 años) | (18 años) | (21 años) |
| | r_m (%) | r_m (%) | r_m (%) | r_m (%) |
| <i>Prosopis nigra</i> | 12,78 | 14,02 | 13,71 | 11,12 |
| <i>Ziziphus mistol</i> | 0,00 | 0,40 | 0,29 | 0,23 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> | 0,18 | 0,70 | 0,54 | 0,43 |
| <i>Schinopsis lorentzii</i> | 2,36 | 1,09 | 0,89 | 0,71 |
| Todas | 1,45 | 1,23 | 0,96 | 0,77 |

Las tasas de mortalidad oscilaron entre 0 % y 14,02 % considerando todos los períodos. *Prosopis nigra* presentó las tasas más altas en todos los períodos. Araujo (2003) refiere que se encontraron 58,8 % individuos muertos de esa especie en el mismo tipo de bosque, lo cual es indicativo de una alta mortalidad. Para el conjunto de especies (Todas) (Tabla 2) la tasa de mortalidad fluctuó entre 0,77 % y 1,45 %, registrándose el mayor valor en el período más corto, disminuyendo a medida que aumentó el número de años. Lieberman *et al.*, (1985) hicieron esta misma observación, mencionando además que al aumentar el intervalo de tiempo mejora la confiabilidad de la estimación.

Existen evidencias de que las tasas anuales de mortalidad en bosques secos puede oscilar entre 1,7 % y 2,3 % (Swaine *et al.*, 1990; Swaine *et al.*, 1987). En este caso, tratándose también de un bosque seco, los valores de la tasa de mortalidad fueron menores a las citadas por los referidos autores y también más bajas que las del bosque seco Chiquitano de Bolivia (1,4 a 3,2 %) (Pawlowski y Mariaca, 2007b).

En bosques tropicales, la tasa de mortalidad normalmente oscila entre 1 % y 3% (Asquith, 2002; Nebel *et al.*, 2001). Los valores hallados en este estudio son más bajos que las tasas de mortalidad de bosques tropicales húmedos (Phillips y Gentry, 1994), que los de un bosque amazónico boliviano (2,1 %) (Poorter *et al.*, 2001) y de un bosque amazónico peruano (Nebel *et al.*, 2000). Los resultados abonan la hipótesis de Uslar *et al.* (2004), de que los bosques secos, al ser menos diversos y dinámicos que los bosques húmedos tropicales son más inestables y tienen problemas para su regeneración.

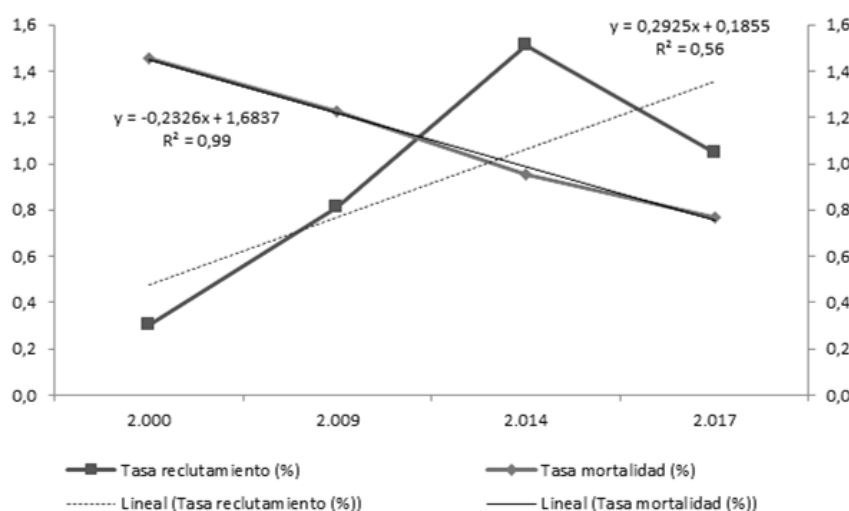
Reclutamiento

La tasa de reclutamiento para las cuatro especies principales se presenta en la Tabla 3.

