

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE AGRONOMÍA
CARRERA DE INGENIERÍA AGRONÓMICA



TESIS DE GRADO

**ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD ALFA (α) Y BETA (β)
EN TRES LOCALIDADES DE UN BOSQUE MONTANO
EN LA REGIÓN DE MADIDI, LA PAZ-BOLIVIA.**

Ricardo Sonco Suri

La Paz – Bolivia
2013

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE AGRONOMÍA
CARRERA DE INGENIERÍA AGRONÓMICA

ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD ALFA (α) Y BETA (β) EN TRES LOCALIDADES
DE UN BOSQUE MONTANO EN LA REGIÓN DE MADIDI, LA PAZ-BOLIVIA.

*Tesis de grado presentado como requisito
parcial para optar el título de
Ingeniero Agrónomo*

RICARDO SONCO SURI

Asesores:

Ing. Luis Goitia Arze

Ing. Leslie Cayola Perez

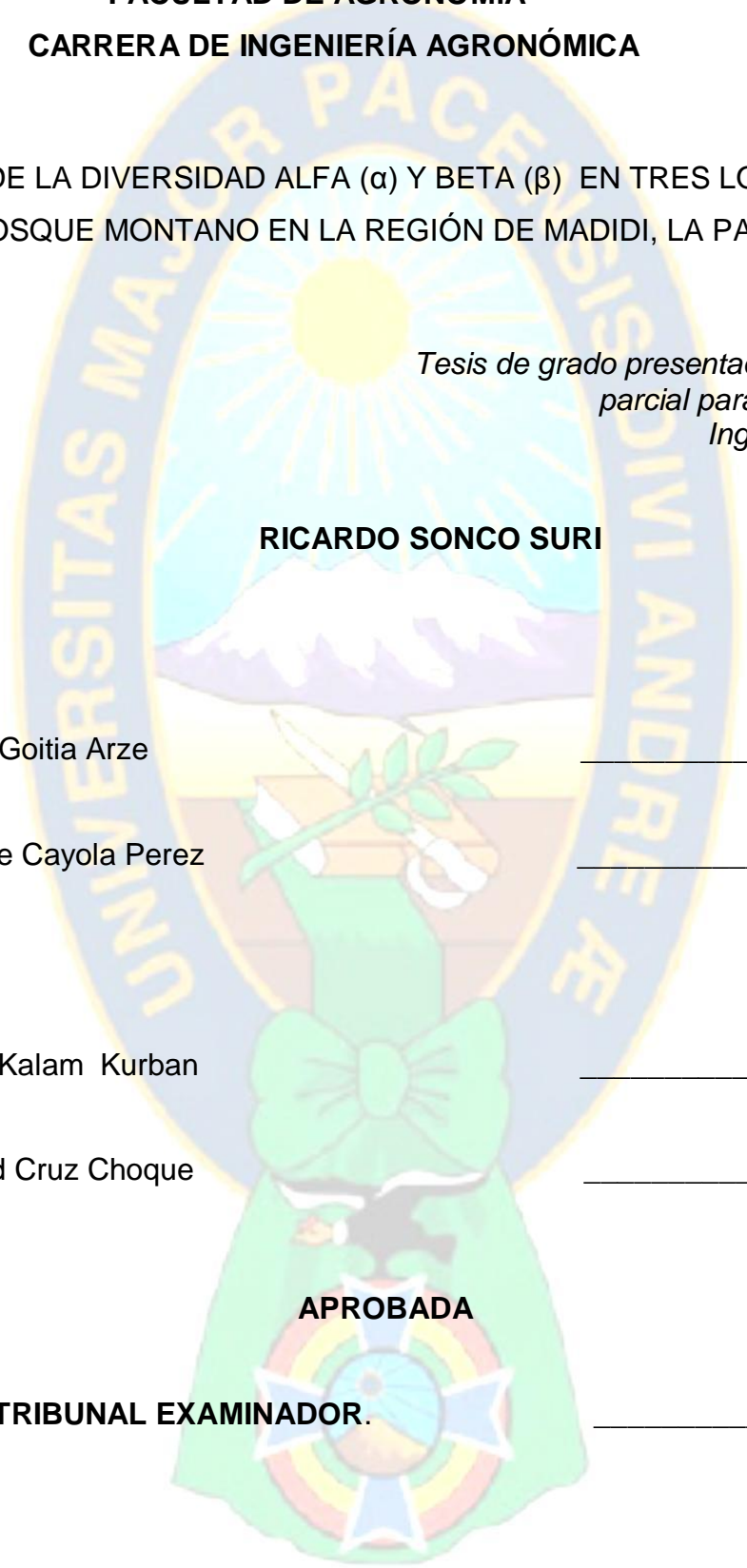
Tribunales:

Dr. Abul Kalam Kurban

Dr. David Cruz Choque

APROBADA

PRESIDENTE TRIBUNAL EXAMINADOR.



*A mis padres y hermanos por confiar en mí
y darme el apoyo y la fuerza de
seguir adelante.....gracias.*

AGRADECIMIENTOS

Agradecer a mis grandes amigos Denis Lippock y Silvia Gallegos por brindarme su amistad y darme los consejos que fueron muy valiosos para la redacción de este documento, así también agradecerles por su tiempo dedicado a orientar mi rumbo

A la Ing. Leslie Cayola Pérez y Ing. Luis Goitia Arze por sus valiosos y constantes asesoramientos y sugerencias para realizar esta investigación, así también por su amistad brindada, muchas gracias

Al proyecto "Inventario florístico de la región del Madidi" y al Missouri Botanical Garden, por darme la oportunidad y el apoyo de hacer mi tesis.

Agradecer a todos los que componen el Proyecto Madidi, Lesly Cayola, Alfredo Fuentes, Ana Antezana, Isabel Loza, Maritza Cornejo y Tatiana Miranda gracias por la confianza brindada.

También agradecer a Kyomi Nagumo, Jean M. Gonzales por el apoyo y la amistad brindada, agradecer a Rogelio Quinrteros, Hernan Ino, Raul Cruz, Rogelio y José Luis por ser grandes amigos, gracias por brindarme esa amistad incondicional.

ÍNDICE GENERAL

| | |
|--|------|
| ÍNDICE DE CONTENIDO | i |
| ÍNDICE DE TABLAS Y CUADROS | iv |
| INDICE DE FIGURAS | vi |
| INDICE DE ANEXOS | vii |
| RESUMEN | ix |
| | Pág. |
| I. INTRODUCCIÓN | 1 |
| II. OBJETIVOS | 4 |
| 2.1. Objetivo general..... | 4 |
| 2.2. Objetivos Específicos..... | 4 |
| III. REVISIÓN DE LITERATURA | 5 |
| 3.1. Diversidad Biológica..... | 5 |
| 3.2. Importancia de la diversidad..... | 5 |
| 3.3. Clasificación de la diversidad..... | 6 |
| 3.3.1. Diversidad en poblaciones y especies..... | 6 |
| 3.3.2. Diversidad en comunidades..... | 7 |
| 3.3.3. Diversidad en ecosistemas..... | 7 |
| 3.4. Tipos de diversidad..... | 8 |
| 3.4.1. Diversidad Alfa (α)..... | 8 |
| 3.4.2. Diversidad Beta (β)..... | 9 |
| 3.4.3. Diversidad gama..... | 10 |
| 3.5. Diversidad en Bolivia..... | 10 |
| 3.5.1. Región Andina..... | 13 |
| 3.5.1.1. Vegetación Andina Boscosa..... | 13 |
| a) Bosques puneños pluviestacionales subhúmedo-húmedos..... | 14 |
| b) Bosques yungueños de la ceja de monte..... | 14 |
| c) Bosque yungueño montano pluvial..... | 15 |
| d) Bosque yungueño montano pluvial de filos de cerro..... | 15 |
| e) Bosque yungueño montano pluviestacional..... | 15 |
| f) Bosque yungueño subandino superior pluvial..... | 15 |
| g) Bosque yungueño subandino inferior pluvial..... | 16 |
| h) Bosque yungueño subandino superior pluviestacional húmedo..... | 16 |
| i) Bosque yungueño subandino superior pluviestacional subhúmedo..... | 16 |
| j) Bosque yungueño subandino inferior pluviestacional subhúmedo..... | 16 |
| k) Bosque yungueño subandino xérico..... | 17 |
| l) Chaparrales yungueños subandinos pluviestacionales (Cerrado subandino)..... | 17 |
| 3.5.1.2. Vegetación Andina no boscosa..... | 17 |
| IV. ÁREA DE ESTUDIO | 19 |
| 4.1. Localización de la Región Madidi..... | 19 |

| | |
|--|-----------|
| 4.2. Localización del sitio de estudio..... | 20 |
| 4.3. Clima..... | 21 |
| 4.4. Geología y Suelos..... | 22 |
| 4.5. Vegetación..... | 22 |
| V. MATERIALES Y MÉTODOS..... | 24 |
| 5.1. Materiales..... | 24 |
| 5.1.1. Materiales de campo..... | 24 |
| 5.1.2. Materiales de Gabinete..... | 24 |
| 5.2. Métodos..... | 25 |
| 5.2.1. Elección del área de estudio..... | 25 |
| 5.2.2. Diseño e Instalación de las parcelas temporales de muestreo (PTM).. | 25 |
| 5.2.3. Toma de datos..... | 26 |
| 5.2.4. Colecta de muestras..... | 28 |
| 5.2.5. Identificación de Muestras Colectadas..... | 29 |
| 5.3. Análisis de Información..... | 30 |
| 5.3.1. Composición y estructura..... | 30 |
| 5.3.1.1. Evaluación de la importancia ecológica..... | 30 |
| 5.3.1.1.1. Índices de valor de importancia por especie IVI's..... | 30 |
| 5.3.1.1.2. Índice de valor de importancia por familia (IVIF)..... | 31 |
| 5.3.1.2. Abundancia o densidad..... | 31 |
| 5.3.1.3. Abundancia relativa..... | 32 |
| 5.3.1.4. Frecuencia..... | 32 |
| 5.3.1.5. Frecuencia relativa..... | 32 |
| 5.3.1.6. Dominancia o Área Basal..... | 33 |
| 5.3.1.7. Dominancia relativa..... | 33 |
| 5.3.1.8. Estructura del Bosque | 34 |
| 5.3.1.8.1. Distribución vertical..... | 34 |
| 5.3.1.8.2. Distribución horizontal..... | 34 |
| 5.3.2. Índices de diversidad florística..... | 35 |
| 5.3.2.1. Diversidad Alfa (α)..... | 35 |
| 5.3.2.1.1. Riqueza de especies (S)..... | 36 |
| 5.3.2.1.2. Curvas de rarefacción..... | 37 |
| 5.3.2.1.3. Índice de diversidad de Shannon–Weiner..... | 37 |
| 5.3.2.1.4. Índice de dominancia Simpson..... | 38 |
| 5.3.2.1.5. Índice de equidad de Pielou..... | 39 |
| 5.3.2.2. Diversidad Beta (β)..... | 40 |
| 5.3.2.2.1. Índices de similaridad..... | 40 |
| a) Índice de Sørensen..... | 41 |
| b) Índice de Morisita-Horn (CMH)..... | 42 |
| 5.3.2.2.2. Diversidad beta con métodos de clasificación y ordenación | 42 |
| a) Método de clasificación..... | 43 |
| - Análisis de Clúster..... | 43 |

| | |
|--|------------|
| b) Métodos de Ordenación..... | 43 |
| - DCA (Análisis de Correspondencia Rectificado)..... | 44 |
| - NMDS (Escalamiento Multidimensional No Métrico)..... | 44 |
| - CCA (Análisis de Correspondencia Canónica)..... | 45 |
| VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN..... | 46 |
| 6.1. Descripción florística del área de estudio..... | 46 |
| 6.1.1. Composición florística del Bosque yungueño subandino inferior pluvial (Wayrapata)..... | 49 |
| 6.1.2. Composición florística del Bosque yungueño subandino intermedio pluvial (Santo Domingo)..... | 52 |
| 6.1.3. Composición florística del Bosque yungueño subandino superior pluvial (Mamacona)..... | 55 |
| 6.1.4. Índice de Valor de Importancia (IVI)..... | 59 |
| 6.1.4.1. Índice de Valor de Importancia a nivel de Familia (IVIF)..... | 59 |
| 6.1.4.2. Índice de Valor de Importancia por especie (IVI's)..... | 65 |
| 6.1.5. Familias y especies exclusivas..... | 69 |
| 6.1.6. Estructura..... | 71 |
| 6.1.6.1. Estructura Horizontal..... | 71 |
| 6.1.6.1.1. Área basal..... | 71 |
| 6.1.6.1.2. Densidad..... | 75 |
| 6.1.6.2. Estructura vertical..... | 76 |
| 6.2. Diversidad..... | 81 |
| 6.2.1. Diversidad Alfa..... | 81 |
| 6.2.1.1. Riqueza y diversidad de especies | 81 |
| 6.2.1.1.1. Riqueza a nivel de localidades..... | 81 |
| 6.2.1.1.2. Riqueza a nivel de parcelas..... | 82 |
| 6.2.1.1.3. Diversidad a nivel de localidades..... | 88 |
| 6.2.1.1.4. Diversidad a nivel de parcelas..... | 90 |
| 6.2.2. Diversidad Beta..... | 94 |
| 6.2.2.1. Análisis de similaridad por localidades..... | 94 |
| 6.2.2.2. Análisis de similaridad por parcelas..... | 95 |
| 6.2.2.3. Diversidad beta con métodos de ordenación y clasificación..... | 100 |
| 6.2.2.3.1. Método de clasificación..... | 100 |
| a) Análisis de Clúster..... | 100 |
| 6.2.2.3.2. Métodos de Ordenación..... | 103 |
| a) Análisis de correspondencia rectificada (DCA)..... | 103 |
| b) Análisis de ordenación MNDS..... | 104 |
| c) Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)..... | 106 |
| VII. CONCLUSIONES..... | 112 |
| VII. RECOMENDACIONES..... | 115 |
| IX. BIBLIOGRAFÍA..... | 116 |

ÍNDICE DE TABLAS Y CUADROS

TABLAS

| | Pág. |
|---|------|
| Tabla 1. Ecorregiones y Ecosistemas en Bolivia..... | 12 |
| Tabla 2. Pisos ecológicos o de vegetación de Navarro (2002) y Fuentes (2005) presentes en la Región Madidi con sus rangos altitudinales..... | 14 |

CUADROS

| | |
|---|----|
| Cuadro 1. Composición, número y porcentaje de individuos por localidad..... | 46 |
| Cuadro 2. Lista de las 15 familias con mayor abundancia, dominancia y frecuencia presentes en la localidad de Wayrapata..... | 51 |
| Cuadro 3. Lista de las 15 especies con mayor abundancia, dominancia y frecuencia presentes en la localidad de Wayrapata..... | 52 |
| Cuadro 4. Lista de las 15 familias con mayor abundancia, dominancia y frecuencia presentes en la localidad de Santo Domingo..... | 54 |
| Cuadro 5. Lista de las 15 especies con mayor abundancia, dominancia y frecuencia, presentes en la localidad de Santo Domingo..... | 55 |
| Cuadro 6. Lista de las 15 familias con mayor abundancia, dominancia y frecuencia presentes en la localidad de Mamacona..... | 57 |
| Cuadro 7. Lista de las 15 especies con mayor abundancia, dominancia y frecuencia, presentes en la localidad de Mamacona..... | 58 |
| Cuadro 8. Lista de las 15 familias más importantes de la localidad de Wayrapata, ordenadas según el Índice de Valor de Importancia por Familia (IVIF)..... | 59 |
| Cuadro 9. Lista de las 15 familias más importantes de localidad de Santo Domingo, ordenadas según el índice de valor de importancia por Familias (IVIF)..... | 60 |
| Cuadro 10. Lista de las 15 familias más importantes de la localidad de Mamacona, ordenadas según el índice de valor de importancia por Familia (IVIF)..... | 61 |
| Cuadro 11. Lista de las 15 familias más importantes registradas en las tres Localidades ordenadas según su valor de importancia (IVIF)..... | 62 |
| Cuadro 12. Lista de las 15 especies más importantes de la localidad de Wayrapata ordenadas según el índice de valor de importancia por especie (IVI's)..... | 65 |

| | |
|--|-----|
| Cuadro 13. Lista de las 15 especies más importantes de la localidad de Santo Domingo ordenadas según el índice de valor de importancia por especie (IVI's)..... | 66 |
| Cuadro 14. Lista de las 15 especies más importantes de la localidad de Mamacona ordenadas según el índice de valor de importancia por especie (IVI's)... | 67 |
| Cuadro 15. Lista de las 15 especies más importantes registradas en las tres Localidades ordenadas según el índice de valor de importancia por especie (IVI's)..... | 68 |
| Cuadro 16. Análisis de Kruskal-Wallis (P 0.05%) realizada para comparar familia, género y especies de las tres localidades..... | 82 |
| Cuadro 17. Índices de diversidad empleados para el estudio de la diversidad..... | 89 |
| Cuadro 18. Análisis estadístico y correlación de los diferentes índices empleados para el estudio de la diversidad..... | 90 |
| Cuadro 19. Similitud entre las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata, en función del índice de Sorensen (%) (Sobre la diagonal) Número de especies (diagonal) y número de especies compartidas (bajo la diagonal)..... | 94 |
| Cuadro 20. Similitud entre las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata, en función del índice de Morisita Horn (%) (Sobre la diagonal), número de especies (diagonal) y número de especies compartidas (bajo la diagonal)..... | 94 |
| Cuadro 21. Similitud entre las parcelas temporales en función del índice de Sørensen (%) (sobre la diagonal), número de especies (diagonal) y número de especies compartidas (bajo la diagonal)..... | 96 |
| Cuadro 22. Similitud entre todas las parcelas usando el índice de Morisita Horn (%) (sobre la diagonal), número de especies (diagonal) y número de especies compartidas (bajo la diagonal)..... | 98 |
| Cuadro 23. Resumen del DCA realizado con los datos de las 29 parcelas de 0,1 ha..... | 103 |
| Cuadro 24. Resumen de datos (CCA) de las variables ambientales y factores de sitio que influyeron en la composición de las 29 parcelas de 0,1 ha..... | 110 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | Pág. |
|---|------|
| Fig. 1. Mapa ubicación de la región de estudio, mostrando los límites de las áreas protegidas Apolobamba, Madidi y Pílon Lajas..... | 20 |
| Fig. 2. Bosques yungueño subandino pluvial con abundante y dominante presencia de palmeras andinas (<i>Dictyocaryum lamarckianum</i>)..... | 23 |
| Fig. 3. Medición del diámetro altura pecho (DAP) en casos normales y bajo diferentes características y situaciones de los tallos..... | 27 |
| Fig. 4. Definición de los diferentes tipos de alturas que se miden sobre los Árboles..... | 28 |
| Fig. 5. Colecta de una muestra botánica..... | 29 |
| Fig. 6. Representación de las 14 familias con mayor número de especies y Géneros registrados en las localidades de Wayrapata, Santo Domingo y Mamacona en una superficie de en 2.9 ha..... | 49 |
| Fig. 7. Suma de áreas basales por clase diamétrica de tres localidades. Los valores del eje x corresponden a clases diamétricas obtenidas a partir del DAP..... | 74 |
| Fig. 8. Número de individuos por clase diamétrica de tres localidades. Los valores del eje x corresponden a clases diamétricas obtenidas a partir del DAP..... | 76 |
| Fig. 9. Número de individuos según la clase altimétrica, registrada en las tres localidades..... | 80 |
| Fig. 10. Alturas máximas alcanzadas de las parcelas, en las localidades..... | 81 |
| Fig. 11. Estimación de la riqueza de especies a nivel de localidades por el método de diagrama de caja. La línea horizontal en el diagrama de barras indica la mediana, el margen superior e inferior del diagrama indican los percentiles 25 y 75 la barra superior e inferior indican los percentiles 10 y 90 respectivamente..... | 82 |
| Fig. 12. Riqueza de especies a nivel de parcelas de las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata..... | 83 |
| Fig. 13. Curvas de rarefacción obtenidas para las parcelas de las tres localidades en estudio (Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata)..... | 87 |

| | | |
|-----------------|---|-----|
| Fig. 14. | Estimación de la diversidad a nivel de localidades por el método de diagrama de caja. Se muestra análisis para los índices de Shannon-Wener, Simpson, Inversa de Simpson y Pielou. La línea horizontal en el Diagrama de barras indica la mediana, el margen superior e inferior del diagrama indican los percentiles 25 y 75 respectivamente, la barra superior e inferior indican los percentiles 10 y 90 respectivamente. Los círculos abiertos representan especies con valores extremos..... | 89 |
| Fig. 15. | Índice de Simpson de cada parcela en las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata..... | 91 |
| Fig. 16. | Índice inverso de Simpson (1/D) de cada parcela en las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata..... | 92 |
| Fig. 17. | Índice de Shannon-Wiener de cada parcela en las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata..... | 92 |
| Fig. 18. | Índice de Pielou (J) de cada parcela en las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata..... | 93 |
| Fig. 19. | Análisis de Clúster, basado en datos de abundancia relativa, en 29 Parcelas de 0.1 ha de las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata. Los códigos deben leerse de la siguiente forma; las letras son las iniciales de las localidades y el numeral son el número de parcelas. Ej. M_1 Mamacona parcela 1..... | 102 |
| Fig. 20. | Ordenación DCA en base a abundancias relativas de las parcelas de Las tres localidades (puntos negros; especies)..... | 104 |
| Fig. 21. | Ordenación NMDS en base a abundancias relativas de las parcelas de las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata..... | 106 |
| Fig. 22. | Resultado del análisis de correspondencia canónica (CCA) que muestra el factor limitante en las diferentes parcelas de cada localidad. La longitud de las líneas indica el grado de importancia de las variables..... | 109 |

ÍNDICE DE ANEXOS

- Anexo 1.** Lista de familias que son exclusivas en cada localidad.
- Anexo 2.** Lista de especies exclusivas de cada localidad.
- Anexo 3.** Índice de valor de importancia ecológica por especies
- Anexo 4.** Abundancia, número de individuos, riqueza e índices de diversidad en las parcelas de las tres localidades de la Región Madidi: Riqueza de especies; Riqueza de géneros; Riqueza de familias; Índice de dominancia de Simpson; Índice de Shannon-Wiener; Índice inverso de Simpson; Índice de equidad de Pielou.

RESUMEN

Se evaluaron 29 parcelas de 0,1 ha en tres Localidades (10 parcelas para Mamacona y Santo Domingo y 9 para Wayrapata) dentro del Parque Nacional (ANMI) Madidi y (ANMI) Apolobamba, el método de evaluación fue parcelas de 50 m x 20 m, en las cuales se registraron, midieron y determinaron todos los individuos con DAP >2,5 cm

Las especies con mayor IVI en Mamacona son; *Dictyocaryum lamarckianum* (9,24%), *Protium montanum* (5,51%), *Alchornea glandulosa* (3,33%), *Psychotria tinctoria* (3,21%) y *Piper percostatum* (3,01%), en Santo Domingo; *Socratea exorrhiza* (5,23%), *Dictyocaryum lamarckianum* (3,12%) y *Schefflera tipuanica* (3,07%), en Wayrapata; *Oenocarpus bataua* (3,94%), *Miconia centrodesma* (2,76%), *Pseudolmedia laevigata* (2,61%), la especie con mayor IVI's de cada localidad pertenece a la familia Arecacea.

La riqueza florística total registrada fue de 573 especies y morfoespecies distribuidas en 223 géneros y 93 familias, Wayrapata es la que presentó mayor cantidad de riqueza con 314 especies, 165 géneros y 71 familia, seguida por la localidad de Santo Domingo con 258 especies, 146 géneros y 63 familias y Mamacona que es la que presentó la menor cantidad de especies con 195 especies, 104 géneros, 56 familias

La diversidad alfa (α) se estimó con los índices de Simpson, Inversa de Simpson, Shannon-Wiener, y Pielou, y los valores en Mamacona fueron 0,03 (D), 4,09(H'), 29,52(1/D), 0,78(J'), para Santo Domingo 0,02(D), 4,59(H'), 49,14(1/D), 0,83(J') y para Wayrapata 0,01(D), 4,89(H'), 70,62(1/D), 0,85(J'), los valores de estos coeficientes nos muestran que existe una alta riqueza y una distribución casi uniforme de las especie en Wayrapata y Santo Domingo.

La diversidad beta (β) fue estimada con los índice de Morisita Horn y Sørensen los cuales nos mostraron que existe una alta similitud entre Wayrapata y Santo Domingo pero el análisis de Cluster agrupa como las mas similares a Mamacona y Santo Domingo así también las parcelas mas similares se registraron en Mamacona y Santo Domingo, el método de ordenación CCA indico que el factor limitante en la similitud y la composición de especies para Wayrapata y Santo Domingo fue la latitud y la pendiente, mientras que para Mamacona el factor limitante fue la altitud.

I. INTRODUCCIÓN.

El bosque montano (montano húmedo o yungueño subandino pluvial) es un complejo de vegetación única, en la cual existen extensas zonas de confrontación de la vegetación amazónica de tierras bajas y la vegetación andina, siendo a veces difícil separar las formaciones de ambas regiones biogeográficas.

En Bolivia estos bosques abarcan un rango latitudinal y altitudinal muy variado. Estas variaciones contribuyen a la existencia de condiciones ecológicas distintas, que determinan la presencia de comunidades vegetales diferentes, florística y estructuralmente (Kessler & Beck 2001).

Por estas razones estos bosques fueron elegidos como sitios prioritarios para la investigación (Dinerstein *et al.* 1995), siendo el Parque Nacional Madidi identificada a través de varios estudios independientes como uno de los centros más importantes de diversidad a nivel mundial (Mihotek 1996).

Este concepto de diversidad se ha ido contrastando de una manera delimitada, comprendiendo a la medida de riqueza como diversidad alfa y a la medida de recambio de especies como diversidad beta.

Existen además diferentes corrientes filosóficas dentro de la ecología que tienden a utilizar ciertos índices para describir en donde encontramos la mayor diversidad (el componente ecológico), cual es la diversidad específica (riqueza, diversidad alfa) y recambio (diversidad beta).

Asimismo la relación especie-área a escala geográfica sobre los patrones de diversidad y de rareza biológica, aparecen como enfoques de gran importancia dentro del inmenso reto que representa conservar las especies (Ezcurra 1990).

Numerosos trabajos han realizado la búsqueda de explicaciones globales acerca de los patrones y variaciones en la composición que tiene una comunidad.

La diversidad, por ejemplo, con frecuencia varía dentro de sitios (escala local), entre sitios de una región (mesoescala) o entre regiones (escala global o geográfica) ya que es obvio que varían de manera espacio-tiempo, entre comunidades y grupos de especies. Asimismo autores como Rzedowski (1996) y Whittaker & Niering (1965) han encontrado que los factores del paisaje juegan un papel importante en la organización de las comunidades vegetales.

También, los factores climáticos se consideran importantes en la organización de las comunidades, aunque la mayor importancia se confiere a factores edáficos (Rzedowski 1996).

En otras palabras los estudios sobre la diversidad permite relacionar cambios en la composición de especies con variables ambientales y edáficas a escalas espaciales intermedias (mesoescala) (Tuner 1989; Durán *et al.* 2002), y permiten obtener un escenario más detallado de la interrelación de los factores ambientales y la distribución de las especies (Palmer *et al.* 2000).

Pero estos factores son insuficientes para explicar los valores altos de diversidad de plantas en bosques o hacer generalizaciones sobre su dinámica (Bellingham & Tanner 2000; Wright 2002; Leigh *et al.* 2004).

De esta forma el esfuerzo histórico por documentar la diversidad, principalmente en los componentes ecológicos y específicos nos permite delimitar la regiones prioritarias para la conservación, delimitar regiones de endemismo, centros de diversidad o de cúmulos de especies (Vgan Wyk & Smith 2001).

En Bolivia los bosques yungueños son el refugio de una gran diversidad de especies y a su vez esta sin duda entre los países de mundo menos estudiados biológicamente (Ibisch *et al.* 2003).

Después de años de investigación y trabajos de campo, todavía existen áreas y zonas de vegetación que no están muestreadas. Se puede decir que conforme se continúe con el trabajo de campo, se seguirán encontrando nuevos registros de especies, géneros y familias que se podrán describir para estas regiones.

De acuerdo a estimaciones realizadas por Killeen *et al.* (1998), en Bolivia se han realizado aproximadamente 15 colecciones por cada 100 km², una cifra significativamente baja comparándola con el umbral sugerido por Campbell (1989, citado por Jørgensen *et al.* 2005) de 100 colectas por cada 100 km² necesarias para describir la flora de un país.

Los esfuerzos por medir la diversidad de estos bosques han sido muchos, sin embargo estos esfuerzos no han sido suficientes, lo cual limita el conocimiento de su complejidad y riqueza e impide una valoración verídica del estado de las áreas y su estructura.

II. OBJETIVOS.

2.1. Objetivo general

Realizar un estudio de la diversidad alfa (α) y beta (β) en tres localidades de un bosque montano en la Región Madidi.

2.2. Objetivos Específicos

- Describir la composición florística y estructura de la vegetación de las tres localidades.
- Evaluar el índice de valor de importancia por especie y familia de las tres localidades.
- Evaluar y comparar la diversidad Alfa (α) y Beta (β) que existen en las tres localidades de estudio.

III. REVISIÓN DE LITERATURA.

3.1. Diversidad Biológica

El concepto de diversidad es ampliamente utilizado en el ámbito de la ecología, uno de los conceptos más simples de biodiversidad, es el que se refiere a ésta como la variedad de todas las formas de vida, a todo nivel de integración de los organismos, desde moléculas de ADN hasta ecosistemas (Goodfellow & Slater 1992; Kikkawa 1990).

Biodiversidad es por lo tanto la propiedad de entes vivientes de estar formados por unidades diferentes o desemejantes. O sea está formada por más de una unidad desemejante (Burton 1992).

Por otro lado, el concepto de biodiversidad se encuentra más estrechamente vinculado con el inventario y conservación de las especies biológicas (Vallejo & Aranda s/a). Este se debe en primer lugar a la riqueza en plantas y animales, la cual tiene un valor incalculable: es el patrimonio natural, resultado de la evolución, es decir, de un proceso histórico que ha ocurrido en el tiempo y es irrepetible (Moreno 2001).

También la diversidad biológica se puede medir y observar como el número de elementos biológicos que coexisten en ciertas dimensiones de tiempo y espacio (Nieder *et al.* 1999).

3.2. Importancia de la diversidad

Solbrig (1991) menciona que la diversidad es un parámetro útil en el estudio y la descripción de las comunidades ecológicas. Por lo cual la diversidad se compone no sólo de un elemento, sino de la variación y la abundancia relativa de especies de modo que el término de "diversidad biológica" se describe convenientemente, pero no exclusivamente, en términos de tres niveles conceptuales:

- Diversidad genética:
- Diversidad de ecosistemas:
- Diversidad de especies:

3.3. Clasificación de la diversidad

Generalmente se diferencian tres niveles de diversidad:

- Diversidad genética: dentro de especies.
- Diversidad taxonómica: en número de especies.
- Diversidad ecológica: en hábitats, comunidades y ecosistemas.

Sin embargo, Kikkawa (1990) es quien hace una de las clasificaciones más completas de diversidad biológica y las divide en:

- Diversidad en poblaciones y las especies.
- Diversidad en ecosistemas.
- Diversidad en comunidades.

3.3.1. Diversidad en poblaciones y especies

La cual se divide en:

- **Diversidad genética:** Según (Moreno 2001), la variación genética determina la forma en que una especie interactúa con su ambiente y con otras especies.

Toda la diversidad genética surge en el ámbito molecular y está íntimamente ligada con las características fisicoquímicas de los ácidos nucleicos.

A este nivel la diversidad surge a partir de mutaciones en el ácido desoxirribonucleico (ADN), aunque algunas de estas mutaciones son eliminadas por la selección natural o por procesos estocásticos.

Señala además que la diversidad genética de una especie también es producto de su historia evolutiva y no puede ser reemplazada.

- **Diversidad fenotípica:** Se refiere a las sub-poblaciones que se restringen a un hábitat específico o al desarrollo variable en la arquitectura de los árboles (Melo & Vargas 2003).

- **Diversidad racial:** Se clasifica a esta diversidad como el rango de formas genéticamente controladas dentro de una especie que se consideran taxonómicamente como razas o subespecies (Melo & Vargas 2003).

3.3.2. Diversidad en comunidades

- **Diversidad de especies:** Es la más utilizada en los estudios sobre medición de biodiversidad y se han centrado en la búsqueda de parámetros para caracterizarla como una propiedad emergente de las comunidades ecológicas. Sin embargo, las comunidades no están aisladas en un entorno neutro.

En cada unidad geográfica, en cada paisaje, se encuentra un número variable de comunidades. Por ello para comprender los cambios de la biodiversidad con relación a la estructura del paisaje, la separación de los componentes alfa, beta y gamma (Whittaker 1972) puede ser de gran utilidad, principalmente para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas (Halffter 1998).

Esta forma de analizar la biodiversidad resulta muy conveniente en el contexto actual ante la acelerada transformación de los ecosistemas naturales, ya que un simple listado de especies para una región dada no es suficiente (Moreno 2001).

- **Diversidad en formas de vida, en formas de desarrollo y en estructuras:** La diversidad en formas de vida es una extensión de la diversidad florística, la diversidad de desarrollo refleja la gran variedad de formas (árboles, arbustos, lianas, epifitas, etc.) y las dos a su vez producen la diversidad estructural (Whittaker 1972).

- **Diversidad de Especialistas:** Es muy específica, se refiere al grupo de individuos que se especializan en los diferentes niveles o estratos del bosque, por preferir determinados recursos alimenticios (Halffter 1998).

3.3.3. Diversidad en ecosistemas

La vida se ha diversificado porque ha ido adaptándose a distintos hábitats, siempre formando parte de un sistema complejo de interrelaciones con otros seres vivos y no vivos, en lo que llamamos ecosistemas.

Por tanto la diversidad de especies es un reflejo en realidad de la diversidad de ecosistemas y no se puede pensar en las especies como algo aislado del ecosistema. Esto conduce a la idea, tan importante en el aspecto ambiental, de que no se puede mantener la diversidad de especies si no se mantiene la de ecosistemas. De hecho la destrucción de ecosistemas es la principal responsable de la acelerada extinción de la diversidad (Moreno 2001).

Recientemente se ha resaltado la necesidad de incrementar las aproximaciones al nivel de comunidades y paisajes, más que las aproximaciones basadas en las especies, para mantener la mayor parte de la diversidad biológica existente (Franklin 1993). La diversidad de los ecosistemas es más difícil de medir, porque las "fronteras" de las comunidades, asociaciones de especies y de los ecosistemas no están bien definidas.

No obstante, en la medida en que se utilice un conjunto de criterios coherente para definir las comunidades y los ecosistemas, podrá medirse su número, distribución, la estructura de las comunidades en una región, la variación de la composición y la estructura de las comunidades a lo largo del tiempo y hasta procesos ecológicos tales como la depredación, el parasitismo y el mutualismo.

3.4. Tipos de diversidad

Además del significado que tiene en si misma la diversidad, es también un parámetro útil en el estudio y la descripción de las comunidades ecológicas.

En este sentido Whittaker (1972) identificó distintos componentes de la diversidad biológica que corresponden a diferentes niveles de escala espacial y los designó como diversidades alfa, beta y gamma, esto con el fin de comprender los cambios de la biodiversidad con relación a la estructura del paisaje (Moreno 2001).

3.4.1. Diversidad Alfa (α)

En una primera aproximación la diversidad alfa corresponde a un concepto claro y de fácil uso; el número de especies presentes en un lugar, esta sencillez es engañosa, ya que el número de especies de un grupo indicador que se encuentra en un determinado

punto puede variar mucho de un lugar a otro, aun dentro de un mismo tipo de comunidad y en un mismo paisaje (Moreno & Halffter 2001).

Para Whittaker (1972), la diversidad alfa es la riqueza de especies de una muestra territorial y según Sugg (1996) la diversidad alfa es el número de especies que viven y están adaptadas a un hábitat homogéneo, cuyo tamaño determina el número de especies por la relación área-especie, en la cual a mayor área mayor cantidad de especies. La principal diferencia se refiere a lo que medimos: la riqueza de especies de una muestra territorial o la riqueza de especies de la muestra de una comunidad, así considerado el concepto necesita de precisión (Halffter *et al.* 2005).

La diversidad alfa también se asocia con factores ambientales locales y con las interacciones poblacionales (en particular con la competencia interespecífica) (Llorente & Morrone 2001), la cual da como resultado los eventos de colonización-recolonización y las extinciones locales de la riqueza (Moreno 2001), en si la diversidad alfa de una localidad es un balance entre las acciones de la biota local y los elementos abióticos (entre lo antiguo, competición y predación) y la inmigración de otras localidades.

3.4.2. Diversidad Beta (β)

Se han propuesto una variedad de definiciones y conceptos asociados con la diversidad beta, muchos de estos conceptos se traslapan. Por ejemplo, según la definición de Sugg (1996) la diversidad beta es el recambio de especies en una región heterogénea.

Para MARN (2002) la diversidad beta es una medida del recambio de especies entre diferentes tipos de comunidades o hábitats, como tal corresponde a la contigüidad espacial de diferentes comunidades o hábitats. Whittaker (1977) la define como el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades de un paisaje.

Dada su importancia en el estudio de las comunidades y por su aplicación en la conservación de la biodiversidad, el estudio de la diversidad beta ha ido ganando espacios de manera gradual, hasta llegar a convertirse hoy en un enfoque ampliamente utilizado. (Llorente & Morrone 2001).

La diversidad beta mide las diferencias (el recambio) entre las especies de dos puntos, dos tipos de comunidades o dos paisajes.

Estas diferencias podrán ocurrir en el espacio, cuando las mediciones se hacen en sitios distintos en un mismo tiempo, o en el tiempo, cuando las mediciones se realizan en el mismo lugar pero en distintos tiempos (Halffter *et al.* 2005).

3.4.3. Diversidad gama

La diversidad gamma es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje¹ (Forman & Godron 1986).

Asimismo para Whittaker (1972), es la riqueza de especies de un conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta.

Desgraciadamente para la formulación de planes de manejo con base científica adecuada, la mayoría de los esfuerzos realizados para medir la biodiversidad en áreas que incluyen más de un tipo de hábitat, se limitan a presentar listas de especies de sitios puntuales (diversidad alfa), describiendo la diversidad regional (gamma) únicamente en términos de números de especies, o bien con cualquier otra medida de diversidad alfa (Moreno 2001).

3.5. Diversidad en Bolivia

Bolivia es un centro de importancia mundial de origen y diversidad de especies y de parientes silvestres de especies domesticadas. El uso de estos recursos silvestres forma parte del sustento económico de la población rural y es imprescindible para su supervivencia ya que ayuda a una seguridad alimentaria. (Anderson *et al.* 2002).

De toda la multitud de especies aprovechadas comercialmente, se han registrado más de 300 especies de árboles maderables, sin embargo la mayoría de estas no tiene una gran abundancia.

¹Paisaje es un área terrestre heterogéneo pero distinguible, integrada por un conjunto de ecosistemas interactuantes que se repiten de forma similar.

Por otro lado existe un gran potencial para el uso de recursos genéticos. Por ejemplo, se conocen más de 3.000 especies de plantas medicinales, la mayoría poco estudiadas farmacológicamente.

En el contexto del uso de la biodiversidad también se analiza el tema de los servicios ambientales, los cuales son muy importantes para la población nacional y que podrían contribuir mucho más al desarrollo sostenible (Ibisch *et al.* 2003).

Los sitios prioritarios para la conservación se identifican en función a diferentes criterios; a nivel de ecorregiones, a nivel de especies, a nivel de amenazas y a nivel de la investigación de la biodiversidad.

Especial atención deben gozar las regiones con ecosistemas aún muy intactos y funcionales, sobre todo si son relevantes para la manutención de funciones hidro-climáticas y si representan centros de diversidad y endemismo (Ribera 2007).

Aunque los centros de diversidad varían entre los grupos, se ha observado que especialmente en la franja de los Bosques Amazónicos Preandinos, la Faja Subandina y los Yungas se reúne la mayoría de las especies de flora y fauna. Las plantas se concentran especialmente en los Yungas que abarcan solamente un 4% del territorio nacional. El centro de diversidad para animales, sin duda sería la Faja Subandina y los Bosques Preandinos (Ibisch *et al.* 2003).

Los bosques húmedos siempreverdes de las tierras bajas de Bolivia, corresponden a un diversificado conjunto de ecorregiones. En general cada ecorregión de bosque tropical conforma mosaicos extraordinariamente complejos de diversos tipos de ecosistemas, diferenciados principalmente por las condiciones de drenaje de los suelos, presencia (duración) u ausencia de la inundación o anegación estacional.

Los niveles de riqueza biológica en términos de especies de flora y fauna son muy altos, se estima que albergan más de un 30 % de la riqueza de especies del país (Ribera 2007).

Pero la distribución de la riqueza de estas especies y el endemismo en Bolivia es muy desigual, por la existencia de una gran cantidad de ecorregiones.

Dentro de las cuales las ecorregiones con mayor riqueza de especies son los Yungas y los Bosques Amazónicos Pre y Subandinos y el endemismo se concentra especialmente en los Andes, sobre todo en los Yungas, los Bosques Amazónicos Subandinos y los Bosques Secos Interandinos (Ibisch *et al.* 2003).

Por esta gran cantidad de ecorregiones presentes en nuestro país Ibisch *et al.* (2003) presentan una descripción de 12 ecorregiones (parcialmente clasificadas en sub-ecorregiones). Cinco de ellas se dividen en sub-ecorregiones, diferenciándose de esta manera 23 regiones ecológicas diferentes (Tabla 1).

La división de algunas ecorregiones no quiere decir que las demás no merezcan una sub-clasificación, sino que se necesita mayor estudio de las mismas (p.ej. Yungas).

Tabla 1. Ecorregiones y Ecosistemas en Bolivia

| REGIÓN | ECOREGIÓN | SUB-ECOREGIONES |
|--|--|--|
| Tierras Bajas | 1. Bosques del Sudoeste de la Amazonia | 1.1. Bosques Amazónicos de Inundación |
| | | 1.2. Bosques Amazónicos Subandinos |
| | | 1.3. Bosques Amazónicos Preandinos |
| | | 1.4. Bosques Amazónicos de Pando |
| | | 1.5. Bosques Amazónicos de Beni y Santa Cruz |
| | 2. Cerrado | 2.1. Cerrado Paceño |
| | | 2.2. Cerrado Beniano |
| | | 2.3. Cerrado Chiquitano |
| | | 2.4. Cerrado Chaqueño |
| | 3. Sabanas Inundables | 3.1. Sabanas Inundables de los Llanos de Moxos |
| 3.2. Sabanas Inundables del Pantanal | | |
| 4. Bosque Seco Chiquitano | por determinar | |
| 5. Gran Chaco | por determinar | |
| Vertiente Oriental y Valles interandinos | 6. Yungas | por determinar |
| | 7. Bosque Tucumano-Boliviano | por determinar |
| | 8. Chaco Serrano | por determinar |
| | 9. Bosques Secos Interandinos | por determinar |
| | 10. Prepuna | por determinar |
| Cordilleras Altas y Altiplano | 11. Puna Norteña | 11.1. Puna Húmeda |
| | | 11.2. Puna Semihúmeda |
| | | 11.3. Vegetación Altoandina de la Cordillera Oriental con pisos Nivales y Subnivales |
| | 12. Puna Sureña | 12.1 Puna Seca |
| | | 12.2 Puna Desértica con Pisos Nivales y Subnivales de la Cordillera Occidental |

Fuente. Ibisch *et al.* 2003

Por otro lado Navarro (2002), presenta una información mas detallada para los tipos de vegetación presentes en el país, la cual esta basada fundamentalmente en un modelo de clasificación bioclimático, que utiliza parámetros climáticos simples como los valores de temperatura y precipitación promedio que guardan una fuerte correlación con la vegetación, teniendo un alto valor predictivo en ambos sentidos.

Asimismo indica que el territorio de Bolivia, está representada por cuatro regiones biogeográficas las cuales son:

- Región Amazónica.
- Región Brasileño-Paranaense.
- Región Chaqueña.
- Región Andina.

3.5.1. Región Andina

La Región Andina está representada por:

- Vegetación Andina Boscosa
- Vegetación Andina no boscosa

3.5.1.1. Vegetación Andina Boscosa

Fuentes *et al.* (2004), indica que la vegetación andina ocupa un amplio rango altitudinal y climático, en la región existen extensas zonas de confrontación con la vegetación amazónica de tierras bajas con la vegetación andina.

Navarro (2002), menciona que el cambio entre los bosques amazónicos y los andino-yungueños se da aproximadamente a 1.200 m, en las serranías más exteriores (p. ej. Pilón Lajas), mientras que en cadenas algo más internas, ocurre casi a unos 1.400 m.

Por la gran cantidad de pisos ecológicos presentes en la Región Madidi la definición y nomenclatura es variable según los autores, por lo cual se presenta una clasificación de pisos ecológicos (Tabla 2) según Navarro (2002) y Fuentes (2005) quienes compatibilizan la terminología utilizada en el sistema bioclimático de Rivas–Martínez *et al.* (1999).

Tabla 2. Pisos ecológicos o de vegetación de Navarro (2002) y Fuentes (2005) presentes en la Región Madidi con sus rangos altitudinales.

| Navarro, 2002 | | | Fuentes, 2005 | |
|----------------|----------------------------------|------------------------------|---|------------------------------|
| Piso ecológico | Bioclima | Intervalo altitudinal | Piso ecológico | Intervalo altitudinal |
| Preandino | Pluviestaciona | <500 | | |
| Subandino | Pluvial, pluviestacional, xérico | 500–800 a 1.800–2.000 | Yungueño subandino superior pluvial | 1.200–1.400 a 1.900–2.100 |
| | | | Yungueño subandino inferior pluvial | 1.200–1.400 |
| | | | Yungueño subandino superior pluviestacional húmedo | 1.100–1.200 a 1.900–2.100 |
| | | | Yungueño subandino superior pluviestacional subhúmedo | 1.100–1.200 a 1.800 |
| | | | Yungueño subandino inferior pluviestacional subhúmedo | <1.000 |
| Montano | Pluvial, pluviestacional | 1.800–2.000 a 2.800–3.100 | Yungueño montano pluvial | 1.900–2.100 a 2.300–2.400 |
| | | | Yungueño montano pluvial de filos de cerro | >2.400 |
| | | | Yungueño montano pluviestacional | 1.900–2.900 |
| Ceja de monte | Pluviestacional | 2.800–3.100 a 4.100–4.200 | Yungueños de la ceja de monte | 3.000 a 3.700 |
| Puna | Pluviestacional | 3.100–3.300 a 3.900–4.000 | Puneño pluviestacional subhúmedo- húmedo | 3.400–4.000 |
| Altoandino | Pluviestacional | 3.900–4.000 a 4.600–4.700 | | |
| Subnival | Pluviestacional | 4.600–4.700 a 5.100–5.200 | | |
| Nival | Pluviestacional | >5.100–5.200 | | |

Fuente. Elaboración propia

a) Bosques puneños pluviestacionales subhúmedo-húmedos

Corresponde a la vegetación del Altiplano norteño en torno a la cuenca del Titicaca y laderas occidentales de la Cordillera Real en el rango altitudinal de 3.400–4.000 m las cuales son bosquecillos de *Polylepis besseri* subsp. *Incarum* (Kessler & Driesch 1993).

b) Bosques yungueños de ceja de monte

Ceja de monte inferior

La ceja de monte inferior que se encuentra entre los 3.000 a 3.700 m está representada por bosques bajos, subhúmedos a húmedos, dominados por especies con troncos

retorcidos y hojas esclerófilas que marcan el límite de la vegetación boscosa hacia las laderas orientales de la cordillera de Apolobamba, en los que es notoria la abundancia de especies epífitas, especialmente de briófitos, que cubren las ramas y troncos de los árboles.

Ceja de monte superior

La ceja de monte superior pluvial se encuentra por encima de los 3.700 hasta 4.200 m, en el cual se pueden encontrar fragmentos de bosques dominados por *Polylepis pepeii* y *Gynoxis asterotrichia* rodeados por pajonales antropogénicos.

Es uno de los tipos de bosque más afectado por actividades humanas, quedando reducidos a manchas en situaciones protegidas. Su destrucción ha dado lugar a formaciones de pajonales y matorrales conocidos en Bolivia como páramo yungueño, (Navarro *et al.* 2004).

c) Bosque yungueño montano pluvial

Es un bosque característico del piso montano inferior con bioclima pluvial, que se desarrolla en laderas húmedas entre los 1.900–2.100 hasta 2.300–2.400 m. donde presenta estructura de bosque bajo, con dosel entre 6–8 m y emergentes de 12–15 m.

d) Bosque yungueño montano pluvial de filos de cerro

Bosque de cimas de cerro con suelos poco profundos, se encuentra aproximadamente sobre los 2.400 m, donde tiene un dosel bajo de apenas 4 m con una diversidad baja.

e) Bosque yungueño montano pluvial estacional

Navarro (2002), menciona que este tipo de vegetación se desarrolla entre 1.900–2.900 m, en las cuencas altas de los ríos Consata, Camata y Tuichi, en la actualidad esta reducido a fragmentos y están ubicadas en situaciones poco accesibles.

f) Bosque yungueño subandino superior pluvial

Bosques o bosques–palmares que tienen lugar en áreas con climas pluviales del piso ecológico Subandino superior, entre 1.200–1.400 hasta 1.900–2.100 m. Se caracterizan por la presencia de la palma en especial la especie *Dictyocaryum lamarckianum* que confiere la fisionomía particular a esta formación.

La diversidad es media, con un promedio de 61 especies en 0.1 ha. A estas altitudes, la influencia de la flora amazónica todavía es considerable, una característica notoria que diferencia este tipo de bosque de los amazónicos es la escasez de trepadoras leñosas, son típicas de bosques andinos húmedos.

g) Bosque yungueño subandino inferior pluvial

Bosque alto húmedo que se instala en el piso subandino inferior pluvial por debajo de los 1.200–1.400 m. Fisionómicamente se caracteriza por la abundancia de la palma *Oenocarpus bataua*. En este bosque hay una mezcla de elementos amazónicos y andinos con cierta predominancia de los primeros, representando la transición hacia la Amazonía. Es la formación boscosa andina con mayor cobertura en la región pero cuenta con pocas evaluaciones cuantitativas.

h) Bosque yungueño subandino superior pluviestacional húmedo

Bosque caracterizado por el Nogal (*Juglans boliviana*) que se sitúa en el piso subandino superior en áreas con bioclima pluviestacional húmedo, en el rango altitudinal de 1.100–1.200 hasta 1.900–2.100 m.

Es el bosque más afectado por actividades humanas donde ha quedado reducido a pequeñas islas en las quebradas, rodeados por una matriz predominantemente sabanera (Navarro 2002).

i) Bosque yungueño subandino superior pluviestacional subhúmedo

Bosques semidecíduos situados en el piso Subandino superior con clima pluviestacional entre los 1.100–1.200 a 1.800 m de altitud, prácticamente en el mismo piso y bioclima que el anterior, del que se diferencia por ocupar áreas con clima subhúmedo. Contiene mayoritariamente elementos de los bosques semidecíduos del arco pleistocénico se añaden ocasionalmente especies yungueñas como *Cinchona calisaya*, *Juglans boliviana* y *Hedyosmum angustifolium* entre las más frecuentes.

j) Bosque yungueño subandino inferior pluviestacional subhúmedo

Bosques semidecíduos del piso Subandino subhúmedo inferior y preandino, por debajo de los 1.000 m de altitud, compuestos por una mezcla de especies de bosques semidecíduos y especies de los bosques amazónicos.

k) Bosque yungueño subandino xérico

Bosques bajos, deciduos situados en el piso Subandino por debajo de los 1.200–1.300 m, en valles con clima xérico.

Florísticamente es bastante similar al bosque subandino pluviestacional subhúmedo con el cual comparte especies, pero se diferencia por la presencia de cactáceas endémicas de estos valles como *Cleistocactus* sp., *Pereskia weberiana* y *Samaipaticereus inquisivensis* (Fuentes *et al.* 2004), hecho que difiere con otros bosques secos emparentados florística y estructuralmente como los de la Chiquitanía, en los que las familias dominantes suelen ser Fabaceae, Apocynaceae y Bignoniaceae (Killeen *et al.* 1998).

l) Chaparrales yungueños subandinos pluviestacionales (Cerrado subandino)

En la región andina existen bosques bajos sobre suelos pobres en áreas intensamente degradadas por las actividades humanas donde comparten el paisaje con sabanas (Foster 1991).

Sin embargo, no todos los chaparrales corresponden a bosques Cerrados, que se desarrollan mejor en áreas con bioclima pluviestacional subhúmedo del piso Subandino por debajo de los 1.300 m de altitud, en los que la vegetación potencial corresponde a bosques semideciduos (Foster 1991).

En algunas de las regiones los chaparrales presentes son etapas de sustitución del bosque semideciduo que se desarrollan prácticamente sobre la roca madre. Como es de esperarse, la diversidad en los chaparrales de estas localidades es muy baja.

3.5.1.2. Vegetación Andina no boscosa

En este grupo se tiene a seis unidades de vegetación:

- Vegetación andina ribereña
- Vegetación del piso subnival
- Vegetación altoandina
- Sabanas subandinas y montanas
- Vegetación saxícola
- Vegetación acuática

Estas unidades pueden encontrarse desde 500 a 5200 m de altitud, caracterizadas por la presencia de sabanas, en donde se pueden observar matorrales y arbustales secundarios dominados por *Miconia albicans*, *Alchornea triplinervia*, *Myrsine umbellata* y varias especies de Asteraceae.

También en lugares en contacto con los bosques donde el suelo conserva parcialmente capas de materia orgánica, se presentan además sub-arbustos o matas del helecho *Pteridium arachnoideum*, *Bejaria aestuans*, *Cavendishia bracteata* y *Microlicia* sp. (Fuentes 2005).

Las formaciones de pajonales altoandinos forman parte de la llamada Puna semihúmeda y húmeda. Se sitúan por encima de los 3.900–4.000 m, altitudes donde las condiciones ambientales no permiten el desarrollo de vegetación leñosa.

Frecuentemente la especie dominante en los pajonales altoandinos poco o nada intervenidos sobre suelos bien drenados son la *Festuca dolichophylla*, acompañada por otras gramíneas de los géneros *Deyeuxia*, *Stipa* y *Poa*, además de almohadillas del género *Azorella*, restringiéndose en la actualidad a laderas poco accesibles protegidas de la influencia humana (Seibert 1993).

Hacia las depresiones topográficas se presentan los característicos bofedales altoandinos permanentemente encharcados constituidos por cojines densos y compactos de *Distichia muscoides* o *Plantago* sp.

También existen diferentes tipos de vegetación saxícola dependiendo de las condiciones microclimáticas locales y del piso altitudinal en que se encuentran.

En los pisos puneño y montano, Seibert (1993) menciona que existen comunidades de epífitas, xerófilas en farallones rocosos con *Tillandsia sphaerocephala* y *T. usneoides* para el valle seco de Charazani, entre los 2.700–3.400 m y en laderas con bloques rocosos cita a *Puya ferruginea* y *Trichocereus peruvianus*.

IV. ÁREA DE ESTUDIO.

4.1. Localización de la Región Madidi

La Región Madidi denominado así en alusión al área protegida más conocida, abarca aproximadamente 111.000 km² y esta ubicada en la Región Norte del departamento de La Paz en las Provincias Abel Iturralde, Franz Tamayo, Bautista Saavedra, Muñecas, Larecaja y Sud Yungas y oeste del Beni con la Provincia Ballivián.

En esta región se encuentran tres áreas protegidas: el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi (18.854 km²), el Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba (4.765 km²) y la Reserva de la Biósfera y Territorio Indígena Pilon Lajas (4.027 km²) (SERNAP 2004).

El PN y ANMI Madidi esta ubicado en la Región Noroeste de Bolivia, en las Provincias Franz Tamayo, Abel Iturralde y Bautista Saavedra. Los municipios involucrados son: Apolo, San Buenaventura, Ixiamas, Curva y Pelechuco.

Colinda al oeste, con la Reserva Tambopata Candamo y el Parque Nacional Bahuaja Sonene en el Perú; al este con la TCO Tacana I; al norte con la TCO Tacana II y al sur colinda con el ANMI Apolobamba, la TCO Lecos Apolo, TCO Lecos Larecaja y la Reserva de la Biosfera y Territorio Indígena Pilon Lajas (SERNAP 2004), al Oeste colinda con la República del Perú.

Madidi es una de las áreas protegidas más grandes de Bolivia, con una superficie total de 1.895.750 has, de la cuales 1.271.500 has corresponden a la categoría de Parque Nacional (PN) y 624.250 has a la categoría de Área Natural de Manejo Integrado (ANMI) (SERNAP 2002).

Sus límites se encuentran entre 12°42' a 15°14' de latitud Sur y entre 67°30' a 69°15' de longitud Oeste abarca un gradiente altitudinal que va desde los 5.760 hasta los 180 m.s.n.m. y presenta una gran diversidad de ecosistemas (SERNAP 2002).

El Área Natural de Manejo Integrado (ANMI) Apolobamba se encuentra ubicada en el extremo oeste del departamento de La Paz, en las Provincias Bautista Saavedra, Franz

Tamayo y Larecaja. Los municipios involucrados son Pelechuco, Curva, Charazani y Guanay, sus límites se encuentran entre 14°43'–15°19' latitud sur y 68°03'–69°20' longitud oeste. El área se incluye en las subregiones altoandina, puna y Yungas montañoso. Los escenarios naturales están caracterizados por los relieves cordilleranos con fuertes y pronunciadas pendientes (SERNAP 2004)

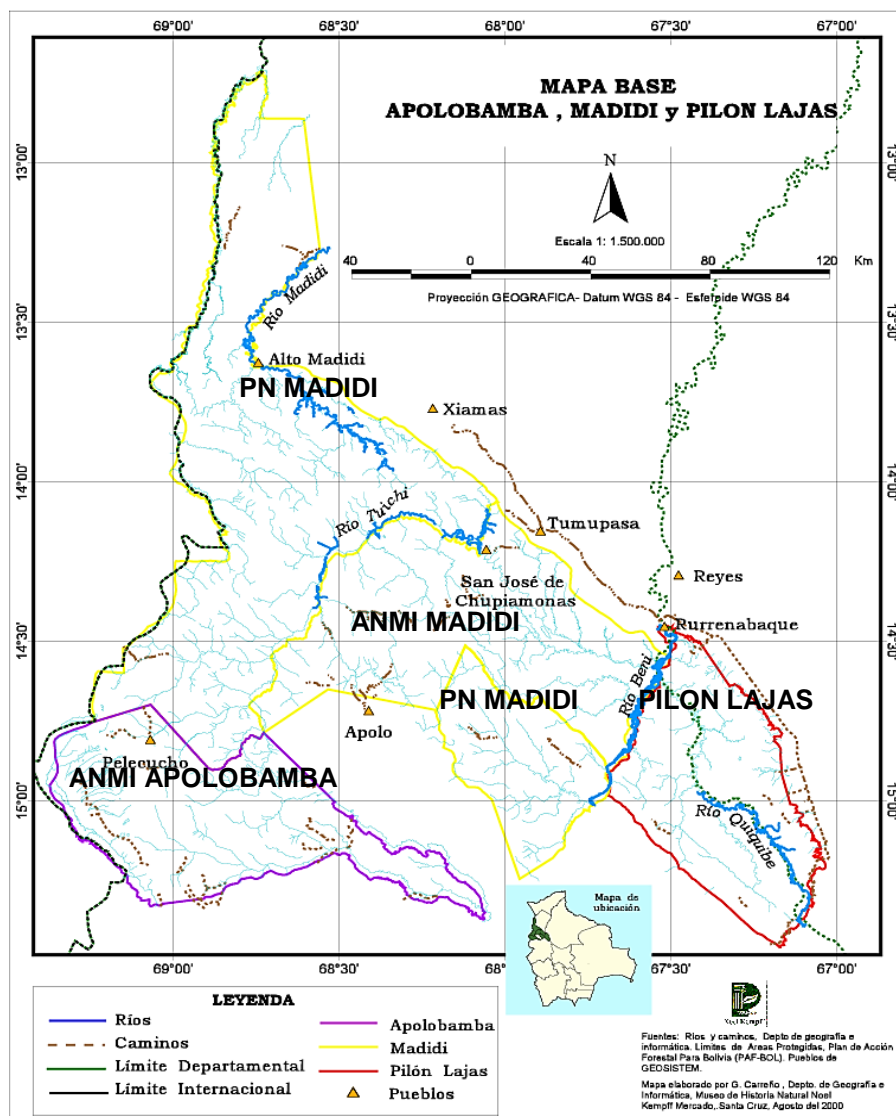


Fig. 1. Mapa ubicación de la región de estudio, mostrando los límites de las áreas protegidas Apolobamba, Madidi y Pílon Lajas.

4.2. Localización del sitio de estudio

El presente estudio se realizó dentro del Área Natural de Manejo Integrado (ANMI) Madidi y el Área Natural de Manejo Integrado (ANMI) Apolobamba. Las comunidades consideradas fueron:

Mamacona, ubicada en la Provincia Franz Tamayo a una altura de 1532 a 1609 m.s.n.m.m., sobre una senda antigua que va de Apolo a San José de Uchupiamonas cruzando el río Mamacona, sobre los 14°26'52" a 14°28'17" latitud Sur y 68°10'35" a 68°11'49" longitud Oeste.

Santo Domingo que se encuentra también en la Provincia Franz Tamayo al sur este de Apolo entre los 1400 a 1527 m.s.n.m.m, cerca al límite oriental del ANMI Apolobamba, ubicado cerca de un antiguo camino de herradura que sale a la comunidad de Hilo-Hilo. Sobre los 14°46'21,2" a 14°47'53,2" latitud Sur y 68°34'58,8' a 68°37'11,05" longitud Oeste.

Wayrapata, abarca un rango altitudinal de 940 a 1470 m.s.n.m.m., dentro la Provincia Bautista Saavedra en dirección noreste, sobre la carretera Apolo. Sobre los 15°2'19,2" a 15°5'24" latitud Sur y 68°26'53" a 68°29'32,2" longitud Oeste.

4.3. Clima

Estas zonas no cuentan con estaciones meteorológicas, por tal razón no se han podido definir con exactitud los datos climáticos.

La estación meteorológica más cercana es la que se encuentra en la población de Apolo, que presenta una zona ecológica de vegetación y climática diferente a las localidades en estudio.

Las localidades de estudio se encuentran dentro del piso climático termotropical con bosques húmedos-hiperhúmedos (Navarro 2002).

Pero por otros trabajos que realizó el mismo autor en base a bioclima y de acuerdo a estimaciones en el mapa de precipitación de Müller *et al.* (2002) que consideran la altitud y el tipo de vegetación que presentan las zonas, se estimo que las localidades en estudio presentan un clima pluvial húmedo con una precipitación de 2000 a 3000 mm/año con una época seca de dos meses, con una temperatura promedio de 22° C con variaciones climáticas en función a la altura.

4.4. Geología y Suelos

Geológicamente este sector pertenece a la edad Ordovícica media y litológicamente las rocas son areniscas, limonitas, cuarcitas, pizarras, lutitas y lavas almohadilladas (Suárez-Soruco 2000). El relieve en el área de estudio es el característico para una zona de topografía accidentada y fuertes pendientes, se caracteriza por la presencia de serranías bajas con valles profundos, crestas pronunciadas, laderas abruptas y un extenso conjunto de colinas con relieve ondulado a escarpado (Montes de Oca 1997).

Los suelos son bien diferenciados, desde poco profundos a muy profundos en las terrazas, generalmente presentan suelos medianamente hasta algo mal drenados, son suelos ricos en materia orgánica, en algunos casos puede llegar a medir 30 cm de profundidad, pero pobres en nutrientes, debido a la naturaleza litológica, la meteorización química fuerte (causada por altas temperaturas y elevada humedad) y el lavado de nutrientes causadas por las altas precipitaciones y pH que van desde 4.6 a 3.5, con variación textural arcilloso a franco arcilloso lo que le da una permeabilidad moderadamente lenta, pero a pesar de esto las especies están bien adaptadas a estas condiciones.

4.5. Vegetación

El área de estudio se encuentra dentro del piso ecológico basimontano, que incluye la vegetación yungueña subandina pluvial, ocupa un amplio rango altitudinal (800–900 m a 1.700–2.000 m) y climático, con zonas de confrontación con la vegetación de las tierras bajas de la Amazonía, siendo difícil separarlas (Navarro 2002).

El mismo autor señala que dentro del bosque yungueño subandino pluvial se diferencia a los bosques subandinos pluviales superiores como bosques siempre verdes y lauroides, los bosques subandinos pluviales inferiores como bosques siempreverdes, de notable diversidad donde aparecen tanto elementos florísticos de Yungas cálido como elementos florísticos de la Amazonía.

Los **bosques subandinos pluviales superiores** se caracteriza por la dominancia de las familias Melastomataceae, Rubiaceae, Lauraceae Moraceae y Myrtaceae.

Las especies dominantes son *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium altsonii*, *Alchornea glandulosa*, *Cyathea caracasana* y *Psychotria tinctoria*, otras especies características son; *Podocarpus oleifolius* y la palma *Euterpe luminosa* (Fuentes 2005).



Fig. 2. Bosques yungueño subandino pluvial con abundante y dominante presencia de palmeras andinas (*Dictyocaryum lamarckianum*).

También indica que a estas altitudes la influencia de la flora amazónica todavía es considerable, con la presencia de las especies *Pourouma minor*, *Hieronyma alchorneoides*, *Pseudolmedia laevis* y *Virola sebifera* entre otras.

Una característica notoria que diferencia este tipo de bosque de los amazónicos es la escasez de trepadoras leñosas, pero existen algunas especies como *Dalbergia cf. tomentosa*, *Mutisia lanata* y *Cissus trianae*.

El **bosque yungueño subandino inferior pluvial** esta representado por la dominancia de las familias Melastomataceae, Rubiaceae, Arecaceae, Moraceae y Cyatheaceae, las especies más abundantes son; *Miconia sp.*, *Oenocarpus bataua* y *Cyathea caracasana*, presentándose también *Podocarpus oleifolius*, *Vochysia boliviana*, *Ilex vismiifolia*, *Eschweilera coriacea* y *Matayba steinbachii*; las familias más diversas son Melastomataceae, Lauraceae, Myrtaceae y Arecaceae.

Entre los elementos típicamente amazónicos presentes en estos bosques destacan *Hevea brasiliensis*, *Caryocar microcarpum*, *Balizia pedicellaris* y *Parkia nítida* (Fuentes 2005).

V. MATERIALES Y MÉTODOS.

5.1. Materiales

5.1.1. Materiales de campo

| | |
|-----------------------|--------------------------|
| Lápiz/bolígrafos | Trepadores de media luna |
| Marcadores indelebles | Machetes |
| Cuaderno de campo | Saquillos |
| Planillas de campo | Estacas |
| Tablero | Cintas métricas de 50m |
| Herborizadores | Cintas diamétricas |
| Prensas | Clinómetro |
| Correas | Carta topográfica |
| Bolsas nylon | GPS |
| Sogas de nylon | Brújula |
| Papel periódico | Binoculares |
| Alcohol | Cámara fotográfica |
| Pico de loro | Mapa de vegetación |
| Cinta de embalaje | Cinta flagging de color |
| Tijeras de podar | |

5.1.2. Materiales de Gabinete

| | |
|-----------------------|-------------------------|
| Lápiz/bolígrafos | Pinzas |
| Marcadores indelebles | Papel de escritorio |
| Claves Botánicas | Papel periódico |
| Computadora | Fólderes de papel kraft |
| Esteroscopio | |

5.2. Métodos

5.2.1. Elección del área de estudio

Para definir la zona de estudio se realizaron consultas de cartas topográficas y mapas de vegetación del ANMI Madidi y Apolobamba, que ayudaron a identificar la ubicación y extensión del tipo de vegetación con interés de inventariar, así como las rutas de ingreso hasta los mismos (sendas y caminos).

En la elección de los puntos de muestreo se considero condiciones y características específicas para que el estudio a realizarse fuera preciso, estas condiciones fueron; que los sitios fuesen representativos del tipo de vegetación de la zona, que no presentasen ningún tipo de perturbación antropogénica (alteración causada por la actividad del hombre) o ecológica (claros) reciente y en la medida de lo posible que fueran de fácil acceso.

5.2.2. Diseño e Instalación de las parcelas temporales de muestreo (PTM)

La evaluación del bosque se realizo mediante la instalación de parcelas temporales de muestreo tipo Gentry de 0,1 ha (Gentry 1982; Phillips & Miller 2002), modificado de la forma original de 500 × 2 m dividida en 10 subparcelas de 50 × 2 m (continuas o separadas), a parcelas de 50 × 20 m con subparcelas continuas de 10 × 10 m. En algunos casos se usaron parcelas de 100 × 10, con subparcelas continuas de 10 × 10 m.

Este método es el más utilizado dentro de la investigación básica de la diversidad de las plantas en el Neotrópico, debido a la rapidez con que se obtiene datos de diversidad, composición y estructura de un sitio (Phillips & Miller 2002). Asimismo tienen menos problemas con las decisiones que conciernen a la presencia o ausencia de árboles dentro y fuera de los bordes. También por que ofrece menos varianza de la población sujeta a estudio (Phillips *et al.* 2009).

Las parcelas fueron instaladas en sentido perpendicular a la pendiente, para asegurar la homogeneidad en la toma de los datos y separada aproximadamente por 500 m de distancia una de otra evitando de esta manera las posibles pseudorreplicas.

En la instalación de cada parcela se registró las coordenadas, altitud, pendiente y exposición. Para su delimitación dentro el bosque se ubico un punto inicial a partir del cual con ayuda de una brújula se tomo el rumbo y manteniendo el mismo se realizo la apertura de una senda o brecha de 50 m de largo (ó 100 m) paralela a las curvas de nivel, a lo largo de estas se colocaron estacas cada 10 m, las cuales estuvieron marcadas con cinta flagging.

A partir de cada estaca se trazaron líneas perpendiculares de 10 m (o 5 m) a cada lado de la línea principal, donde también se colocaron estacas marcadas con cinta flagging, para de esta manera establecer el área de 50 x 20 m (ó 100 x 10 m), obteniendo así 10 subparcelas de muestreo de 10 x 10 m.

5.2.3. Toma de datos.

Se midieron todos los individuos leñosos presentes dentro de la parcela, como ser árboles, lianas, hemiepífitas, palmeras y helechos arbóreos con PAP (perímetro a la altura del pecho) $\geq 7,8$ cm, medido a 1,30 m del suelo (Gentry 1982; 2002; Philips *et al*, 2002), para la medición el PAP se utilizo una cinta métrica tipo costurero.

El PAP (perímetro altura pecho) fue transformado a DAP mediante la siguiente formula;
 $DAP = PAP / \pi$.

Un individuo se tomo en cuenta siempre y cuando más de la mitad de su área basal se encontrase dentro de la unidad de muestreo. .

El DAP mínimo de 2.5 cm, es parte del protocolo estandarizado para el inventario rápido de la vegetación, que permite realizar comparaciones con otros estudios realizados en diferentes lugares. Además este DAP mínimo se utiliza por que existe una gran cantidad de especies arbustivas típicas del sotobosque, como también una alta predominancia de lianas, hemiepífitas y hierbas caulinares de diámetros menores que no pueden ser inventariados mediante otros métodos (pe. Parcelas permanentes).

La medida del DAP a la altura de 1.30 m a nivel del suelo también es parte del protocolo estandarizado y se da en condiciones normales, es decir cuando el árbol presenta un fuste recto y cilíndrico (BOLFOR-PROMABOSQUE 1999).

Para casos especiales por ejemplo si el árbol presentaba aletones, raíces tabulares o cualquier otra característica, la medición se efectuó unos centímetros encima del punto donde el tronco se tornaba regular (Figura 3)

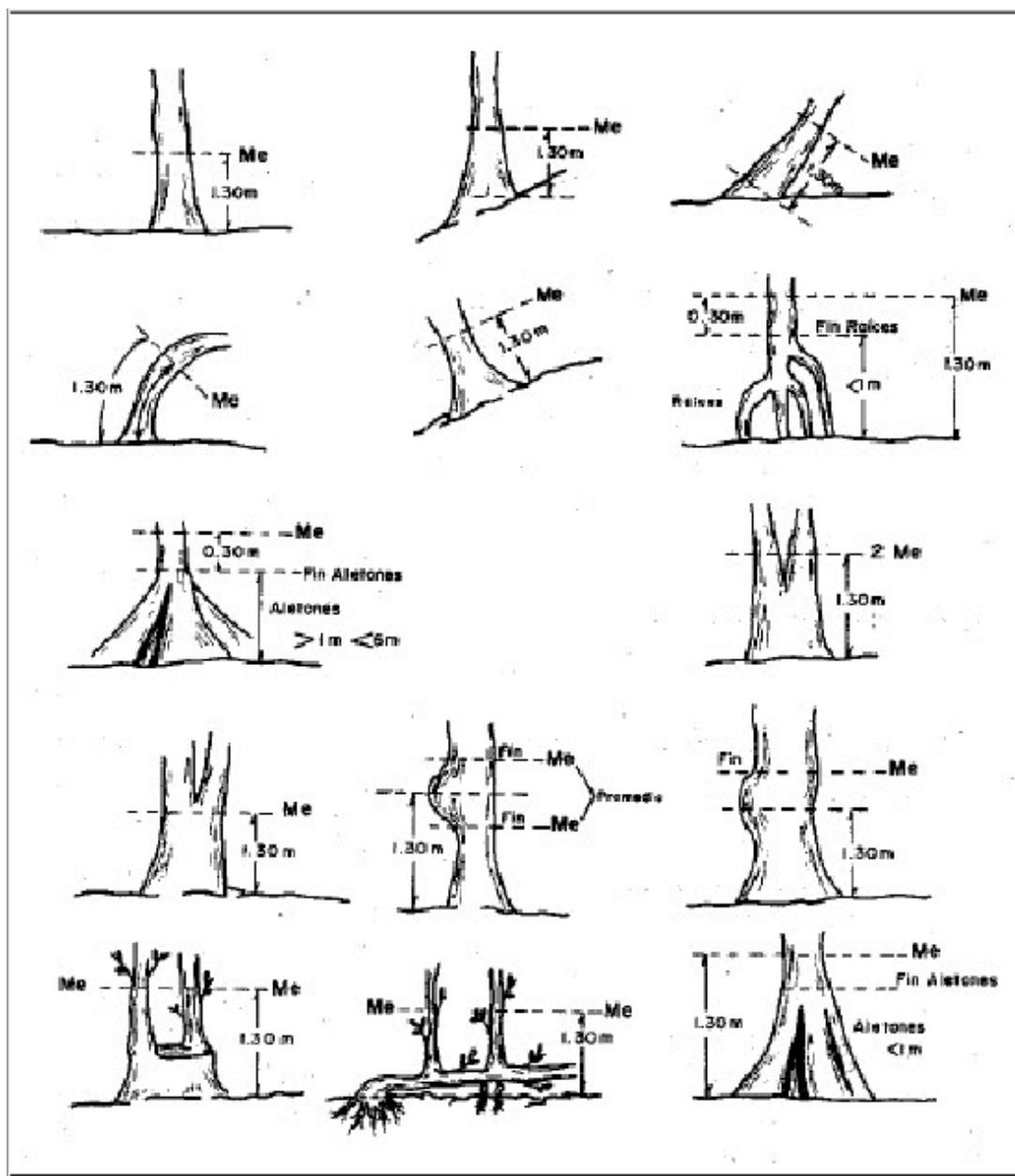


Fig. 3. Medición del diámetro altura pecho (DAP) en casos normales y bajo diferentes características y situaciones de los tallos.

La altura total y altura de fuste de los individuos fue estimada visualmente. La altura total fue tomada para todos los individuos con DAP ≥ 2.5 cm considerando desde la base del individuo hasta el extremo final y la altura de fuste se consideró cuando el

individuo presentó un DAP ≥ 10 cm este se midió desde la base del árbol, hasta la primera bifurcación o ramificación que forma la copa (Figura 4).

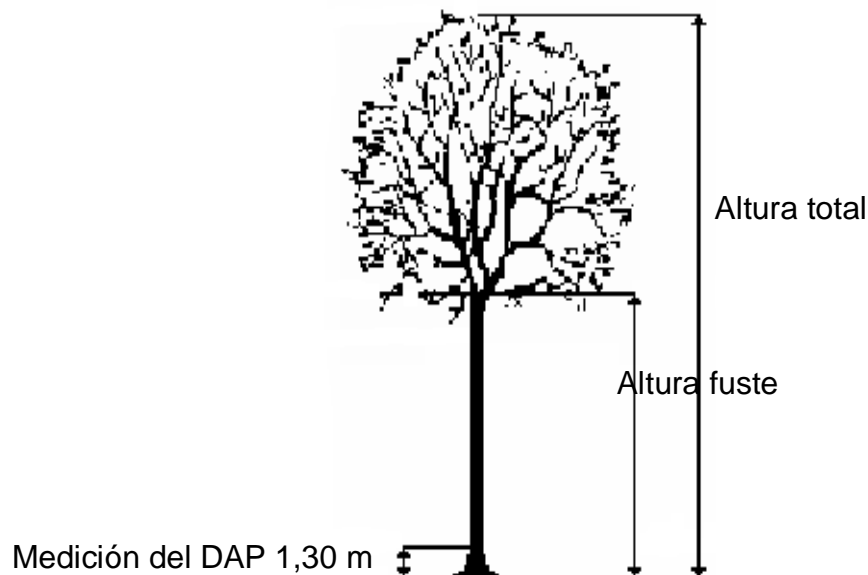


Fig. 4. Definición de los diferentes tipos de alturas que se miden sobre los árboles.

También se registraron los siguientes datos; número de parcela, número de subparcela, familia botánica, nombre científico, nombre común, fenología y observaciones de campo, como el color y olor de la corteza externa e interna, presencia de exudados, formas de tronco y circunstancias topográficas, todos estos detalles son importantes para la identificación de los especímenes.

5.2.4. Colecta de muestras

Se colectaron todas las especies que se hallaban dentro de cada parcela, de acuerdo a los métodos usados por el proyecto “Inventario Florístico de la Región Madidi”: cuatro muestras botánicas cuando se trataba de individuos estériles y ocho muestras si se trataba de especies fértiles, de las lianas se colectaron secciones del tallo ya que para esta forma de vida los detalles del mismo pueden ayudar en su identificación.

Todo el material botánico colectado fue embolsado y etiquetado con su respectivo código, el cual corresponde a un acrónimo con las iniciales del colector y un número correlativo.



Fig. 5. Colecta de una muestra botánica.

Estas muestras fueron prensadas y posteriormente alcoholizadas (70% alcohol etílico y 30 % agua) para preservarlas, en instalaciones del Herbario Nacional de Bolivia (LPB) en la ciudad de La Paz, se realizó el secado de los especímenes en secadoras eléctricas durante 48 hrs.

Una vez seco todo el material botánico se procedió a la organización por el número de colecta y la protección de cada una de estas en fólderes de papel kraft, posteriormente fueron depositadas en la colección existe en el Herbario Nacional de Bolivia.

5.2.5. Identificación de Muestras Colectadas

Algunas de las colectas fueron identificadas parcialmente o en su totalidad durante el trabajo de campo, pero las colectas que no pudieron ser identificadas fueron separadas por morfoespecies tomando en cuenta sus características morfológicas, para luego ser identificadas con la ayuda de claves taxonómicas (Killeen *et al.* 1993; Gentry 1993) o por simple comparación con material taxonómicamente ya determinado presente en la colección científica del Herbario Nacional de Bolivia (LPB) y también con el apoyo de especialistas botánicos.

En el caso de los especímenes que no pudieron ser identificados hasta especie, se mantuvieron como morfoespecies, los duplicados fueron enviados al Missouri Botanical Garden (MO) y a otros herbarios nacionales.

5.3. Análisis de Información

5.3.1. Composición y estructura

5.3.1.1. Evaluación de la importancia ecológica

Para realizar la evaluación de la importancia ecológica se necesitan dos índices, el IVI (Índice de Valor de Importancia por especie) y el IVIF (Índice de Valor de Importancia por familia) estos dos índices son los que nos posibilitan el poder comparar el “peso ecológico” o la importancia ecológica relativa de cada especie y familia dentro de un tipo de bosque, revelando el valor en la comunidad vegetal.

La obtención de los índices de valor de importancia similares para las especies indicadoras, sugieren la igualdad o semejanza, en composición y estructura, entre sitios (Lamprecht 1990).

5.3.1.1.1. Índices de valor de importancia por especie (IVI's)

Formulado por Curtis & Macintosh (1951), nos da la importancia ecológica relativa de cada especie en una comunidad vegetal.

Este índice está constituido por la suma de tres parámetros relativos, las cuales son la abundancia relativa, dominancia relativa (cobertura o área basal) y frecuencia relativa y se expresa como:

$$IVI's = \frac{D_r + F_r + A_r}{3}$$

Donde:

D_r = Dominancia relativa

F_r = Frecuencia relativa

A_r = Abundancia relativa

5.3.1.1.2. Índice de valor de importancia por familia (IVIF)

Este índice es propuesto por Matteucci & Colma (1982), corresponde a la suma de la diversidad relativa (entendida como riqueza), la abundancia relativa y la dominancia relativa de todos los individuos de una familia en una muestra para posicionar la importancia de las familias de árboles (Mori & Boom 1987).

$$IVIF = \frac{D_r + A_r + Div_r}{3}$$

Donde:

D_r = Dominancia relativa

A_r = Abundancia relativa

Div_r = Diversidad relativa [relación porcentual entre el número de especies de una determinada familia (N° sp) y el número total de especies encontradas (N° total sp)]:

$$Div_r = \left(\frac{N^\circ \text{ sp de una familia}}{N^\circ \text{ total de sp}} \right) * 100$$

5.3.1.2. Abundancia o densidad

La abundancia es un parámetro muy importante ya que nos permite conocer el número de individuos (N) de una determinada especie, familia ó una clase de plantas que se encuentran en un área (A) determinada (Mostacedo & Fredericksen 2000).

Además constituye un valor utilizado en las discusiones de poblaciones, aunque puede no ser útil cuando se comparan poblaciones de individuos de diferentes tamaños.

$$A = \frac{Ni}{a}$$

Donde

A = Abundancia absoluta

Ni = Número de individuos de una especie o familia

a = Área

5.3.1.3. Abundancia relativa

Indica el % de participación que tiene cada una de las especies en un determinado área y se expresa como la relación porcentual entre el número de individuos de una especie determinada con el total de individuos en un área determinada (Matteucci & Colma 1982).

Ademas el medir la abundancia relativa de cada especie permite identificar aquellas especies que por su escasa representatividad en la comunidad son más sensibles a las perturbaciones ambientales (Magurran 1988).

$$Ar = \left(\frac{Ni}{\sum N} \right) x 100$$

5.3.1.4. Frecuencia

Se define como la probabilidad de encontrar un atributo por ejemplo una especie en una unidad de área muestreada (Matteucci & Colma 1982).

Mide la dispersión de las especies dentro del hábitat, es decir que la frecuencia es una expresión de la regularidad de la distribución de cada especie sobre el terreno.

$$F = \left(\frac{a}{A} \right) x 100$$

Donde

a = número de apariciones de una determinada especie

A = número de apariciones de todas las especies

5.3.1.5. Frecuencia relativa

La frecuencia relativa es la relación que existe entre la frecuencia absoluta de una determinada especie en relación a la sumatoria de las frecuencias absolutas, expresada en porcentaje (Matteucci & Colma 1982) y se calcula de la siguiente forma:

$$F_r = \left(\frac{F_i}{\sum F} \right) x 100$$

Donde

F_i = Frecuencia absoluta de la especie i

ΣF = Sumatoria de las frecuencias absolutas, de todas las especies de la parcela

5.3.1.6. Dominancia o Área Basal

El área basal o dominancia, es el parámetro identificado como $D = (\text{m}^2/\text{ha})$ y corresponde a la suma de las áreas bisimétricas de los árboles en una superficie (Juvenal & Salas 1997).

Se puede determinar el área basal por grupo de especies y su distribución por categorías de diámetro.

Este parámetro contempla el número y tamaño de los árboles, además es un buen indicador de la capacidad de carga y de la ocupación del bosque. Aunque por definición corresponde a la suma de áreas bisimétricas (Juvenal & Salas 1997).

$$D = \pi x \left(\frac{d^2}{4} \right)$$

Donde:

$\pi = 3.1416$

d = Diámetro a la altura del pecho (DAP)

5.3.1.7. Dominancia relativa

Es la relación porcentual entre el área basal total de una determinada especie o familia y la suma del área basal de todas las especies o familias de la muestra y responde a la siguiente fórmula (Matteucci & Colma, 1982).

$$Dr = \left(\frac{D}{g} \right) x 100$$

Donde

D = área basal de una especie o familia

g = Área basal total

5.3.1.8. Estructura del Bosque

La estructura expresa el ordenamiento espacial de la vegetación considerando variables como altura y diámetro de los ejes las cuales están distribuidos por estratos (Finegan 1992). Para determinar la estructura física del bosque, se describe el bosque desde un enfoque morfológico, utilizando variables cuantitativas sin tomar en cuenta a las especies individuales o bien desde el punto de vista de cada especie (Rollet 1980).

Asimismo la estructura original del bosque es el resultado de la respuesta de las plantas al medio ambiente, a las limitaciones y amenazas que estas presentan (Juvenal & Salas 1997). Así también las características del suelo y del clima, así como las estrategias de las especies y los efectos de disturbios sobre la dinámica del bosque determinan la estructura horizontal y vertical del bosque (CATIE 2001).

5.3.1.8.1 Distribución vertical

Según Juvenal & Salas (1997) la estructura vertical responde a la composición de ciertas características que tienen las especies, también responde a condiciones micro climáticas, que permiten a las especies cambiar, moverse a diferentes alturas del perfil, desarrollándose en los niveles que satisfagan sus demandas de radiación, temperatura, viento, humedad relativa, evapotranspiración y la concentración de CO₂.

En estudios biológicos, la altura es un parámetro básico de la descripción del bosque, además es una variable necesaria para estimar el volumen, el crecimiento y la clasificación de sitios.

Para el estudio la descripción de la estructura vertical se basó en la comparación de los tamaños alcanzados por las diferentes especies en cada formación a nivel de clases altimétricas con intervalos de 5 m (5, 10, 15, etc.), mostrando así las alturas máxima y mínima para cada una de ellas.

5.3.1.8.2. Distribución horizontal

Se entiende por estructura horizontal al arreglo espacial de los organismos, en este caso árboles.

En los bosques este fenómeno es reflejado en la distribución de individuos en clases diamétricas a intervalos de 10 cm (Juvenal & Salas 1997).

La distribución de los árboles en clases diamétricas resulta fundamental para el estudio de los bosques, ya que permite precisar los efectos de los principales factores ambientales sobre la arquitectura de estos.

La distribución de una especie en clases diamétricas, permite inferir sobre la dinámica poblacional, además de dilucidar el estado de salud de la población, pudiendo reflejar el estado de conservación del bosque (Rollet 1980; Arturi *et al.* 1998).

5.3.2. Índices de diversidad florística

Estos índices corresponden a una medida de la heterogeneidad de una comunidad en función de la riqueza y la abundancia de las especies.

La diversidad permite distinguir entre dos comunidades con idéntica riqueza y composición florística, en la cual las especies difieren en cuanto a su abundancia relativa.

Existen varios índices de diversidad, los cuales son comúnmente utilizados en los estudios de comunidades (Krebs 1989).

5.3.2.1. Diversidad Alfa (α)

Diversidad alfa (α) es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que consideramos homogénea, cuyo tamaño determina el número de especies por la relación área-especies, en la cual a mayor área mayor cantidad de especies (Moreno 2001).

Actualmente existen muchos índices, muy distintos unos de otros para medir la diversidad alfa de un sitio (Magurran 1988), cada uno ligado al tipo de información que se desea analizar, es decir que algunas de las variables de respuesta tienen maneras diferentes de analizarse. Por ejemplo si las variables de respuesta que se están analizando son número de especies, se puede utilizar el índice de riqueza específica o

si se quiere medir la equidad se puede utilizar los índices de abundancia entre todas las especies, o bien conjuntar en un solo índice la información sobre la riqueza específica y equidad.

La equidad se refiere a la igualdad en las abundancias de las diferentes especies; y típicamente se evalúa tomando en cuenta el número de especies dominantes en relación con el número de especies poco o nada comunes (Magurran 2004; Moreno *et al.* 2006). Así, mientras mayor cantidad de especies haya en un sitio y mientras más homogénea sea su distribución, mayor será la diversidad de éste.

5.3.2.1.1. Riqueza de especies (S)

La riqueza de especies (S) es una expresión mediante la cual se obtiene una idea rápida y sencilla de la diversidad (Magurran 1988; Gaston 1996a). Ya que se basa únicamente en el número de especies presentes sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas (Moreno 2001), el número de especies ha pasado a ser por tanto un parámetro comúnmente empleado para comparar localidades diferentes (Gotelli & Colwell 2001), lo que le confiere una gran importancia en los estudios de la biodiversidad.