Tabla 3. Tasa de reclutamiento (r_r) para las 4 especies principales.

| Especie / Período | 1996-2000 | 1996-2009 | 1996-2014 | 1996-2017 |
|-----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | (4 años) | (13 años) | (18 años) | (21 años) |
| | r_r (%) | r_r (%) | r_r (%) | r_r (%) |
| <i>Prosopis nigra</i> | 0,00 | 0,36 | 0,96 | 0,62 |
| <i>Ziziphus mistol</i> | 0,00 | 1,25 | 3,15 | 1,88 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> | 0,22 | 0,25 | 0,36 | 0,17 |
| <i>Schinopsis lorentzii</i> | 0,81 | 1,90 | 2,82 | 2,31 |
| Todas | 0,30 | 0,81 | 1,51 | 1,04 |

Las tasas de reclutamiento fluctuaron entre 0 % y 3,15 % anual, siendo *Z. mistol* la especie que registró mayores incorporaciones en el período de 18 años, seguida por *S. lorentzii* (2,82 %), *P. nigra* (0,96 %) y *A. quebracho-blanco* (0,36 %) (Figura 3) en ese mismo período.

**Figura 3.** Tendencia de la mortalidad y reclutamiento para el grupo de especies principales.

Las tasas de reclutamiento fueron menores que las de mortalidad durante los primeros 13 años (1996-2009). Con el transcurso del tiempo (18 años) el reclutamiento fue mayor que la mortalidad, aunque a los 21 años hubo una disminución de la tasa (Figura 3).

El valor de r_r a los 21 años del primer inventario es similar a la de bosques tropicales secos (1,51 %) y menor a la que se puede encontrar en bosques húmedos (2,99 % - 4,57 %) (Aguilar y Reynel, 2011; Nebel *et al.*, 2001; Swaine *et al.*, 1990). Los resultados también son consistentes con los valores del bosque seco Chiquitano de Bolivia, que presentó una tasa de 0,9 %, con una variación entre 0,5 % y 1,3 % (Pawlowski y Mariaca, 2007a) y con los de un bosque seco estacional de la provincia de Loja, Ecuador, donde se registró una tasa de reclutamiento de 1,6 % para un período de 8 años (Aguirre Mendoza *et al.*, 2016).

Según Lugo y Scatena (1996), en un bosque húmedo tropical de Chocó, Colombia, la Tasa anual de reclutamiento fue de 1,2 %. En realidad, las tasas de reclutamiento pueden ser mucho más altas (10 %), como en el caso de las especies demandantes de luz *Chorisia speciosa* y *Cordia alliodora*. En comparación con los bosques tropicales húmedos, el reclutamiento en los bosques secos es menor debido a las condiciones de desarrollo, a las tasas de crecimiento más bajas y a la menor diversidad y dinámica (Uslar *et al.*, 2004).

En la Figura 4 se muestra la distribución de la mortalidad y reclutamiento por especie durante los 21 años. *P. nigra* es la especie con mayor mortalidad, seguida por el *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*.

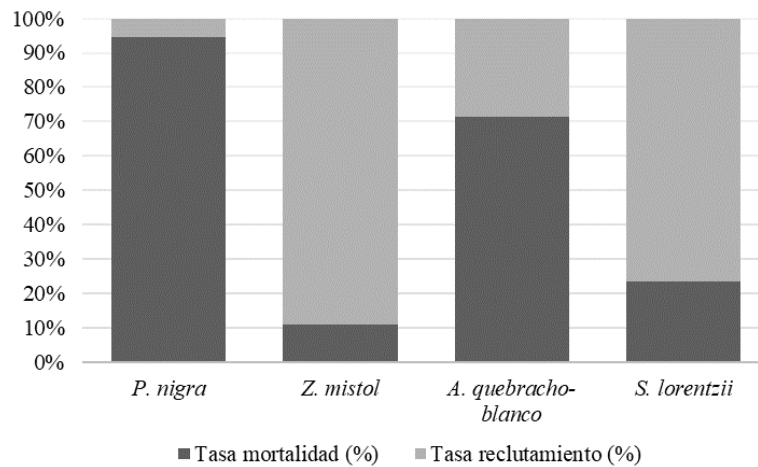


Figura 4. Distribución de la mortalidad y reclutamiento por especie en el período de 21 años.

Dinamismo

El Dinamismo de la mortalidad y el reclutamiento de las especies individuales se presentan en la Tabla 4.

Tabla 4. Dinamismo de las especies principales.

| Especie / Período | 1996-2017 (21 años) | | Dinamismo |
|-----------------------------|---------------------|-------|-----------|
| | r_m | r_r | % |
| <i>Prosopis nigra</i> | 11,12 | 0,62 | 5,87 |
| <i>Ziziphus mistol</i> | 0,23 | 1,88 | 1,06 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> | 0,43 | 0,17 | 0,3 |
| <i>Schinopsis lorentzii</i> | 0,71 | 2,31 | 1,51 |
| Todas | 0,97 | 1,04 | 1,01 |

Durante el período de 21 años del estudio *Prosopis nigra* fue la especie con mayor dinamismo debido a las altas tasas de mortalidad anual. Comparando los dos quebrachos, *Schinopsis lorentzii* tuvo un dinamismo 5 veces superior al de *A. quebracho-blanco* debido al mayor reclutamiento.