La imposibilidad de registrar el total de especies durante un trabajo de muestreo es un grave problema metodológico en los estudios de la diversidad. Si los inventarios no son completos, la comparación directa de los mismos no es posible, aunque el esfuerzo de muestreo desplegado en cada uno de ellos sea idéntico.

Ésta es una cuestión que pasa desapercibida a muchos investigadores y abundan los trabajos en los cuales se compara directamente el número bruto de especies obtenido a partir de los muestreos de campo. Esta práctica suele por tanto, producir resultados erróneos (Gotelli & Colwell 2001) y debe evitarse.

El problema al comparar las comunidades mediante la riqueza de especies es que ésta depende del tamaño de la muestra, es decir del número de individuos analizados (Condit *et al.* 1996). Sin embargo este problema puede ser solucionado mediante la rarefacción (Magurran 2004).

5.3.2.1.2. Curvas de rarefacción

Esta técnica, desarrollada por Sanders (1968) y corregida posteriormente por Hulbert (1971), compara el número de especies entre comunidades cuando el tamaño de la muestra no es igual. Calcula el número esperado de especies de cada muestra si todas las muestras fueran reducidas a un tamaño estándar, es decir, reduce el tamaño de la muestra mayor para equipararla con la muestra menor (Moreno 2001).

$$E(S) = \sum 1 - \frac{(N - N_i) / n}{N/n}$$

Donde:

E(S): número esperado de especies

N: número total de individuos en la muestra

N_i: número de individuos de la iésima especie

n: tamaño de la muestra estandarizado

Por esta razón en el presente estudio se elaboraron curvas de rarefacción (Gotelli & Entsminger 2005) y no así las curvas de acumulación de especies, en las cuales el orden en el que las muestras son adicionadas afecta la forma de la curva, variación que se incrementa por el error de muestreo y por la heterogeneidad de las unidades de muestreo (Gotelli & Colwell 2001), problemas que sumados al diferente tamaño de la muestra, hacen que la comparación de las curvas de acumulación de especies entre diferentes comunidades pueda ser sesgada (Gallegos 2009).

5.3.2.1.3. Índice de diversidad de Shannon–Weiner

Es un índice clásico que combina la información de la riqueza de especies y la equidad en lo que se llama diversidad o heterogeneidad (Magurran 2004; Moreno *et al.* 2006).

Es uno de los índices más utilizados para determinar la diversidad de especies de plantas en un determinado hábitat (Mostacedo & Fredericksen 2000).

Expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre, o sea predice a que especie

pertenece un individuo escogido al azar dentro de la comunidad (Magurran 1988; Peet 1974; Baev & Penev 1995).

Asume que todas las especies están representadas en las muestras y que todos los individuos fueron muestreados al azar.

Este índice adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie y el logaritmo de S cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran 1988). Sin embargo normalmente se encuentra entre 1,5 y 3,5 y rara vez sobrepasa el 4 cuando se utiliza ln (Margalef 1972, citado en Magurran 2004)

Este índice se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$H' = \sum p_i \ln p_i$$

Donde:

H' = Índice de Shannon-Wiener

ln = logaritmo natural (loge)

p_i = abundancia proporcional de la especie i , es decir, el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

5.3.2.1.4. Índice de dominancia Simpson

El índice de Simpson es otro método comúnmente utilizado ya que determina la diversidad de una comunidad vegetal (Mostacedo & Fredericksen 2000) este índice es inverso al concepto de equidad de la comunidad, ya que toma en cuenta las especies con mayor importancia sin considerar al resto de especies, siendo menos sensible con la riqueza de las especies (Krebs 1978; Magurran 1991; Feinsinger 2003).

Está fuertemente influenciado por la importancia de las especies más dominantes (Magurran 1988; Peet 1974), es decir que están influenciados por las especies más comunes (Moreno 2001), como consecuencia son más sensibles a los cambios en igualdad (Feinsinger 2003).

Para calcular el índice se utiliza la siguiente fórmula:

$$D = \sum \left(\frac{n^2}{N^2} \right) = \sum (p_i)^2$$

Donde:

D = Índice de dominancia de Simpson

p_i = abundancia proporcional de la especie i , lo cual implica obtener el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

Sin embargo este valor obtenido así puede presentar algunos sesgos y se debería utilizar mejor la siguiente fórmula (Krebs 1989; Feinsinger 2003; Magurran 2004).

$$D.inv = \frac{1}{\sum (p_i)^2}$$

Donde;

D_{inv} = índice inverso de Simpson;

p_i = es la proporción de individuos en la i -ésima especie respecto al número total de individuos.

Sus valores pueden oscilar desde 1 cuando en la muestra se tiene una sola especie hasta S cuando todas las especies tienen exactamente el mismo número de individuos (Feinsinger 2003)

Según Magurran (2004), éste es uno de los índices más significativos ya que proporciona un buen estimador de la diversidad con tamaños de muestra relativamente pequeños, captura la varianza de la distribución de abundancias de las especies y es fácilmente interpretable.

5.3.2.1.5. Índice de equidad de Pielou

Este índice de equidad es adecuado para usarse con la medida de diversidad de Shannon-Wiener (Hair 1987). Además este estimador es independiente del número de especies (Ares 1971). Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran 1988).

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

Donde

$$H'_{\max} = \ln S$$

J' = Índice de equidad de Pielou

H' = índice de Shannon-Wiener

S = riqueza de especies

Pielou basó su índice en el índice de diversidad de Shannon-Wiener; la división entre $\ln(S)$ intenta compensar el efecto de la riqueza de especies (Smith & Wilson 1996).

5.3.2.2. Diversidad Beta (β)

La diversidad beta o diversidad entre hábitats es el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Whittaker 1972).

A diferencia de las diversidades alfa y gamma, que pueden ser medidas fácilmente en función del número de especies, la medición de la diversidad beta está basada en proporciones (Magurran 1988).

Estas proporciones pueden evaluarse con base en índices o coeficientes de similitud, disimilitud o de distancia entre las muestras a partir de datos cualitativos (presencia-ausencia de especies), cuantitativos o bien con índices de diversidad beta propiamente dichos (Wilson & Shmida 1984; Magurran 1988).

Los índices beta no tienen un valor máximo, entre más alto sea el valor del índice beta, menor será el número de especies compartidas entre las comunidades (Polo 2008).

5.3.2.2.1. Índices de similaridad

Los coeficientes de similaridad han sido muy utilizados especialmente para comparar comunidades con atributos similares (diversidad Beta). Existen muchos índices de similaridad, pero los índices más antiguos siguen siendo los más utilizados; entre éstos están el índice de Sorensen, índice de Jaccard (dan igual peso a todas las especies sin importar su abundancia y por ende dan importancia incluso a las especies más raras) (IIRBAVH s/a) y el índice de Morisita-Horn.

Los índices de similaridad pueden ser calculados en base a datos cualitativos (presencia/ausencia) o datos cuantitativos (abundancia) (Mostacedo & Fredericksen 2000).

a) Índice de Sørensen

Este índice de Sørensen (1948) es el más utilizado para el análisis de comunidades ya que relaciona el número de especies compartidas con la media aritmética de las especies de ambos sitios (Magurran 1988).

Polo (2008), indica que este índice también permite comparar dos comunidades mediante la presencia/ausencia de especies en cada una de ellas. Los datos utilizados en este índice son de tipo cualitativos, de todos los coeficientes con datos cualitativos el índice de Sorensen es el más satisfactorio y los valores varían entre 0 a 1 y se puede expresar en porcentaje (Matteucci & Colma 1982; Kent & Cooker 2000).

$$I_s = \frac{2c}{a + b}$$

Donde

IS = Índice de Sorensen

a = número de especies encontradas en la comunidad A

b = número de especies encontradas en la comunidad B

c = número de especies comunes en ambas localidades

Pero para un mejor análisis de la similitud en relación a las abundancias de las especies se ha utilizado el índice propuesto por Bray & Curtis (1957), que es una versión modificada del índice de Sørensen, por lo que es conocido como “índice de Bray y Curtis” (Magurran 1988; 2004).

$$S_s = \frac{2a}{2a + b + c}$$

Donde

a = número de especies presentes en ambas muestras

b = número de especies encontradas en la comunidad A

c = número de especies encontradas en la comunidad B

Después de una detallada evaluación de los diferentes índices de similitud, Smith (1986, cit. en Magurran 2004) concluyó que de todos los índices con datos cualitativos, el índice de Sorensen modificado es el más satisfactorio.

b) Índice de Morisita-Horn (CMH)

Este índice es calculado en base a datos cuantitativos, pero la riqueza de especies y el tamaño de las muestras afectan de gran manera al cálculo de este índice.

Normalmente es muy sensible a la abundancia de las especies (Magurran 1988; Baev & Penev 1995), por esta razón Wolda (1983) propuso una modificación para el índice de Morisita-Horn, que se presenta a continuación:

$$C_{MH} = \frac{2 \sum (a_n_i x b_n_j)}{(da + db)aNxbN}$$

Donde

aN = número total de individuos en el sitio A

bN = número total de individuos en el sitio B

a_n_i = número de individuos de la i -ésima especie en el sitio A

b_n_j = número de individuos de la j -ésima especie en el sitio B

$da = \sum a_n_i^2 / aN_a^2$

$db = \sum b_n_j^2 / bN_b^2$

Del grupo de los índices basados en datos cuantitativos, este índice modificado es el más satisfactorio (Mostacedo & Fredericksen 2000).

5.3.2.2.2. Diversidad beta con métodos de clasificación y ordenación

Los métodos multivariados de ordenación y clasificación sirven para poder comparar gráficamente las diferentes comunidades en términos de la diversidad beta (Magurran 2004).

Organiza a partir de matrices la semejanza en composición o estructura de varias muestras (comunidades). Estas ordenaciones o semejanzas se pueden representar a

través de dendrogramas o formas visuales de agrupamiento, muchas de las cuales utilizan diferentes tipos de distancias (IIRBAVH, s/a).

a) Método de clasificación

- Análisis de Clúster

Es una técnica multivariante de clasificación matricial simple e intuitivamente significativo, es una forma explícita para identificar grupos de datos y permite encontrar estructura en los mismos.

De acuerdo con Matteucci & Colma (1982), la clasificación por Clúster utiliza medidas de similitud (basadas en la composición de especies) con el fin de dividir un sistema multidimensional en compartimientos o celdas, en las que se ubican los puntos que presentan mayor similitud entre sí, es decir el análisis de Clúster se basa en agrupamientos de muestras o de especies que tienen propiedades en común tales como la distribución de la abundancia, hábito de crecimiento, demanda de variables ambientales y edáficas, entre otros.

Estos sitios con mayor similitud son combinados para formar un solo Clúster; el análisis prosigue agrupando sucesivamente los sitios similares hasta construir un Clúster o dendrograma completo (Gallegos 2009).

Así las muestras que se unen en un Clúster tienen mayor similitud entre sí que las correspondientes a otros Clústeres (Magurran 2004).

b) Métodos de Ordenación

En la ordenación no se suponen discontinuidades entre los hábitats, éstos se agrupan en series ecológicas o sistemas de coordenadas para reducir patrones complejos a formas simples e interpretables (Baev & Penev 1995).

Las ordenaciones se usan para describir las relaciones entre un grupo de muestras o localidades en base a las especies y abundancias relativas encontradas.

Son métodos de reducción de datos que resultan en variables de ejes continuos.

Los diagramas son bidimensionales y la distancia entre los puntos en relación con un eje es proporcional a la disimilitud entre estos puntos; los ejes normalmente no están correlacionados (Kent & Coker 1992; McCune & Grace 2002).

Cada componente (o eje) tiene su eigenvalue y su tamaño es un indicador directo de la importancia de ese componente en explicar el total de la variación de los datos (Kent & Coker 1992).

- **DCA (Análisis de Correspondencia Rectificado)**

El DCA (Detrended Correspondence Analysis) es un análisis multivariado y es una técnica de síntesis de la información o reducción de la dimensión (número de variables) es decir, ante un banco de datos con muchas variables el objetivo será reducirlas a un menor número perdiendo la menor cantidad de información posible (Fariñas 1996).

Es un método de ordenación indirecto que examina a partir de los datos de vegetación las posibles variaciones ambientales que rigen la distribución de las especies (Kent & Coker 1992), posicionando las muestras de acuerdo con la covariación y asociación entre las especies (McCune & Grace 2002).

Ordena a especies y parcelas simultáneamente en un diagrama, en realidad aporta una explicación de la asociación que puede existir entre parcelas y especies, como una forma particular de ver la correspondencia entre estas (Kent & Coker 1992).

Pese a presentar algunos problemas varios autores (Gauch 1982; Kent & Coker 1992) señalan que el DCA es un buen método en la mayoría de las situaciones; aunque algunos otros sugieren que el NMDS es el mejor método de ordenación (McCune & Grace 2002).

- **NMDS (Escalamiento Multidimensional No Métrico)**

Para visualizar la inter-relación entre las parcelas y las especies más importantes dentro de estas, se realizó un análisis de ordenación con el método NMDS (Non-Metric Dimensional Scaling), que es un método utilizado para evaluar la dimensionalidad de

los datos (McCune & Grace 2002), ordenando las muestras en base a rangos de similitud entre ellas (Borg & Groenen 1997).

El análisis da como resultado un diagrama que representa de una manera gráfica la relación entre las parcelas y las especies. En el diagrama las parcelas más similares tienden a agruparse a su vez con las especies más importantes en ellas.

- **CCA (Análisis de Correspondencia Canónica)**

El CCA (Canonical Correspondence Analysis) o análisis de correspondencia canónica, deriva del CA (Análisis de Correspondencia) la cual ha sido modificado para permitir la incorporación de datos ambientales en el análisis, dando como resultado además de simplemente reflejar las dimensiones de mayor variabilidad en los datos de las especies, una combinación lineal de las variables ambientales y las especies, relacionándolos directamente (Braak 1987).

De esta manera, las variables ambientales con mayor influencia en la distribución de las especies aparecerán como flechas más largas, mostrando la dirección del gradiente que siguen y su correlación con el eje de ordenación “y”, por lo tanto con la variación de las comunidades (Palmer 1993).

VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

Para tener un mejor análisis de los resultados obtenidos y la discusión, estas serán presentadas en tres partes.

En la primera parte se presenta una descripción florística de la vegetación del área de estudio, la segunda parte presenta un análisis de la similitud y variación florística que existe dentro de las Localidades y la tercera parte muestra la relación de la composición florística con los métodos de ordenación y clasificación.

6.1. Descripción florística del área de estudio

En las 29 parcelas evaluadas de las tres zonas, se registraron (cuadro 1) un total de 10.818 individuos, de las cuales según el hábito de crecimiento 8.020 (74.1%) individuos eran árboles, 39 (0.4%) hemiepífitos, 723 (6.7%) helechos arbóreos, 592 (5.5%) lianas y 1444 (13.3.1%) palmeras. Dentro de las tres localidades se registro a 573 especies y morfoespecies distribuidas en 223 géneros y 93 familias.

Cuadro 1. Composición, número y porcentaje de individuos por localidad.

| Composición y hábito de crecimiento/Localidad | Mamacona | % | Santo Domingo | % | Wayrapata | % | Total | % |
|--|-----------------|----------|----------------------|----------|------------------|----------|--------------|----------|
| Árbol | 2.458 | 78,2 | 2.727 | 69,6 | 2.835 | 75,5 | 8,020 | 74,1 |
| Helecho arbóreo | 170 | 5,4 | 335 | 8,5 | 218 | 5,8 | 723 | 6,7 |
| Hemiepífitos | 2 | 0,1 | 28 | 0,7 | 9 | 0,2 | 39 | 0,4 |
| Liana | 111 | 3,5 | 197 | 5,0 | 284 | 7,6 | 592 | 5,5 |
| Palmera | 403 | 12,8 | 632 | 16,1 | 409 | 10,9 | 1,444 | 13,3 |
| Nº indv | 3.144 | | 3.919 | | 3.755 | | 10.818 | |
| Dominancia (m ²) | 41,51 | | 29,88 | | 29,52 | | 100,91 | |
| Nº especies | 195 | | 258 | | 314 | | 573 | |

La composición cambia de gran manera de una localidad a otra (Cuadro 1), en especial para las localidades de Wayrapata y Mamacona, Santo Domingo y Mamacona de la

misma forma se encontraron mínimas diferencias entre las localidades de Wayrapata y Santo Domingo.

Esta diferencia en el patrón de la composición según Gentry (1992; 1995) está influenciada por la combinación de dos factores principales, la altitud y la latitud. Altitudinalmente los bosques montanos parecen incrementar el número de especies hasta una cierta altitud (1500-1000 m), debido a que son zonas de transición (ecotonos) y presentan una mezcla de elementos florísticos de bosques amazónicos y andinos con cierta predominancia de los primeros, representando la transición hacia la Amazonía, provocando que alberguen una mayor diversidad de especies, ósea la mayor cantidad de especies solo puede registrarse hasta esta altura y a medida que se va incrementando la altitud la cantidad de especies va disminuyendo.

Esta zona que se encuentra entre los 1000-1500 m de altitud según Fuentes *et al.* (2004) es la formación boscosa andina con mayor cobertura, pero cuenta con pocas evaluaciones cuantitativas.

Estudios realizados muestran que latitudinalmente la riqueza de especies disminuye de norte a sur, debido a que está relacionado a la intensidad y ángulo de incidencia solar; lo que hace que la parte norte tenga mayor influencia sobre la temperatura, generando una menor estacionalidad y haciendo más cálida esta región (Gentry & Ortiz 1993).

Sin embargo en nuestro trabajo este factor no tuvo influencia sobre el cambio de la diversidad ya que la localidad de Mamacona se encuentra más cerca del Ecuador presento una riqueza de especies muy baja, seguidamente se encontró la localidad de Santo Domingo y finalmente Wayrapata que se encuentra mas alejado del norte, presenta la mayor cantidad de diversidad, entre cada localidad solo estuvieron separados por aproximadamente 35 km en línea recta.

Según Condit (2002) la gran variación en composición de especies, es también debido a la amplia gama de hábitats producto de la heterogeneidad topográfica y climática. En varios estudios se ha encontrado que la composición de especies leñosas y sus abundancias, así como la estructura de la vegetación cambian con las distancias geográficas, lo que da como resultado una diversidad beta elevada.

En este sentido la diversidad beta es tan importante como la diversidad alfa, porque el recambio de especies influye en la diversidad a gran escala (Ricklefs 2005). También Steege *et al.* (2003) menciona que existen factores determinantes en los patrones de diversidad como son la precipitación y la estacionalidad, ya que generan diferentes condiciones ambientales en los suelos y temperatura entre otros.

Stevens (1992), menciona que la riqueza local de especies en ecosistemas montañosos tropicales se incrementa por la dispersión de especies desde sus zonas núcleo hacia otros hábitats, esto claro dependiendo del grupo de plantas.

En un trabajo realizado en el Parque Nacional Carrasco con palmeras (Kessler 2000), que son consideradas como un grupo indicador de biodiversidad, respalda la teoría de Stevens (1992).

Propone que las plantas de elevaciones altas muestran un efecto de masa que tiende a descender, mientras que las especies de las familias típicas de tierras bajas tropicales (p.e.: Bignoniaceae, Chrysobalanaceae, Myristicaceae, Sapindaceae, Sapotaceae y Arecaceae), todas presentes en este bosque podrían caracterizarse por un efecto de masa de tendencia ascendente y como resultado se tendría una comunidad de plantas con incremento en la riqueza de especies a elevaciones medias, haciendo que ejerzan una gran influencia en el tipo de bosque y en su composición.

En la Fig. 6 se muestran las 14 familias más importantes en términos de géneros y de especies que se encuentran en las tres localidades. Las cuatro familias más importantes para el área de estudio fueron: Lauraceae, Rubiaceae, Melastomataceae y Fabaceae.

Las familias Lauraceae y Melastomataceae características de bosques altoandinos (Gentry 1995; Bascope 2004; Araujo *et al.* 2005c), estuvieron representadas por 66 y 52 especies respectivamente. La familia Rubiaceae que tiene una amplia distribución, ya que puede encontrarse tanto en bosques altoandinos, bosques preandinos y tierras bajas estuvo representada por 62 especies. Por otro lado Fabaceae una familia que es típica de tierras bajas y bosques preandinos obtuvo 34 especies (Gentry 1995; Calzadilla 2004; Quisbert 2004; Araujo *et al.* 2005a, b).

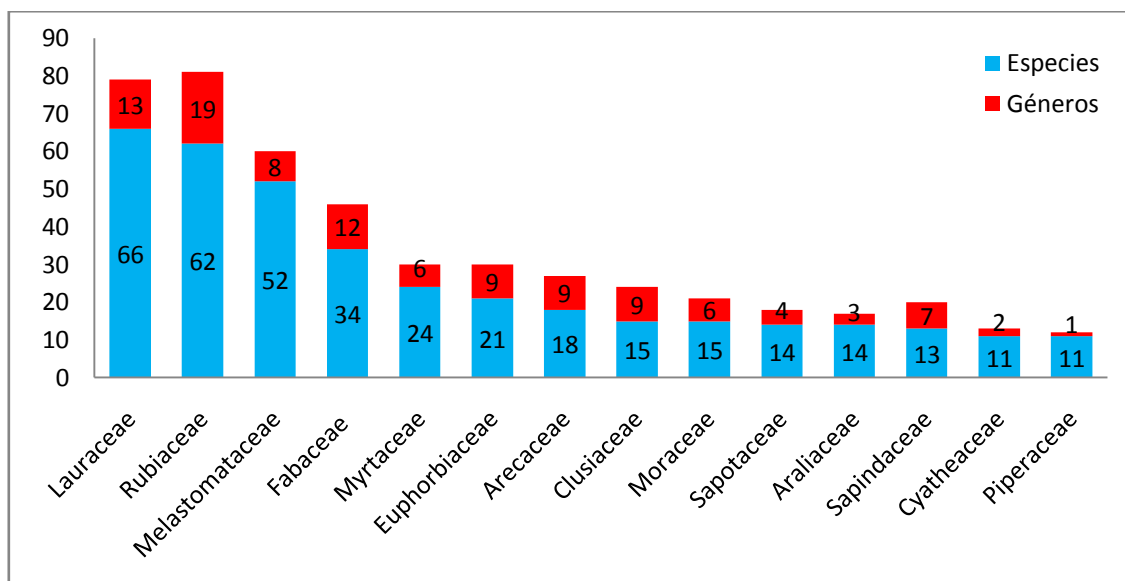


Fig. 6. Representación de las 14 familias con mayor número de especies y géneros registrados en las localidades de Wayrapata, Santo Domingo y Mamacona en una superficie de en 2.9 ha.

6.1.1. Composición florística del Bosque yungueño subandino inferior pluvial (Wayrapata)

En las 9 parcelas evaluadas en esta Localidad se registraron a 3.755 individuos, que según el hábito de crecimiento se distribuyeron en 2.835 (75,5%) árboles, 218 (5,8%) helechos arbóreos, 9 (0,2%) hemiepífitos, 284 (7,6%) lianas y 409 (10,9%) palmeras.

Donde se identificaron a 314 especies y morfoespecies (de las cuales 27 solo fueron identificadas hasta género), distribuidas en 165 géneros (7 identificados solo hasta familia) y 71 familias, del total de individuos 24 no pudieron ser identificados, quedando como indeterminados.

El DAP promedio de los árboles fue de 7,6 cm, para helechos arbóreos de 5,3 cm, hemiepífitos de 6,4 cm, lianas de 4,1 cm y palmeras de 8,3 cm. El DAP máximo fue de 79,5 cm, el DAP promedio del total de individuos fue de 7,2 cm, la densidad promedio 417,22 ind/0,1 ha, con un área basal de 29,51 m² por 0,9 ha.

Las 5 familias que mostraron mayor abundancia o densidad fueron Melastomataceae con 592 individuos que representa el 15,77% de la abundancia, seguida por Arecaceae con 409 (10,89%) ind., Rubiaceae 393 (10,47%) ind., Lauraceae 340 (9,05%) ind. y

Cyatheaceae con 218 (5,81%) ind., las mismas que suman el 51,99% de la abundancia total de las familias registradas en esta localidad (Cuadro 2).

Las 6 especies que presentaron mayor abundancia fueron *Miconia centrodesma* que presento el mayor número de individuos con 211 ind/0,9 ha representando así el 5,62% de la abundancia, seguida por *Euterpe sp.* con 168 ind/0,9 ha (4,47%), *Cyathea lechleri* 164 ind/0,9 ha (4,37%), *Bathysa obovata* 100 ind/0,9 ha (2,66%), *Oenocarpus bataua* 99 ind/0,9 ha (2,64%), *Pseudolmedia laevigata* 99 ind/0,9 ha (2,64%) y *Ocotea aciphylla* con 84 ind/0,9 ha (2,24%), mismas que suman el 29,8% de la abundancia total.

De estas 10 especies 3 pertenecen a la familia Melastomataceae lo cual influye mucho para que esta familia sea la más abundante dentro de esta localidad (Cuadro 3).

De las especies restantes, 224 no superaban los 10 individuos representando así el 19% del total de la abundancia.

Las 6 familias con mayor dominancia encontradas en esta zona fueron Arecaceae con 3,63 m²/0,9 ha que representa el 12,31% de la dominancia, Lauraceae 3,16 m²/0,9 ha (10,71%), Moraceae 2,91 m²/0,9 ha (9,85%), Fabaceae 2,02 m²/0,9 ha (6,85%), Melastomataceae 1,90 m²/0,9 ha (6,44%) y Euphorbiaceae 1,87 m²/0,9 ha (6,33%), estas 6 familias representan el 40,18% de toda el área basal registrada (Cuadro 2).

Las 10 especies que presentaron mayor dominancia fueron *Oenocarpus bataua* con 2,59 m²/0,9 ha que representa el 8,77% de la dominancia, esta especie junto con *Helicostylis tomentosa* 1,28 m²/0,9 ha (4,33%), *Ocotea aciphylla* 1,26 m²/0,9 ha (4,25%), *Pseudolmedia laevigata* 1,25 m²/0,9 ha (4,24%), *Sloanea pubescens* 1,24 m²/ha (4,21%), *Protium montanum* 1,14 m²/0,9 ha (3,87%), *Hieronyma moritziana* 0,76 m²/0,9 ha (2,58%), *Tapirira guianensis* 0,75 m²/0,9 ha (2,56%), *Machaerium multifoliolatum* 0,64 m²/0,9 ha (2,16%) y *Miconia centrodesma* con 0,62 m²/0,9 ha (2,12%) contribuyeron con el 39,08% del área basal total.

En el otro extremo, 174 especies con los valores más bajos de dominancia contribuyeron con tan solo el 4,33% del área basal total (Cuadro 3).

Cuadro 2. Lista de las 15 familias con mayor abundancia, dominancia y riqueza presentes en la localidad de Wayrapata.

| Familia | Abun. | Abun. Rel. % | Familia | Dom. | Dom. Rel. % | Familia | Div. | Div. Rel. % |
|-----------------|-------|--------------|-----------------|------|-------------|-----------------|------|-------------|
| Melastomataceae | 592 | 15,77 | Arecaceae | 3,63 | 12,31 | Lauraceae | 36 | 11,46 |
| Arecaceae | 409 | 10,89 | Lauraceae | 3,16 | 10,71 | Melastomataceae | 30 | 9,55 |
| Rubiaceae | 393 | 10,47 | Moraceae | 2,91 | 9,85 | Rubiaceae | 29 | 9,24 |
| Lauraceae | 340 | 9,05 | Fabaceae | 2,02 | 6,85 | Fabaceae | 19 | 6,05 |
| Cyatheaceae | 218 | 5,81 | Melastomataceae | 1,90 | 6,44 | Myrtaceae | 17 | 5,41 |
| Myrtaceae | 171 | 4,55 | Euphorbiaceae | 1,87 | 6,33 | Euphorbiaceae | 12 | 3,82 |
| Moraceae | 158 | 4,21 | Elaeocarpaceae | 1,44 | 4,89 | Sapotaceae | 10 | 3,18 |
| Euphorbiaceae | 158 | 4,21 | Rubiaceae | 1,43 | 4,86 | Clusiaceae | 10 | 3,18 |
| Fabaceae | 111 | 2,96 | Sapotaceae | 1,33 | 4,51 | Arecaceae | 9 | 2,87 |
| Clusiaceae | 87 | 2,32 | Burseraceae | 1,23 | 4,18 | Moraceae | 7 | 2,23 |
| Sapotaceae | 73 | 1,94 | Myrtaceae | 0,98 | 3,32 | Annonaceae | 7 | 2,23 |
| Elaeocarpaceae | 65 | 1,73 | Myristicaceae | 0,91 | 3,08 | Araliaceae | 6 | 1,91 |
| Piperaceae | 63 | 1,68 | Cecropiaceae | 0,76 | 2,58 | Burseraceae | 5 | 1,59 |
| Cecropiaceae | 60 | 1,60 | Anacardiaceae | 0,76 | 2,56 | Cyatheaceae | 5 | 1,59 |
| Burseraceae | 58 | 1,54 | Humiriaceae | 0,62 | 2,09 | Sapindaceae | 5 | 1,59 |

Las familias con mayor riqueza encontradas para esta zona son Lauraceae que estuvo representada por 10 géneros y 36 (11,46%) especies, Melastomataceae con 6 géneros y 30 (9,55%) sp., Rubiaceae 15 géneros y 29 (9,24%) sp., Fabaceae 10 géneros y 19 (6,05%) sp., Myrtaceae 3 géneros y 17 (5,41%) sp., Euphorbiaceae 8 géneros y 12 (3,82%) sp., Sapotaceae con 2 géneros y 10 (3,18%) sp., Clusiaceae con 2 géneros 10 (3,18%) sp., y Arecaceae con 7 géneros y 9 (2,87%) sp.

El 54,76% de las especies pertenecen a estas 9 familias y las restantes 62 familias en su mayoría están representadas por solamente 1 a 3 especies (Cuadro 2).

Las especies con mas frecuentes fueron *Pseudolmedia laevigata*, *Euterpe vel sp. nov.* y *Pouteria bilocularis* que estuvieron presentes en las 9 parcelas. Las especies *Ocotea aciphylla*, *Cyathea lechleri*, *Protium montanum*, *Tapirira guianensis*, *Virola sebifera*, *Miconia punctata*, *Roucheria cf. laxiflora*, *Coccoloba marginata*, *Mollinedia ovata*, *Critoniopsis boliviana*, *Toulicia ssp.*, *Amaioua guianensis*, *Miconia dispar*, *Protium*

meridionale y *Faramea candelabrum* estuvieron presentes en 8 parcelas de las 9 inventariadas y 110 especies estuvieron presentes en solo una de las parcela.

Cuadro 3. Lista de las 15 especies con mayor abundancia, dominancia y frecuencia presentes en la localidad de Wayrapata.

| Especies | Abun. | Abun. Rel. % | Especies | Dom. | Dom. Rel. % | Especies | Frec. | Frec. Rel. % |
|-------------------------|-------|--------------|-----------------------------|------|-------------|-------------------------|-------|--------------|
| Miconia centrodesma | 211 | 5,62 | Oenocarpus bataua | 2,59 | 8,77 | Pseudolmedia laevigata | 9 | 0,96 |
| Euterpe sp. | 168 | 4,47 | Helicostylis tomentosa | 1,28 | 4,33 | Euterpe | 9 | 0,96 |
| Cyathea lechleri | 164 | 4,37 | Ocotea aciphylla | 1,26 | 4,25 | Pouteria bilocularis | 9 | 0,96 |
| Bathysa obovata | 100 | 2,66 | Pseudolmedia laevigata | 1,25 | 4,24 | Ocotea aciphylla | 8 | 0,85 |
| Oenocarpus bataua | 99 | 2,64 | Sloanea pubescens | 1,24 | 4,21 | Protium montanum | 8 | 0,85 |
| Pseudolmedia laevigata | 99 | 2,64 | Protium montanum | 1,14 | 3,87 | Tapirira guianensis | 8 | 0,85 |
| Ocotea aciphylla | 84 | 2,24 | Hieronyma moritziana | 0,76 | 2,58 | Virola sebifera | 8 | 0,85 |
| Miconia splendens | 70 | 1,86 | Tapirira guianensis | 0,76 | 2,56 | Cyathea lechleri | 8 | 0,85 |
| Graffenrieda emarginata | 67 | 1,78 | Machaerium multifoliolatum | 0,64 | 2,16 | Roucheria cf. laxiflora | 8 | 0,85 |
| Miconia punctata | 57 | 1,52 | Miconia centrodesma | 0,62 | 2,12 | Miconia punctata | 8 | 0,85 |
| Roucheria cf. Laxiflora | 54 | 1,44 | Indeterminada | 0,52 | 1,77 | Toulicia | 8 | 0,85 |
| Ferdinandusa chlorantha | 48 | 1,28 | Bathysa obovata | 0,50 | 1,69 | Mollinedia ovata | 8 | 0,85 |
| Chimarrhis glabriflora | 46 | 1,23 | Virola elongata | 0,48 | 1,62 | Miconia dispar | 8 | 0,85 |
| Sloanea pubescens | 42 | 1,12 | Sacoglottis mattogrossensis | 0,48 | 1,62 | Amaioua guianensis | 8 | 0,85 |
| Coccoloba marginata | 40 | 1,07 | Pourouma minor | 0,46 | 1,55 | Protium meridionale | 8 | 0,85 |

6.1.2 Composición florística del Bosque yungueño subandino intermedio pluvial (Santo Domingo)

En las 10 parcelas evaluadas en Santo Domingo se registraron a 3.919 individuos, de las cuales 2.727 (69,6%) son árboles, 335 (8,5%) helechos arbóreos, 28 (0,7%) hemiepífitos, 197 (5,0%) lianas, 632 (16,1%) palmeras. Donde se identificaron a 258 especies (incluido morfoespecies de las cuales 78 solo fueron identificadas hasta género), 146 géneros (7 identificados solo hasta familia) y 63 familias de las que no se pudo identificar a 13 individuos (indeterminados).

El DAP promedio de árboles fue de 7,5 cm, de helechos arbóreos 6,2 cm, hemiepipítos 7,1 cm, lianas 4,2 cm, palmeras 9,0 cm, el promedio total del DAP fue de 7,5 cm, el DAP máximo fue de 86,6 cm, la densidad promedio 391,9 ind/0,1 ha, con un área basal de 29,88 m² por ha.

Las 6 familias que mostraron mayor abundancia o densidad (Cuadro 4) son; Arecaceae con 632 (16,13%) individuos, Melastomataceae 551 (14,06%) ind., Rubiaceae 459 (11,71%) ind., Cyatheaceae 335 (8,55%) ind., Lauraceae 301 (7,68%) ind. y Araliaceae con 277 (7,07%) ind., las mismas que suman 65.20%.de la abundancia registrada en este sector.

Las 10 especies que presentaron mayor abundancia fueron *Socratea exorrhiza* que presento el mayor número de individuos con 340 ind/ha (8,68%), seguida por *Schefflera tipuanica* 226 ind/ha (5,77%), *Cyathea sp.* 138 ind/ha (3,52%), *Hedyosmum racemosum* 110 ind/ha (2,81%), *Euterpe precatoria* 96 ind/ha (2,45%), *Graffenrieda emarginata* 89 ind/ha (2,27%), *Bathysa obovata* 83 ind/ha (2,12%), *Miconia punctata* 83 ind/ha (2,12%), *Pseudolmedia laevigata* 81 ind/ha (2,07%), *Cyathea MCM-32* con 79 ind/ha (2,02%), de las restantes especies 171 no superaban los 10 individuos y representan tan solo el 14,54% del total de individuos (Cuadro 5).

Las familias Arecaceae con 5,73 m²/ha (19,19%), Lauraceae 3,99 m²/ha (13,34%), Rubiaceae 2,99 m²/ha (10,02%), Euphorbiaceae 2,63 m²/ha (8,79%), Melastomataceae 2,03 m²/ha (6,80%), son las 5 familias con mayor dominancia que existen dentro de esta localidad, llegando a alcanzar el 58,14 % del total de dominancia, el otro 41,86% esta distribuida entre las 58 familias restantes (Cuadro 4)

Las especies que presentaron mayor dominancia fueron *Dictyocaryum lamarckianum* con 1,89 m²/ha representando el 6,34% de dominancia, esta especie junto con *Socratea exorrhiza* 1,76 m²/ha (5,89%), *Iriartea deltoidea* 1,62 m²/ha (5,43%), *Ocotea aciphylla* 1,52 m²/ha (5,09%), *Protium montanum* 0,92 m²/ha (3,09%), *Ladenbergia oblongifolia* 0,91 m²/ha (3,04%), *Alchornea glandulosa* 0,78 m²/ha (2,62%), *Elaeagia mariae* 0,77 m²/ha (2,60%), *Pseudolmedia laevigata* 0,73 m²/ha (2,46%) y *Schefflera tipuanica* con 0,69 m²/ha (2,31%) contribuyen con 38,87% del Área basal total (Cuadro 5).

En el otro extremo, especies que tienen dominancias entre 0,09 m²/ha y menor a este que corresponde a 125 especies aportan de manera global con solo el 3,33% del área basal total.

Cuadro 4. Lista de las 15 familias con mayor abundancia, dominancia y riqueza, presentes en la localidad de Santo Domingo.

| Familia | Abun. | Abun. Rel. % | Familia | Dom. | Dom. Rel. % | Familia | Div. | Div. Rel. % |
|-----------------|-------|--------------|-----------------|------|-------------|-----------------|------|-------------|
| Arecaceae | 632 | 16,13 | Arecaceae | 5,73 | 19,19 | Melastomataceae | 30 | 11,63 |
| Melastomataceae | 551 | 14,06 | Lauraceae | 3,99 | 13,34 | Lauraceae | 29 | 11,24 |
| Rubiaceae | 459 | 11,71 | Rubiaceae | 2,99 | 10,02 | Rubiaceae | 24 | 9,30 |
| Cyatheaceae | 335 | 8,55 | Euphorbiaceae | 2,63 | 8,79 | Fabaceae | 15 | 5,81 |
| Lauraceae | 301 | 7,68 | Melastomataceae | 2,03 | 6,80 | Euphorbiaceae | 13 | 5,04 |
| Araliaceae | 277 | 7,07 | Moraceae | 1,36 | 4,54 | Myrtaceae | 9 | 3,49 |
| Euphorbiaceae | 239 | 6,10 | Cyatheaceae | 1,26 | 4,21 | Araliaceae | 8 | 3,10 |
| Moraceae | 128 | 3,27 | Araliaceae | 1,08 | 3,62 | Clusiaceae | 8 | 3,10 |
| Chloranthaceae | 110 | 2,81 | Fabaceae | 0,96 | 3,20 | Arecaceae | 7 | 2,71 |
| Myrtaceae | 92 | 2,35 | Burseraceae | 0,92 | 3,09 | Moraceae | 6 | 2,33 |
| Clusiaceae | 71 | 1,81 | Sapotaceae | 0,83 | 2,77 | Cecropiaceae | 6 | 2,33 |
| Sapotaceae | 54 | 1,38 | Annonaceae | 0,79 | 2,64 | Cyatheaceae | 5 | 1,94 |
| Annonaceae | 53 | 1,35 | Myrtaceae | 0,61 | 2,04 | Sapotaceae | 5 | 1,94 |
| Myrsinaceae | 47 | 1,20 | Cecropiaceae | 0,50 | 1,69 | Annonaceae | 5 | 1,94 |
| Fabaceae | 46 | 1,17 | Clusiaceae | 0,38 | 1,29 | Myrsinaceae | 5 | 1,94 |

La familia Lauraceae con 30 especies (11,63%) y Melastomataceae 29 sp. (11,24%) son las dos familias con mayor diversidad que existen dentro de esta zona, seguida por las familias Rubiaceae con 24 sp. (9,30%), Fabaceae con 15 sp. (5,81%), Euphorbiaceae con 13 sp. (5,04%), Myrtaceae con 9 sp. (3,49%), Araliaceae y Clusiaceae con 8 sp. (3,10%) cada una (Cuadro 4), estas son las 8 familias más importantes y contribuyen con el 52,71% del total de las especies registradas para esta localidad.

Las especies más frecuentes fueron *Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea exorrhiza*, *Protium montanum*, *Schefflera tipuanica* y *Miconia punctata*, estas estuvieron presentes en las 10 parcelas instaladas en esta localidad.

Las especies que estuvieron presentes en 9 de las 10 parcelas son *Alchornea glandulosa*, *Elaeagia mariae*, *Guatteria lasiocalyx*, *Euterpe precatoria*, *Helicostylis towarensis*, *Miconia centrodesma*, *Myrcia paivae*, *Cyathea bipinnata* y *Schradera subandina* (Cuadro 5). Del total de las especies registradas para Santo Domingo 84 estuvieron distribuidas en una de las parcela.

Cuadro 5. Lista de las 15 especies con mayor abundancia, dominancia y frecuencia, presentes en la localidad de Santo Domingo.

| Especies | Abun. | Abun. Rel. % | Especies | Dom. | Dom. Rel. % | Especies | Frec. | Frec. Rel. % |
|----------------------------------|-------|--------------|----------------------------------|------|-------------|----------------------------------|-------|--------------|
| <i>Socratea exorrhiza</i> | 340 | 8,68 | <i>Dictyocaryum lamarckianum</i> | 1,89 | 6,34 | <i>Dictyocaryum lamarckianum</i> | 10 | 1,13 |
| <i>Schefflera tipuanica</i> | 226 | 5,77 | <i>Socratea exorrhiza</i> | 1,76 | 5,89 | <i>Socratea exorrhiza</i> | 10 | 1,13 |
| <i>Cyathea ssp.</i> | 138 | 3,52 | <i>Iriartea deltoidea</i> | 1,62 | 5,43 | <i>Protium montanum</i> | 10 | 1,13 |
| <i>Hedyosmum racemosum</i> | 110 | 2,81 | <i>Ocotea aciphylla</i> | 1,52 | 5,09 | <i>Schefflera tipuanica</i> | 10 | 1,13 |
| <i>Euterpe precatoria</i> | 96 | 2,45 | <i>Protium montanum</i> | 0,92 | 3,09 | <i>Miconia punctata</i> | 10 | 1,13 |
| <i>Graffenrieda emarginata</i> | 89 | 2,27 | <i>Ladenbergia oblongifolia</i> | 0,91 | 3,04 | <i>Alchornea glandulosa</i> | 9 | 1,01 |
| <i>Bathysa obovata</i> | 83 | 2,12 | <i>Alchornea glandulosa</i> | 0,78 | 2,62 | <i>Elaeagia mariae</i> | 9 | 1,01 |
| <i>Miconia punctata</i> | 83 | 2,12 | <i>Elaeagia mariae</i> | 0,78 | 2,60 | <i>Guatteria lasiocalyx</i> | 9 | 1,01 |
| <i>Pseudolmedia laevigata</i> | 81 | 2,07 | <i>Pseudolmedia laevigata</i> | 0,73 | 2,46 | <i>Euterpe precatoria</i> | 9 | 1,01 |
| <i>Cyathea MCM-32</i> | 79 | 2,02 | <i>Schefflera tipuanica</i> | 0,69 | 2,31 | <i>Helicostylis towarensis</i> | 9 | 1,01 |
| <i>Dictyocaryum lamarckianum</i> | 74 | 1,89 | <i>Cyathea ssp.</i> | 0,61 | 2,05 | <i>Miconia centrodesma</i> | 9 | 1,01 |
| <i>Miconia centrodesma</i> | 68 | 1,74 | <i>Guatteria lasiocalyx</i> | 0,60 | 2,02 | <i>Myrcia paivae</i> | 9 | 1,01 |
| <i>Cyathea bipinnata</i> | 67 | 1,71 | <i>Hieronyma alchorneoides</i> | 0,55 | 1,85 | <i>Cyathea bipinnata</i> | 9 | 1,01 |
| <i>Alchornea glandulosa</i> | 340 | 8,68 | <i>Cyathea MCM-32</i> | 0,48 | 1,60 | <i>Schradera subandina</i> | 9 | 1,01 |
| MCM 24 | 226 | 5,77 | <i>Topobea multiflora</i> | 0,44 | 1,48 | <i>Ocotea aciphylla</i> | 8 | 0,90 |

6.1.3 Composición florística del Bosque yungueño subandino superior, pluvial (Mamacona)

En las 10 parcelas evaluadas en esta localidad se registraron un total de 3.144 individuos, de los cuales 2.458 (78,2%) eran árboles, 170 (5,4%) Helechos arbóreo, 2 (0,1%) Hemiepipítos, 111 (3,5%) Lianas y 403 (12,8%) Palmeras.