El mayor dinamismo de las especies principales agrupadas se produjo a los 18 años de la primera medición (Tabla 5) como resultado de un incremento del 50 % de la tasa de reclutamiento con relación al primer período.

Tabla 5. Dinamismo de las especies principales agrupadas.

| Periodo | r_m (%) | r_r (%) | Dinamismo (%) | r_r / r_m |
|---------|-----------|-----------|---------------|-------------|
| 4 años | 1,45 | 0,30 | 0,88 | 0,20 |
| 13 años | 1,23 | 0,81 | 1,02 | 0,65 |
| 18 años | 0,93 | 1,51 | 1,22 | 1,62 |
| 21 años | 0,97 | 1,04 | 1,01 | 1,07 |

La relación entre ingresos y mortalidad del grupo de especies principales (r_r/r_m) fue cambiando desde 0,2 a hasta 1,07 a los 21 años, pasando por un máximo de 1,62 a los 18 años lo cual indica una situación de equilibrio pero que tiene un decrecimiento en el último periodo. Sólo con las próximas remediciones podrá confirmarse, o no, esa tendencia.

4. CONCLUSIONES

Prosopis nigra es la especie con la tasa de mortalidad más alta lo que determina su mayor dinamismo.

Schinopsis quebracho colorado es la de mayor reclutamiento lo cual la coloca como la segunda en dinamismo.

Ziziphus mistol ocupa el tercer lugar en cuanto a Dinamismo por su alta tasa de reclutamiento.

A. quebracho-blanco tiene baja tasa de mortalidad y reclutamiento lo cual determina que sea la de menor dinamismo.

El reclutamiento y la mortalidad de las especies principales agrupadas presentan una dinámica cambiante. Con el transcurso del tiempo hubo un incremento del reclutamiento y disminución de la mortalidad. Al finalizar el período se redujo la tasa de reclutamiento, lo cual sugiere un equilibrio dinámico del bosque.

El balance muestra un incremento en la densidad arbórea total, de lo cual se infiere que el bosque tiene potencial para continuar su desarrollo en forma sostenida.

Para detectar cambios en el dinamismo se necesitan períodos de mediciones de por lo menos 20 años para una mayor confiabilidad en las estimaciones, por cuanto es un tiempo suficiente como para contener las variaciones de los cambios en la población arbórea.

5. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar, M. y C. Reynel. 2011. *Dinámica forestal y regeneración de un bosque montano nublado de la selva central del Perú*. Asociación Peruana para la Promoción del Desarrollo Sostenible. Universidad Nacional Agraria. La Molina. Lima, Perú.
- Aguirre Mendoza, Z.; J. L. R. Betancourt y V. H. E. Guamán. 2016. Dinámica de crecimiento de las especies leñosas en una parcela permanente de bosque seco en Loja, Ecuador. *Arnaldoa*, 23(1): 235-246.
- Araujo, P. 2003. *Bases para la gestión sostenible de bosques en regeneración del Chaco Semiárido*. Escuela Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid.
- Araujo, P.; M. Galíndez y M. C. Iturre. 2007. Crecimiento de las especies principales de un bosque en regeneración del Chaco Santiagueño. *Quebracho* 14: 36-46.
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En M. Guariguata y G. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. (Primera Edición, pp. 377-406). Cartago, Costa Rica: Libro Universitario Regional. Disponible en: http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_nlinksyref=000101ypid=S0304-2847200900010001300002ylnge=en.
- Barot, S.; J. Gignoux y J. C. Menaut. 1999. Seed Shadows, Survival and Recruitment: How Simple Mechanisms Lead to Dynamics of Population Recruitment Curves. *Oikos* 86(2): 320. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/3546449>.