Se identificaron a 195 especies (contando a 30 morfoespecies que solo fueron identificadas hasta género), distribuidas en 104 géneros (3 morfoespecies solo fueron identificadas hasta familia) y 56 familias (quedando 13 especímenes indeterminados, es decir sin identificación).

El DAP promedio en árboles fue de 8,5 cm, en helechos arbóreos 8,1 cm, hemiepífitos 17,2 cm, lianas 5,0 cm y palmeras 13,0 cm. El DAP promedio total fue de 8,9 cm, el DAP máximo fue de 100,0 cm. La densidad promedio 314,4 ind/0,1 ha, con un área basal total de 41,51 m²/ha.

Las 6 familias que mostraron mayor abundancia o densidad son; Rubiaceae con 495 (15,74%) individuos, Arecaceae 403 (12,82%) ind., Melastomataceae 312 (9,92%) ind., Piperaceae 269 (8,56%) ind., Euphorbiaceae 232 (7,38%) ind., Lauraceae 193 (6,14%) ind., las mismas que suman el 60,56% de la abundancia total encontrada en esta localidad (Cuadro 6).

Las especies que presentaron mayor abundancia fueron *Dictyocaryum lamarckianum* el cual presento el mayor número de individuos con 282 ind/ha (8,97%), seguida de *Piper percostatum* con 240 ind/ha (7,63%), *Psychotria tinctoria* con 232 ind/ha (7,38%), *Hedyosmum racemosum* con 176 ind/ha (5,60%), *Miconia centrodesma* con 170 ind/ha (5,41%), *Alchornea glandulosa* con 140 ind/ha (4,45%), *Cyathea caracasana* con 111 ind/ha (3,53%), *Protium montanum* con 103 ind/ha (3,28%), *Psychotria conephoroides* 73 ind/ha (2,32%) y *Euterpe vel sp. nov.* con 66 ind/ha (2,10%) (Cuadro 7), de las restantes especies 139 no superaban los 10 individuos y representan tan solo el 15,24% del total de individuos.

Las familias Arecaceae con 7,54 m²/ha (18,17%), Euphorbiaceae 6,62 m²/ha (15,95%), Burseraceae 5,27 m²/ha (5,27%), Moraceae 3,15 m²/ha (7,59%), Lauraceae 2,77 m²/ha (6,67%) son las 5 familias con mayor dominancia que existen dentro de esta localidad llegando a alcanzar el 61,08 % del total de dominancia (Cuadro 6), quedando el 38,92% de la Dominancia distribuida entre las 51 familias restantes.

Las 10 especies con mayor dominancia fueron; *Dictyocaryum lamarckianum* con 7,23 m²/ha representando el 17,43%, esta especie junto con *Protium montanum* 4,83 m²/ha

(11,63%), *Hieronyma alchorneoides* 2,41 m²/ha (5,80%), *Alchornea glandulosa* 1,62 m²/ha (3,91%), *Ficus trigona* 1,49 m²/ha (3,60%), *Sloanea multiflora* con 1,47 m²/ha (3,53%), *Podocarpus oleifolius* 1,45 m²/ha (3,49%), *Richeria grandis* 1,32 m²/ha (3,17%), *Cyathea caracasana* 1,18 m²/ha (2,84%) y *Helicostylis towarensis* con 0,90 m²/ha (2,18%), contribuyen con el 64,64% del Área basal total (Cuadro 7).

Por otro lado especies que tienen dominancias entre 0,09 m²/ha y menores a esto corresponden a 137 especies, las que aportan con solo el 6,97% del área basal total.

Cuadro 6. Lista de las 15 familias con mayor abundancia, dominancia y riqueza presentes en la localidad de Mamacona.

| Familia | Abun. | Abun. Rel. % | Familia | Dom. | Dom. Rel. % | Familia | Div. | Div. Rel. % |
|-----------------|-------|--------------|------------------|------|-------------|-----------------|------|-------------|
| Rubiaceae | 495 | 15,74 | Arecaceae | 7,54 | 18,17 | Rubiaceae | 24 | 12,31 |
| Arecaceae | 403 | 12,82 | Euphorbiaceae | 6,62 | 15,95 | Lauraceae | 22 | 11,28 |
| Melastomataceae | 312 | 9,92 | Burseraceae | 5,27 | 12,71 | Melastomataceae | 13 | 6,67 |
| Piperaceae | 269 | 8,56 | Moraceae | 3,15 | 7,59 | Moraceae | 10 | 5,13 |
| Euphorbiaceae | 232 | 7,38 | Lauraceae | 2,77 | 6,67 | Arecaceae | 9 | 4,62 |
| Lauraceae | 193 | 6,14 | Rubiaceae | 1,80 | 4,33 | Euphorbiaceae | 9 | 4,62 |
| Chloranthaceae | 176 | 5,60 | Elaeocarpaceae | 1,47 | 3,53 | Myrtaceae | 9 | 4,62 |
| Cyatheaceae | 170 | 5,41 | Podocarpaceae | 1,45 | 3,49 | Fabaceae | 8 | 4,10 |
| Burseraceae | 133 | 4,23 | Cyatheaceae | 1,25 | 3,01 | Sapindaceae | 6 | 3,08 |
| Myrtaceae | 73 | 2,32 | Melastomataceae | 1,18 | 2,85 | Piperaceae | 5 | 2,56 |
| Moraceae | 70 | 2,23 | Cunoniaceae | 0,98 | 2,35 | Araliaceae | 4 | 2,05 |
| Araliaceae | 59 | 1,88 | Clethraceae | 0,84 | 2,03 | Monimiaceae | 4 | 2,05 |
| Fabaceae | 58 | 1,84 | Chrysobalanaceae | 0,69 | 1,67 | Myrsinaceae | 4 | 2,05 |
| Cunoniaceae | 37 | 1,18 | Cecropiaceae | 0,57 | 1,37 | Symplocaceae | 4 | 2,05 |
| Monimiaceae | 32 | 1,02 | Theaceae | 0,52 | 1,26 | Burseraceae | 3 | 1,54 |

La familia Rubiaceae con 24 (12,31%) especies y Lauraceae 22 (11,28%) sp. son las dos familias con mayor diversidad que existen dentro de esta zona, seguida por las familias Melastomataceae con 13 (6,67%) especies, Moraceae 10 (5,13%) sp., Arecaceae 9 (3,49%) sp., Euphorbiaceae 9 (4,62%) sp., Myrtaceae 9 (4,62%) sp. y Fabaceae con 8 (4,10%) sp., las cuales contribuyen con el 53,33% del total de las especies (Cuadro 6).

Las especies con más frecuencia fueron *Protium montanum*, *Alchornea glandulosa*, *Cyathea caracasana*, *Miconia centrodesma*, *Dendropanax inequalipedunculatus*, *Psychotria conephoroides*, son las que estuvieron presentes en las 10 parcelas establecidas en esta localidad y *Helicostylis towarensis*, *Endlicheria CMG 2559*, *Psychotria tinctoria*, *Euterpe vel sp. nov.*, *Miconia undata*, *Miconia cyanocarpa* estuvieron presentes en 9 parcelas (Cuadro 7) y 68 especies solo estuvieron presentes en 1 parcela.

Cuadro 7. Lista de las 15 especies con mayor abundancia, dominancia y frecuencia, presentes en la localidad de Mamacona.

| Especie | Abun. | Abun. Rel. % | Especie | Dom. | Dom. Rel. % | Especie | Frec. | Frec. Rel. % |
|----------------------------------|-------|--------------|---------------------------|------|-------------|----------------------------------|-------|--------------|
| Dictyocaryum lamarckianum | 282 | 8,97 | Dictyocaryum lamarckianum | 7,23 | 17,43 | Protium montanum | 10 | 1,64 |
| Piper percostatum | 240 | 7,63 | Protium montanum | 4,83 | 11,63 | Alchornea glandulosa | 10 | 1,64 |
| Psychotria tinctoria | 232 | 7,38 | Hieronyma alchorneoides | 2,41 | 5,80 | Cyathea caracasana | 10 | 1,64 |
| Hedyosmum racemosum | 176 | 5,60 | Alchornea glandulosa | 1,62 | 3,91 | Miconia centrodesma | 10 | 1,64 |
| Miconia centrodesma | 170 | 5,41 | Ficus trigona | 1,49 | 3,60 | Dendropanax inequalipedunculatus | 10 | 1,64 |
| Alchornea glandulosa | 140 | 4,45 | Sloanea multiflora | 1,47 | 3,53 | Psychotria conephoroides | 10 | 1,64 |
| Cyathea caracasana | 111 | 3,53 | Podocarpus oleifolius | 1,45 | 3,49 | Helicostylis towarensis | 9 | 1,48 |
| Protium montanum | 103 | 3,28 | Richeria grandis | 1,32 | 3,17 | Endlicheria CMG 2559 | 9 | 1,48 |
| Psychotria conephoroides | 73 | 2,32 | Cyathea caracasana | 1,18 | 2,84 | Psychotria tinctoria | 9 | 1,48 |
| Euterpe vel sp. Nov. | 66 | 2,10 | Helicostylis towarensis | 0,90 | 2,18 | Euterpe vel sp. Nov. | 9 | 1,48 |
| Cyathea bipinnatifida | 57 | 1,81 | Endlicheria CMG 2559 | 0,87 | 2,10 | Miconia undata | 9 | 1,48 |
| Ladenbergia bullata | 56 | 1,78 | Clethra elongata | 0,84 | 2,03 | Miconia cyanocarpa | 9 | 1,48 |
| Dendropanax inequalipedunculatus | 53 | 1,69 | Weinmannia pinnata | 0,79 | 1,91 | Dictyocaryum lamarckianum | 8 | 1,31 |
| Endlicheria CMG 2559 | 49 | 1,56 | Ladenbergia bullata | 0,74 | 1,78 | Ladenbergia bullata | 8 | 1,31 |
| Helicostylis towarensis | 45 | 1,43 | Miconia centrodesma | 0,70 | 1,68 | Cecropia angustifolia | 8 | 1,31 |

6.1.4. Índice de Valor de Importancia (IVI)

6.1.4.1. Índice de Valor de Importancia a nivel de Familia (IVIF)

Las familias con mayor importancia ecológica presentes en la Localidad de Wayrapata (Cuadro 8) son; Melastomataceae con el 10,59% del IVIF, Lauraceae (10,41%), Arecaceae (8,69%) y Rubiaceae (8,19%), estas 4 familias sumadas a las 11 que se muestran en la Tabla 8 representan el 75,06% del IVIF. siendo que estas 15 familias son las más representativas dentro de esta zona.

Cuadro 8. Lista de las 15 familias más importantes de la localidad de Wayrapata, ordenadas según el Índice de Valor de Importancia por Familia (IVIF).

| Familia | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Div. | Div. Rel. % | IVI (%) |
|-----------------|-------|--------------|------|-------------|------|-------------|---------|
| Melastomataceae | 592 | 15,77 | 1,90 | 6,44 | 30 | 9,55 | 10,59 |
| Lauraceae | 340 | 9,05 | 3,16 | 10,71 | 36 | 11,46 | 10,41 |
| Arecaceae | 409 | 10,89 | 3,63 | 12,31 | 9 | 2,87 | 8,69 |
| Rubiaceae | 393 | 10,47 | 1,43 | 4,86 | 29 | 9,24 | 8,19 |
| Moraceae | 158 | 4,21 | 2,91 | 9,85 | 7 | 2,23 | 5,43 |
| Fabaceae | 111 | 2,96 | 2,02 | 6,85 | 19 | 6,05 | 5,29 |
| Euphorbiaceae | 158 | 4,21 | 1,87 | 6,33 | 12 | 3,82 | 4,79 |
| Myrtaceae | 171 | 4,55 | 0,98 | 3,32 | 17 | 5,41 | 4,43 |
| Sapotaceae | 73 | 1,94 | 1,33 | 4,51 | 10 | 3,18 | 3,21 |
| Cyatheaceae | 218 | 5,81 | 0,55 | 1,85 | 5 | 1,59 | 3,08 |
| Elaeocarpaceae | 65 | 1,73 | 1,44 | 4,89 | 4 | 1,27 | 2,63 |
| Burseraceae | 58 | 1,54 | 1,23 | 4,18 | 5 | 1,59 | 2,44 |
| Clusiaceae | 87 | 2,32 | 0,49 | 1,67 | 10 | 3,18 | 2,39 |
| Cecropiaceae | 60 | 1,60 | 0,76 | 2,58 | 4 | 1,27 | 1,82 |
| Myristicaceae | 49 | 1,30 | 0,91 | 3,08 | 2 | 0,64 | 1,67 |

Asimismo se registraron 26 familias con una sola especie, las cuales presentaron un IVIF comprendido entre 1,30% y 0,12%, representando el 23,59% del total del IVIF.

Las familias con mayor importancia ecológica que se presentaron en la Localidad de Santo Domingo fueron: Arecaceae con el 12,68% del IVIF, la cual presentó los mayores

valores de abundancia y dominancia, pero en el de frecuencia fue muy bajo; Melastomataceae con el 10,83%, Lauraceae con 10,75% y Rubiaceae con 10,34% (Cuadro 9), estas cuatro familias acumularon el 44,60% del total del IVIF, mas las 11 familillas del cuadro 9 suman un total de 79,23 % del IVIF.

Cuadro 9. Lista de las 15 familias más importantes de la localidad de Santo Domingo, ordenadas según el índice de valor de importancia por Familias (IVIF).

| Familia | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Div. | Div. Rel. % | IVI |
|-----------------|-------|--------------|------|-------------|------|-------------|-------|
| Arecaceae | 632 | 16,13 | 5,73 | 19,19 | 7 | 2,71 | 12,68 |
| Melastomataceae | 551 | 14,06 | 2,03 | 6,80 | 30 | 11,63 | 10,83 |
| Lauraceae | 301 | 7,68 | 3,99 | 13,34 | 29 | 11,24 | 10,75 |
| Rubiaceae | 459 | 11,71 | 2,99 | 10,02 | 24 | 9,30 | 10,34 |
| Euphorbiaceae | 239 | 6,10 | 2,63 | 8,79 | 13 | 5,04 | 6,64 |
| Cyatheaceae | 335 | 8,55 | 1,26 | 4,21 | 5 | 1,94 | 4,90 |
| Araliaceae | 277 | 7,07 | 1,08 | 3,62 | 8 | 3,10 | 4,60 |
| Fabaceae | 46 | 1,17 | 0,96 | 3,20 | 15 | 5,81 | 3,40 |
| Moraceae | 128 | 3,27 | 1,36 | 4,54 | 6 | 2,33 | 3,38 |
| Myrtaceae | 92 | 2,35 | 0,61 | 2,04 | 9 | 3,49 | 2,63 |
| Clusiaceae | 71 | 1,81 | 0,38 | 1,29 | 8 | 3,10 | 2,07 |
| Sapotaceae | 54 | 1,38 | 0,83 | 2,77 | 5 | 1,94 | 2,03 |
| Annonaceae | 53 | 1,35 | 0,79 | 2,64 | 5 | 1,94 | 1,98 |
| Cecropiaceae | 37 | 0,94 | 0,50 | 1,69 | 6 | 2,33 | 1,65 |

También se presentaron 30 familias con una sola especie, las cuales presentaron un IVIF global de 9,05%, comprendido entre 1,36% y 0,14%.

Las familias con mayor importancia ecológica que se presentan en la localidad de Mamacona (Cuadro 10) son; Arecaceae con el 11,87% del IVIF, Rubiaceae (10,79%), Euphorbiaceae (9,31%), Lauraceae (8,03%), Melastomataceae (6,48%) y Burseraceae con el 6,16% del IVIF, que representan el 52,64% del total de las familias, sumando mas las 11 familias del cuadro 10 se tiene un total de 76,54 % del IVIF total.

También se presentaron 26 familias con una sola especie, con un IVIF comprendido entre 2,32% y 0,18%, las cuales acumularon un IVIF total de 13,47%.

Cuadro 10. Lista de las 15 familias más importantes de la localidad de Mamacona, ordenadas según el índice de valor de importancia por Familia (IVIF).

| Familia | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Div. | Div. Rel. % | IVIF % |
|-----------------|-------|--------------|------|-------------|------|-------------|--------|
| Arecaceae | 403 | 12,82 | 7,54 | 18,17 | 9 | 4,62 | 11,87 |
| Rubiaceae | 495 | 15,74 | 1,80 | 4,33 | 24 | 12,31 | 10,79 |
| Euphorbiaceae | 232 | 7,38 | 6,62 | 15,95 | 9 | 4,62 | 9,31 |
| Lauraceae | 193 | 6,14 | 2,77 | 6,67 | 22 | 11,28 | 8,03 |
| Melastomataceae | 312 | 9,92 | 1,18 | 2,85 | 13 | 6,67 | 6,48 |
| Burseraceae | 133 | 4,23 | 5,27 | 12,71 | 3 | 1,54 | 6,16 |
| Moraceae | 70 | 2,23 | 3,15 | 7,59 | 10 | 5,13 | 4,98 |
| Piperaceae | 269 | 8,56 | 0,27 | 0,66 | 5 | 2,56 | 3,93 |
| Cyatheaceae | 170 | 5,41 | 1,25 | 3,01 | 3 | 1,54 | 3,32 |
| Myrtaceae | 73 | 2,32 | 0,46 | 1,10 | 9 | 4,62 | 2,68 |
| Chloranthaceae | 176 | 5,60 | 0,35 | 0,84 | 1 | 0,51 | 2,32 |
| Fabaceae | 58 | 1,84 | 0,26 | 0,63 | 8 | 4,10 | 2,19 |
| Araliaceae | 59 | 1,88 | 0,26 | 0,63 | 4 | 2,05 | 1,52 |
| Cunoniaceae | 37 | 1,18 | 0,98 | 2,35 | 2 | 1,03 | 1,52 |
| Elaeocarpaceae | 9 | 0,29 | 1,47 | 3,53 | 1 | 0,51 | 1,44 |

Al realizar una comparación entre las tres localidades, las seis familias con mayor importancia ecológica fueron (Cuadro 11); Arecaceae con el 11% del IVIF, Rubiaceae (7,17%), Melastomataceae (7,14%) y Lauraceae (6,81%) las cuales se registran en las tres localidades. Siendo que Euphorbiaceae (6,58%) solo se registra para las localidades de Mamacona y Santo Domingo presentando una alta dominancia (11,02%) y abundancia (5,81%) y una riqueza muy baja, en reemplazo a esta familia en Wayrapata aparece la familia Moraceae que presenta una menor abundancia (3,29%) y riqueza.

Estas seis familias presentaron diferentes valores de importancia y también diferente composición de especies en cada localidad, mostrando de esta manera que a medida que aumenta la elevación la composición florística del bosque cambia gradualmente donde aparecen y desaparecen géneros y especies, aspecto que fue ampliamente fundamentado por Gentry (2002).

Cuadro 11. Lista de las 15 familias más importantes registradas en las tres Localidades ordenadas según su valor de importancia (IVIF).

| Familia | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Div. | Div. Rel. % | IVIF % |
|-----------------|-------|--------------|-------|-------------|------|-------------|--------|
| Arecaceae | 1444 | 13,35 | 16,91 | 16,76 | 29 | 2,90 | 11,00 |
| Rubiaceae | 1347 | 12,45 | 6,22 | 6,17 | 29 | 2,90 | 7,17 |
| Melastomataceae | 1455 | 13,45 | 5,11 | 5,07 | 29 | 2,90 | 7,14 |
| Lauraceae | 834 | 7,71 | 9,91 | 9,83 | 29 | 2,90 | 6,81 |
| Euphorbiaceae | 629 | 5,81 | 11,12 | 11,02 | 29 | 2,90 | 6,58 |
| Moraceae | 356 | 3,29 | 7,42 | 7,35 | 28 | 2,80 | 4,48 |
| Cyatheaceae | 723 | 6,68 | 3,05 | 3,03 | 29 | 2,90 | 4,20 |
| Burseraceae | 215 | 1,99 | 7,43 | 7,36 | 29 | 2,90 | 4,08 |
| Myrtaceae | 336 | 3,11 | 2,04 | 2,03 | 29 | 2,90 | 2,68 |
| Fabaceae | 215 | 1,99 | 3,24 | 3,21 | 28 | 2,80 | 2,66 |
| Araliaceae | 376 | 3,48 | 1,48 | 1,47 | 28 | 2,80 | 2,58 |
| Sapotaceae | 152 | 1,41 | 2,47 | 2,44 | 25 | 2,50 | 2,12 |
| Elaeocarpaceae | 89 | 0,82 | 3,28 | 3,25 | 21 | 2,10 | 2,06 |
| Cecropiaceae | 128 | 1,18 | 1,83 | 1,82 | 28 | 2,80 | 1,93 |
| Piperaceae | 343 | 3,17 | 0,37 | 0,37 | 20 | 2,00 | 1,85 |

La familia Arecaceae que tiene el mayor peso ecológico en dos de las tres localidades, es debido gracias a su gran abundancia (13,35%) y dominancia (16,76%), pero presenta una menor riqueza de especies, según Moraes (2007) la distribución de esta familia cubre un gradiente altitudinal de 140–3.400 m y se caracteriza por la presencia de especies con gran abundancia.

También señala que la presencia de palmeras juega un papel importante, tanto en formaciones clímax como en sucesiones ecológicas definiendo determinados grados de la vegetación, en contraste las palmeras son típicamente menos comunes en elevaciones más altas.

En estudios realizados por (Gentry 1992; Cabrera 2004; Chapi 2008) también registraron a esta como la familia como más importante, asimismo la presencia de Arecaceae como la familia más importante dentro de una formación típica de Lauraceae, está asociada principalmente a factores edáficos y climáticos, parece ser

que la especie *Dictyocaryum lamarckianum*, que representa a esta familia en esta formación, es frecuente en laderas poco abruptas de serranías con suelos bien drenados, en zonas bien expuestas a los vientos húmedos predominantes en climas pluviales (Navarro 2002).

Según Fuentes *et al.* (2004) fisionómicamente el Bosque yungueño subandino pluvial siempre se caracteriza por la abundancia de palmeras, como se registro en el presente estudio.

La familia Rubiaceae que también es de amplia distribución ya que se encuentran tanto en tierras bajas, bosques preandinos y bosques altoandinos tuvo un alto valor de IVIF gracia a la gran abundancia (12,45%) y riqueza de especies, en la parte de dominancia presentó valores menores (6,17%), esto debido a que los individuos que se registraron en los inventarios la mayoría tiene un DAP < a 10 cm, esto debido según Anderson (1995) a que las especies de esta familia son un importante componente del sotobosque.

La familia Melastomataceae que es característica de bosques altoandinos, aunque se encuentre como la segunda familia con mayor abundancia dominancia y riqueza en la localidad de Wayrapata y Santo Domingo, para la localidad de Mamacona sus valores fueron bajos esto hace que se encuentre como la tercera familia ecológicamente mas importante.

En estudios realizados en Chiruino 30 km al E de Apolo, entre los 1.900–2.100 hasta 2.300–2.400 m y en San Lorenzo a 1054m (Escalante 2011) la registró como la familia ecológicamente mas importante.

Lauraceae que se encuentra en el cuarto puesto de la familias ecológicamente mas importantes es considerado por Cabrera (2005) como una familia de un amplio rango de distribución expresada por los géneros *Nectandra* y *Aniba* que son característicos de formaciones amazónicas, así como *Ocotea*, que es típico de bosques montanos.

Según estudios realizados (Vargas 1996; Gentry 2002; Cabrera 2005; Canqui 2006 y Loza 2008) la familia Lauraceae cambia en cuanto a su composición, aumentando en

número de especies conforme se incrementaba la elevación, pero en el presente estudio no se evidenció tal resultado ya que a medida que se incrementa la altura más bien iba disminuyendo el número de especies (Wayrapata 36 especies, Santo Domingo 29 especies y Mamacona con 22 especies).

En el análisis de otros trabajos realizados en bosques yungueños subandinos (Cabrera 2005; Chapi 2008; Ticona 2008) la familia Lauraceae fue reportada como la más diversa dentro de estas zonas.

La familia Moraceae que es característica de tierras bajas y bosques preandinos se encontró como la quinta familia más importante en la localidad de Wayrapata gracias a su gran abundancia (7,35%) y riqueza de especies que presenta, en la localidad de Mamacona y Santo Domingo se encuentran dentro de las 15 familias más importantes, en general esta familia se registra como la sexta familia más importante esto gracias a su gran dominancia ya que se encuentra entre las especies que registraron DAP

Familias como Myrtaceae, Euphorbiaceae, Araliaceae y Clusiaceae también estuvieron entre las más importantes, las cuales según Beck *et al.* (1993, cit. en Killeen *et al.*, 1993) y Araujo *et al.* (2005c) son las familias más dominantes que se encuentran dentro de los bosques de ceja de monte yungueño

Haciendo una comparación con otros trabajos realizados en estos bosques yungueños pluviales en rangos altitudinales casi similares, se puede observar que en la localidad de Tolapampa (Escalante 2011) que se encuentra a una altura de 1054-1242 m, en San Martín (Ticona 2008) en una altura de 1100-1250-1400 m, en proximidades a la localidad de Mamacona (Cabrera 2004) a 1600 m y en el territorio de la comunidad leco-quechua Santo Domingo (Chapi 2008) a una altura de 1400- 1468 m, se registran algunas semejanzas entre las familias con mayor importancia ecológica que ya mencionamos, pero también encontraron algunas familias como Cyatheaceae, Burseraceae, Sapotaceae y Clusiaceae, que se encuentran entre las 5 familias más importantes dentro de sus estudios, pero en el presente estudio aunque no se encuentren entre las 5 primeras se registran entre las 15 más importantes. Estas últimas familias mencionadas son exclusivas de los bosques altoandinos.

6.1.4.2. Índice de Valor de Importancia por especie (IVI's)

En la Localidad de Wayrapata las 15 principales especies con mayor valor de importancia ecológica (Cuadro 12) llegan a acumular el 29,85% del total del IVI's. Las siete especies más representativas fueron *Oenocarpus bataua* con el 3,94%, *Miconia centrodesma* 2,76%, *Pseudolmedia laevigata* 2,61%, *Ocotea aciphylla* 2,45%, *Euterpe vel sp. nov.* 2,32%, *Cyathea lechleri* 2,21% y *Helicostylis tomentosa* 2,02%,

Cuadro 12. Lista de las 15 especies más importantes de la localidad de Wayrapata ordenadas según el índice de valor de importancia por especie (IVI's).

| Especies | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Frec. | Frec. Rel. % | IVI |
|-------------------------------|-------|--------------|------|-------------|-------|--------------|------|
| <i>Oenocarpus bataua</i> | 99 | 2,64 | 2,59 | 8,77 | 4 | 0,43 | 3,94 |
| <i>Miconia centrodesma</i> | 211 | 5,62 | 0,62 | 2,12 | 5 | 0,53 | 2,76 |
| <i>Pseudolmedia laevigata</i> | 99 | 2,64 | 1,25 | 4,24 | 9 | 0,96 | 2,61 |
| <i>Ocotea aciphylla</i> | 84 | 2,24 | 1,26 | 4,25 | 8 | 0,85 | 2,45 |
| <i>Euterpe vel sp. Nov</i> | 168 | 4,47 | 0,45 | 1,51 | 9 | 0,96 | 2,32 |
| <i>Cyathea lechleri</i> | 164 | 4,37 | 0,42 | 1,41 | 8 | 0,85 | 2,21 |
| <i>Helicostylis tomentosa</i> | 37 | 0,99 | 1,28 | 4,33 | 7 | 0,75 | 2,02 |
| <i>Sloanea pubescens</i> | 42 | 1,12 | 1,24 | 4,21 | 4 | 0,43 | 1,92 |
| <i>Protium montanum</i> | 26 | 0,69 | 1,14 | 3,87 | 8 | 0,85 | 1,80 |
| <i>Bathysa obovata</i> | 100 | 2,66 | 0,50 | 1,69 | 7 | 0,75 | 1,70 |
| <i>Tapirira guianensis</i> | 38 | 1,01 | 0,76 | 2,56 | 8 | 0,85 | 1,48 |
| <i>Hieronyma moritziana</i> | 36 | 0,96 | 0,76 | 2,58 | 5 | 0,53 | 1,36 |
| <i>Miconia splendens</i> | 70 | 1,86 | 0,31 | 1,05 | 7 | 0,75 | 1,22 |
| <i>Indeterminada</i> | 24 | 0,64 | 0,52 | 1,77 | 7 | 0,75 | 1,05 |
| <i>Virola sebifera</i> | 27 | 0,72 | 0,43 | 1,45 | 8 | 0,85 | 1,01 |

Para la Localidad de Santo Domingo las 15 especies con mayor valor de importancia ecológica (Cuadro 13) llegan a acumular el 32,15% del total del IVI's.

Las mas representativas fueron: *Socratea exorrhiza* con el 5,23% del IVI's, esta especie presento valores altos en la parte de abundancia dominancia y frecuencia, en comparación con *Dictyocaryum lamarckianum* con un IVI's de 3,12% que presento mayores valores en la parte de dominancia y frecuencia y una menor en abundancia

(Cuadro 13); las especies *Schefflera tipuanica* con el 3,07% del IVIs, *Ocotea aciphylla* 2,43% IVI's, *Iriartea deltoidea* 2,42% IVI's y *Cyathea sp.* con el 2,12% IVI's. también estuvieron presentes como las más importantes.

Según Moraes (2007) *Socratea exorrhiza* y *Dictyocaryum lamarckianum* muestran una amplia adaptación ambiental, ya que se encuentran en bosques montanos húmedos como en las tierras bajas a 200 m.

Cuadro 13. Lista de las 15 especies más importantes de la localidad de Santo Domingo ordenadas según el índice de valor de importancia por especie (IVI's).

| Especie | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Frec. | Frec. Rel. % | IVI |
|----------------------------------|-------|--------------|------|-------------|-------|--------------|------|
| <i>Socratea exorrhiza</i> | 340 | 8,68 | 1,76 | 5,89 | 10 | 1,13 | 5,23 |
| <i>Dictyocaryum lamarckianum</i> | 74 | 1,89 | 1,89 | 6,34 | 10 | 1,13 | 3,12 |
| <i>Schefflera tipuanica</i> | 226 | 5,77 | 0,69 | 2,31 | 10 | 1,13 | 3,07 |
| <i>Ocotea aciphylla</i> | 51 | 1,30 | 1,52 | 5,09 | 8 | 0,90 | 2,43 |
| <i>Iriartea deltoidea</i> | 54 | 1,38 | 1,62 | 5,43 | 4 | 0,45 | 2,42 |
| <i>Cyathea ssp.</i> | 138 | 3,52 | 0,61 | 2,05 | 7 | 0,79 | 2,12 |
| <i>Alchornea glandulosa</i> | 64 | 1,63 | 0,78 | 2,62 | 9 | 1,01 | 1,76 |
| <i>Pseudolmedia laevigata</i> | 81 | 2,07 | 0,73 | 2,46 | 6 | 0,68 | 1,73 |
| <i>Protium montanum</i> | 24 | 0,61 | 0,92 | 3,09 | 10 | 1,13 | 1,61 |
| <i>Euterpe precatoria</i> | 96 | 2,45 | 0,40 | 1,33 | 9 | 1,01 | 1,60 |
| <i>Elaeagia mariae</i> | 44 | 1,12 | 0,78 | 2,60 | 9 | 1,01 | 1,58 |
| <i>Graffenrieda emarginata</i> | 89 | 2,27 | 0,34 | 1,14 | 7 | 0,79 | 1,40 |
| <i>Hedyosmum racemosum</i> | 110 | 2,81 | 0,17 | 0,56 | 7 | 0,79 | 1,38 |
| <i>Cyathea MCM-32</i> | 79 | 2,02 | 0,48 | 1,60 | 4 | 0,45 | 1,35 |
| <i>Guatteria lasiocalyx</i> | 40 | 1,02 | 0,60 | 2,02 | 9 | 1,01 | 1,35 |

En la Localidad de Mamacona las 15 principales especies representadas en la Cuadro 14, con mayor valor de importancia ecológica llegan a acumular el 44,79% del total de IVI's, de las cuales las 5 principales especies fueron; *Dictyocaryum lamarckianum* con el 9,24% IVI's, *Protium montanum* 5,51% IVI's, *Alchornea glandulosa* 3,33% IVI's, *Psychotria tinctoria* 3,21% IVI's y *Piper percostatum* con el 3,01% del IVI's.

Cuadro 14. Lista de las 15 especies más importantes de la localidad de Mamacona ordenadas según el índice de valor de importancia por especie (IVI's).

| Especie | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Frec. | Frec. Rel. % | IVI |
|----------------------------------|-------|--------------|------|-------------|-------|--------------|------|
| <i>Dictyocaryum lamarckianum</i> | 282 | 8,97 | 7,23 | 17,43 | 8 | 1,31 | 9,24 |
| <i>Protium montanum</i> | 103 | 3,28 | 4,83 | 11,63 | 10 | 1,64 | 5,51 |
| <i>Alchornea glandulosa</i> | 140 | 4,45 | 1,62 | 3,91 | 10 | 1,64 | 3,33 |
| <i>Psychotria tinctoria</i> | 232 | 7,38 | 0,32 | 0,78 | 9 | 1,48 | 3,21 |
| <i>Piper percostatum</i> | 240 | 7,63 | 0,24 | 0,57 | 5 | 0,82 | 3,01 |
| <i>Miconia centrodesma</i> | 170 | 5,41 | 0,70 | 1,68 | 10 | 1,64 | 2,91 |
| <i>Hieronyma alchorneoides</i> | 44 | 1,40 | 2,41 | 5,80 | 6 | 0,98 | 2,73 |
| <i>Cyathea caracasana</i> | 111 | 3,53 | 1,18 | 2,84 | 10 | 1,64 | 2,67 |
| <i>Hedyosmum racemosum</i> | 176 | 5,60 | 0,35 | 0,84 | 8 | 1,31 | 2,58 |
| <i>Endlicheria CMG 2559</i> | 49 | 1,56 | 0,87 | 2,10 | 9 | 1,48 | 1,71 |
| <i>Helicostylis towarensis</i> | 45 | 1,43 | 0,90 | 2,18 | 9 | 1,48 | 1,69 |
| <i>Ladenbergia bullata</i> | 56 | 1,78 | 0,74 | 1,78 | 8 | 1,31 | 1,62 |
| <i>Sloanea multiflora</i> | 9 | 0,29 | 1,47 | 3,53 | 5 | 0,82 | 1,55 |
| <i>Podocarpus oleifolius</i> | 8 | 0,25 | 1,45 | 3,49 | 5 | 0,82 | 1,52 |
| <i>Richeria grandis</i> | 16 | 0,51 | 1,32 | 3,17 | 5 | 0,82 | 1,50 |

Al comparar el IVI's de las tres Localidades vemos que existe una gran diferencia en cuanto a las especies ecológicamente más importantes, la especie más representativa dentro de estas tres Localidades fue *Dictyocaryum lamarckianum* (Cuadro 15) ya que se encuentra entre las dos especies más importantes, en dos de las tres Localidades.

Según Moraes (2007) es una especie que crece hasta el dosel y subdosel en los bosques montanos, juntamente con *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatoria*, *Iriartea deltoidea* y *Oenocarpus bataua* esta última especie también muestran una amplia adaptación ambiental y se encuentran tanto en bosques montanos húmedos como también en tierras bajas a 200 m.

Esta asociación entre *Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea exorrhiza* y *Oenocarpus bataua*, fue corroborado en el presente trabajo, pero *Iriartea deltoidea* y *Euterpe precatoria* solo se encuentran dentro de las 25 especies con mayor importancia, ya que son más característicos de tierras bajas, además Moraes (2004) indica que las tres

primeras especies se encuentran hasta alturas de 1400 a 1500 m. Aunque la familia Arecaceae tenga los valores más altos en abundancia y dominancia tiene una riqueza muy baja, haciendo de esta forma que esta familia solo tiene 5 especies las ya mencionadas dentro de las tres Localidades.

Además el mismo autor señala que los altos valores encontrados para su abundancia y dominancia podría verse favorecido por su adaptabilidad a suelos ácidos (pH = 4,3) y poco drenados, lo cual es un factor determinante en su frecuencia. Según Fuentes *et al.* (2004) la dominancia de la familia Arecaceae y su poca riqueza que tiene para estas zonas, se debe a que esta zona representa la transición hacia la Amazonia y esta tiene una mayor predominancia dentro de ella.

Cuadro 15. Lista de las 15 especies más importantes registradas en las tres Localidades ordenadas según el índice de valor de importancia por especie (IVI's).

| Especie | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Frec. | Frec. Rel. % | IVI's |
|----------------------------------|-------|--------------|------|-------------|-------|--------------|-------|
| <i>Dictyocaryum lamarckianum</i> | 380 | 3,51 | 9,51 | 9,43 | 25 | 1,03 | 4,66 |
| <i>Protium montanum</i> | 153 | 1,41 | 6,89 | 6,83 | 28 | 1,15 | 3,13 |
| <i>Miconia centrodesma</i> | 449 | 4,15 | 1,53 | 1,52 | 24 | 0,99 | 2,22 |
| <i>Socratea exorrhiza</i> | 355 | 3,28 | 1,82 | 1,80 | 15 | 0,62 | 1,90 |
| <i>Ocotea aciphylla</i> | 157 | 1,45 | 3,06 | 3,03 | 24 | 0,99 | 1,82 |
| <i>Alchornea glandulosa</i> | 217 | 2,01 | 2,51 | 2,48 | 23 | 0,94 | 1,81 |
| <i>Hieronyma alchorneoides</i> | 79 | 0,73 | 3,24 | 3,21 | 17 | 0,70 | 1,55 |
| <i>Pseudolmedia laevigata</i> | 180 | 1,66 | 1,99 | 1,97 | 15 | 0,62 | 1,42 |
| <i>Hedyosmum racemosum</i> | 286 | 2,64 | 0,51 | 0,51 | 15 | 0,62 | 1,26 |
| <i>Oenocarpus bataua</i> | 99 | 0,92 | 2,59 | 2,56 | 4 | 0,16 | 1,21 |
| <i>Psychotria tinctoria</i> | 259 | 2,39 | 0,38 | 0,38 | 13 | 0,53 | 1,10 |
| <i>Schefflera tipuanica</i> | 227 | 2,10 | 0,69 | 0,68 | 11 | 0,45 | 1,08 |
| <i>Bathysa obovata</i> | 184 | 1,70 | 0,80 | 0,80 | 16 | 0,66 | 1,05 |
| <i>Cyathea caracasana</i> | 136 | 1,26 | 1,25 | 1,24 | 11 | 0,45 | 0,98 |
| <i>Miconia punctata</i> | 162 | 1,50 | 0,41 | 0,41 | 24 | 0,99 | 0,96 |

Al realizar comparaciones con otros estudios vemos que Cabrera (2004) también encontró a esta familia como la más abundante y dominante, además Chapi (2008), Smith & Killeen (1998) y De la Quintana (2003) registraron a *Dictyocaryum*

lamarckianum como la especie con mayor abundancia, esto por la amplia distribución que presenta esta especie.

La segunda especie ecológicamente importante fue *Protium montanum*, debido a su alto valor de dominancia (6,83%) y frecuencia (1,15%). La familia Burseraceae a la que pertenece esta especie se encuentra entre las 15 familias ecológicamente más importantes en este estudio, debido a que la riqueza de esta familia solo está representada por esta especie.

Protium montanum es una especie muy requerida, ya que de su resina se extrae el copal el cual es comercializado en el mercado interno.

La tercera especie con un alto valor de IVI's es *Miconia centrodesma*, esta especies se encuentra entre las 6 especies más importantes dentro de dos Localidades (Wayrapata y Mamacona) las cuales están muy cerca a las zonas de tierras bajas y ceja de monte, tanto esta especie como la familia son muy característicos de este ultimo tipo de bosque, al igual que *Alchornea glandulosa* que es una especie característica de bosques montanos pero la familia Euphorbiaceae a la cual pertenece es propia de los bosques amazónicos (Beck *et al.* 2003),

Las especies *Psychotria tinctoria* y *Ocotea aciphylla* también presntan un alto valor de IVI's la cual según Macia (2004) son de formaciones montanas, aunque el género *Ocotea* en bosques de tierras bajas tiene una gran diversidad de especies

6.1.5. Familias y especies exclusivas

Dentro de la localidad de Wayrapata se registraron a 20 familias que son exclusivas, entre las más importantes están; Connaraceae, Hippocrateaceae, Gesneriaceae, Olacaceae, Quiinaceae y Sabiaceae (Anexo1).

Las especies exclusivas registradas para esta localidad fueron 186 (Anexo 3), lo que significa que del total (573 sp.) de las especies registradas el 32,46% son especies exclusivas para Wayrapata, las más importantes son; *Euterpe* vel sp. nov., *Cyathea lechleri*, *Oenocarpus bataua*, *Roucheria cf. laxiflora*, *Chimarrhis glabriflora*, *Sloanea*

pubescens y *Coccoloba marginata*, las tres primeras especies citadas se encuentran dentro de las seis especies con mayor valor de importancia ecológica (Anexo 2).

Las familias exclusivas encontradas para Santo Domingo solo fueron 5: Asclepiadaceae, Blechnaceae, Caryocaraceae, Cucurbitaceae y Phytolaccaceae (Anexo 1).

Mientras que las especies exclusivas registradas para esta localidad fueron 128 (Anexo 3), lo que significa el 22.34% del total (573 sp.) de las especies registradas son para Santo Domingo. Las más importantes son *Cyathea* ssp, *Euterpe precatória*, *Cyathea MCM-32*, *Cyathea bipinnata*, *MCM 24* (Rubiaceae), *Croizatia* sp., *Geonoma* sp., *Meriania MCM-120*, de estas, las tres primeras se encuentran dentro de las 15 especies con mayor valor de importancia ecológica.

Las familias exclusivas encontradas para la localidad de Mamacona fueron 9 las cuales son Urticaceae, Acanthaceae, Lamiaceae, Opiliaceae, Poaceae, Rutaceae, Saxifragaceae, Ulmaceae y Vitaceae (Anexo1).

Las especies exclusivas para esta localidad son 108, lo que significa que del total de especies registradas (573 sp.) el 18,84% son especies exclusivas para Mamacona y las más importantes son *Euterpe vel sp. nov.*, *Ladenbergia bullata*, *Endlicheria CMG 2559*, *Weinmannia pinnata*, *Endlicheria vel sp. nov.*, *Urera baccifera.*, *Piper inaequalifolium*, de estas solo *Ladenbergia bullata* se encuentran dentro de las 15 especies con mayor valor de importancia ecológica (Anexo 2).

Como se puede observar la mayor cantidad de las familias y especies exclusivas (186 especies) se registraron en la localidad de Wayrapata, debido a que esta localidad se encuentra más próxima a elementos amazónicos de llanura y además por que presenta un amplio rango de altitud (950-1400 m).

Para las localidades de Santo Domingo y Mamacona que están instaladas en un rango altitudinal pequeño (1400-1500 y 1500-1600m respectivamente), se registraron 128 y 108 especies exclusivas. Estas especies consideradas raras, son las que aportan más a la diversidad de una región, además su distribución espacial es poco conocida

(Pitman 2000) y se registran en una muestra pequeña (0.1 ha) usualmente por el azar (Romero–Saltos 2001).

También vemos que hay una gran influencia de la altitud como también del tamaño de las parcelas y el diámetro a medir, ya que a menor diámetro medido mayor cantidad de individuos son muestreados y la probabilidad de encontrar especies adicionales también aumenta, especialmente si las especies no están distribuidas aleatoriamente. Según Scheiner (2003), es más probable que un área mayor sea ambientalmente heterogénea, así se tiene especies que difieren en sus nichos.

6.1.6. Estructura

6.1.6.1. Estructura Horizontal

La estructura horizontal es la distribución diamétrica en clases preestablecidas de los individuos censados, en función de sus diámetros (DAP).

6.1.6.1.1. Área basal

El área basal es otra forma de medir la densidad de un bosque, toma en cuenta tanto el número de árboles como su tamaño, es un buen indicador de la capacidad de carga en un bosque no disturbado y cuando se conoce esta carga puede utilizarse como valor de referencia para estimar la dinámica del bosque (Serrano 2003).

En los resultados obtenidos las tres localidades muestran que tuvieron una cobertura de 100,9 m² en un área de 2,9 ha. El área basal de la localidad de Mamacona fue de 41,51 m²/ha representando el 41,1% del total, seguida por las localidades de Santo Domingo con 29,88 m²/ha representando el 29,6% y Wayrapata con 29,52 m²/ha que es representada con 29,3%.

Al realizar comparaciones con otros trabajos (Cabrerá 2004; Caballero & Jorgensen 2003) vemos que para alturas de 1500-1600 m donde se encuentra la localidad de Mamacona registraron un área basal de 35,6 m² por hectárea aproximadamente lo cual es casi similar con lo registrado en el presente estudio, para alturas de 1400-1500 m donde se encuentra la localidad de Santo domingo (Chapi 2008,) registraron un área

basal de 24,3 m² por hectárea y para alturas de 900-1400 (Escalante 2011; Ticona 2008; Seidel 1995; Flores *et al.* 2002) muestran un área basal de 28,5 m² por hectárea estos datos registrados son muy similares al del estudio pero los DAP que midieron se encuentra por encima de los 10 cm y no así por encima de los 2.5 cm como se realizó en el estudio.

Para la localidad de Mamacona la mayor parte del área basal estuvo distribuido en las clases diamétricas 20-29,9 cm (Fig. 7) representado por el 25,15%, seguida por la clase diamétrica 10-19,9 cm con el 17,73%, la clase de 30-39,9 cm con el 14,89%, la clase 40-49,9 cm con el 12,79%, la clase < 10 cm con el 11,52%, la clase 60-69,9 cm con el 0,84% y finalmente los >70 cm con el 9,35%

Las especies con mayor área basal en la clase diamétrica 20-29,9 cm son *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium montanum*, *Hieronyma alchorneoides*, *Hirtella triandra*, seguida por la clase diamétrica 10-19,9 cm representada por las especies *Dictyocaryum lamarckianum*, *Cyathea caracasana*, *Alchornea glandulosa*, *Protium montanum*, la clase 30-39,9 cm representada por *Protium montanum*, *Clethra elongata*, *Hieronyma alchorneoides*, *Beilschmiedia towarensis*, la clase 40-49,9 cm representada por *Protium montanum*, *Gordonia fruticosa*, *Richeria grandis*, *Hieronyma alchorneoides*, *Sloanea multiflora*, la clase < 10 cm representada por *Miconia centrodesma*, *Alchornea glandulosa*, *Psychotria tinctoria*, *Dictyocaryum lamarckianum* y finalmente la clase > 70 cm representada por las especies *Ficus trigona*, *Hieronyma alchorneoides*, *Podocarpus oleifolius*, *Protium montanum*, *Richeria grandis*.

En la localidad de Santo Domingo la mayor parte del área basal estuvo distribuida en las tres primeras clases diamétricas (Fig. 7), la clase 10-19,9 cm representada por el 26,76% del total, la clase <10 cm con el 25,66% y la clase 20-29,9 cm con el 25,36%, estas primeras clases aportaron con el 77,78% del total, seguida por las clases 30-39,9 cm con el 11,28%, la clase 40-49,9 cm con el 3,99%, la clase 50-59,9 cm con el 2,52%, la clase 60-60,9 cm con el 2,42% y los >70 cm representado por el 2,01%

Las especies que más contribuyeron a la clase diamétrica 10-19,9 cm son *Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea exorrhiza*, *Iriartea deltoidea*, *Pseudolmedia laevigata* y *Cyathea*

sp., la clase < 10 cm estuvo contribuida por las especies *Socratea exorrhiza*, *Schefflera tipuanica*, *Cyathea sp.*, *Hedyosmum racemosum* y *Euterpe precatoria*, la clase 20-29,9 cm representada por *Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartea deltoidea*, *Guatteria lasiocalyx*, *Elaeagia mariae* y *Ocotea aciphylla*, la clase 30_39,9 cm representada por *Caryocar microcarpum*, *Elaeagia mariae* y *Protium montanum*, la clase 40_49,9 cm representada por *Protium montanum*, *Ocotea aciphylla*, *Ladenbergia oblongifolia* y *Persea pseudofasciculata*, la clase >70 cm fue representada solo por una especie *Ladenbergia oblongifolia*.

La mayor parte del área basal para la localidad de Wayrapata también estuvo representada por las tres primeras clases diamétrica (Fig. 7), la clase 10-19,9 cm con el 25,03% del total, la clase 20-29,9 cm con el 23,54%, la clase < 10 cm representada por el 20,93%, estas tres primeras clases aportaron con un total de 60,51%, asimismo las clase 30-39,9 cm aportó con el 15,58%, la clase 40-49,9 cm con el 4,98%, la clase 60-69,9 cm con el 4,30%, la clase 50-59,9 cm con el 3,93 % y finalmente los >70 cm que aportó con el 1,69%.

Las especies que más contribuyeron a la clase diamétrica 10-19,9 cm fueron *Oenocarpus bataua*, *Pseudolmedia laevigata*, *Helicostylis tomentosa*, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Bathysa obovata*, para la clase 20_29,9 cm *Oenocarpus bataua*, *Helicostylis tomentosa*, *Hieronyma moritziana*, *Pseudolmedia laevigata*, para la clase < 10 cm *Euterpe vel. sp. nov.*, *Miconia centrodesma*, *Cyathea lechleri*, *Miconia splendens*, para la clase 30-39,9 cm *Sloanea pubescens*, *Ocotea aciphylla*, *Helicostylis tomentosa*, *Tapirira guianensis* y para la clase >70 cm que fue representada por una única especie *Protium montanum*.

Esta diferencia que existe entre la estructura horizontal y el área basal de los individuos de las localidades es un patrón común que se presenta, esto debido a que en las tres primeras clases diamétricas se tiene un alto número de individuos y pocos en las clases con valores > 30 cm.

Pero el patrón de la típica “J” invertida no se dio en este estudio y según Lamprecht 1990 y Finegan 1992, solo es característico de los bosques tropicales.

Rollet (1980) indica que el patrón de la “J” invertida en algunos casos se ve influenciada por la topografía, pendiente, exposición así también con cambios de altitud.

Asimismo la tendencia de la relación lineal negativa entre la altitud y la dominancia de individuos de clases dimétricas menores, compatibiliza con el patrón estructural reportado para bosques montanos, donde la tendencia fue el incremento de la dominancia de individuos de diámetros pequeños con respecto a la altitud (Lieberman *et al.* 1996; Gentry 1992; Cuello 1997) pero en el presente estudio la localidad de mamacona que se encuentra en un rango altitudinal mayor tuvo la menor cantidad de dominancia en la primera clase dimétrica (> a 10 cm), aumentando de gran manera en la segunda y tercera clase para posteriormente volver a disminuir, para las localidades de Wayrapata y Santo Domingo se vio un pequeño incremento en la segunda clase diamétrica para luego también disminuir.

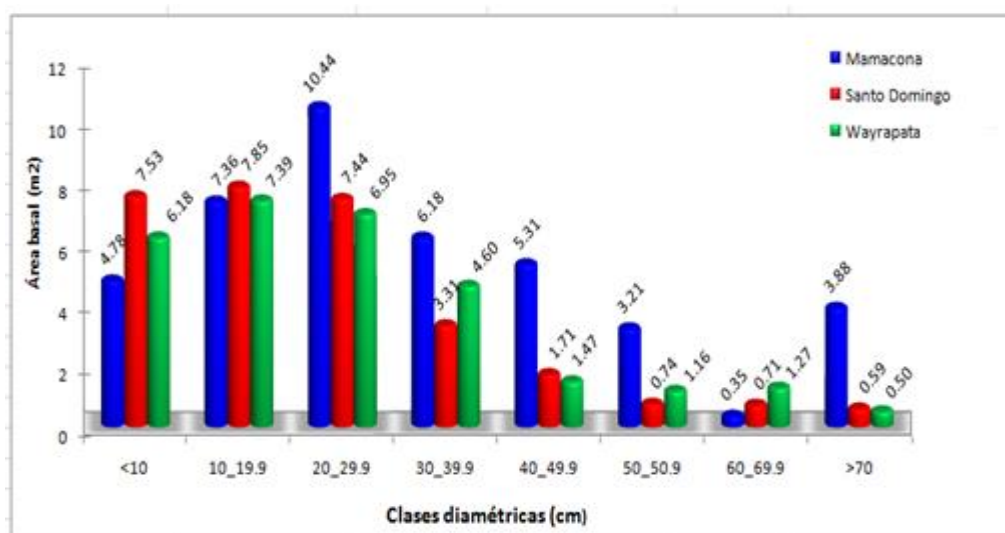


Fig. 7. Suma de áreas basales por clase diamétrica de tres localidades. Los valores del eje x corresponden a clases diamétricas obtenidas a partir del DAP.

Analizando el área basal de los bosques vemos que los diámetro mayores se registran en la localidad de Mamacona que se encuentra a una altura de 1500-1600 m y las especies que representan a estos mayores diámetros son *Protium montanum*, *Richeria grandis*, *Ficus trigona*, *Podocarpus oleifolius* y *Hieronyma alchorneoides*, seguida de Santo Domingo con la sp. *Ladenbergia oblongifolia* y Warapata con la sp. *Protium montanum*, por otra parte es interesante observar que con el aumento de la altitud el área basal de las clases diamétricas también va aumentando.

6.1.4.1.2. Densidad

Al realizar un análisis de la distribución diamétrica de un bosque, se tiene una buena medida para tener resultados del estado sucesional del mismo. En la distribución de las clases diamétricas de cada una de las localidades se observa que en la localidad de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata muestran curvas en formas de “jota invertida”, por lo cual cumplen con la teoría que dice, que la abundancia disminuye con el incremento de tamaño diamétrico (fig. 22). Además se vio para las tres localidades, que en las tres primeras clases diamétricas se encuentra la mayor cantidad de individuos.

En la localidad de Santo Domingo se presentó mayor cantidad de individuos de la clase < a 10 cm el cual tiene el 80.7% y las especies más representativas fueron; *Socratea exorrhiza*, *Schefflera tipuanica*, *Cyathea sp.* y *Hedyosmum racemosum*, la clase diamétrica 10-19,9 estuvo representada por el 13,6% de los individuos y las especies más representativas fueron; *Socratea exorrhiza*, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Pseudolmedia laevigata* y *Cyathea sp.*, en la clase diamétrica 20-29,9 las especies con mayor importancia fueron *Dictyocaryum lamarckianum* e *Iriartea deltoidea* representada por el 4,4% de los individuos (Fig. 8).

En la localidad de Wayrapata la clase diamétrica < a 10 cm estuvo representada por el 82,8% de los individuos y las especies más importantes fueron; *Miconia centrodesma*, *Euterpe sp.* y *Cyathea lechleri*, la clase diamétrica 10-19,9 cm representada por el 11,2% de los individuos y las especies más representativas fueron; *Oenocarpus bataua*, *Pseudolmedia laevigata* y *Bathysa obovata*, la clase diamétrica 20-29,9 cm representada por el 4,2% de los individuos y las especies más importantes fueron; *Oenocarpus bataua* y *Helicostylis tomentosa* (Fig. 8).

En la localidad de Mamacona la clase diamétrica < a 10 cm estuvo representada por el 74,3% de los individuos y las especies más importantes fueron; *Piper percostatum*, *Psychotria tinctoria*, *Hedyosmum racemosum* y *Miconia centrodesma*, la clase diamétrica 10-19,9 cm estuvo representada por el 14,6% de los individuos y las especies más representativas fueron; *Dictyocaryum lamarckianum*, *Cyathea caracasana* y *Alchornea glandulosa*, la clase diamétrica 20_29,9 la especie más importantes

fueron; *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium montanum* y *Hieronyma alchorneoides* representando el 7,2% de los individuos, la clase diamétrica > a 70 cm represento el 0,3 % del total de los individuos y la especie más representativa fue *Ficus trigona* (Fig. 8).

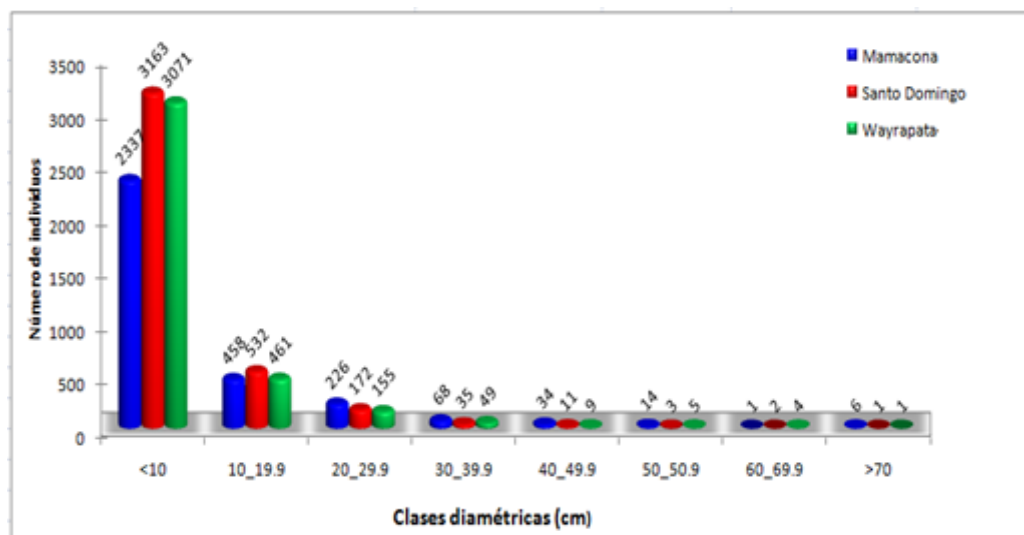


Fig. 8. Número de individuos por clase diamétrica de tres localidades. Los valores del eje x corresponden a clases diamétricas obtenidas a partir del DAP.

En este análisis de la densidad de individuos las tres localidades, muestran la existencia de una buena regeneración natural (J invertida) existiendo por tanto una disminución del número de individuos casi en forma geométrica a lo largo de las clases con diámetros sucesivamente mayores, lo cual muestra una reserva de individuos que son lo suficientemente abundantes como para sustituir a individuos grandes cuando mueren, además el crecimiento de los individuos implica un incremento en los niveles de competencia y solo una parte de la comunidad llega a la madurez, pereciendo el resto (Valerio & Salas 1997).

6.1.6.2. Estructura vertical

En base al análisis de la estructura vertical, se muestra que en las tres localidades hubo una relación en la distribución de las alturas, donde la mayor cantidad de individuos se halla concentrada en las dos primeras clases altimétricas, disminuyendo a medida que va aumentando el tamaño.

En la localidad de Mamacona se presenta una curva en forma de “jota invertida” donde la primera clase altimétrica < 5 m es en donde se encuentra el 38,5% de los individuos y

las especies que mas la representan son; *Psychotria tinctoria*, *Piper percostatum*, *Hedyosmum racemosum* y *Psychotria coneophoroides*.

El 32,1% de individuos está representada dentro de la clase altimétrica 5-9,9 m en donde las especies que la representan son; *Miconia centrodesma*, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Alchornea glandulosa*, *Cyathea caracasana*, *Hedyosmum racemosum* y *Piper percostatum*.

El 4,4% de individuos se encuentra en la clase 10-14,9 m y las especies mas representativas son; *Dictyocaryum lamarckianum*, *Alchornea glandulosa*, *Miconia centrodesma* y *Protium montanum*.

El 7,8% de los individuos se encuentra en la clase 15_19,9 m y las especies que la representan son; *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium montanum*, *Hieronyma alchorneoides* y *Endlicheria vel sp. nov.*

En la clase altimétrica 20-24.9 m se encuentra el 3.1% de los individuos y las especies que la representan son; *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium montanum*, *Hieronyma alchorneoides*, *Endlicheria CMG 2559* y *Sloanea multiflora*.

En la clase 25-29.9 m se halla el 0,6% de individuos y las especies que la representan son; *Protium montanum* y *Dictyocaryum lamarckianum*.

Finalmente la clase altimétrica >30 m se halla el 0.1% de los individuos y las especies más importantes son; *Podocarpus oleifolius* y *Prunus integrifolia* (Fig. 9).

En los bosque de esta localidad la gráfica de las diferentes clases altimétricas representa la forma de una jota invertida, pero Cabrera (2004) que también realizo un estudio en esta localidad encontró una grafica en forma de campana, esto puede deberse al tipo de metodología aplicada, pero la grafica de jota invertida es apoyado por Rollet (1980) indicando que el tamaño y el número de individuos va disminuyendo conforme aumenta la altura.

Las especies *Psychotria tinctoria*, *Piper percostatum* y *Hedyosmum racemosum* muestran una buena regeneración, posiblemente a que estas especies son tolerantes a

la sombra (Grau & Brown 1998; Markesteijn 2007) pero *Dictyocaryum lamarckianum*, *Miconia centrodesma*, *Alchornea glandulosa* y *Cyathea caracasana* que son característico de este tipo de bosques se encuentra en casi todas las clases altimétricas menos en el primero, debido a la falta de incidencia de luz en el sotobosque, ya que según Terborgh (1985) en los bosques húmedos neotropicales la luminosidad varía y es determinante en la distribución de las especies que viven en distintos niveles del dosel, entonces estos estratos se describen como agrupaciones de individuos que han encontrado los niveles de energía adecuados para sus necesidades y por lo tanto han expresado plenamente su modelo arquitectural con la presencia de copas amplias (Valerio & Salas 2001)

Para la localidad de Santo Domingo en la primera clase altimétrica < 5 m se halla el 20,8% de los individuos en la cual las especies más representativas son; *Cyathea sp.*, *Cyathea bipinnata*, *Schefflera tipuanica*, *Socratea exorrhiza* y *Hedyosmum racemosum*.

En la clase 5-9,9 m se encuentra el 49,3% de los individuos y las especies mas representativas son; *Schefflera tipuanica*, *Socratea exorrhiza*, *Cyathea sp.*, *Miconia punctata* y *Bathysa obovata*.

En la clase 10-14.9 m se encuentra el 15,5% de los individuos y las especies que la representan son; *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatoria*, *Pseudolmedia laevigata*, *Graffenrieda emarginata* y *Dictyocaryum lamarckianum*.

En la clase 15-19,9 m se halla el 7,4% de los individuos y las especies que la representan son; *Socratea exorrhiza*, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartea deltoidea*, *Ocotea aciphylla* y *Pseudolmedia laevigata*

El 1,7% de los individuos se encuentra representada en la clase 20-24,9 m y las especies que la representan son; *Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatoria* y *Alchornea triplinervia*.

Y finalmente el 0,2% de los individuos se halla la clase altimétrica 25-29,9 m y las especies que la representan son; *Protium montanum*, *Dictyocaryum lamarckianum* y *Alchornea glandulosa* (Fig. 9).

En estos bosques la grafica mostro una curva acampanada, datos similares fueron registrados por (Chapi 2008; Serrano 2003; Teran 1997), este tipo de grafica es posible a que la sombra impide el establecimiento de nuevos individuos y los pocos establecidos pudieron haber aprovechado las perturbaciones naturales (caída de los árboles) (Lindenmaier & Budke 2006), estas especies pioneras y de larga vida presentes para esta localidad son; *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium montanum*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatoria* y *Alchornea triplinervia*, las mismas que fueron encontradas por Vargas (1996), aunque estas sean las pioneras para esta localidad no superan los 30 m de altura, posiblemente por características de las pendiente que posee, las especies *Cyathea sp.*, *Cyathea bipinnata*, *Schefflera tipuanica* y *Hedyosmum racemosum* aunque no se encuentren entre las más altas mostraron una regeneración normal ya que se encuentran en las dos primeras clases altimétricas.

En la localidad de Wayrapata la clase altimétrica < 5 m representa al 28,8% de los individuos y las especies más importantes son; *Cyathea lechleri*, *Miconia centrodesma*, *Euterpe vel. sp. nov.*, *Geonoma orbignyana* y *Bathysa obovata*.

En la clase 5-9,9 m se halla el 32,7% de los indiv. y las especies que la representan son; *Miconia centrodesma*, *Bathysa obovata*, *Graffenrieda emarginata*, *Pseudolmedia laevigata*, *Euterpe vel. sp. nov.* y *Cyathea lechler*.

En la clase 10-14,9 m se encuentra el 14,2% de los indiv. y las especies que la representan son; *Euterpe vel. sp. nov.*, *Oenocarpus bataua*, *Miconia splendens*, *Miconia centrodesma* y *Pseudolmedia laevigata*.

En la clase 15_19,9 m representa al 9,0% de los indivs. y las especies que la representan son; *Pseudolmedia laevigata*, *Euterpe vel. sp. nov.*, *Oenocarpus bataua*, *Ocotea aciphylla* y *Bathysa obovata*.

En la clase 20-24,9 m se encuentra el 3,2% de los indivs. y las especies que la representan son; *Helicostylis tomentosa*, *Oenocarpus bataua*, *Ocotea aciphylla*, *Tapirira guianensis* y *Endlicheria metallica*.

La clase 25_29.9 m se halla el 2.8% de los indiv. y las especies que la representan son; *Oenocarpus bataua*, *Sloanea pubescens*, *Helicostylis tomentosa*, *Ocotea aciphylla* y *Dictyocaryum lamarckianum*.

Y finalmente el 1,6% de los individuos se encuentra representada en la clase altimétrica >30 m y las especies que la representan son; *Oenocarpus bataua*, *Protium montanum*, *Peudolmedia laevigata* y *Helicostylis tomentosa* (Fig. 9).

En la localidad de Wayrapata las clases altimétricas del bosque también mostraron una forma acampanada, siendo que los individuos de esta localidad alcanzaron las mayores alturas, en estudios realizados por (Seidel 1995; Flores *et al.* 2002; Ticona 2008) también encontraron las mismas características e indican que posiblemente este patrón responda a la baja altitud en la que se encuentran. Las especies que alcanzaron mayores alturas fueron *Oenocarpus bataua*, *Protium montanum*, *Peudolmedia laevigata* y *Helicostylis tomentosa*.

Al analizar del número de individuos en lianas, se pudo observar que en la localidad de Mamacona existen 113 individuos representando el 3,6%, para la localidad de Santo Domingo se tuvieron a 199 individuos que representa el 5,1% y la localidad de Wayrapata tuvo 292 individuos que representa el 7,8% de los individuos de lianas (Fig. 9).

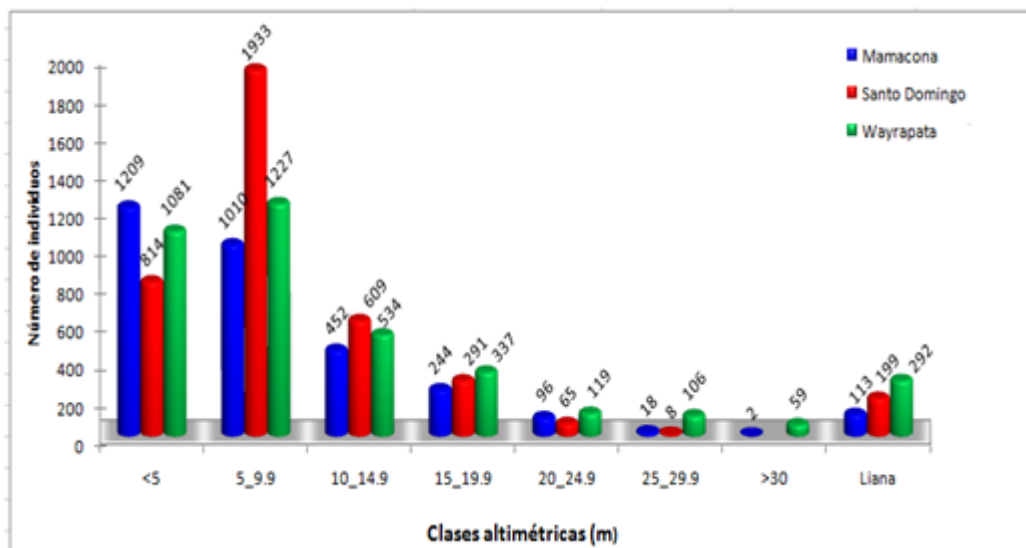


Fig. 9. Número de individuos según la clase altimétrica, registrada en las tres localidades.

También se realizaron análisis de las alturas máximas alcanzadas por cada una de las parcelas (Fig. 10), en la cual se pudo observar que en cuatro parcelas (5, 6, 7, 9) de la localidad de Wayrapata tuvieron alturas mayores > a 30 m, en la localidad de Santo domingo las alturas decrecieron, la altura máxima que alcanzo a medir fue < a 27 m y tres de sus parcelas tuvieron alturas menores a 20 m, en la localidad de Mamacona la parcela N° 5 tuvo una mayor altura, llegando a alcanzar los 35 m, pero las demás parcelas no llegaron a alcanzar los 27 m.

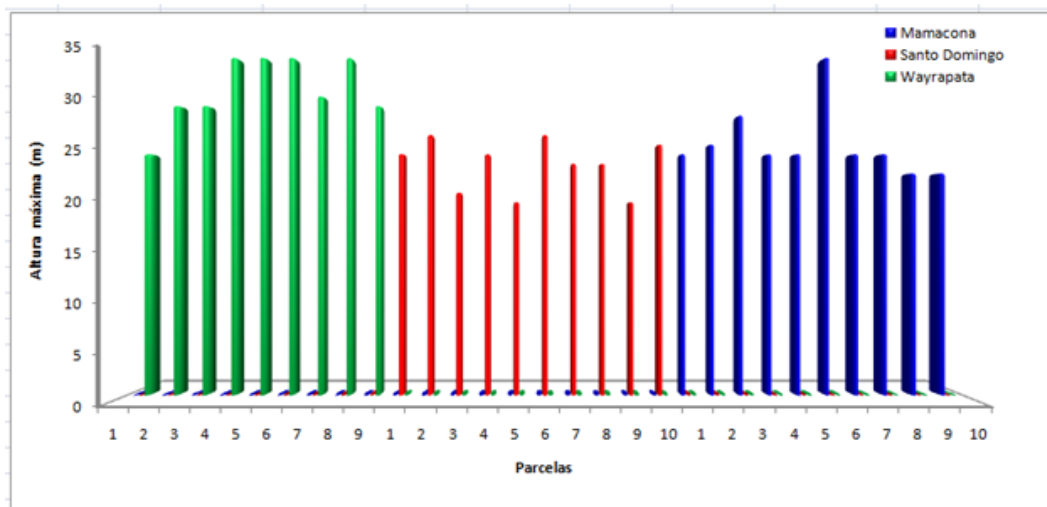


Fig. 10. Alturas máximas alcanzadas de las parcelas, en las localidades.

6.2. Diversidad

6.2.1. Diversidad Alfa

6.2.1.1. Riqueza y diversidad de especies

La riqueza y la diversidad fueron estudiadas en dos diferentes niveles, a nivel de Localidades y a nivel de parcelas.

6.2.1.1.1. Riqueza a nivel de localidades

Los resultados que se obtuvieron al analizar los datos para cada una de las localidades, muestran que la localidad de Wayrapata es la que presenta mayor cantidad de riqueza con 314 especies distribuidas en 165 géneros, 71 familia, seguida por la localidad de Santo Domingo con 258 especies distribuidas en 146 géneros, 63 familias y finalmente

la localidad de Mamacona que es la que presentó la menor cantidad de especies con 195 especies, distribuidas en 104 géneros, 56 familias (Figura 11).

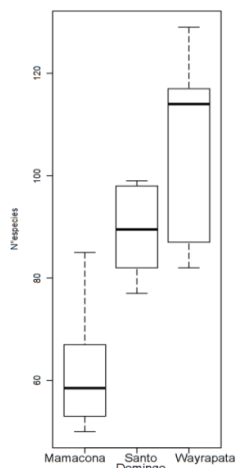


Fig. 11. Estimación de la riqueza de especies a nivel de localidades por el método de diagrama de caja. La línea horizontal en el diagrama de barras indica la mediana, el margen superior e inferior del diagrama indican los percentiles 25 y 75 la barra superior e inferior indican los percentiles 10 y 90 respectivamente.

Para diferenciar y entender mejor los resultados se realizó el análisis estadístico de Kruskal-Wallis, como se puede observar en el cuadro 16 los valores de P obtenidos para la riqueza tanto de familias, géneros y especies nos indican que las diferencias entre las tres zonas son realmente significativas, confirmando de esta forma que la riqueza de una localidad no se puede comparar con la de otra.

Cuadro 16. Análisis de Kruskal-Wallis (P 0.05%) realizada para comparar familia, género y especies de las tres localidades.

| | Mamacona | Santo Domingo | Wayrapata | Kruskal-Wallis |
|----------|-----------------|----------------------|------------------|-----------------------|
| Familia | 29,5±4,01 | 34±3,62 | 40,67±4,06 | 0,00022 |
| Género | 44,4±6,87 | 66,30±7,21 | 72,67±10,36 | 0,000069 |
| Especies | 61±7,21 | 88,8±10,36 | 104±17,65 | 0,00012 |

6.2.1.1.2. Riqueza a nivel de parcelas

Al realizar una comparación de las curvas de acumulación (rarefacción) de especies-individuos de las 29 parcelas (Fig. 13), se obtuvo que la parcela W_2 que se encuentra en la localidad de Wayrapata fue la que registro una mayor riqueza, seguida por las parcelas W-4, W_5, W_1 y W_3, que también se encuentran en la misma localidad,

asimismo la parcela M_2 localizada en Mamacona fue la que obtuvo una menor riqueza con respecto a las otras.

En cuanto a la parcela que registró una mayor abundancia (Fig. 13), fue la parcela W_3 que se encuentran en Wayrapata seguida por W_1, W_2, Sto. D_9 y W_9 y la parcela que presento menor abundancia fue la parcela M_3 que se encuentra en Mamacona.

La riqueza registrada en Wayrapata fue de 314 especies distribuidas en 165 géneros, 71 familias, la parcela número 2 de esta localidad (Fig. 12), registró 129 especies, 89 géneros y 49 familias. El género Miconia es la que presenta mayor riqueza con 7 especies, seguida de Pouteria con 5 especies, Ocotea y Myrcia cada una con 4 especies y finalmente se encuentran los géneros Cyathea, Inga, Nectandra y Pourouma con 3 especies cada una.

Asimismo la parcela 4 de esta localidad presento 119 especies y 79 géneros, en el cual el género Miconia también presento la mayor riqueza con 8 especies seguida por los géneros Endlicheria, Inga, Myrcia, Ocotea y Psychotria con 4 especies cada una respectivamente (Fig. 12).

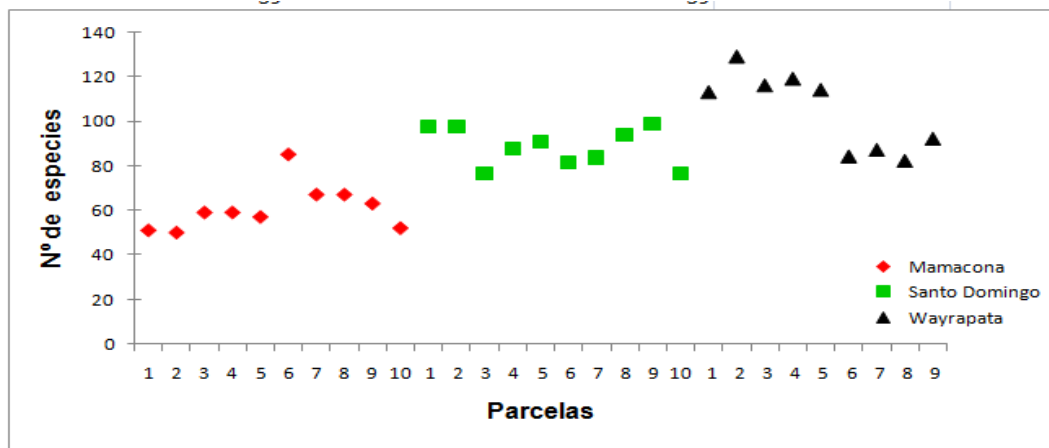


Fig. 12. Riqueza de especies a nivel de parcelas en las Localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata.

Finalmente se encuentra las parcela 3 con 116 especies y 77 géneros y la parcela 5 con 114 especies y 81 géneros en estas dos parcelas el género con mayor riqueza fue Miconia con 9 (parcela 3) y 7 (parcela 5) especies, Ocotea con 6 y 4 especies, Pouteria con 4 y 5 especies y Endlicheria que presenta 4 especies para cada parcela.

Según Fuentes *et al.* (2004) en Paujeyuyo que se encuentra en una altura de 1200 a 1400m (ANMI Apolobamba) registró a 23 familias y 54 especies con DAP \geq 2.5 cm en una superficie de 0.1 ha esta riqueza observada fue muy baja en comparación con el presente trabajo, pero Macias & Fuentes (2008) registraron a 87 y 95 especies en alturas de 1240 y 1290 m, las cuales son casi similares a las registradas en cada una de las nueve parcela estudiadas en la localidad de Wayrapata

Aunque la riqueza de especies y familias sean casi similar, existe una gran diferencia en cuanto a las familias y especies más importantes. Los mismos autores registraron como las familias más importantes a Rubiaceae, Melastomataceae, Euphorbiaceae, Moraceae y Piperaceae mientras que en el presente trabajo se registró como las cinco familias más importantes a Melastomataceae, Lauraceae, Arecaceae, Rubiaceae y Moraceae.

Asimismo Macias & Fuentes (2008) registraron como las especies mas importantes a *Miconia affinis*, *Hieronyma alchorneoides*, *Acalipa stenoloba*, *Cyathea pungens*, y *Perebeae guianensis* en el presente trabajo se registro a *Miconia centrodesma*, *Euterpe sp.* *Cya thea lechleri*, *Bathisia obovata* y *Pseudelmedia laevigata*.

Esta diferencia que existe en cuanto al tipo de especies se debe a que las especies amazónicas representan un porcentaje importante de flora hasta los 1.500 m (Gentry 1995), tanto en número de especies como en abundancia y a medida que aumenta la altitud estas se hacen menos frecuentes o desaparecen y se mezclan con la especies montanas típicas (Gentry 1995; Navarro 2002).

Además otro de los factores que contribuye a la heterogeneidad y la gran riqueza florística son las perturbaciones naturales de los bosques, debido a que ocasionan aperturas en el dosel, dando lugar a mosaicos de diferentes fases de sucesión y microambientes favorables para el establecimiento de especies colonizadoras (Ibisch *et al.* 2003; Stern 1995).

Para la localidad de Santo Domingo la parcela con mayor riqueza fue Sto. D_2 seguida por las parcelas Sto. D_1 y Sto. D_8 y la de menor riqueza fue la parcela Sto.D_10, la

parcela que presentó mayor abundancia fue Sto. D_9 y la de menor abundancia fue la Sto.D_7 (Fig. 13).

Esta localidad registro una riqueza 258 especies, distribuidas en 146 géneros, 63 familias y la parcela que presento mayor riqueza fue la número 9 (SD_2) (Fig. 12), en la cual se registro a 99 especies, 69 géneros y 39 familias pero, Macia & Fuentes (2008) registro a 68 especies en una altura de 1385 m en la cordillera de Mocetenes en una parcela de 0,1 esta diferencia en la riqueza podría deberse a que la investigación realizada por estos autores se restringe a manchas aisladas con una extensión aproximada de entre 0,1 a 0,5 ha.

Pero también esta alta riqueza en nuestro estudio podría deberse a la forma de instalación de las parcelas, Condit *et al*, (1996, cit. en Berry 2002) menciona que si se muestrea una parcela rectangular y se mantiene constante el área, se obtiene un número de especies sucesivamente más grande que una parcela cuadrada.

Para la localidad de Mamacona la parcela con mayor riqueza fue la parcela M_6, seguida por las parcelas M_7, M_ 8, M_9 y la de menor riqueza la parcela M_2, la parcela que presentó mayor abundancia para esta localidad fue la M_7 y la de menor abundancia fue la M_3 (Fig. 13).

Mamacona presento una riqueza de 195 especies, distribuidas en 104 géneros y 56 familias.

La mayor cantidad de riqueza se registro en la parcela número 6 (M_P6) (Fig. 12) con 35 familias, 59 géneros y 85 especies, Loza (2008) en dos parcelas cada una de 0.1 ha ubicadas a una altura de 1.580 - 1.588 m encontró una riqueza similar a la del presente trabajo, registrando a 94 especies y 41 familias siendo que las especies *Tapirira guianensis* subsp. *Subandina*, *Ficus guianensis*, *Guatteria lasiocalyx*, *Psychotria tinctoria*, *Prestoea acuminata* y *Ocotea* IL 326 fueron las especies ecológicamente más importantes.

Entre las familias más importantes registro a: Lauraceae, Poaceae, Rubiaceae, Anacardiaceae, Moraceae y Arecaceae, pero Gentry (1995 actualizada por Phillips &

Miller 2002) en parcelas ubicadas a una altura de 1520-1560 halló una riqueza más alta, registrando así a 159 especies y 44 familias.

Este último caso podría deberse a que, aunque el tamaño de parcela sea de 0,1 ha el tipo de método utilizado fue diferente ya que utilizó un transecto de 2 x 500 m lo cual según (Phillips & Miller 2002) implicaría abarcar mayor número de ambientes y así registrar mayor número de especies raras.

Como se ve en los datos la riqueza de cada Localidad fue disminuyendo a medida que se incrementaba la altitud, mismo patrón que fue observado para la riqueza de especies de las parcelas, ya que resultados encontrados a nivel de parcelas como de localidades nos muestran grandes diferencias en la riqueza.

También Stevens (1992) menciona que la riqueza local de especies en ecosistemas montañosos tropicales se incrementa por la dispersión de especies desde sus zonas núcleo hacia otros hábitats, esto dependiendo del grupo de cada planta.

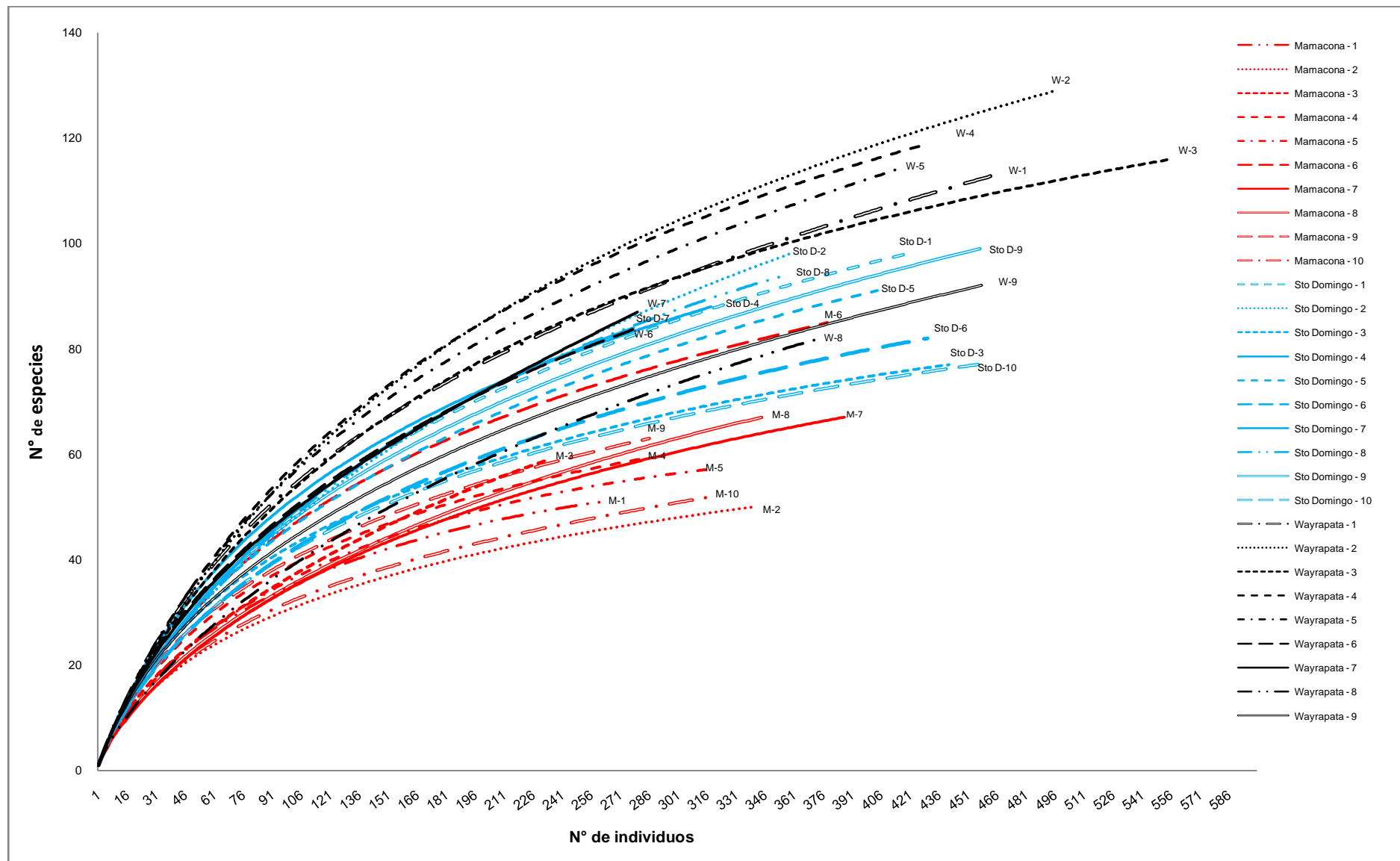
Asimismo los factores climáticos son determinantes, así la humedad es el factor ambiental más importante que determina la distribución, composición de especies y el crecimiento de los bosques (Wadsworth 2000).

De la misma forma otros factores que determinan la riqueza de especies son: la ubicación geográfica, variaciones de temperatura, precipitación, disponibilidad de luz, tipo de suelo (Gentry 1988), las cuales son muy variables de un lugar a otro.

La curva aleatorizada de acumulación también muestra que algunas curvas tuvieron tendencias a adquirir una curva asintótica o asemejarse a esta, indicando que las muestras que se tomaron son las adecuadas para explicar la riqueza.

Las que mostraron esta tendencia fueron las parcelas (Fig. 13) M_1, M_2, M_4, M_5, M_6, M_7 M_8 y M_10 para la Mamacona, las parcelas Sto. D_1, Sto. D_3, Sto. D_6, Sto. D_9 y Sto. D_10 para Santo Domingo y las parcelas w_2 w_3 w_4 w_9 para Wayrapata, por lo cual el esfuerzo de muestreo en estas parcelas resulta suficiente.

Fig. 13. Curvas de rarefacción obtenidas para las parcelas de las tres localidades en estudio (Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata)



También vemos que las localidades que alojan mayor número de individuos pueden mantener una mayor cantidad de especies que los que cuentan con menor número de individuos, pues los bosques de la localidad de Wayrapata resultaron ser sitios con mayor riqueza en especies, y presentan una tendencia al aumento del número de especies conforme aumenta el número de individuos.

Para la localidad de Santo Domingo y Mamacona en un menor grado presenta un incremento en el número de especies conforme aumenta el número de individuos y en algunos casos estas curvas tiende a mantenerse horizontal, sin presentar mayor aumento en el número de especies registradas.

Según Denslow (1995) las curvas de rarefacción también se utilizan para comparar los cambios en diversidad y densidad, generalmente en bosques templados esta curva alcanza un curso horizontal rápidamente; en bosques tropicales por el contrario, por su alta diversidad, la curva se mantiene en constante aumento (Mostacedo & Fredericksen 2000).

6.2.1.1.3. Diversidad a nivel de localidades

El índice de Simpson nos muestra que la localidad que presenta mayor dominancia es Mamacona seguida de Santo Domingo y por ultimo Wayrapata (Cuadro 17) (Fig. 14). Las especies más dominantes que estarían influyendo en el alto valor de la localidad de Mamacona son; *Dictyocaryum lamarckianum* con un área basal de 7,23 m²/ha que representa en 17,43% del total del área basal y *Protium montanum* con 4,83 m²/ha que representa el 11,63% del área basal,

El índice inverso de Simpson (1/D) (Cuadro 17) (Fig. 14) que es el más sensible a la abundancia de especies, mostro un valor mayor de diversidad para Wayrapata (1/D=70,62), también seguida de Santo Domingo (1/D=49,14) y por ultimo Mamacona (1/D=29,52).