- Boletta, P. E. 1989. Desmonte y habilitación de tierras en la Región Chaqueña Semiárida. En R. R. Casas (Ed.), *Red de Cooperación Técnica en Uso de los Recursos Naturales de la Región Chaqueña Semiárida de Argentina, Bolivia y Paraguay*. (p. 7-21.). Chile.
- Bonino, E. E. y P. A. Araujo. 2005. Structural differences between a primary and a secondary forest in the Argentine Dry Chaco and management implications. *Forest Ecology and Management* 206(1-3): 407-412. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.009>.
- Brown, A. y S. Pacheco 2006. Propuesta de actualización del mapa ecoregional de la Argentina. En *La Situación Ambiental Argentina 2005* (pp. 25-28). Bs. As, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Carey, E. V.; S. Brown; A. J. R. Gillespie y A. E. Lugo. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 255-265.
- Cid Lendínez, D.; M. C. Iturre; P. A. Araujo y C. Gonzales García. 2013. Crecimiento del área basal en parcelas permanentes de inventario forestal continuo. *Quebracho* 21: 115-120.
- Clark, J. S.; B. Beckage; P. Camill; B. Cleveland; J. Hille Ris Lambers; J. Lichter y P. Wyckoff. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86(1): 1-16. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/2656950>.
- Condit, R.; S. P. Hubbell y R. B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological monographs* 65(4): 419-439.
- Korning, J. y H. Balslev. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10(2): 151-166.
- Lieberman, D.; M. Lieberman; R. Peralta y G. S. Hartshorn. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology* 73:915-924.
- Londoño-Vega, A. C. y E. Alvarez-Dávila. 1997. Composición florística de dos bosques (tierra firme y varzea) en la región de Araracuara, Amazonia Colombiana. *Caldasia*: 431-463.
- Londono Vega, A. C. y E. Jimenez. 1999. Efecto del tiempo entre los censos sobre la estimación de las tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento de árboles (periodos de 1, 4 y 5 años). *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*, 14.
- Lorenz, G. 1995. Caracterización ecológica de un suelo Eutric Regosol bajo bosque en el Chaco Semiárido, Argentina. *Quebracho* 3: 13-23.
- Lugo, A. E. y F. N. Scatena. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. *Biotropica* 28 (4): 585-599.
- Manokaran, N. y N. D. Swaine. 1994. *Population dynamics of trees in dipterocarp forests of Peninsular Malaysia*. Kuala Lumpur, Malaysia.
- Nathan, R. y H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology y Evolution* 15(7): 278-285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7).
- Nebel, G.; L. P. Kvist; J. K. Vanclay y H. Vidaurre. 2000. Dinámica de los bosques de la llanura aluvial inundable de la Amazonia Peruana: efectos de las perturbaciones e implicancias para su manejo y conservación. *Folia amazónica* 11(1-2): 65.
- Nebel, G.; L. P. Kvist; J. K. Vanclay y H. Vidaurre. 2001. Forest dynamics in flood plain forests in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management. *Forest Ecology and Management* 150(1-2): 79-92.
- Pawlowski, G. W. y H. R. Mariaca. 2007a. *Estructura, composición y dinámica del bosque seco Chiquitano. San Ignacio de Velasco, Bolivia*. Recuperado a partir de: <http://saludpublica.bvsp.org.bo/textocompleto/bvsp/boxp68/bosque-chiquitano.pdf>.
- Pawlowski, G. W. y R. Mariaca. 2007b. *Estructura, composición y dinámica del bosque seco chiquitano*. Centro de Investigación Agrícola Tropical (CIAT) y Servicio Alemán de Cooperación Social-Técnica (DED). San Ignacio de Velasco (Bolivia).

- Phillips, O. L. y A. H. Gentry. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263(5149): 954-958. Disponible en: <https://doi.org/10.1126/science.263.5149.954>.
- Poorter, L.; R. G. A. Boot; Y. Hayashida; J. Leigue; M. Peña-Claros y P. A. Zuidema. 2001. *Estructura y dinámica de un bosque húmedo tropical en el norte de la Amazonía boliviana*.
- Ramírez Angulo, H. C.; A. Torres Lezama; P. Serrano y C. Julio. 2002. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque nublado de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Ecotropicos*, 15(2): 177-184.
- Sheil, D.; D. F. R. P. Burslem; D. Alder; M. D. Swaine; D. Lieberman; P. E. Putz y M. Saldias. 1995. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 39(1): 25-43.
- Swaine, M. D.; D. Lieberman y J. B. Hall. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88(1): 31-51.
- Swaine, M. D.; D. Lieberman y F. E. Putz. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of tropical ecology* 3(4): 359-366.
- Uslar, Y. V.; B. Mostacedo y M. Saldias. 2004. Composición, estructura y dinámica de un bosque seco semideciduo en Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39(1): 25-43.
- Valderrama, J. A. 2019. *Dinamismo del bosque del arboreto “El Huayo” del Centro de Investigación y Enseñanza Forestal (CIEFOR), Iquitos, Perú, periodo 2000-2018*. Universidad Nacional de la Amazonia Peruana.
- Vargas Gil, J. y A. R. Bianchi. 1981. *Regiones naturales del NOA*. INTA SALTA.