Para el índice de Shannon-Wiener (H') (Cuadro 17) (Fig. 14) la localidad que presento una mayor diversidad también fue Wayrapata (H'=4,89) seguida de Santo Domingo (H'=4,59) y mostrando un menor valor para Mamacona (H'=4,09), además nos indica

que todas las especies presentes en las localidades están representadas casi por un mismo número de individuos

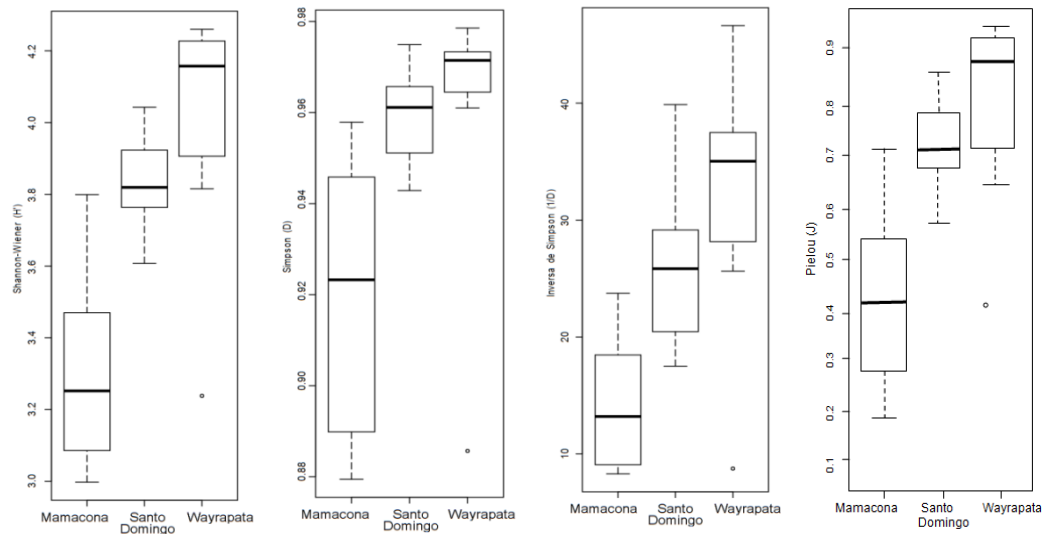


Fig. 14. Estimación de la diversidad a nivel de localidades por el método de diagrama de caja. Se muestra análisis para los índices de Shannon-Wener, Simpson, Inversa de Simpson y Pielou. La línea horizontal en el diagrama de barras indica la mediana, el margen superior e inferior del diagrama indican los percentiles 25 y 75 respectivamente, la barra superior e inferior indican los percentiles 10 y 90. Los círculos abiertos representan especies con valores extremos.

Para el índice de Pielou (J') (Cuadro 17) (Fig. 14) la localidad con una distribución equitativa de la diversidad es Wayrapata ($J'=0,85$), seguida de Santo domingo ($J'=0,83$) y Mamacona ($J'=0,78$) mostrando también valores poco superiores, este índice que representa la homogeneidad de la distribución y densidad de las especies, indica que el valor más bajo corresponde a la altitud de 1500 – 1600 m en la que se encuentra Mamacona, además este bajo valor encontrado se debe a la abundancia de la especie *Dictyocaryum lamarckianum*, *Piper percostatum* y *Psychotria tinctoria* registradas dentro de algunas parcelas.

Cuadro 17. Índices de diversidad empleados para el estudio de la diversidad.

| Localidad | Nº de Individuos | Riqueza | Índice de Shannon (H') | Inversa de Simpson (1/D) | Índice de Simpson (D) | Índice de Pielou (J') |
|---------------|------------------|---------|------------------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------|
| Mamacona | 3144 | 195 | 4,09 | 29,52 | 0,03 | 0,78 |
| Santo Domingo | 3919 | 258 | 4,59 | 49,14 | 0,02 | 0,83 |
| Wayrapata | 3755 | 314 | 4,89 | 70,62 | 0,01 | 0,85 |

Los valores del cuadro 18 indican que la diversidad de especies en la localidad Wayrapata muestra una distribución de 3.99 (H') y presenta una equidad de 0.86 (J'),

Santo Domingo también presenta una distribución (3.82 H') y una equidad (0,85 J') casi similar a la de Wayrapata, pero la localidad de Mamacona presentó una distribución menor (3,29 H') y una equidad (0,80 J'), confirmando de esta manera que aparte de ser la localidad menos diversa también es la que presenta una menor distribución.

Cuadro 18. Análisis estadístico y correlación de los diferentes índices empleados para el estudio de la diversidad.

| Índice | Mamacona | Santo Domingo | Wayrapata | Kruskal-Wallis (P 0.05%) |
|-------------------------|------------|---------------|-------------|--------------------------|
| Altitud m.s.n.m.m | 1500-1600 | 1400-1500 | 900-1400 | |
| Nº de parcelas | 10 | 10 | 9 | |
| Shannon-Wiener (H') | 3,29±0,26 | 3,82±0,14 | 3,99±0,33 | 0,00019 |
| Inverso de Simpson(1/D) | 15,03±6,33 | 27,92±8,22 | 35,72±13,16 | 0,0009921 |
| Pielou (J') | 0,80±0,05 | 0,85±0,02 | 0,86±0,05 | 0,0068 |

El cuadro 18 también muestran que existe una correlación entre la altitud de las localidades y los índices de diversidad, ya que al aumentar la altura disminuyen los valores de los índices, principalmente entre Wayrapata y Mamacona esto debido a que existe una clara diferencia entre estas dos zonas, además al comparar la superficie muestreada vemos que esta no tiene mucha relevancia ya que para la localidad Wayrapata se muestreó una superficie de 0.9 ha y para las otras localidades a 1 ha, asimismo los valores de las medias de estos índices al compararlos no varían mucho pero si la desviación estándar.

6.2.1.1.4. Diversidad a nivel de parcelas

Los valores encontrados con el índice de Simpson nos muestran que las parcelas con mayor diversidad son la parcela 10 (D=0,12), 7 (D=0,11), 2 (D=0,11) las cuales se encuentran en la localidad de Mamacona y la parcela 8 (D=0,11) de la localidad de Wayrapata, las que presentan una menor diversidad son las parcelas 1, 4, 5 (D=0,02) pertenecientes a la localidad de Wayrapata y la parcela 3 (D=0,02) perteneciente a la localidad de Santo Domingo. (Fig. 16, Anexo 4).

Las especies más dominantes que estarían influyendo en el alto valor de la parcela 10 son 8, entre las más importantes están; *Richeria grandis* 0,59m²/0,1ha (21,98%),

Chaetocarpus myrsinites 0,20m²/0,1ha (7,43%), *Hedyosmum racemosum* 0,16m²/0,1ha (5,86%), en la parcela 7 son 7 sp. las más representativas son; *Hieronyma alchorneoides* 0,48m²/0,1ha (13,40%), *Hirtella triandra* 0,41m²/0,1ha (11,36%), *Protium montanum* 0,40m²/0,1ha (11,09%), para la parcela 2 son 6 sp. las más importantes estas son; *Dictyocaryum lamarckianum* 1,78m²/0,1ha (36,81%), *Protium montanum* 0,82m²/0,1ha (16,88%), *Alchornea glandulosa* 0,37m²/0,1ha (7,63%), *Helicostylis towarensis* 0,32 m²/0,1ha (6,66%) y para la parcela 8 de Wayrapata son 6 las especies dominante entre estas están; *Oenocarpus bataua* 0,82m²/0,1ha (26,92%), *Machaerium multifoliolatum* 0,32m²/0,1ha (10,51%), *Euterpe sp.* 0,27m²/0,1ha (8,96%) y *Sloanea pubescens* 0,23m²/0,1ha (7,69%).

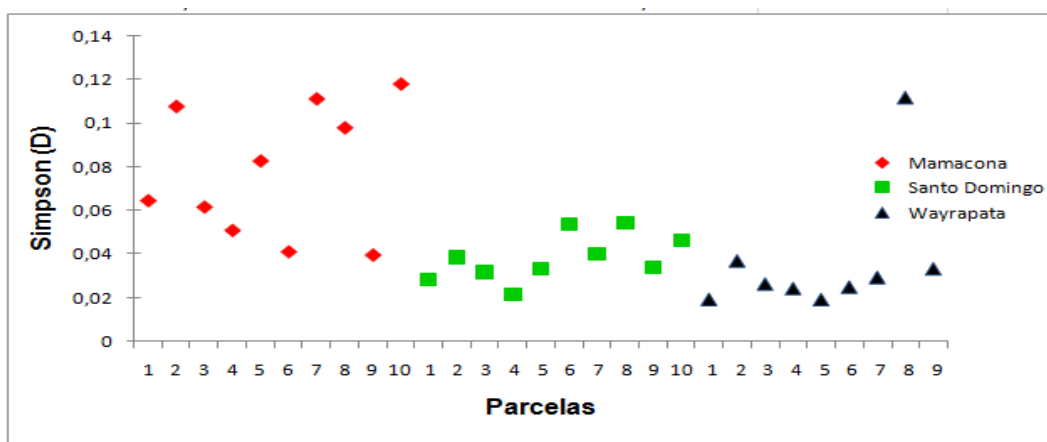


Fig. 15. Índice de Simpson de cada parcela en las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata.

De acuerdo a los valores del Índice inverso de Simpson ($1/D$) se halló como las más diversas a las parcelas 1 ($1/D=51,42$) y 5 ($1/D=51,81$) de la localidad de Wayrapata, la parcela 4 ($1/D=45,45$) de la localidad de Santo Domingo y las que presentaron valores menores fueron la parcela 10 ($1/D=8,49$), 7 ($1/D=9,01$), 2 ($1/D=9,30$), de Mamacona y la parcela 8 ($1/D=8,93$) de la localidad de Wayrapata (Fig. 17, Anexo 4).

En estas últimas parcelas las especies que influyen para que los valores sean bajos son; *Richeria grandis* (22%), también en la parcela N° 10 y en la parcela N° 7 *Hieronyma alchorneoides* (13%), *Hirtella triandra* (11%), *Protium montanum* (11%), en la parcela N° 2 *Dictyocaryum lamarckianum* (37%), *Protium montanum* (17%) y en la parcela 8 de Wayrapata *Oenocarpus bataua* (27%) y *Machaerium multifoliolatum* (11%).

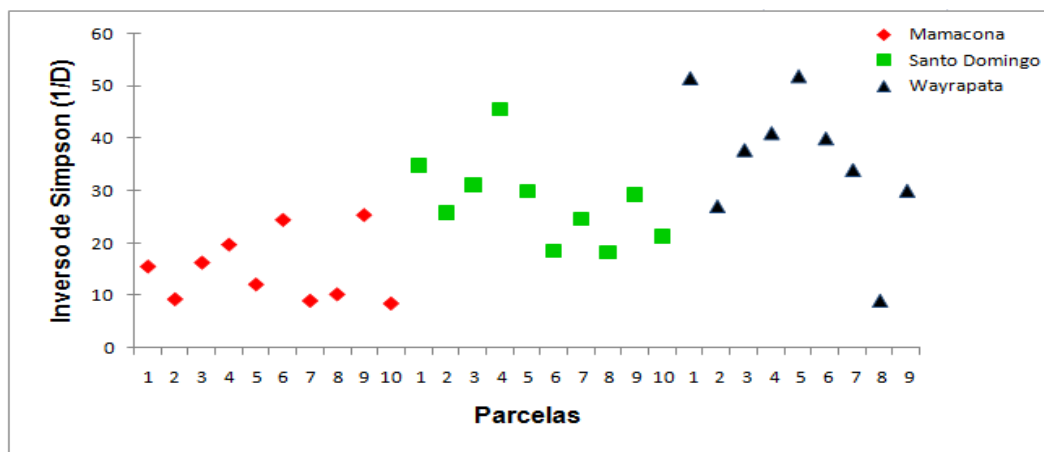


Fig. 16. Índice inverso de Simpson (1/D) de cada parcela en las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata.

El índice de Shannon-Wiener (H') nos indica que las parcelas con mayor diversidad y las que están representadas casi por el mismo número de individuos están en Wayrapata y son la parcela 4 ($H'=4.26$), 5 ($H'=4.25$), 1($H'=4.21$), 2 ($H'=4.19$) y 3 ($H'=4.26$), para Santo Domingo las parcelas 4 ($H'=4,04$), 1 ($H'=3,98$),9 ($H'=3,92$) y 5($H'=3,86$), para Mamacona son la parcela 9($H'=3,59$) 4($H'=3,47$), 3($H'=3,32$) y 1($H'=3,27$) y el valor más bajo se tuvo en la parcela 7($H'=3,09$) de la localidad de Mamacona (Fig. 15, Anexo 4).

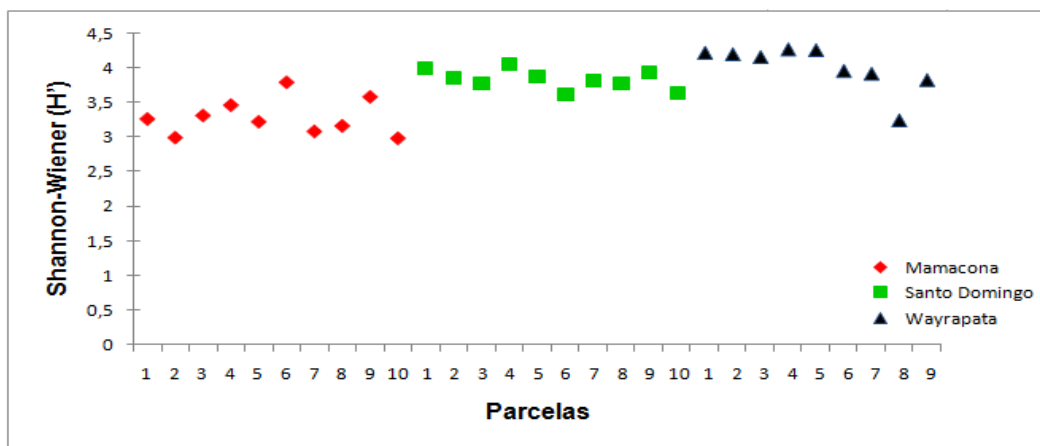


Fig. 17. Índice de Shannon-Wiener de cada parcela en las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata.

De acuerdo al índice Pielou (J), todas las parcelas fueron proporcionales a la diversidad (H') y las que presentaron una distribución más equitativa son la parcela 5 ($J'=0,90$) de la localidad de Wayrapata y la parcela 4 ($J'=0,90$) de la localidad de Santo Domingo. Las que presentaron una menor equitatividad fueron las parcelas 7 ($J'=0,73$), 8

($J'=0,75$), 10 ($J'=0,76$), 2 ($J'=0,77$) en Mamacona y la parcela 8 ($J'=0,84$) de Wayrapata (Fig. 18, Anexo 4).

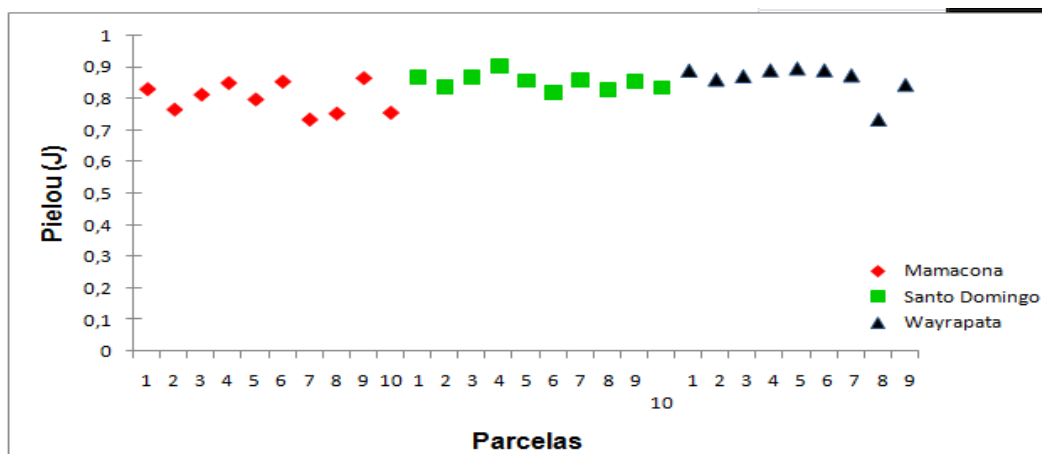


Fig. 18. Índice de Pielou (J) de cada parcela en las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata.

Al realizar una comparación entre todos estos índices vemos que el inverso de Simpson ($1/D$) también ordena las parcelas casi del mismo modo que el índice de Pielou.

En general se puede decir que las parcelas N° 5 de la localidad de Wayrapata y la N° 4 que pertenece a Santo Domingo, tienen los valores registrados más altos de diversidad.

Además hay que observar que de acuerdo al índice de equidad (Pielou J) (Fig. 18), las 29 parcelas tuvieron una distribución proporcional y casi equitativa de todas las especies en cada una de las parcela

Cuando se realiza una comparación de la diversidad de estas parcelas con respecto a la altitud, vemos que no en todas las parcelas hubo una disminución en la diversidad, ya que en Mamacona la parcela N° 7 que se encuentra a una altura de 1532 comparando con la parcela 8 de la localidad de Wayrapata que se encuentra a una altura de 1020 m se registraron en ambos valores bajos de riqueza (Anexo 4).

Por lo tanto los datos del presente estudio, muestran un patrón cercano al propuesto por Janzen (1973), que indica la existencia de un pico de diversidad a medianas altitudes, mostrando así que el decremento en la riqueza de especies con la altitud no es lineal, que es lo que propuso Gentry (1988).

6.2.2. Diversidad Beta

6.2.2.1. Análisis de similitud por localidades

- Índice de Bray y Curtis

El mayor valor de similitud registrado con este índice fue entre las localidades de Santo Domingo y Wayrapata con un 27.9% de similitud y con 107 especies compartidas, seguida por Mamacona y Santo Domingo con 21.8% y 66 especies compartidas, por ultimo están las localidades de Mamacona y Wayrapata con el 18.0% de similitud y 65 especies compartidas (Cuadro 19).

La similitud entre estas localidades no supera el 50%.

Cuadro 19. Similitud entre las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata, en función del índice de Bray y Curtis (%) (Sobre la diagonal), número de especies (diagonal) y número de especies compartidas (bajo la diagonal).

| Localidades | Mamacona | Santo Domingo | Wayrapata |
|---------------|----------|---------------|-----------|
| Mamacona | 195 | 21,8 | 18,0 |
| Santo Domingo | 66 | 258 | 27,9 |
| Wayrapata | 65 | 107 | 314 |

- Índice de Morisita Horn

El mayor valor registrado por el índice de Morisita Horn se dio para las localidades Santo Domingo y Wayrapata con 27.2% seguida por Mamacona y Santo Domingo con el 24.8% y por ultimo están Mamacona y Wayrapata con 21.6%, con este índice los valores de similitud aun son bajos, sin embargo la secuencia de similitud no cambia entre las localidades (Cuadro 20).

Cuadro 20. Similitud entre las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata, en función del índice de Morisita Horn (%) (Sobre la diagonal), número de especies (diagonal) y número de especies compartidas (bajo la diagonal).

| Localidades | Mamacona | Santo Domingo | Wayrapata |
|---------------|----------|---------------|-----------|
| Mamacona | 195 | 24.8 | 21.6 |
| Santo Domingo | 66 | 258 | 27.2 |
| Wayrapata | 65 | 107 | 314 |

6.2.2.2. Análisis de similitud por parcelas

- Índice de Bray y Curtis

El análisis de similitud de Bray y Curtis nos muestra la similitud y variación de especies entre parcelas y al mismo tiempo entre localidades de estudio.

Los valores altos de similitud que se obtuvieron con este índice, se encuentran en las parcelas de la localidad de Mamacona (Cuadro 21) y son; M-3 y M-4 con un 63,3% de similitud y con 38 especies compartidas, M-4 y M-5 (59,4%) con 32 especies compartidas, M-7 y M-8 (58,8%) con 33 especies compartidas y M-6 y M-7 (53,3%) con 47 especies compartidas, M-2 y M-5 (53,2%) con 26 especies compartidas, M-2 y M-3 (51,7%) con 29 especies compartidas.

En la localidad de Santo Domingo las parcelas más similares fueron la SD-2 y SD-4 (55,2%) con 56 especies compartidas, seguidas de SD-1 y SD-5 (53,2%) con 57 especies compartidas, SD-6 y SD-9 (53,2%) con 58 especies compartidas SD-1 y SD-3 (52,8%) con 46 especies compartidas.

Para la localidad de Wayrapata las parcelas más similares fueron W-8 y W-9 (50,5%) con 54 especies compartidas, también se registró una buena similitud entre las parcelas que se resaltan con verde en la Tabla 9 ya que los valores de estas superan el 50%.

Si observamos la similitud florística que existe entre las parcelas de las diferentes localidades, apreciamos que los valores son muy bajos, es decir ninguna parcela es similar a otra parcela de una localidad diferente.

Asimismo se ve que los valores más altos de similitud se encuentran en la localidad de Mamacona, seguida por las localidades de Santo Domingo y Wayrapata respectivamente.

En cuanto a los valores más bajos de similitud (menores al 10%) estos se encontraron en las localidades de Mamacona y Wayrapata (Cuadro 21).

Cuadro 21. Similitud entre las parcelas temporales en función del índice de Bray y Curtis (%) (sobre la diagonal), número de especies (diagonal) número de especies compartidas (bajo la diagonal).

| Q | M-1 | M-2 | M-3 | M-4 | M-5 | M-6 | M-7 | M-8 | M-9 | M-10 | SD-1 | SD-2 | SD-3 | SD-4 | SD-5 | SD-6 | SD-7 | SD-8 | SD-9 | SD-10 | W-1 | W-2 | W-3 | W-4 | W-5 | W-6 | W-7 | W-8 | W-9 |
|-------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| M-1 | 51 | 36,0 | 37,6 | 49,4 | 44,1 | 28,2 | 33,3 | 26,8 | 45,3 | 37,6 | 8,8 | 15,5 | 16,8 | 16,9 | 9,9 | 13,3 | 24,1 | 13,6 | 17,8 | 14,5 | 16,3 | 16,1 | 13,2 | 16,2 | 13,3 | 6,7 | 8,1 | 5,0 | 5,0 |
| M-2 | 32 | 50 | 51,7 | 50,6 | 53,2 | 20,1 | 20,9 | 16,7 | 37,4 | 28,0 | 10,8 | 11,5 | 17,2 | 13,1 | 9,4 | 16,4 | 12,6 | 12,9 | 16,3 | 15,8 | 12,4 | 11,2 | 8,0 | 11,2 | 8,2 | 5,2 | 8,7 | 4,5 | 3,8 |
| M-3 | 26 | 29 | 59 | 63,3 | 47,7 | 24,5 | 24,5 | 21,8 | 35,8 | 25,3 | 11,3 | 13,5 | 13,9 | 14,5 | 11,3 | 16,3 | 12,9 | 15,9 | 12,2 | 16,8 | 10,3 | 9,6 | 6,3 | 8,7 | 7,7 | 7,4 | 6,2 | 5,3 | 4,0 |
| M-4 | 32 | 34 | 38 | 59 | 59,4 | 31,6 | 33,8 | 25,0 | 38,1 | 27,7 | 12,3 | 16,9 | 15,8 | 16,0 | 11,4 | 12,4 | 21,1 | 12,9 | 14,4 | 13,0 | 18,8 | 12,9 | 11,9 | 12,6 | 11,2 | 7,8 | 7,8 | 6,4 | 5,4 |
| M-5 | 26 | 26 | 27 | 32 | 57 | 33,2 | 32,8 | 25,5 | 36,9 | 33,8 | 9,3 | 15,7 | 14,3 | 18,0 | 7,5 | 12,9 | 23,3 | 14,3 | 14,5 | 14,8 | 16,4 | 14,0 | 10,6 | 13,4 | 11,0 | 4,4 | 4,7 | 4,1 | 4,4 |
| M-6 | 20 | 25 | 28 | 31 | 36 | 85 | 53,3 | 48,5 | 29,5 | 19,2 | 9,0 | 14,4 | 10,5 | 14,9 | 7,2 | 5,2 | 19,2 | 9,8 | 11,0 | 8,9 | 10,7 | 17,4 | 11,1 | 14,6 | 12,9 | 4,3 | 4,6 | 4,3 | 5,3 |
| M-7 | 25 | 24 | 27 | 33 | 35 | 47 | 67 | 58,8 | 37,7 | 18,1 | 8,2 | 13,7 | 13,5 | 14,5 | 7,3 | 5,9 | 20,8 | 8,6 | 12,8 | 7,8 | 13,4 | 16,5 | 10,2 | 13,4 | 10,5 | 4,8 | 6,6 | 4,7 | 6,6 |
| M-8 | 18 | 19 | 24 | 24 | 25 | 39 | 33 | 67 | 27,0 | 14,5 | 7,1 | 12,5 | 8,4 | 11,5 | 5,3 | 3,1 | 18,3 | 6,3 | 8,7 | 6,0 | 11,4 | 14,3 | 10,2 | 15,2 | 11,6 | 2,2 | 5,1 | 4,7 | 4,0 |
| M-9 | 30 | 25 | 21 | 30 | 30 | 28 | 32 | 28 | 63 | 39,7 | 8,5 | 13,6 | 19,5 | 13,2 | 8,7 | 12,6 | 19,9 | 11,5 | 18,3 | 13,7 | 14,9 | 11,7 | 9,7 | 14,2 | 12,6 | 8,5 | 8,8 | 5,2 | 5,9 |
| M-10 | 30 | 26 | 22 | 26 | 27 | 22 | 22 | 15 | 34 | 52 | 8,4 | 7,7 | 16,3 | 15,4 | 10,2 | 16,0 | 16,4 | 11,8 | 17,5 | 15,5 | 19,4 | 13,7 | 11,4 | 14,4 | 13,4 | 5,7 | 7,7 | 4,3 | 4,1 |
| SD-1 | 16 | 15 | 15 | 18 | 15 | 16 | 17 | 16 | 16 | 15 | 98 | 28,3 | 52,8 | 29,6 | 53,2 | 42,2 | 18,1 | 22,7 | 41,1 | 36,3 | 24,4 | 20,5 | 19,5 | 19,5 | 15,8 | 10,9 | 12,6 | 12,6 | 13,5 |
| SD-2 | 18 | 17 | 16 | 19 | 19 | 19 | 19 | 18 | 17 | 15 | 37 | 98 | 22,8 | 55,2 | 22,8 | 22,3 | 31,7 | 26,8 | 22,3 | 26,3 | 10,2 | 15,2 | 8,7 | 17,0 | 18,1 | 14,7 | 8,1 | 10,6 | 10,3 |
| SD-3 | 18 | 15 | 14 | 15 | 12 | 12 | 14 | 10 | 15 | 16 | 46 | 30 | 77 | 27,7 | 45,7 | 46,6 | 19,2 | 28,8 | 50,8 | 39,2 | 24,1 | 20,0 | 27,7 | 20,9 | 11,7 | 7,5 | 10,8 | 10,3 | 11,1 |
| SD-4 | 16 | 14 | 15 | 17 | 18 | 18 | 20 | 13 | 14 | 16 | 38 | 56 | 29 | 88 | 26,6 | 30,2 | 37,2 | 35,9 | 23,7 | 29,5 | 11,7 | 15,0 | 9,8 | 14,7 | 12,3 | 7,0 | 6,7 | 4,9 | 5,2 |
| SD-5 | 18 | 13 | 17 | 18 | 13 | 12 | 15 | 10 | 16 | 16 | 57 | 39 | 48 | 39 | 91 | 49,9 | 17,6 | 26,0 | 48,1 | 44,9 | 24,2 | 20,9 | 21,7 | 21,6 | 15,6 | 11,4 | 11,1 | 11,3 | 13,2 |
| SD-6 | 19 | 14 | 16 | 15 | 12 | 11 | 13 | 8 | 13 | 16 | 43 | 33 | 41 | 35 | 52 | 82 | 22,6 | 37,6 | 53,2 | 51,9 | 19,0 | 18,3 | 17,0 | 20,0 | 14,7 | 8,7 | 9,3 | 8,7 | 9,5 |
| SD-7 | 20 | 18 | 16 | 21 | 21 | 22 | 23 | 18 | 16 | 17 | 29 | 45 | 24 | 48 | 29 | 33 | 84 | 33,7 | 24,8 | 24,8 | 11,3 | 17,5 | 10,1 | 17,8 | 15,0 | 9,3 | 9,3 | 6,4 | 6,3 |
| SD-8 | 18 | 14 | 14 | 16 | 18 | 15 | 17 | 13 | 15 | 14 | 37 | 44 | 31 | 49 | 44 | 47 | 45 | 94 | 33,7 | 52,2 | 9,7 | 14,8 | 8,5 | 14,2 | 11,4 | 11,9 | 9,4 | 7,4 | 9,8 |
| SD-9 | 20 | 17 | 15 | 19 | 14 | 13 | 16 | 12 | 16 | 16 | 56 | 42 | 53 | 40 | 63 | 58 | 35 | 52 | 99 | 47,5 | 26,7 | 27,0 | 24,1 | 27,5 | 19,3 | 12,2 | 12,5 | 11,1 | 13,6 |
| SD-10 | 18 | 17 | 16 | 17 | 15 | 14 | 14 | 12 | 13 | 15 | 41 | 39 | 39 | 40 | 49 | 50 | 40 | 47 | 56 | 77 | 15,9 | 18,3 | 12,6 | 17,1 | 10,6 | 10,9 | 9,5 | 8,0 | 9,0 |
| W-1 | 20 | 17 | 14 | 19 | 14 | 11 | 18 | 13 | 20 | 18 | 36 | 22 | 30 | 18 | 33 | 30 | 17 | 22 | 37 | 28 | 113 | 42,6 | 44,5 | 32,6 | 23,2 | 14,5 | 15,3 | 17,4 | 20,6 |
| W-2 | 19 | 18 | 19 | 17 | 16 | 20 | 21 | 18 | 19 | 20 | 35 | 31 | 28 | 27 | 33 | 31 | 27 | 30 | 35 | 32 | 67 | 129 | 47,3 | 46,6 | 33,6 | 16,2 | 18,3 | 16,8 | 21,2 |
| W-3 | 17 | 16 | 15 | 17 | 14 | 12 | 14 | 12 | 16 | 16 | 34 | 22 | 30 | 18 | 32 | 28 | 15 | 24 | 33 | 23 | 65 | 75 | 116 | 46,0 | 31,8 | 14,8 | 22,0 | 21,1 | 25,4 |
| W-4 | 19 | 17 | 14 | 16 | 16 | 15 | 19 | 18 | 21 | 19 | 32 | 26 | 29 | 23 | 28 | 32 | 24 | 27 | 35 | 28 | 57 | 70 | 69 | 119 | 49,2 | 29,0 | 30,4 | 26,3 | 29,7 |
| W-5 | 12 | 12 | 12 | 15 | 13 | 10 | 13 | 11 | 15 | 15 | 30 | 22 | 19 | 17 | 25 | 24 | 16 | 21 | 28 | 22 | 43 | 57 | 55 | 61 | 114 | 31,1 | 25,6 | 20,8 | 26,6 |
| W-6 | 8 | 7 | 10 | 13 | 9 | 6 | 9 | 6 | 10 | 8 | 19 | 17 | 13 | 16 | 18 | 17 | 13 | 17 | 20 | 16 | 33 | 35 | 35 | 42 | 49 | 84 | 43,9 | 32,1 | 38,5 |
| W-7 | 11 | 9 | 9 | 9 | 10 | 7 | 9 | 7 | 11 | 8 | 19 | 14 | 15 | 12 | 14 | 15 | 12 | 14 | 19 | 13 | 29 | 32 | 37 | 38 | 38 | 47 | 87 | 45,0 | 49,9 |
| W-8 | 9 | 7 | 10 | 11 | 7 | 5 | 8 | 7 | 8 | 8 | 18 | 16 | 16 | 11 | 17 | 18 | 10 | 12 | 21 | 13 | 31 | 29 | 37 | 40 | 41 | 47 | 47 | 82 | 50,5 |
| W-9 | 10 | 8 | 9 | 11 | 11 | 8 | 12 | 8 | 10 | 7 | 18 | 20 | 15 | 14 | 19 | 18 | 12 | 20 | 22 | 17 | 33 | 35 | 37 | 42 | 46 | 47 | 46 | 54 | 92 |

■ Parcelas con alta similitud
 ■ Parcelas con media similitud
 ■ Parcelas con baja similitud

- Índice de Morisita-Horn

Haciendo una comparación de similitud de las 29 parcelas, este índice mostro que la mayor cantidad de parcelas similares registradas, como también los valores mas altos se encuentra en la localidad de Mamacona, seguida por las localidades de Santo Domingo y por ultimo Wayrapata en donde se presenta la menor cantidad de parcelas similares.

Así pues en la localidad de Mamacona el valor más alto de similitud (Cuadro 22) fue hallado entre las parcelas, M-7 y M-8 representada por el 93.3%, con 33 especies compartidas, seguidas de M-2 y M-3, M-2 y M-4, M-2 y M-5, M-3 y M-4, M-4 y M-5, M-3 y M-5.

En la localidad de Santo Domingo las parcelas SD-1 y SD-3 registraron un mayor valor con el 71.3% y 46 especies compartidas, seguida por SD-5 y SD-6, SD-8 y SD-10 y para Wayrapata las parcelas W-2 y W-4, W-7 y W-9 teniendo valores entre 71.6% y 82.2%. También se registraron buena similaridad entre las parcelas que se resaltan con verde en la cuadro 22.

En cuanto a los valores más bajos de similitud que presento este índice estas se registran entre las parcelas de las localidades de Mamacona y Wayrapata, Santo Domingo y Wayrapata, que registraron gran cantidad de valores bajos de similaridad las cuales se denotan y están resaltadas con celeste en la tabla 10 (valores menores al 10%) también se presentó valores bajos entre las localidades de Mamacona y Santo Domingo (Cuadro 22).

Al realizar estos análisis se encontró que existe una alta diversidad β entre parcelas y dentro de las localidades.

En relación al análisis de similitud realizada con los índices de Sørensen y Morisita-Horn entre las parcelas de las tres localidades (Cuadro 21 y 22), podemos observar que en ambos índices las parcelas con mayor semejanza se encuentran dentro de una misma localidad, presentándose los valores más altos entre las parcelas la localidad de Santo Domingo y Mamacona.

Cuadro 22. Similitud entre todas las parcelas usando el índice de Morisita Horn (%) (sobre la diagonal), número de especies (diagonal) y número de especies compartidas (bajo la diagonal).

| Loc. | M-1 | M-2 | M-3 | M-4 | M-5 | M-6 | M-7 | M-8 | M-9 | M-10 | SD-1 | SD-2 | SD-3 | SD-4 | SD-5 | SD-6 | SD-7 | SD-8 | SD-9 | SD-10 | W-1 | W-2 | W-3 | W-4 | W-5 | W-6 | W-7 | W-8 | W-9 |
|-------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| M-1 | 51 | 20.2 | 32.1 | 41.4 | 33 | 40.8 | 24.9 | 20.8 | 45.6 | 26.6 | 4.5 | 11.4 | 13.3 | 15.1 | 5 | 6.4 | 20.6 | 6.3 | 14.2 | 9 | 18 | 31.4 | 13.7 | 25.6 | 15.3 | 3.7 | 4.1 | 0.8 | 2.8 |
| M-2 | 32 | 50 | 82.2 | 75.9 | 86.6 | 18.2 | 8 | 7.1 | 24.7 | 22.8 | 11.6 | 9.4 | 12.1 | 16.8 | 8.2 | 17.9 | 6.7 | 15.2 | 10.9 | 16.9 | 12.5 | 10.5 | 5.9 | 5.8 | 5.1 | 2.9 | 5.4 | 3.5 | 2.2 |
| M-3 | 26 | 29 | 59 | 87.1 | 82.3 | 34.7 | 18.3 | 12.3 | 37.4 | 36.8 | 12 | 11.4 | 14.6 | 20.1 | 10.1 | 20 | 9.5 | 17.7 | 13.9 | 19.7 | 15.7 | 9.7 | 5.6 | 6.3 | 6.5 | 4.5 | 4.9 | 2.9 | 3.4 |
| M-4 | 32 | 34 | 38 | 59 | 87.1 | 48.1 | 25.8 | 18.8 | 41.5 | 18.2 | 12.5 | 15.3 | 14.4 | 23.7 | 8.9 | 13.9 | 17.8 | 13.9 | 12.7 | 14.6 | 26.4 | 20.1 | 12.7 | 14.2 | 10.6 | 4.4 | 6.1 | 3.1 | 3.5 |
| M-5 | 26 | 26 | 27 | 32 | 57 | 35.1 | 20.1 | 17.9 | 30.7 | 24.2 | 10.7 | 13 | 12.5 | 21.4 | 7.7 | 16 | 15.3 | 13.9 | 12.7 | 16.5 | 22.1 | 26 | 11.9 | 16.7 | 10.6 | 1.4 | 2.6 | 2.9 | 1.7 |
| M-6 | 20 | 25 | 28 | 31 | 36 | 85 | 60.8 | 57.2 | 40.5 | 9.8 | 5.4 | 17.6 | 9.3 | 23.2 | 4.5 | 3 | 27 | 5.6 | 10.6 | 4.5 | 12.1 | 35.6 | 15.1 | 28.4 | 18.6 | 2.5 | 2.1 | 0.9 | 1.9 |
| M-7 | 25 | 24 | 27 | 33 | 35 | 47 | 67 | 93.3 | 38.2 | 4.9 | 2.4 | 12.2 | 5.8 | 10 | 2 | 1 | 16 | 3.7 | 5.7 | 2.6 | 6.1 | 15.3 | 6.3 | 10.9 | 6.5 | 1.7 | 2 | 0.7 | 1.5 |
| M-8 | 18 | 19 | 24 | 24 | 25 | 39 | 33 | 67 | 33.7 | 6.5 | 2.5 | 10.4 | 5.3 | 9.5 | 2.8 | 0.9 | 16.6 | 3 | 6 | 1.8 | 8.8 | 22.8 | 9 | 17.7 | 10.7 | 1 | 1.3 | 0.9 | 1.2 |
| M-9 | 30 | 25 | 21 | 30 | 30 | 28 | 32 | 28 | 63 | 41.8 | 6.1 | 14.1 | 27.7 | 12.1 | 6.8 | 10.6 | 21.3 | 9.8 | 27.5 | 17 | 17.6 | 26.2 | 13 | 22.4 | 15.2 | 8.1 | 5.8 | 1.2 | 3.6 |
| M-10 | 30 | 26 | 22 | 26 | 27 | 22 | 22 | 15 | 34 | 52 | 3 | 2.7 | 19.8 | 6.4 | 6.8 | 23.1 | 8.5 | 14.5 | 26.2 | 24.4 | 11.3 | 13.9 | 6.2 | 10.8 | 6.9 | 1.7 | 2.3 | 0.6 | 1 |
| SD-1 | 16 | 15 | 15 | 18 | 15 | 16 | 17 | 16 | 16 | 15 | 98 | 39.1 | 71.6 | 48.4 | 69.4 | 59.2 | 15.8 | 21.9 | 43.5 | 43.3 | 26 | 15 | 24.1 | 21.6 | 14.9 | 13 | 11.1 | 4.5 | 10.5 |
| SD-2 | 18 | 17 | 16 | 19 | 19 | 19 | 19 | 18 | 17 | 15 | 37 | 98 | 28.9 | 65 | 28.4 | 34.3 | 25.8 | 22.6 | 20.9 | 28 | 7.5 | 15.9 | 5.9 | 26.7 | 30.2 | 32.9 | 10.1 | 6.7 | 12.8 |
| SD-3 | 18 | 15 | 14 | 15 | 12 | 12 | 14 | 10 | 15 | 16 | 46 | 30 | 77 | 44.1 | 60.3 | 59.4 | 19.2 | 40.5 | 49.4 | 56 | 25.8 | 21.2 | 42.5 | 26.3 | 12.3 | 7.8 | 9.1 | 3.2 | 8.7 |
| SD-4 | 16 | 14 | 15 | 17 | 18 | 18 | 20 | 13 | 14 | 16 | 38 | 56 | 29 | 88 | 42.1 | 48.4 | 28.2 | 32.7 | 24 | 42.4 | 13.4 | 21.1 | 11.1 | 23.3 | 14.9 | 7 | 5 | 1.4 | 2 |
| SD-5 | 18 | 13 | 17 | 18 | 13 | 12 | 15 | 10 | 16 | 16 | 57 | 39 | 48 | 39 | 91 | 75.3 | 20.1 | 26.7 | 53.5 | 56.5 | 24.2 | 13.9 | 24.6 | 22.3 | 11.9 | 12.3 | 10.1 | 4.5 | 11.9 |
| SD-6 | 19 | 14 | 16 | 15 | 12 | 11 | 13 | 8 | 13 | 16 | 43 | 33 | 41 | 35 | 52 | 82 | 25 | 46.5 | 61.6 | 68.3 | 14.2 | 9.3 | 12.9 | 18.4 | 8.4 | 9.1 | 6.8 | 2.7 | 5.4 |
| SD-7 | 20 | 18 | 16 | 21 | 21 | 22 | 23 | 18 | 16 | 17 | 29 | 45 | 24 | 48 | 29 | 33 | 84 | 29.9 | 30.2 | 22.2 | 12.5 | 31.4 | 13.8 | 28.5 | 21.4 | 8.1 | 5.1 | 1.6 | 4.4 |
| SD-8 | 18 | 14 | 14 | 16 | 18 | 15 | 17 | 13 | 15 | 14 | 37 | 44 | 31 | 49 | 44 | 47 | 45 | 94 | 38.3 | 78.5 | 4.2 | 4.5 | 2.4 | 8.6 | 6.9 | 9 | 4.8 | 2.1 | 3.8 |
| SD-9 | 20 | 17 | 15 | 19 | 14 | 13 | 16 | 12 | 16 | 16 | 56 | 42 | 53 | 40 | 63 | 58 | 35 | 52 | 99 | 53.3 | 23.4 | 26.5 | 27.1 | 29 | 19.6 | 11.9 | 8.7 | 3.2 | 10.2 |
| SD-10 | 18 | 17 | 16 | 17 | 15 | 14 | 14 | 12 | 13 | 15 | 41 | 39 | 39 | 40 | 49 | 50 | 40 | 47 | 56 | 77 | 11.2 | 7.9 | 9.3 | 13.5 | 6.7 | 9.2 | 5.2 | 2.2 | 5.8 |
| W-1 | 20 | 17 | 14 | 19 | 14 | 11 | 18 | 13 | 20 | 18 | 36 | 22 | 30 | 18 | 33 | 30 | 17 | 22 | 37 | 28 | 113 | 43 | 46.9 | 39.2 | 28.7 | 14.8 | 16.5 | 7.7 | 20.7 |
| W-2 | 19 | 18 | 19 | 17 | 16 | 20 | 21 | 18 | 19 | 20 | 35 | 31 | 28 | 27 | 33 | 31 | 27 | 30 | 35 | 32 | 67 | 129 | 54.1 | 78.3 | 51.6 | 9.8 | 12.6 | 9.8 | 14.3 |
| W-3 | 17 | 16 | 15 | 17 | 14 | 12 | 14 | 12 | 16 | 16 | 34 | 22 | 30 | 18 | 32 | 28 | 15 | 24 | 33 | 23 | 65 | 75 | 116 | 62.1 | 34.5 | 12.7 | 25.5 | 13.7 | 28.6 |
| W-4 | 19 | 17 | 14 | 16 | 16 | 15 | 19 | 18 | 21 | 19 | 32 | 26 | 29 | 23 | 28 | 32 | 24 | 27 | 35 | 28 | 57 | 70 | 69 | 119 | 67.4 | 28.2 | 29.2 | 15.3 | 29.7 |
| W-5 | 12 | 12 | 12 | 15 | 13 | 10 | 13 | 11 | 15 | 15 | 30 | 22 | 19 | 17 | 25 | 24 | 16 | 21 | 28 | 22 | 43 | 57 | 55 | 61 | 114 | 37.4 | 22.8 | 13 | 25.1 |
| W-6 | 8 | 7 | 10 | 13 | 9 | 6 | 9 | 6 | 10 | 8 | 19 | 17 | 13 | 16 | 18 | 17 | 13 | 17 | 20 | 16 | 33 | 35 | 35 | 42 | 49 | 84 | 49.8 | 15.8 | 49.9 |
| W-7 | 11 | 9 | 9 | 9 | 10 | 7 | 9 | 7 | 11 | 8 | 19 | 14 | 15 | 12 | 14 | 15 | 12 | 14 | 19 | 13 | 29 | 32 | 37 | 38 | 38 | 47 | 87 | 37 | 75.9 |
| W-8 | 9 | 7 | 10 | 11 | 7 | 5 | 8 | 7 | 8 | 8 | 18 | 16 | 16 | 11 | 17 | 18 | 10 | 12 | 21 | 13 | 31 | 29 | 37 | 40 | 41 | 47 | 47 | 82 | 47 |
| W-9 | 10 | 8 | 9 | 11 | 11 | 8 | 12 | 8 | 10 | 7 | 18 | 20 | 15 | 14 | 19 | 18 | 12 | 20 | 22 | 17 | 33 | 35 | 37 | 42 | 46 | 47 | 46 | 54 | 92 |

■ Parcelas con alta similitud
 ■ Parcelas con media similitud
 ■ Parcelas con baja similitud

Si bien hay un efecto de disminución en la composición de especies con respecto a las localidades, también se encontraron una disimilitud entre parcelas de una misma localidad especialmente en la localidad de Wayrapata, esto nos podría indicar que la diferencia en la composición de especies no solo se da en la diferencia de alturas si no también podría ser influenciada por la distancia entre parcelas (Hubbell & Foster 1983; Svenning 1999; Valencia *et al.* 2004).

De la misma forma se ve que los valores de similitud no siempre tienen correlación con el número de especies compartidas. Por ejemplo, las parcelas SD-5 y SD-6 que se encuentran en Santo Domingo comparten 52 especies y tienen un índice de similitud de Bray y Curtis de 49,9% y un índice de similitud de Morisita-Horn de 75,3% (Cuadro 21 y 22), lo cual muestra que éste último índice está determinado por la abundancia de las especies, ya que ambas parcelas tienen como especie dominante a *Protium montano* (Burseraceae); resaltando así la importancia de tomar en cuenta ambos índices.

Finalmente es importante destacar la gran cantidad de valores bajos de similitud registradas entre los índices de las parcelas de una misma localidad, además se ve que el 92,85% de los índices de Bray y Curtis y el 96,30% de los índices de Morisita-Horn fueron menores al 50% de similitud, lo cual indica por un lado la elevada diversidad β de estos bosques y por otro, la poca representatividad de las parcelas en relación con los bosques por su pequeño tamaño.

De acuerdo al índice de Bray y Curtis y Morisita-Horn calculado para los diferentes gradientes altitudinales que presentan las localidades, las similitudes encontradas a altitudes de 1600 a 1400 m y 1600 a 900 m fueron menores al 25 %, mientras que entre altitudes de 1400 a 900 m presentaron un ligero incremento, pero mostrando una similitud menor al 30 %.

Como el valor de similaridad es mayor entre las localidades de Santo Domingo y Wayrapata, pero no alcanzan ni el 30%, se debe a que no existen especie abundante en común, ya que generalmente la similitud (Morisita Horn) está relacionado con las especies más abundantes, además esta gran disimilitud existente entre estas localidades puede obedecer a las variaciones en la composición florística, ya que estas

están influenciadas por la presencia de especies raras adaptadas, así como los cambios graduales en las condiciones ambientales por cada cambio altitudinal, que es denotada por sitio.

Pero aunque algunas localidades (Santo Domingo-Wayrapata) sean florísticamente similares, vemos que también presenta un recambio de especies.

Este patrón es propio de los bosques tropicales, donde aun cuando no existen cambios ambientales marcados, al desplazarse se tiene un fuerte recambio de especies (Halffter & Moreno 2005).

En general algunas especies van sustituyendo a otras muy afines en nichos iguales o muy semejantes (Condit 2002), esto tal vez sea una de las razones por las cuales se fundamenta la extraordinaria riqueza de los bosques tropicales (Koleff *et al.* 2003), ya que las especies tropicales tienden a tener áreas de distribución más pequeñas en comparación con las de zonas templadas en que la diversidad beta es muy baja (Rapoport 1975).

Algunos autores (Vázquez & Givnish 1998), también indican que la diversidad β en bosques tropicales es mayor, mostrando que estos bosques no son solo localmente más diversos, sino espacialmente presentan una distribución más agrupada, lo cual podría reflejarse en la disimilitud entre las localidades, aunque en el presente trabajo el reducido tamaño de las parcelas y la distancia entre estas no permitieron corroborar este patrón.

6.2.2.3. Diversidad beta con métodos de ordenación y clasificación

6.2.2.3.1. Método de clasificación

a) Análisis de Clúster.

El análisis de Clúster se realizó para comparar y categorizar las 29 parcelas que se registraron en las tres localidades. En el eje horizontal de este análisis se encuentra distribuida las parcelas agrupadas e identificadas, en el eje vertical están los valores de las parcelas.

Los resultados obtenidos con este análisis nos muestran una agrupación de 3 grandes grupos (Fig. 19). El grupo 1 que está conformado por 10 parcelas, las cuales en su totalidad pertenecen a la localidad de Mamacona. El grupo 2 conformado también por 10 parcelas, las cuales pertenecen a la localidad de Santo Domingo. El grupo 3 que estuvo conformado por 9 parcelas pertenecientes a la localidad de Wayrapata, corroborando así los resultados encontrados por los índices de Sørensen y Morisita Horn.

En el dendrograma (Fig. 19) se puede notar que la similitud es bastante bajas entre las tres localidades evaluadas (explican el 77% de la variación), aunque bastante altas entre los transectos de la misma localidad.

Esta baja similitud indica que la diversidad beta (diversidad medida a nivel de conectividad y afinidad de hábitats) es bastante alta, por lo que es posible afirmar que la diversidad de especies (o alfa) es bastante heterogénea el interior de estos bosques.

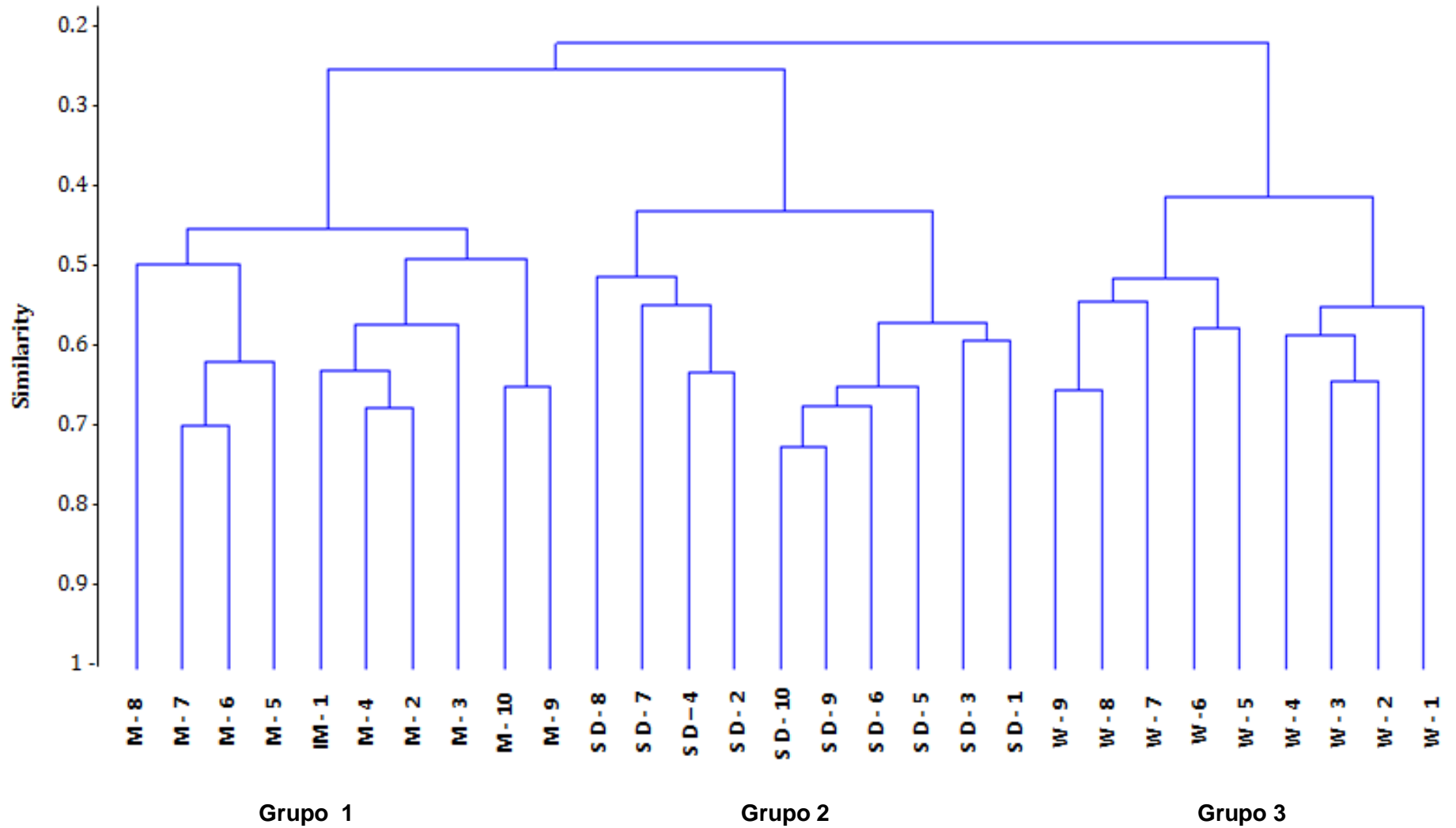
Esto serviría como indicativo de la necesidad de preservar la mayor cantidad de hábitats al interior de esta unidad de conservación, pues según lo evaluado cada localidad no sólo demuestra contener una altísima diversidad por sí misma, sino que además cada una de estas contiene elementos bióticos (especies) muy diferentes.

Por otra parte se puede ver que el bosque de la localidad de Wayrapata se distingue del resto de las localidades, debido a la alta dominancia de una especie que es (*Oenocarpus bataua*), la cual es significativamente menos abundante en los otros bosques.

Las localidades de Santo Domingo y Mamacona se ven unidas por la especie como *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium montanum*, estas dos especies mencionadas son las que presentan una mayor dominancia en estas localidades.

Las parcelas que mas similaridad presentaron fueron registradas en la localidad de Santo Domingo (parcela DS_10 y parcela SD_9) seguida por las parcelas de la localidad de Mamacona (M_7 y M_6) (Fig. 19).

Fig. 19. Análisis de Clúster, basado en datos de abundancia relativa, en 29 parcelas de 0.1 ha de las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata. Los códigos deben leerse de la siguiente forma; las letras son las iniciales de las localidades y el numeral son el número de parcelas. Ej. M_1 Mamacona parcela 1.



6.2.2.3.2. Métodos de Ordenación

a) Análisis de correspondencia rectificada (DCA)

El DCA (Detrended Correspondence Analysis) es un análisis que sistematiza las parcelas, en la cual el eje 1 explica la mayor variación de los datos (Eigenvalue= 0,71) en relación a los demás ejes. (Cuadro 23).

Debido a la repetitiva asignación de nuevas escalas no lineales por segmentos, propia del DCA, los valores de las parcelas en los ejes (site scores) están en unidades de desviación estándar (Braak 1987). Esta propiedad del DCA es útil para entender el grado de similitud en la composición florística de los sitios (parcelas).

Según Cajo (1987), los cambios de la composición florística de la vegetación son mostrados en los ejes que tienen escala de beta-diversidad (sin unidades de desviación estándar SD), principalmente en toda la dimensión del eje 1, de igual manera estas diferencias se muestran por medio de las distancias relativas entre grupos de parcelas.

Cuadro 23. Resumen del DCA realizado con los datos de las 29 parcelas de 0,1 ha

| | Eje 1 | Eje 2 | Eje 3 | Eje 4 |
|---|-------|-------|-------|-------|
| Según la abundancia (número de individuos) de las especies por parcela | | | | |
| Eigenvalue | 0,71 | 0,37 | 0,25 | 0,22 |
| % de varianza explicativa | 70,95 | 37,1 | 25,34 | 22,09 |
| Longitud del gradiente (en desviaciones estándar) | 4,09 | 3,38 | 2,29 | 2,09 |
| Porcentaje de variación acumulado en los datos de las especies | 10,74 | 16,67 | 20,61 | 23,58 |

Este DCA (Fig. 20) gracias a la asociación entre especies y su correspondencia con las parcelas mostró una disimilitud muy grande en la composición de especies dentro de las parcelas sobre todo para la localidad de Wayrapata ya que las parcelas de esta localidad se dividen en dos grupos y una parcela es atípica a estos dos grupos, lo mismo que ocurre con lagunas parcelas de la localidad de Mamacona y Santo Domingo que también se muestran atípicas del grupo principal.

Esta heterogeneidad intra-parcelas fue atribuible no solo a la localización de las parcelas en los sitios, en relación a la altitud, sino también a factores locales como la

topografía e influencia de la pendiente, la distribución de la humedad, características del sustrato y también al hecho de que las distribuciones de las especies son heterogéneas y están ligadas a factores ecológicos (dispersión, etc.) (Serrano 2003), por este motivo y para evitar estas separaciones se realizó un análisis no paramétrico (NMDS).

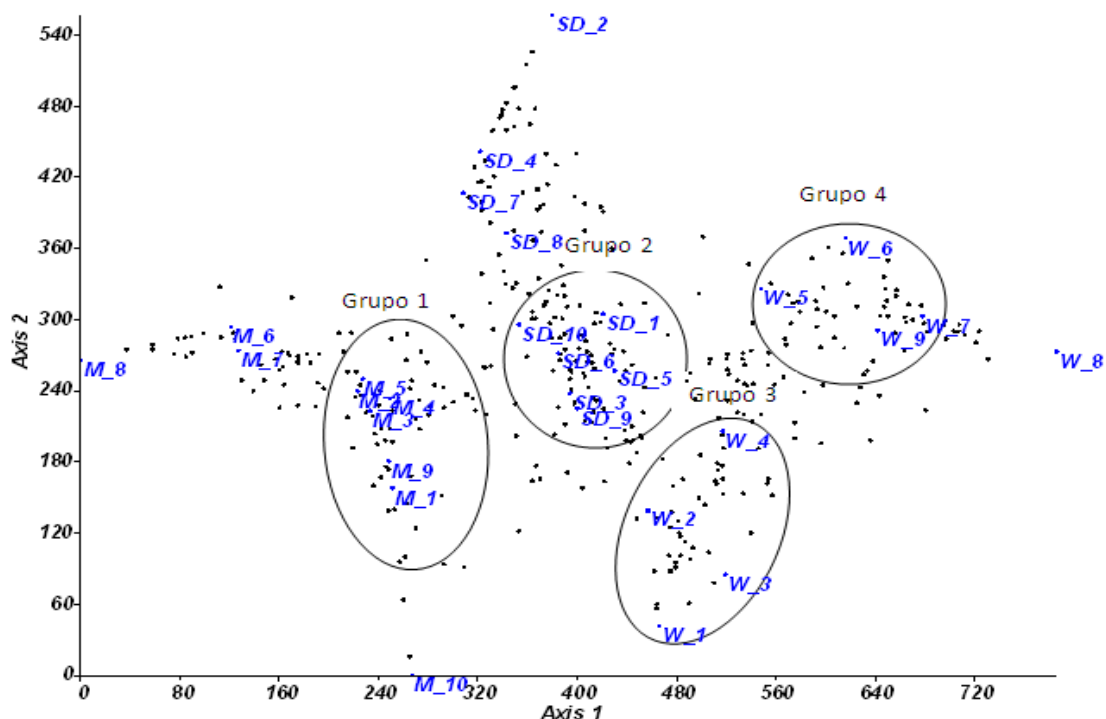


Fig. 20. Ordenación DCA en base a abundancias relativas de las parcelas de las tres localidades (puntos negros; especies).

b) Análisis de ordenación MNDS

El análisis de ordenación NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) se basó de la misma forma en los datos de abundancias relativas y muestra la relación de especie-área más importante.

La ordenación mostro un stress de 0.1606, (este análisis solo esta representada en un diagrama de ordenación de dos ejes las cuales son independientes, a diferencia de los otros análisis), cuyo coeficiente de determinación R^2 (correlación entre las distancias del espacio original n-dimensional y las distancias de ordenación del espacio) muestran que el eje 1 representa el 58,42% de la variación de los datos y el eje 2 representa el 23%, en total estos dos ejes explicaron el 81,42% de la variación de los datos florísticos en las parcelas, McCune & Grace (2002) consideran satisfactorio el porcentaje

acumulado cuando éste puede explicar más del 50% de la varianza, lo cual se da en el presente trabajo.

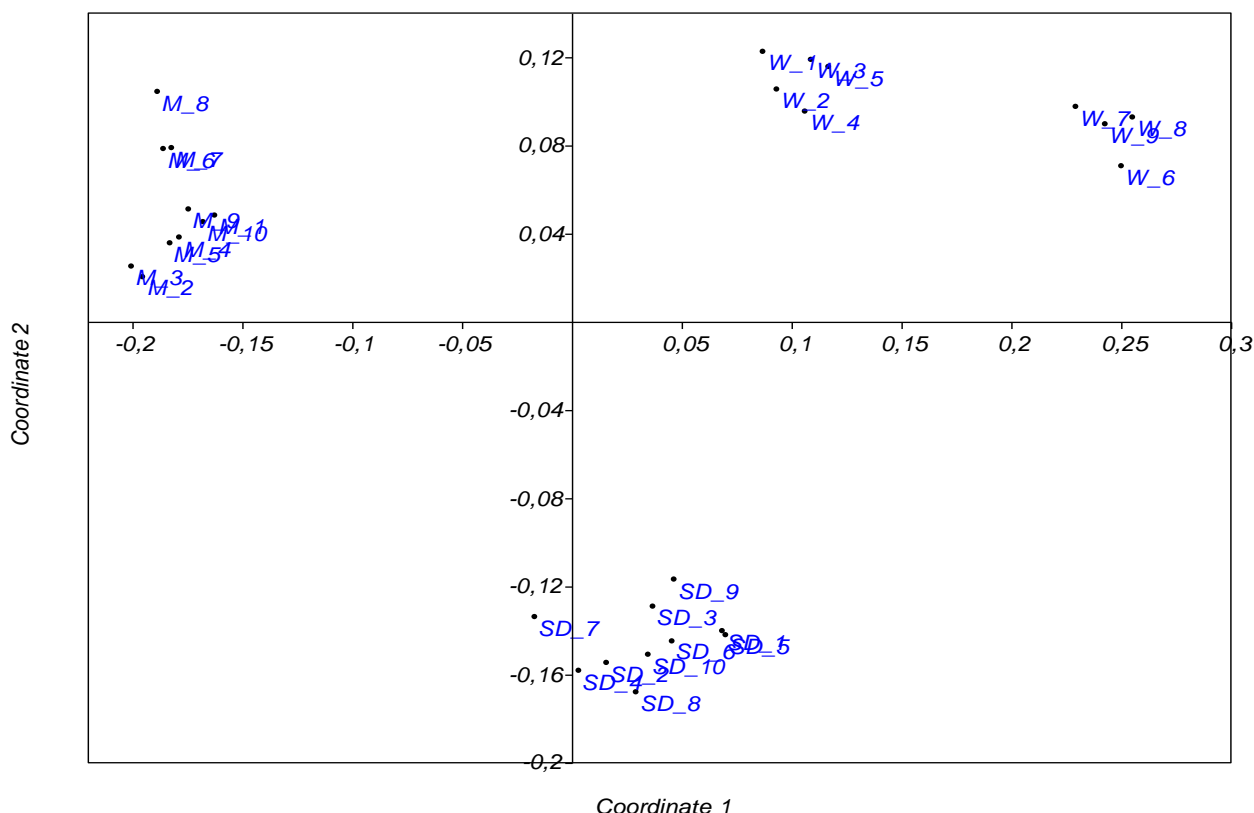
Este análisis también nos muestra la relación de las 29 parcelas de 0,1 ha con respecto a las especies que resultaron ser las más importantes dentro de estas, resultando así cuatro grupos bien diferenciados (Fig. 21) en las cuales las parcelas de Mamacona y Santo Domingo se separaron de una manera clara, Mamacona se separó sobre el Eje 1 entre -0,15 y -0,20, Santo Domingo se separó sobre el Eje 2 básicamente entre -0,12 y -0,16, este agrupamiento de parcelas se debe gracias al alto grado de similitud que existe entre ellas.

Pero para la localidad de Wayrapata las parcelas formaron dos grupos (Fig. 21), esto debido a que el primer grupo que se encuentra sobre el Eje 1 entre 0,8 y 0,12 y está formado por las parcelas 1, 2, 3, 4, 5 se hallan en un rango altitudinal de 900-1250 m, el segundo grupo que está formado por las parcelas 6, 7, 8 y 9 que también están sobre el Eje 1 entre 0,22 y 0,26 se encuentran a una altura de 1250-1400 m, esta diferencia de altitud hace que la variabilidad en la composición florística y abundancia de especies entre estos dos subgrupos sea muy grande. El cual puede ser explicado como un sesgo al momento de hacer el inventario de especies, ya que se realizaron en dos sublocalidades, que corresponden a dos pisos de vegetación.

Estos análisis MNDS y DCA como se puede observar nos dan un indicio del grado de similitud entre diferentes muestras de un mismo ambiente y ayudan a explicar la variación florística dominante. Esto gracias a la eficiencia del método de ordenación, que se relaciona con un tipo determinado de datos y puede ser evaluada en relación al grado de éxito en correlacionar la distribución de los sitios (parcelas) con otra información ecológica (Austin & Smith 1989).

Estos atributos (datos) de las comunidades (en nuestro caso abundancia Relativa) pueden ayudarnos y en algunos casos son suficientes para separar los ambientes. En el presente estudio se vio que solo la composición florística es suficiente para distinguir las tres localidades y reflejar de esta forma la diferencia en la composición de las especies de cada localidad.

Fig. 21. Ordenación NMDS en base a las abundancias relativas de las parcelas de las localidades de Mamacona, Santo Domingo y Wayrapata.



Estas metodologías de análisis multivariado fueron utilizadas como una simple ordenación multidimensional el cual nos muestra la relación especie-área más importantes (Killen *et al.* 1998; Arroyo 1999).

a) Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

Este análisis es presentado como una extensión multivariada y como un método simple para el arreglo de los tipos de boques, este análisis no solo nos muestra una simple agrupación de los bosques con respecto a variación florística, además nos indica cual de las variables ambientales o factores de sitio ejercen un mayor poder discriminante entre las parcelas.

Las variables que fueron consideradas en el presente estudio fueron; ambientales (Altitud, Latitud, Pendiente) y factores de sitio (Nitrógeno (C.E.), Fosforo, Potasio, M.O.(Carbono), pH, Magnesio (Calcio) y Acidez (C.I.C.)), la agrupación de algunas variables se realizó viendo el grado de asociación que existía entre cada una de ellas, esta asociación se realizo mediante una correlación.

El eje 1 (fig. 22) mostro que existe una variación del 77,57% en la composición de especies dentro de las parcelas.

En la figura 22 se puede observar el orden de las variables ambientales más importantes respecto a la relación con los grupos de parcelas, mostrando que el factor determinante en la diversidad de especies de las parcelas de Santo Domingo y Mamacona (extremo derecho) es la altitud ($r = 0,68$) (cuadro 24), patrón que fue reportado por Gentry (1988), Lieberman et al. (1996) y Vázquez & Givnish (1998), además otros autores (Janzen 1973; Janzen et al. 1976; Scott 1976; Gentry & Dodson 1987; Rahbek 1997) señalan la existencia de un pico de diversidad en elevaciones medias, lo cual se pudo evidenciar en el presente trabajo ya que este factor fue más influyente para Mamacona que se encuentra a una altura de >1500 m y no tanto así para Santo Domingo por que su riqueza no fue muy cambiante, sin embargo superior a >1500 m la diversidad cambio notablemente, ya que existen otras formas de vida, como hierbas y helechos, los cuales son muy diversos a estas altitudes (López 1993).

Mientras que en el extremo izquierdo el factor más determinante para la diversidad de las parcelas de Wayrapata fue la latitud, mostrando una correlación de ($r = 0,53$), seguida por el fosforo, nitrógeno, pendiente y potasio (Cuadro 24), las cuales hacen que este extremo tenga la mayor cantidad de factores que determinan la diversidad de las parcelas (Fig. 22).

La figura 22 nos indica que Wayrapata se encuentra a una latitud mayor, por lo cual si disminuyera esta latitud se tendría un incremento de la diversidad, patrón similar fue señalado por Silman et al. (2005) que indica que la disminución de la diversidad de especies en relación al incremento de la latitud es uno de los modelos o patrones de diversidad más fuerte y conocido aunque los cambios en la composición de especies son muy poco conocidos.

Además indica que la tasa absoluta de pérdida de especies, en ambientes similares oscila alrededor a las 30 especies por grado de latitud.

La pendiente fue otro factor determinante, indicando que cuanto mayor sea la pendiente la diversidad irá disminuyendo, este factor apporto con tan solo el 7,73% de la

variabilidad ($r=0,21$). Aunque las parcelas de la localidad de Wayrapata se inventariaron en pendientes más pronunciadas que las otras localidades (18° a 45°) la riqueza registrada fue mayor por lo cual se puede decir que este factor no fue muy determinante, si bien la influencia de la topografía no es muy conocida, existe una tendencia clara respecto al cambio de la diversidad a diferentes tipos de pendientes, según Navarro & Maldonado (2002) en los Yungas Peruano Bolivianos la diversidad vegetal llega a depender de las características topográficas y altitudinales, determinando ciertos microclimas muy diferentes entre si lo que explicaría las diferencias de especies encontradas.

En cuanto a los factores de sitio, nitrógeno, fosforo y potasio mostraron que esta localidad posee los mayores niveles de fertilidad, Finegan (1992) indica que la variación florística está relacionado con las condiciones de sustrato y del régimen hídrico, entonces propuso que donde se encuentren variaciones marcadas en la características del suelo se encontrarán también asociaciones florísticas bien marcadas y viceversa.

Los macro nutrientes primarios (N) (P) (K), son muy requeridos esto por que son consumidos en cantidades relativamente grandes, ya que son esenciales en el crecimiento de las plantas.

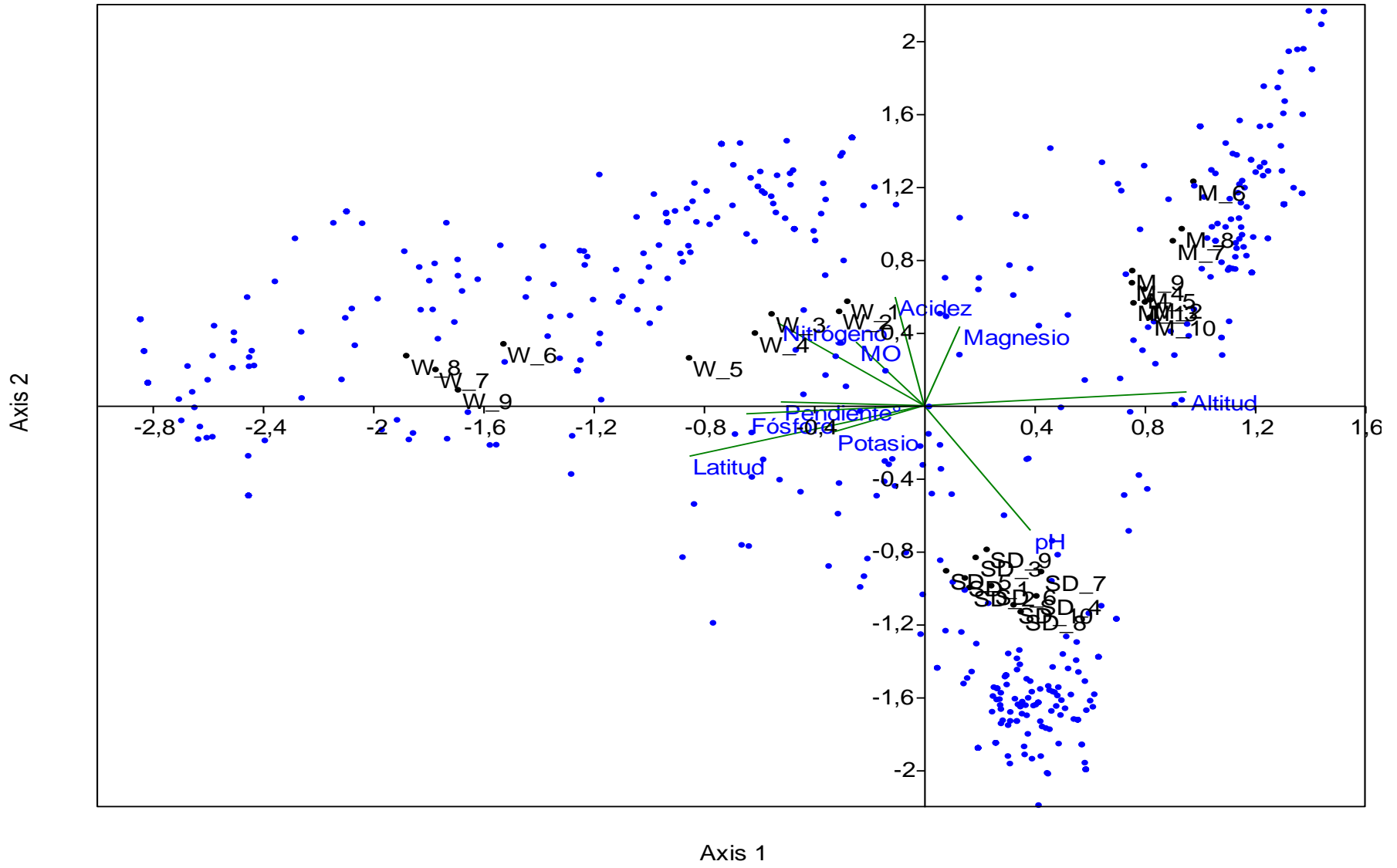
El nitrógeno es el componente de los aminoácidos, de los ácidos nucleicos, de los nucleótidos, de la clorofila, y de las coenzimas.

El potasio se produce en la ósmosis y el equilibrio iónico, así como en la apertura y cierre de los estomas; activa también numerosas enzimas

El fósforo se encuentra en compuestos fosfatados que transportan energía (ATP, ADP), los ácidos nucléicos varias coenzimas y los fosfolípidos.

Según Tanner *et al.* (1998) los bosques montanos son comúnmente deficientes en uno o más nutrientes, con tendencia a decrecer en la disponibilidad de N, P y K en relación a la altitud, patrón que fue encontrado en el presente estudio, Probablemente esto se deba a la lixiviación de nutrientes que sufren estas zonas debido a las pronunciadas pendientes y al régimen de lluvias que presentan.

Fig. 22. Resultado del análisis de correspondencia canónica (CCA) que muestra el factor limitante en la diferentes parcelas de cada localidad. La longitud de las líneas indica el grado de importancia de las variables.



Cuadro 24. Resumen de datos (CCA) de las variables ambientales y factores de sitio que influyeron en la composición de las 29 parcelas de 0,1 ha.

| Axis | Eigenvalue | % | r ² |
|-----------|------------|-------|----------------|
| Altitud | 0,68 | 24,36 | 45,80 |
| Latitud | 0,53 | 19,20 | 28,47 |
| pH | 0,34 | 12,25 | 11,58 |
| Fosforo | 0,31 | 11,24 | 9,75 |
| Nitrogeno | 0,25 | 8,90 | 6,11 |
| Pendiente | 0,21 | 7,73 | 4,61 |
| Potasio | 0,17 | 6,15 | 2,92 |
| Acidez | 0,15 | 5,39 | 2,24 |
| Magnesio | 0,13 | 4,81 | 1,78 |
| M.O. | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

El eje 2 presento una variación del 22,44% (Cuadro 24), mostrando que en el extremo inferior se encuentra el factor más determinante que es el pH (0,34), y para el extremo superior las especies de las parcelas de Wayrapata y Mamacona en su totalidad están influenciadas por la acidez, M.O. y magnesio (Fig. 22).

El pH es un factor muy importante debido a que modifica el grado de solubilidad de los minerales, por ejemplo el aluminio y el manganeso son más solubles en pH bajo, el fosforo y calcio por encima de pH 6.5 son menos solubles, lo que tiene como resultado que bajo tales condiciones sean más disponibles a ser absorbidos y nutrir así las plantas, también tiene como efecto la perdida por lixiviación (Drosdoff *et al.* 1975, Thompson & Troeh 1980).

Existe una gran variedad de factores que afectan al pH, siendo uno de los más importantes la relación o razón de absorción de nutrientes cargados negativamente (aniones) y positivamente (cationes).

En general, un exceso en la absorción de cationes sobre aniones, genera un descenso del pH, mientras que en el caso opuesto se induce su incremento. También depende de que cationes este saturado (complejo adsorbente), si el cationes es de reacción básica (Ca⁺⁺, Mg⁺⁺...) o de reacción ácida (H⁺ o Al⁺⁺⁺). Además depende de la precipitación ya que tienden a acidificar al suelo y desaturarlo al intercambiar los H⁺ del agua de lluvia por los Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, K⁺, Na⁺... de los cambiadores.

Los suelos de las partes bajas y los de montaña tienen en común que son mayoritariamente ácidos, (valores de $\text{pH} <$) esto significa que los nutrientes de fácil disolución como el potasio calcio y el magnesio no abundan en estos suelos, son por lo tanto pobres en nutrientes, minerales básicos y por ende poco fértiles.

Pero Loza 2008 indica que cada tipo de especie vegetal está adaptada a establecerse óptimamente en ciertos tipos de ambiente, lo cual significa que un sitio definido por sus características de suelo y clima no son necesariamente para cualquier especie de planta, sino solo para las que tienen adaptaciones necesarias para estas condiciones (Ruokolainen & Tuomisto 1998).

Wayrapata y Mamacona además presento valores altos de acidez intercambiable que es otro factor que también es muy influyente en el cambio de la composición debido a valores bajos de calcio y potasio, y un pH ácido las cuales derivan en un valor alto de acidez intercambiable (Drosdoff *et al*, 1975; Thompson & Troeh, 1980) pues la acidez de un suelo depende de la concentración de hidrogeniones $[\text{H}^+]$ en la solución de las aguas

En este segundo eje la materia orgánica también fue otro factor influyente la cual según Salas (1987) una alta cantidad de materia orgánica aumenta la capacidad de retención de agua y de intercambio catiónico, favoreciendo la disponibilidad de nitrógeno y fósforo, además de tener una alta correlación positiva con el carbono.

Debido a estas diferencias de cantidades de materia orgánica, existen paralelamente las diferencias de pH que están relacionadas con la cantidad de materia orgánica presente en proceso de descomposición, ya que a menor porcentaje de materia orgánica los suelos se tornan ligeramente ácidos a medianamente alcalinos, mientras que a mayor porcentaje de materia orgánica los suelos son extremadamente ácidos a ligeramente ácidos.

Se puede confirmar que el suelo se vuelve más pobre en nutrientes y la capa orgánica, disminuye con el aumento de la altura. Tanto la disponibilidad de nitrógeno, uno de los principales nutrientes de las plantas, como la concentración de fósforo, magnesio disminuyen notablemente con la altura.

VIII. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos mostraron que el bosque yungueño subandino pluvial del ANMI Madidi y ANMI Apolobamba por sus características y condiciones ambientales, determina la presencia de distintas formaciones vegetales, las cuales se desenvuelven a lo largo de franjas altitudinales y latitudinales.

Esto se ve reflejado en la diferencia de composición, estructura y diversidad que existe en las tres localidades, siendo que la localidad de Wayrapata (950-1400m) y Santo Domingo (1400-1500m) son las más similares en cuanto a estas.

Se presentaron además diferencias estadísticas en las variables de abundancia, dominancia y frecuencia hallando que Mamacona que se encuentra a mayor altitud (1500-1600m) mostró una mayor proporción de estas diferencias ya que su abundancia y frecuencia es menor y su dominancia es mayor a la de las otras localidades. La localidad de Wayrapata que se encuentra a alturas más bajas presento valores menores de abundancia y dominancia con respecto a Santo Domingo.

Las familias con mayor importancia ecológica (IVI) reportadas dentro de las tres localidades son Arecaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Cyatheaceae, Burceraceae, Myrtaceae y Fabaceae, siendo que la mayoría de estas familias son típicas de bosques amazónicos.

Mientras que las especies mayor importantes en estas localidades fueron *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium montanum*, *Miconia centrodesma*, *Socratea exorrhiza*, *Ocotea aciphylla*, *Alchornea glandulosa*, *Hieronyma alchorneoides*, *Pseudolmedia laevigata* *Hedyosmum racemosum* y *Oenocarpus bataua*.

La estructura poblacional (clases diamétricas y altimétricas) de especies, mostraron diferencias en sus patrones de distribución con el gradiente de elevación mostrando además diferencias en sus patrones de regeneración y reposición. Mostrando la forma de “J” invertida (dinámica, regeneración, crecimiento, mortalidad) para la estructura diamétrica en las tres localidades.

Mientras que para la estructura altimétrica en la localidad de Mamacona presento de igual forma la “J” invertida, mientras que para las localidades de Santo Domingo y Wayrapata presento la forma de una curva normal.

Cuando se compara la diversidad vemos que Wayrapata reporto una mayor riqueza y al realizar el análisis de rarefacción vemos que Wayrapata y Santo Domingo mostraron que a medida que se incrementa el número de individuos registrados también se incrementara las especies, por esto el área muestreada para Wayrapata (0.9 ha), Santo Domingo (1 ha) resultaron ser muy pequeñas para mostrar adecuadamente la diversidad de estas zonas, a pesar que en la localidad de Wayrapata se reporto una mayor diversidad que en otros estudios realizados en esta zona.

Mientras que para Mamacona la mayoría de sus parcelas mostraron unas curvas asintóticas indicando que las muestras que se tomaron son las adecuadas para explicar la riqueza de esta localidad.

La diversidad de especies de acuerdo a la comparación de los índices (Pielou $M=0,78$ $SD=0,83$ $W=0,85$, Shannon-Wiener $M=4,09$ $SD=4,59$ $W=4,89$ y Simpson $M=0,03$ $SD=0,02$ $W=0,01$) fue muy distinta entre estas las cuales disminuían a medida que se incrementa la altura en las localidades.

La elevada diversidad beta se ve reflejada por los bajos índices de similitud que se obtuvieron entre las parcelas y entre localidad, mostrando una elevada tasa de recambio de especies, resultado que se presenta por que las zonas en donde se encuentran estas localidades tienen un carácter de transición de la vegetación amazónicas a la andina y además se presenta como respuesta a los diferentes factores ambientales y abióticos presentes en cada localidad.

Así pues la altitud en la que se encuentra las localidades (900 a 1600 m.s.n.m.) es una zona de transición entre la amazonia y los bosques andinos de yungas aunque varios autores indican que la zona de transición solo se da hasta los 1500m siendo que en el presente trabajo la localidad que se encuentran entre los 1500 a 1600m también se encontraron varias familias y especies características de los bosques amazónicos.

Los resultados también mostraron como afecta la separación espacial y la heterogeneidad de hábitat a la diversidad beta, en el presente estudio, la variación de la diversidad asociada a la separación espacial es muy grande, incluso a través de distancias cortas,

La influencia de la variable topográfica sobre la diversidad florística también fue un factor muy importante para que exista una alta diversidad beta, ya que en pendientes muy pronunciadas existe un menor número de individuos y especies, así también los factores de sitio como el nitrógeno, fosforo, potasio pH, M.O. y la acides tuvieron una gran influencias sobre el cambio de diversidad entre las localidades.

VIX. RECOMENDACIONES

Por la gran riqueza de especies que existe en estas zonas y por las que aun no se han encontrado se recomienda realizar un mayor número de parcelas que reflejen una diversidad más completa para cada una de las localidades.

Se recomienda continuar con estudios más detallados de la relación de los factores edafológicos, topográficos y climatológicos con respecto a la vegetación, para conocer con certeza cual su influencia en la distribución de los tipos de bosques.

Realizar estudios sobre la distribución de la diversidad en diferentes latitudes, ya sea latitudes largas como cortas.

Por la gran diferencia topográfica que se tiene en los bosques montanos y subandinos, sería bueno realizar estudios de composición y comparación en quebradas y lomas para así tener un conocimiento más claro de la diferencia que existe en cuanto a la diversidad que existe en estos sitios.

Por la diferencia tanto en el número de individuos como de especies en las lianas se recomienda proponer estudios sobre su distribución en diferentes pisos altitudinales.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, L. E., W. J. Granger, E. J. Reis, D. Weinhold & S. Wunder. 2002. The Dynamics of Deforestation and Economic Growth in the Brazilian Amazon, En: En Conservación y Desarrollo Humano (Edits) 2006. Un Análisis Dinámico Cuantitativo del Corredor Amboró-Madidi La Paz-Bolivia.
- Anderson, L. 1995. Diversity and Origins of Andean Rubiaceae, En: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (Edits). 1995. Biodiversity and conservation of neotropical montane forest. The New York Botanical Garden. New York, U.S.A. 441–450 p.
- Araujo, M. A., V. P. Cardona, D. De la Quintana, A. Fuentes, P. M. Jørgensen, C. Maldonado, T. Miranda, N. Paniagua & R. Seidel. 2005a. Estructura y diversidad de plantas leñosas en un bosque amazónico preandino en el sector del Río Quendeque, Parque nacional Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 304–324 p.
- Araujo, M. A., F. Bascopé, V. P. Cardona, D. De la Quintana, A. Fuentes, P. M. Jørgensen, C. Maldonado, T. Miranda, N. Paniagua–Zambrana y R. Seidel. 2005b. Composición florística y estructura del bosque amazónico preandino en el sector del Arroyo Negro, Parque nacional Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 281–303 p.
- Araujo, M. A., P. M. Jørgensen, C. Maldonado & N. Paniagua. 2005c. Composición florística y estructura del bosque de ceja de monte en Yungas, sector de Tambo Quemado–Pelechuco. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 325–338 p.
- Ares, J. 1971. Algunos criterios para el análisis de la comunidad vegetal. *Ci & Invest.* 4:126–132 p.
- Arroyo, L. 1999. Plant communities in continuous forest and insolate forest patches on the Serrania de Huanchaca, Bolivia. Tesis de Msc: Universidad de Missouri. San Luis-U.S.A.
- Arturi, M. F., H. R. Grau, P. G. Aceñolaza & A. D. Brown. 1998. Estructura y sucesión en bosques montanos del Noroeste de Argentina. *Rev. Biol. Trop* 46: 525–532 p.
- Austin, M. & T. Smith. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetario* 83: 35–47 p.
- Baev, P. V. & L. D. Penev. 1995. Bioiversity: Program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Versión 5.1. Pensoft. 57 p.
- Bascopé, F. 2004. Estructura y composición de la flora en parcelas permanentes de un bosque montano húmedo en el Parque Nacional Madidi, La Paz–Bolivia. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Forestal. U A G R M, Santa Cruz-Bolivia. 59 p.
- Beck, S., E. García & F. Zenteno. 2003. Plan de Manejo Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi: Documento botánico. En: CARE–Bolivia (ed.) Madidi de Bolivia, Mágico, Unico y Nuestro. La Paz-Bolivia 63 p.
- Beck, S. G., T. J. Killeen & E. García. 1993. Vegetación de Bolivia. 6–23 p. En: T. J. Killeen, E. García & S.G. Beck. Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, La Paz. 958 p.
- Bellingham, P. J., & E. V. J. Tanner. 2000. The Influence of Topography on Tree Growth,

- Mortality and Recruitment in a Tropical Montane Forest. *Biotropica* 32(3): 378–384 p.
- Berry, P. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. 125–151p. En: Guariguata, M. R. & H. Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Asociación de Editoriales Universitarias de América Latina y el Caribe (EULAC) y la Agencia de Cooperación Técnica Alemana (GTZ). Costa Rica.
- BOLFOR; PROMABOSQUE. 1999. Guía para la Instalación y Evaluación de Parcelas Permanentes de Muestreo. Ramiro Duchén (ed). Santa Cruz-Bolivia. 1-35 p.
- Borg, I. & P. Groenen. 1997. *Modern Multidimensional Scaling: Theory and Applications*. Springer, New York-U.S.A. 471 p.
- Bray, J. R. & C. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325–349 p.
- Burton, P. J. 1992. The value of managing for biodiversity. *The Forestry Chronicle*. 68 (2); 255–236 p.
- Caballero, J. & P. M. Jørgensen. 2005. Composición, estructura y riqueza florística de dos sitios en el Bosque Boliviano-Tucumano. Chuquisaca-Bolivia. *Revista Ciencia y Desarrollo, U.A.G.R.M.* 3:16-27 p.
- Cabrera, C. H. 2004. Composición florística y estructura de la vegetación de un bosque montano húmedo de la región central del Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Tesis para optar al grado de Licenciatura en Biología, U.M.S.A. La Paz-Bolivia 72 p.
- Cabrera, C. H. 2005. Diversidad florística de un bosque montano en los Andes tropicales del noroeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 380-395 p.
- Cajo, J. F. T. B. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetation* 69: 69-77 p.
- Calzadilla, M. 2004. Estructura y composición florística de un bosque amazónico de pie de monte. Parque Nacional-ANMI Madidi, La Paz – Bolivia. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Forestal. U.A.G.R.M. Santa Cruz-Bolivia. 70 p.
- Campbell, D. G. 1989. Quantitative inventory of tropical forest. 524–533 p. En: D. G. Campbell & H. D. Hammond (eds.) *Floristic Inventory of Tropical Countries*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Canqui, F. 2006. Estudio de la composición florística y estructura de un bosque montano pluvial en dos rangos altitudinales de las serranías de Peñalito-Noreste de Apolo, Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agronómica, U.M.S.A. La Paz-Bolivia. 122 p.
- CATIE. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Serie Técnica. Manual Técnico N°46. Turrialba-Costa Rica. 265 p.
- Chapí, N. 2008. Composición florística, biomasa y carbono de un bosque montano pluvial, sud oeste de Apolo, Región Madidi. Tesis de Licenciatura 76 en Ingeniería Agronómica. U.M.S.A. La Paz–Bolivia. 156 p.
- Polo, U. C. 2008. Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias, Universidad Militar “Nueva Granada” Vol. 4 N° 1: 135-142 p.
- Condit, R. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295:666–668 p.
- Condit, R., S. P. Hubbell, J. V. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster & P. S.

- Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84: 549-562 p.
- Cuello, N. 1997. Floristic diversity and structure of montane cloud forests of Cruz Carrillo National Park in Venezuelan Andes. Tesis de MSc. Universidad de Missouri. San Luis. U.S.A.
- Curtis, J. T. & R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the Praire Fores Border Region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496 p.
- De la Quintana, D. 2003. Diversidad florística y estructura de una parcela permanente en un bosque amazónico preandino del sector del río Hondo, Área Natural de Manejo Integrado Madidi (La Paz-Bolivia). Tesis de licenciatura en Biológicas. U.M.S.A. 65 p.
- Denslow, J. S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests. The density effect. *Ecological Applications* 5 (4): 962-968 p.
- Dinerstein, E. D., M. Olson, D. Graham, A. Webster, A. Rim, M. Bookbinder & G. Ledec. 1995. A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. World Wildlife Fund-The Old Bank. Washington D.C. 133 p.
- Drosdoff, M., G. Aubert & J. Coulter. 1975. Suelos de las regiones tropicales húmedas. Marymar (ed.) S.A., Buenos Aires-Argentina. 271 p.
- Durán, L., E. G. Perez & L. Zambrano. 2002. El paisaje en ecología. *Ciencias* 67; 44-500 p.
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (MARN). 2002. Una estrategia para medir la Biodiversidad de Paisaje. San Salvador-El Salvador. 11 p.
- Ezcurra, E. 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras? La riqueza y rareza biológica en las comunidades naturales. *Ciencias* 4:82-88 p.
- Fariñas, M. 1996. Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos de ordenamiento. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias Universidad de los Andes. Merida-Venezuela.
- Feinsinger, P. 2003. El diseño de Estudios de Campo para la Conservación de la Biodiversidad. Eds. FAN. Santa Cruz-Bolivia. 242 p.
- Finegan, B. 1992. Bases Ecológicas para la Silvicultura. En: V Curso Intensivo Internacional de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropicales CATIE. 170 p.
- Flores, J. G., C. Batte & J. Dapara. 2002. Caracterización de la vegetación del Río Undumo y su importancia para la conservación de la fauna silvestre. *Ecología en Bolivia*. 31 (1): 23-48 p.
- Forman, R. T. & M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons (Eds.). New York, 619 p.
- Foster, R. 1991. Plants communities of Alto Madidi, Bajo Tuichi, and the foothill ridges. 15-19 p. En: T.A. Parker III & B. Bailey (eds). A biological assessment of the Alto Madidi Region. RAP Working Papers 1, Conservation International. Washington, D.C.
- Franklin, J. F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes? *Ecological Applications*, 3: 202-205 p.
- Fuentes, A. 2005. Una introducción a la vegetación de la región de Madidi. *Ecología en Bolivia*, Vol. 40(3) 14-22 p.

- Fuentes, A., A. Araujo, H. Cabrera, F. Canqui, L. Cayola, C. Maldonado & N. Paniagua. 2004. Estructura composición y variabilidad del bosque subandino xérico en un sector del valle del río Tuichi, ANMI Madidi, La Paz (Bolivia). *Rev. Boliviana de Ecología y Conservación* 15: 41–62 p.
- Gaston, K. J. 1996a. Species richness: measure and measurement. En K. J. Gaston (ed.). *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science.
- Gauch, H. G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. USA. 289 p.
- Gentry, A. & C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals Missouri Botanical Garden*. 74: 205-233 p.
- Gentry, A. 1995. Patterns of Diversity and Floristic Composition in Neotropical Montane Forest. 103–126 p. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.) *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*, The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Gentry, A. & R. Ortíz. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonía Peruana. 155–166 p. En: R. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy (eds.). *Amazonía Peruana-Vegetación Húmeda Tropical en el Llano Subandino*. Proyecto Amazonia Universidad de Turku (PAUT) – Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales (ONERN), Jyväskylä
- Gentry, A. 1988. Changes in plant community diversity and florist composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 1-34 p.
- Gentry, A. 1992. Diversity and floristic composition of Andean forest of Peru and adjacent countries: Implications for their conservation. *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 21: 11–29 p.
- Gentry, A. 1993. *A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú)*. Conservation International. Washington. D.C. 895 p.
- Gentry, A. 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Miss. Bot. Gard.* 69: 557-593 p.
- Goodfellow, M. & J. Slater. 1992. Biodiversity as a source of innovation in biotechnology. *Annual Review Microbiology*. Vol. 46. 219–252 p.
- Gotelli, N. J. & G. L. Entsminger. 2005. *EcoSim: null models software for ecology*. Version 7.72. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
- Gotelli, N. J. & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391 p.
- Grau, H. R. & A. D. Brown. 1998. Structure, composition and inferred dynamics of a subtropical montane forest of northwest Argentina. 715-726 p. En: F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds.) *Forest biodiversity in north, central and south America, and the*

- Hair, J. 1987. Medidas de la diversidad ecológica. 283-289 p. En: R. Rodríguez(ed), Manual de técnicas de gestión de la vida silvestre. The Wildlife Society, Bethesda
- Halffter, G. & C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. 5-17 p. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. (eds.) Sobre diversidad biológica: El significado de las Diversidades alfa, beta y gamma. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). Zaragoza.
- Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & Melic. 2005. Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Guadalajara-México. m3m- Monografía Tercer Milenio, 4: 1-242 p.
- Halffter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. En: Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Hidalgo, México. 80 p.
- Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. En: Tropical rain forest: Ecology and management. S. L. Sutton, T. C. Whitmore, & A. C. Chadwick (eds.). Palo Alto-U.S.A. 24-41 p.
- Hurlbert, S. H. 1971. The non-concept of species diversity: A critique and alternate parameters. Ecology 52: 577-85 p.
- Ibisch, L.P. S. Beck, B. Gerlmann & A. Carretero. 2003. Ecorregiones y ecosistemas. 47–50, 75–76 pp. En: Ibisch, L.P. & G. Mérida (eds). Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación. FAN. Santa Cruz de la Sierra.
- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt (IIRBAVH). s/a. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad. Bogotá-Colombia.
- Janzen, D. H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of season, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. Ecology 54: 687-708 p.
- Janzen, D. H., D. M. Ataroff, M. Farinas, S. Reyes, N. Rincón, A. Soler, P. Soriano & M. Vera. 1976. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. Biotropica 8: 193-203 p.
- Jørgensen, P. M., M. Macía, A. Fuentes, S. Gt. Beck, M. Kessler, N. Paniagua, R. Seidel, C. Maldonado, A. Araujo, L. Cayola & T. Consiglio. 2005. Lista anotada de las plantas vasculares registradas en la Región Madidi. Ecología en Bolivia. 40(3): 70-169 p.
- Juvenal, V. & C. Salas. 1997. Selección de Prácticas Silviculturales para Bosques Tropicales. BOLFOR. Santa Cruz-Bolivia. 36-30 p.
- Kent, M. & P. Coker. 1992. Vegetation description and analysis, a practical approach. CRC Press. Boca Raton, Florida. 363 p.
- Kessler, M. & S. Beck. 2001. Bolivia. 581–622 p. En: Kappelle M. & Brown A. (eds.) Bosques Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Santo Domingo de Heredia.

- Kessler, M. & S. Beck. 2001. Floristic inventory of Bolivia. 565 p. En: M. Kappelle & A. D. Brown (eds.). Bosques Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), San José-Costa Rica. 179 p.
- Kessler, M. 2000. Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography*. 27: 275-282 p.
- Kessler, M. & P. Driesch. 1993. Causas e historia de la destrucción de bosques altoandinos en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 21: 1–18 p.
- Kikkawa, J. 1990. Biological diversity of tropical forest ecosystems. En: IUFRO, IXX World Congress. Montreal. Vol. B: 173–184 p.
- Killeen, T., A. Jardim, F. Mamani & N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803-827 p.
- Killeen, T., E. García & S. Beck. 1993. Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia- Missouri Botanical Garden. Ed. Quipus, La Paz-Bolivia. 534-676 p.
- Koleff, P., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*. 72: 367-382 p.
- Krebs, C. J. 1978. Ecology; the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row (eds.). Nueva York. 678 p.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper Collins (ed.). New York. 654 pp.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas—posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Cooperación Técnica, Eschborn. 335 p.
- Leigh, E. G. Jr., P. Davidar, C. W. Dick, J. P. Puyravaud, J. Terborgh, H. Steege & S. J. Wright. 2004. Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees?. *Biotropica* 36(4): 447–473 p.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta & G. S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152 p.
- Lindenmaier, D. & J. C. Budke. 2006. Florística, diversidade e distribuição especial das espécies arbóreas em uma floresta estacional na bacia do rio Jacuí, sul do Brasil. *Pesquisas, Botânica* 57: 193-216 p.
- Llorente, B. J., J. J. Morrone. 2001. Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, concepto, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciencia. U.N.A.M. México D.F.
- Lopez, S. J. 1993. Recursos Forestales de Bolivia y su Aprovechamiento. La Paz, Bolivia.
- Loza, M. I. 2008. Relación entre la composición florística con los factores edáficos en un bosque montano pluviestacional húmedo (Parque Nacional Madidi, La Paz-Bolivia). Tesis de Grado para optar al Título de Licenciatura en Biología. U.M.S.A. 83 p.
- Magurran, A. 1991. Diversidad Ecológica y su Medición. Vedra (Ed.). Barcelona-España. 54-70 p.
- Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurements. Princeton University Press. New Jersey-U.S.A. 179 p.

- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science. Oxford-U.S.A. 256 p.
- Macía, M. & Fuentes J. 2008. Composición florística y estructura de los árboles en un bosque tropical montano de la Cordillera Mosevenes, Bolivia *Rev. Bol. Ecol. y Cons, Amb.* 23:1-14 p.
- Margalef, R. 1972. Homage to Evelyn Hutchinson, or why is there an upper limit to diversity?. *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.* 44: 211-235 p.
- Markestijn, L., L. Poorter & F. Bongers. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany* 94: 515-525 p.
- Matteucci, D. C. & A. Colma. 1982. *Metodologías para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. 168 p.
- McCune, B. & J. B. Grace. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon. 304 p.
- Melo C. O. & Vargas R. R. 2003. *Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos*. Universidad del Tolima, Facultad de Ingeniería Forestal. Ibagué, Colombia. 93 p
- Mihotek, K. 1996. *Comunidades, Territorios indígenas y Biodiversidad en Bolivia*. Centro de Investigación y Manejo de Recursos Naturales, Santa Cruz-Bolivia. 359 p.
- Montes De Oca, I. 1997. *Geografía y Recursos Naturales de Bolivia*. 3ra edición. EDOBOL (ed.). La Paz-Bolivia. 614 p
- Moraes, M. 2007. Phytogeographical patterns of Bolivian palms. *Palms* 51(4): 177-186 p.
- Moraes, M. 2004. Evaluación de palmeras nativas de Bolivia en relación a sus categorías de utilización. *Rev. Boliviana de Educación Superior en Ciencias - FCPN* (3): 63-70.
- Moreno, C. E. & G. Halffter. 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *Zaragoza. J. Appl. Ecol.* 38:487-490 p.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T – Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, UNESCO. GORFI (ed.). Zaragoza.
- Moreno, C., I. Zuria, M. García, G. Sánchez, I. Castellanos, M. Martínez & A. Rojas. 2006. Trends in the measurement of alpha diversity in the last two decades. *Interciencia* 31: 67-71 p.
- Mori, S., B. Boom, A. de Carvalho & T. Dos Santos. 1983. Southern Bahian moist forest. *Rev. Bot.* 49: 155-232 p.
- Mostacedo, B. & T. S. Fredericksen. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible BOLFOR. Santa Cruz-Bolivia. 87 p.
- Müller, R., S. Beck & R. Lara. 2002. Vegetación potencial de los bosques de Yungas en Bolivia, basado en datos climáticos. *Ecología en Bolivia*, 37(2): 5–14 p.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas de Bolivia. 1-500 p. En: G. Navarro & M. Maldonado (eds.) *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos*. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba-Bolivia.

- Navarro, G., W. Ferreira, C. Antezana, S. Arrázola & R. Vargas. 2004. Biocorredor Amboró Madidi, Zonación Ecológica. CISTEL/WWF. Publicación en asociación con CISTEL/WWF/ED FAN. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Nieder, J., S. Engwald & W. Barthlott. 1999. Patterns of Neotropical Epiphyte Diversity. *Selbyana* 20(1): 66-75 P.
- Palmer, M. W., D. B. Clark & D. A. Clark. 2000. Is the number of tree species in small tropical forest plots nonrandom?. *Ecology*, 1(1): 95–101 p.
- Palmer, M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230 p.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:285-307 p.
- Phillips, O., T. Baker, T. Feldpausch & R. Brienen. 2009. Manual de campo para la remediación y establecimiento de parcelas. RAINFOR. Santa Cruz-Bolivia 1-24 p.
- Phillips, O. & J. S. Miller. 2002. Global patterns of plant diversity: Alwin H. Gentry's forest transects data set. Missouri Botanical Garden Press. U.S.A. 319 p.
- Phillips, O. L., Y. Malhi, B. Vinceti, T. Baker, S. Lewis, N. Higuchi, W. Laurance, V. Núñez, M. Vásquez, S. Laurance, L. Ferreira, M. Stern, S. Brown & J. Grace. 2002a. Changes in the biomass of tropical forests: Evaluating potential biases. *Ecological Applications* 12: 576-587 p.
- Pitman, N. 2000. A large scale inventory of two Amazonian tree communities. Duke University, Durham. 220 p.
- Quisbert, J. M. 2004. Composición y estructura florística de los bosques de tierra firme en dos sitios del Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Tesis de Licenciatura en Biología. U.M.S.A, La Paz-Bolivia. 64 p.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist* 149: 876-902 p.
- Rapoport, E. H. 1975. Aerografía, estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica. México. 214 p.
- Ribera, A. M. 2007. Ecorregiones y ecosistemas. Informe del estado Ambiental en Bolivia 2007-2008 (LIDEMA). 157-160 p.
- Ricklefs, R. E. 2005. Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biol. Skr.* 55: 583-603 p.
- Rollet, B. 1980. Informe sobre el estado de los conocimientos en ecosistemas de los bosques tropicales. Organizaciones: UNESCO/PNUMA/FAO. Roma, Italia.
- Romero, S. H., R. Valencia & M. J. Macias. 2001. Patrones de diversidad y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuni y la Reserva Étnica Huaorani, amazonía ecuatoriana. 131–162 p. En: J. F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto, & R. Valencia. (eds.). Evaluación de Recursos no Maderables en la Amazonía Noroccidental. Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Ruokolainen, K. & H. Tuomisto. 1998. Vegetación natural de la zona de Iquitos. 253–303 p.

- En: R. Kalliolla & S. F. Paitan (eds.). Geología y estudio amazónico. Estudio integrado en la zona de Iquitos Perú.
- Rzedowski, J. 1996. Analisis preliminary de la flora vascular de los bosques mesofilos de montaña de Mexico. *Acta Botanica Mexica*, 35:25-44 p.
- Salas, G. 1987. Suelos y ecosistemas forestales; con énfasis en América tropical. Primera edición. Instituto interamericano de cooperación para la agricultura. San José-Costa Rica. 23-84 p.
- Sanders, L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.*, 102: 243–282 p.
- Scheiner, S. M. 2003. Six types of species–area curves *Global Ecology and Biogeography* 12: 441–447 p.
- Scott, N. J. Jr. 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58 p.
- Seibert, P. 1993. La vegetación de la región de los Kallawayas y del altiplano de Ulla Ulla en los Andes bolivianos. *Ecología en Bolivia* 20: 34 p.
- Seidel, R. 1995. Inventario de los árboles en tres parcelas de bosques en la Serranía de Marimonos, Alto Beni. *Ecología en Bolivia* 25: 1–35 p.
- SERNAP, 2004. Plan de Manejo Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi, Servicio Nacional de Áreas Protegidas. La Paz-Bolivia. 20 p.
- SERNAP. 2002. Sistema Nacional de áreas protegidas de Bolivia SERNAP. MAPZA 2da. (ed.). SERNAP-GTZ. Cooperación Técnica Alemana, La Paz-Bolivia. 37 p.
- Serrano, M. 2003. Estructura y composición de bosques montanos subtropicales y sus implicaciones para la conservación y el manejo de los recursos forestales en la serranía del Iñaño, Bolivia. Tesis de Mcs. Turrialba-Costa Rica. 1-142 p.
- Silman, M., A. Murakami, D. Urrego, M. Bush & H. Pariamo. 2005. Estructura de las comunidades de árboles en el límite sur de la Amazonía occidental: Manu y Madidi *Ecología en Bolivia*, 40(3): 443-452 p.
- Smith, B. & J. Wilson. 1996. A consumer's guide to evenness measures. *Oikos* 76: 70-82 p.
- Smith, B. 1986. Evaluation of different similarity indices applied to data from the Rothamsted insect survey. Tesis de MSc, University of York, York, UK.
- Smith, D. N. & T. J. Killeen. 1998. A comparison of the structure and composition of montane and lowland tropical forest in the serranía Pilon Lajas. Beni-Bolivia. 681-700 p. En: F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean*. Man and the Biosphere 21, UNESCO, Paris-France.
- Solbrig, O. T. 1991. From genes to ecosystems: A research agenda for biodiversity. *The international Union of biological Sciences (IUBS)* (ed). Paris-France.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing group of equal amplitude in plant sociology based on similarity in species content and application to analyses of the vegetation on danish commons. *Danske Vidensk Selsk* 5(4): 1–34 p.
- Steege, H., N. Pitman, D. Sabatier, H. Castellanos, P Van Der Hout, D. C. Daly, M. Silveira, O. Phillips, R. Vasquez, T. Van Andel, J. Duivenvoorden, A. Adalardo de Oliveira, R. Lilwah, R. Thomas, J. Van Essen, C. Baider, P. Maas, S. Mori, J. Terborgh, P.

- Núñez, H. Mogollón & W. Morawetz. 2003. A spatial model of tree-diversity and density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277 p.
- Stern, M. J. 1995. Vegetation Recovery on Earthquake-Triggered Landslide sites in the Ecuadorian Andes. 207-220 p. En: Churchill, S. P., H. Baslev, E. Forero y J. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Stevens, G. C. 1992. Spilling over the competitive limits to species coexistence. En: N. Eldredge (ed.). *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, 40-58. New York, USA: Columbia University Press.
- Suárez-Soruco, R. 2000. Compendio de Geología de Bolivia. *Revista técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*. 18: 39-76 p.
- Sugg, D. 1996. *Measuring Biodiversity*. State University of New York at Geneseo. Braak, C. J. F. 1987. Ordination. 91-173 p. En: R. H. G. Jongman, C. J. F. ter Braak & O. F. R. van Tongeren (eds.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Pudoc, Wageningen.
- Terán, J. R. 1997. Diseño de parcelas permanentes con propósitos y manejo forestal en un bosque húmedo templado de Chuquisaca, Bolivia. Tesis de Mcs, Turrialba-Costa Rica. 123 p.
- Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *American Naturalist* 126: 760-765 p.
- Thompson, L. M. & R. T. Troeh. 1980. *Los suelos y su fertilidad*. 4ta ed. Editorial Reverté. Barcelona. 649 p.
- Tuner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 171-197 p.
- Vallejo, A. & G. G. Aranda. s/a Concepto de la Diversidad, niveles e importancia de la Biodiversidad. U.N.A.M. Colegio De Ciencias y Humanidades. Mexico.
- Valencia, R., R. B. Foster, G. Villa, R. Condit, J.-C. Svenning, C. Hernández, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magård & H. Balslev. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229 p.
- Valerio, J. & C. Salas. 2001. Selección de prácticas silviculturales para bosques tropicales Manual técnico 2da Ed OMIT, BOLFOR, PANFOR corregida y aumentada. Cobija-Bolivia. 65 p.
- Valerio, J. & C. Salas. 1997. Selección de Prácticas Silviculturales para Bosques Tropicales. BOLFOR. Santa Cruz-Bolivia. 77 p.
- Van Wyk, A. E. & G. F. Smith, 2001. *Regions of floristic endemism in Southern Africa*. UMDAUS press, Hatfield-South Africa.
- Vargas, I. G. 1996. Estructura y composición florística de cuatro sitios en el Parque Nacional Amboró. Santa Cruz, Bolivia. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agronómica, U.A.G.R.M. Santa Cruz-Bolivia. 78 p.
- Vasquez, J. A. & T. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manatíán. *Journal of Ecology* 86: 999-1020 p.

- Veillon, J. 1965. Variación de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente Nor-Occidental de la Cordillera de los Andes. Venezuela. Turrialba 15(3): 216 -230 p.
- Wadsworth, F. 2000. Los Bosques Primarios y su Productividad. En: Wadsworth, F (Vds.). Producción Forestal para América Tropical. Departamento de Agricultura de los EE.UU. (USDA) Servicio Forestal. Serie Manual de Agricultura. 70–76 p.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary Biology*, 10:1-67 p.
- Whittaker, R. H. & W. A. Niering. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona II. A gradient analysis of south slope. *Ecology*. 46: 429-452 p.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251 p.
- Wilson, M. V. & A. Schmida. 1984. Measuring Beta Diversity with Presence-Absence Data. *Journal of Ecology*, 72:1055-1064 p.
- Wolda, H. 1983. Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia* 58: 290-298 p.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14 p.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de familias exclusivas de cada Localidad

| Familia exclusivas Wayrapata | Nº de sp. | Familia exclusivas Santo Domingo | Nº de sp. | Familia exclusivas Mamacona | Nº de sp. |
|------------------------------|-----------|----------------------------------|-----------|-----------------------------|-----------|
| Araceae | 1 sp | Asclepiadaceae | 1 sp | Acanthaceae | 1 sp |
| Bombacaceae | 1 sp | Blechnaceae | 1 sp | Lamiaceae | 1 sp |
| Campanulaceae | 1 sp | Caryocaraceae | 1 sp | Opiliaceae | 1 sp |
| Capparaceae | 1 sp | Cucurbitaceae | 1 sp | Poaceae | 1 sp |
| Caprifoliaceae | 1 sp | Phytolaccaceae | 1 sp | Rutaceae | 1 sp |
| Combretaceae | 1 sp | | | Saxifragaceae | 1 sp |
| Connaraceae | 2 sp | | | Ulmaceae | 1 sp |
| Dryopteridaceae | 1 sp | | | Urticaceae | 2 sp |
| Erythroxylaceae | 1 sp | | | Vitaceae | 1 sp |
| Gesneriaceae | 2 sp | | | | |
| Heliconiaceae | 1 sp | | | | |
| Hippocrateaceae | 2 sp | | | | |
| Lecythidaceae | 1 sp | | | | |
| Ochnaceae | 1 sp | | | | |
| Olacaceae | 2 sp | | | | |
| Quiinaceae | 2 sp | | | | |
| Rhamnaceae | 1 sp | | | | |
| Sabiaceae | 2 sp | | | | |
| Styracaceae | 1 sp | | | | |
| Violaceae | 1 sp | | | | |

Anexo 2 Lista de especies exclusivas de cada Localidad.

| Exclusivas de Wayrapata | Nº de Ind/ sp. | Exclusivas de Santo Domingo | Nº de Ind/ sp. | Exclusivas de Mamacona | Nº de Ind/ sp. |
|-------------------------|----------------|-----------------------------|----------------|--------------------------|----------------|
| Euterpe vel sp. Nov. | 168 | Cyathea ssp | 138 | Euterpe vel sp. Nov. | 66 |
| Cyathea lechleri | 164 | Euterpe precatoria | 96 | Ladenbergia bullata | 56 |
| Oenocarpus bataua | 99 | Cyathea MCM-32 | 79 | Endlicheria CMG 2559 | 49 |
| Roucheria cf. laxiflora | 54 | Cyathea bipinnata | 67 | Weinmannia pinnata | 30 |
| Chimarrhis glabriflora | 46 | MCM 24 | 61 | Endlicheria vel sp. nov. | 29 |
| Sloanea pubescens | 42 | Croizatia ssp | 55 | Urera baccifera | 24 |
| Coccoloba marginata | 40 | Geonoma ssp | 46 | Piper inaequalifolium | 23 |
| Aparisthium cordatum | 39 | Meriania MCM-120 | 40 | Psammisia guianensis | 17 |
| Helicostylis tomentosa | 37 | Meriania MCM-122 | 31 | Cissus trianae | 17 |
| Piper obliquum | 34 | Alsophila MCM-128 | 30 | Elaeagia CMG 2301 | 16 |
| Myrcia ssp | 31 | Roucheria laxiflora | 30 | Geonoma brevispatha | 15 |
| Arrabidaea poeppigii | 27 | Miconia MCM-193 | 29 | Hydrangea peruviana | 14 |
| Rourea ssp | 26 | Schradera subandina | 27 | Inga coruscans | 13 |
| Coussarea paniculata | 26 | Croizatia MCM 65 | 26 | RS 9250 | 13 |

| | | | | | |
|--------------------------|----|----------------------------|----|---------------------------|----|
| Nectandra aff. | 24 | Hebanthe ssp | 23 | Psychotria bangii | 12 |
| Toulicia ssp | 24 | Ocotea albida | 23 | Miconia brittonii | 10 |
| Faramea candelabrum | 23 | Miconia ruizii | 23 | Mollinedia caloneura | 10 |
| Machaerium leiophyllum | 22 | Alsophila ssp | 21 | Sloanea multiflora | 9 |
| Miconia dolichorrhyncha | 21 | Pouteria MCM-204 | 20 | Aiouea vel sp. nov. | 9 |
| Geonoma weberbaueri | 20 | Nectandra membranacea | 19 | Psychotria | 9 |
| Ocotea bofo | 20 | Myrcia MCM-226 | 16 | Nectandra pulverulenta | 8 |
| Miconia aureoides | 20 | Coccoloba MCM-286 | 16 | Chusquea ssp | 8 |
| Tovomita | 19 | Miconia MCM-42 | 15 | Palicourea thyrsoiflora | 8 |
| Cyathea pungens | 19 | Coccoloba MCM-200 | 15 | Rudgea amazonica | 8 |
| Dendropanax arboreus | 17 | Ilex parviflora | 14 | Hebanthe occidentalis | 7 |
| Viburnum seemanii | 17 | Pleurothyrium MCM-142 | 14 | Weinmannia sorbifolia | 7 |
| Endlicheria metallica | 17 | Miconia MCM-67 | 14 | Dalbergia frutescens | 7 |
| Miconia matthaei | 16 | Aniba muca | 13 | Inga nobilis | 7 |
| Piper ssp | 16 | Satyria leucostoma | 12 | Nectandra CMG 2381 | 7 |
| Hevea brasiliensis | 15 | Ocotea MCM-380 | 12 | Solanum roseum | 7 |
| Inga marginata | 15 | Rudgea MCM-136 | 12 | Cordia sprucei | 6 |
| Elaeagia ssp | 15 | Faramea MCM-280 | 11 | Ficus trigona | 6 |
| Geonoma densa | 14 | Pouteria caimito | 11 | Myrcia CMG 2746 | 6 |
| Erythroxylum citrifolium | 14 | Geonoma MCM 51 | 10 | CMG 2340 | 5 |
| Aniba cf. muca | 13 | Pleurothyrium vel sp. Nov. | 10 | Coussarea ssp | 5 |
| Miconia dodecandra | 13 | Weinmannia lechleriana | 9 | Hieronyma cf. oblonga | 4 |
| Sloanea ssp | 12 | Sacoglottis ssp | 9 | Casearia sylvestris | 4 |
| Alchornea pearcei | 12 | Miconia MCM-257 | 9 | Nectandra pseudocotea | 4 |
| Aniba perutilis | 12 | Neea spruceana | 9 | Ocotea CMG 2479 | 4 |
| Schefflera buchtienii | 11 | Caryocar microcarpum | 8 | Sorocea guilleminiana | 4 |
| Licania krukovii | 11 | Schefflera pentandra | 7 | Eugenia | 4 |
| Matisia ochrocalyx | 10 | Sloanea MCM-239 | 7 | Piper peltilimum | 4 |
| Chrysochlamys | 10 | Cybianthus lepidotus | 7 | Alibertia ssp | 4 |
| Sloanea eichleri | 10 | Palicourea MCM-148 | 7 | Psychotria subg. | 4 |
| Sacoglottis | 10 | Palicourea punicea | 7 | Psychotria subg. | 4 |
| Calyptranthes lanceolata | 10 | Manilkara bidentata | 7 | Paullinia selenoptera | 4 |
| Eugenia omissa | 10 | Ternstroemia asymmetrica | 7 | Chamaedorea | 3 |
| Pouteria torta | 10 | Coussapoa crassivenosa | 6 | Chamaedorea pinnatifrons | 3 |
| Aspidosperma excelsum | 9 | Pourouma MCM-188 | 6 | Hieronyma oblonga | 3 |
| Schefflera herzogii | 9 | Inga MCM-231 | 6 | Miconia staphidioides | 3 |
| Pleurothyrium | 9 | Endlicheria MCM-183 | 6 | Geissanthus bangii | 3 |
| Anomospermum | 9 | Miconia MCM-114 | 6 | Chomelia ssp | 3 |
| Condaminea corymbosa | 9 | Myrcia MCM-250 | 6 | Psychotria carthagenensis | 3 |
| Graffenrieda boliviensis | 8 | Pentacalia MCM-206 | 5 | Psychotria pichisensis | 3 |
| Abuta ssp | 8 | Clusia ssp | 5 | Cupania vel sp. nov. | 3 |
| Faramea bangii | 8 | Dalbergia ssp | 5 | Paullinia RS 9298 | 3 |
| Pouteria ssp | 8 | Cupania MCM-240 | 5 | Ampelocera ruizii | 3 |
| Pourouma bicolor | 7 | Guatteria oblongifolia | 4 | Oreopanax kuntzei | 2 |
| Abarema jupunba | 7 | Odontadenia puncticulosa | 4 | Chamaedorea linearis | 2 |
| Ocotea oblonga | 7 | Nectandra laurel | 4 | Protium pilosum | 2 |
| Coccoloba ssp | 7 | Miconia MCM-242 | 4 | Alsophila erinacea | 2 |

| | | | | | |
|---------------------------|---|--------------------------|---|-------------------------|---|
| Tetragastris altissima | 6 | Siparuna poeppigii | 4 | Inga ruiziana | 2 |
| Garcinia madruno | 6 | Calyptanthes MCM-171 | 4 | Nectandra RS 9283 | 2 |
| Combretum ssp | 6 | Prunus stipulata | 4 | Nectandra vel sp. Nov. | 2 |
| Inga thibaudiana | 6 | Coussarea platyphylla | 4 | Meriania brittoniana | 2 |
| Souroubea corallina | 6 | Mandevilla boliviensis | 3 | Cedrela odorata | 2 |
| Abuta rufescens | 6 | Dendropanax | 3 | Ficus cuatrecasiana | 2 |
| Cybianthus comperuvianus | 6 | Dendropanax vel sp. Nov. | 3 | Ficus maxima | 2 |
| Calyptanthes ssp | 6 | Oreopanax MCM-179 | 3 | Pseudolmedia laevis | 2 |
| Prunus amplifolia | 6 | Cordia ucayaliensis | 3 | Myrcia mollis | 2 |
| Connarus ssp | 5 | Alchornea ssp | 3 | Faramea oblongifolia | 2 |
| Cyathea squamipes | 5 | Alchornea anamariae | 3 | Allophylus floribundus | 2 |
| Inga vulpina | 5 | Alchornea MCM-102 | 3 | Cestrum schlechtendalii | 2 |
| Tachigali rusbyi | 5 | Endlicheria chalisea | 3 | CMG 2778 | 1 |
| Ocotea cf. diffusa | 5 | Endlicheria MCM-361 | 3 | Saurauia peruviana | 1 |
| Eschweilera coriacea | 5 | Neea MCM-268 | 3 | Rollinia sericea | 1 |
| Tetrapterys styloptera | 5 | Podocarpus ssp | 3 | Oreopanax microflorous | 1 |
| Miconia cf. centrodesma | 5 | Ladenbergia ssp | 3 | Wettinia longipetala | 1 |
| Neea ssp | 5 | Chrysophyllum | 3 | Mikania ssp | 1 |
| Ouratea macrobotrys | 5 | Aspidosperma rigidum | 2 | Mikania banisteriae | 1 |
| Annona ssp | 4 | Oreopanax | 2 | Cordia bicolor | 1 |
| Mikania ferruginea | 4 | MCM 195 | 2 | Coussapoa villosa | 1 |
| Tetragastris panamensis | 4 | Pourouma guianensis | 2 | Vismia buchtienii | 1 |
| Parinari occidentalis | 4 | Licania AF-11166 | 2 | Psammisia urichiana | 1 |
| Miconia ssp | 4 | Thoracocarpus bissectus | 2 | Alchornea grandiflora | 1 |
| Neea buchtienii | 4 | Sloanea gracilis | 2 | Inga CMG 2770 | 1 |
| Ladenbergia graciliflora | 4 | Ocotea MCM-302 | 2 | Inga punctata | 1 |
| Micropholis guyanensis | 4 | Pleurothyrium MCM-353 | 2 | Ormosia fastigiata | 1 |
| Pouteria cuspidata | 4 | Byrsonima ssp | 2 | Hyptidendron arboreum | 1 |
| Pouteria guianensis | 4 | Loreya gracilis | 2 | Aniba guianensis | 1 |
| Cestrum megalophyllum | 4 | Meriania MCM 304 | 2 | Ocotea CMG 2734 | 1 |
| Pentacalia brittoniana | 3 | Miconia amnicola | 2 | CMG 2633 | 1 |
| Capparis ssp | 3 | Cedrela fissilis | 2 | Miconia aff. | 1 |
| Tovomita AAD 277 | 3 | Psychotria MCM-185 | 2 | Siparuna tomentosa | 1 |
| Weinmannia multijuga | 3 | Simira ssp | 2 | Poulsenia armata | 1 |
| Balizia pedicellaris | 3 | Saurauia spectabilis | 1 | Virola duckei | 1 |
| Machaerium | 3 | MCM 140 | 1 | Gomidesia ssp | 1 |
| Besleria longipedunculata | 3 | Blechnum ensiforme | 1 | Neea RS 9325 | 1 |
| Cheiloclinium | 3 | Havetiopsis flexilis | 1 | Agonandra peruviana | 1 |
| Nectandra ssp | 3 | Vismia glabra | 1 | Piper laevilimum | 1 |
| Ocotea marmellensis | 3 | Gurania ssp | 1 | Psychotria deflexa | 1 |
| Miconia triplinervis | 3 | Asplundia australis | 1 | Psychotria subg. | 1 |
| Siparuna thecaphora | 3 | Inga ssp | 1 | Rudgea RS 9250 | 1 |
| Piper pseudoarboreum | 3 | Inga capitata | 1 | Zanthoxylum annulatum | 1 |
| Meliosma ssp | 3 | Inga MCM-272 | 1 | Symplocos arechea | 1 |
| Matayba steinbachii | 3 | Machaerium floribundum | 1 | Symplocos fuliginosa | 1 |
| Serjania ssp | 3 | MCM 112 | 1 | Boehmeria caudata | 1 |
| Pouteria macrophylla | 3 | MCM 118A | 1 | Vitex cymosa | 1 |

| | | | | | |
|--------------------------|---|----------------------|---|--|--|
| Rollinia xylopiifolia | 2 | Macrocarpaea ssp | 1 | | |
| Philodendron ornatum | 2 | Ocotea MCM-307 | 1 | | |
| Cuspidaria floribunda | 2 | Ocotea MCM-364 | 1 | | |
| Tovomita micrantha | 2 | Adelobotrys | 1 | | |
| Dalbergia spruceana | 2 | Blakea ssp | 1 | | |
| Lunania parviflora | 2 | Clidemia ssp | 1 | | |
| Heliconia acuminata | 2 | Miconia MCM-117 | 1 | | |
| Endlicheria hirsuta | 2 | Miconia MCM-139 | 1 | | |
| Endlicheria szyszowiczii | 2 | Anomospermum | 1 | | |
| AAD 415 | 2 | MCM 227 | 1 | | |
| Miconia cf. bubalina | 2 | Seguiera macrophylla | 1 | | |
| Miconia grandiflora | 2 | Piper semimetrale | 1 | | |
| Miconia tomentosa | 2 | Securidaca ssp | 1 | | |
| Guarea macrophylla | 2 | Panopsis perijensis | 1 | | |
| Pseudolmedia macrophylla | 2 | Alibertia MCM-46 | 1 | | |
| Eugenia limbosa | 2 | Bathysa MCM-129 | 1 | | |
| Myrcia AAD 114 | 2 | Faramea glandulosa | 1 | | |
| Quiina cf. rhytidopus | 2 | Cupania ssp | 1 | | |
| Faramea capillipes | 2 | Talisia MCM-184 | 1 | | |
| Margaritopsis boliviana | 2 | Solanum MCM-385 | 1 | | |
| Palicourea triphylla | 2 | | | | |
| Psychotria trichotoma | 2 | | | | |
| Meliosma herbertii | 2 | | | | |
| Styrax pentlandianus | 2 | | | | |
| Leonia crassa | 2 | | | | |
| Xylopia benthamii | 1 | | | | |
| Distictella elongata | 1 | | | | |
| Trattinnickia lawrancei | 1 | | | | |
| Siphocampylus | 1 | | | | |
| Marila laxiflora | 1 | | | | |
| Asplundia flavovaginata | 1 | | | | |
| Doliocarpus | 1 | | | | |
| Polybotrya osmundacea | 1 | | | | |
| AAD 643 | 1 | | | | |
| Alchornea cf. glandulosa | 1 | | | | |
| Machaerium | 1 | | | | |
| Machaerium complanatum | 1 | | | | |
| Zygia coccinea | 1 | | | | |
| Drymonia candida | 1 | | | | |
| AAD 705 | 1 | | | | |
| AAD 508 | 1 | | | | |
| Aiouea grandifolia | 1 | | | | |
| Cinnamomum ssp | 1 | | | | |
| Endlicheria robusta | 1 | | | | |
| Endlicheria rubriflora | 1 | | | | |
| Nectandra AAD 554 | 1 | | | | |
| Nectandra AAD 746A | 1 | | | | |

| | | | | | |
|------------------------|---|--|--|--|--|
| Ocotea diffusa | 1 | | | | |
| Adelobotrys monticola | 1 | | | | |
| Blakea rosea | 1 | | | | |
| Miconia argyrophylla | 1 | | | | |
| Miconia myriantha | 1 | | | | |
| Trichilia micrantha | 1 | | | | |
| Sorocea briquetii | 1 | | | | |
| Calyptranthes bipennis | 1 | | | | |
| Eugenia subterminalis | 1 | | | | |
| Myrcia AAD 786 | 1 | | | | |
| Myrcia AAD 99 | 1 | | | | |
| Myrcia aliena | 1 | | | | |
| Heisteria acuminata | 1 | | | | |
| Heisteria scandens | 1 | | | | |
| Podocarpus magnifolius | 1 | | | | |
| Roupala montana | 1 | | | | |
| Quiina cf. cruegeriana | 1 | | | | |
| Rhamnus sphaerosperma | 1 | | | | |
| AAD=159 | 1 | | | | |
| AAD=643 | 1 | | | | |
| Bathysa ssp | 1 | | | | |
| Cinchona pubescens | 1 | | | | |
| Faramea anisocalyx | 1 | | | | |
| Palicourea grandiflora | 1 | | | | |
| Palicourea mansoana | 1 | | | | |
| Psychotria buchtienii | 1 | | | | |
| Psychotria venulosa | 1 | | | | |
| Talisia ssp | 1 | | | | |
| Pouteria durlandii | 1 | | | | |
| Ternstroemia | 1 | | | | |
| Aegiphila ssp | 1 | | | | |

Anexo 3. Índice de valor de importancia ecológica por especie (IVI's)

| Especies | Abun. | Abun. Rel. % | Dom. | Dom. Rel. % | Frec. | Frec. Rel. % | IVI |
|------------------------|-------|--------------|------|-------------|-------|--------------|------|
| Oenocarpus bataua | 99 | 2.64 | 2.59 | 8.77 | 4 | 0.43 | 3.94 |
| Miconia centrodesma | 211 | 5.62 | 0.62 | 2.12 | 5 | 0.53 | 2.76 |
| Pseudolmedia laevigata | 99 | 2.64 | 1.25 | 4.24 | 9 | 0.96 | 2.61 |
| Ocotea aciphylla | 84 | 2.24 | 1.26 | 4.25 | 8 | 0.85 | 2.45 |
| Euterpe | 168 | 4.47 | 0.45 | 1.51 | 9 | 0.96 | 2.32 |
| Cyathea lechleri | 164 | 4.37 | 0.42 | 1.41 | 8 | 0.85 | 2.21 |
| Helicostylis tomentosa | 37 | 0.99 | 1.28 | 4.33 | 7 | 0.75 | 2.02 |
| Sloanea pubescens | 42 | 1.12 | 1.24 | 4.21 | 4 | 0.43 | 1.92 |
| Protium montanum | 26 | 0.69 | 1.14 | 3.87 | 8 | 0.85 | 1.80 |

| | | | | | | | |
|------------------------------------|-----|------|------|------|---|------|------|
| <i>Bathysa obovata</i> | 100 | 2.66 | 0.50 | 1.69 | 7 | 0.75 | 1.70 |
| <i>Tapirira guianensis</i> | 38 | 1.01 | 0.76 | 2.56 | 8 | 0.85 | 1.48 |
| <i>Hieronyma moritziana</i> | 36 | 0.96 | 0.76 | 2.58 | 5 | 0.53 | 1.36 |
| <i>Miconia splendens</i> | 70 | 1.86 | 0.31 | 1.05 | 7 | 0.75 | 1.22 |
| Indeterminada | 24 | 0.64 | 0.52 | 1.77 | 7 | 0.75 | 1.05 |
| <i>Virola sebifera</i> | 27 | 0.72 | 0.43 | 1.45 | 8 | 0.85 | 1.01 |
| <i>Miconia punctata</i> | 57 | 1.52 | 0.17 | 0.59 | 8 | 0.85 | 0.99 |
| <i>Roucheria cf. laxiflora</i> | 54 | 1.44 | 0.18 | 0.60 | 8 | 0.85 | 0.96 |
| <i>Virola elongata</i> | 22 | 0.59 | 0.48 | 1.62 | 6 | 0.64 | 0.95 |
| <i>Dictyocaryum lamarckianum</i> | 24 | 0.64 | 0.39 | 1.30 | 7 | 0.75 | 0.90 |
| <i>Pourouma minor</i> | 21 | 0.56 | 0.46 | 1.55 | 5 | 0.53 | 0.88 |
| <i>Pouteria bilocularis</i> | 24 | 0.64 | 0.30 | 1.01 | 9 | 0.96 | 0.87 |
| <i>Chimarrhis glabriflora</i> | 46 | 1.23 | 0.24 | 0.82 | 5 | 0.53 | 0.86 |
| <i>Machaerium multifoliolatum</i> | 3 | 0.08 | 0.64 | 2.16 | 3 | 0.32 | 0.85 |
| <i>Graffenrieda emarginata</i> | 67 | 1.78 | 0.10 | 0.33 | 4 | 0.43 | 0.85 |
| <i>Myrcia fallax</i> | 32 | 0.85 | 0.21 | 0.72 | 7 | 0.75 | 0.77 |
| <i>Sacoglottis mattogrossensis</i> | 10 | 0.27 | 0.48 | 1.62 | 4 | 0.43 | 0.77 |
| <i>Ferdinandusa chlorantha</i> | 48 | 1.28 | 0.13 | 0.42 | 5 | 0.53 | 0.75 |
| <i>Pouteria</i> | 8 | 0.21 | 0.38 | 1.30 | 6 | 0.64 | 0.72 |
| <i>Coccoloba marginata</i> | 40 | 1.07 | 0.06 | 0.22 | 8 | 0.85 | 0.71 |
| <i>Pourouma cecropiifolia</i> | 28 | 0.75 | 0.18 | 0.61 | 7 | 0.75 | 0.70 |
| <i>Eugenia florida</i> | 27 | 0.72 | 0.18 | 0.61 | 7 | 0.75 | 0.69 |
| <i>Mollinedia ovata</i> | 30 | 0.80 | 0.12 | 0.41 | 8 | 0.85 | 0.69 |
| <i>Ilex ardisiifrons</i> | 23 | 0.61 | 0.20 | 0.69 | 7 | 0.75 | 0.68 |
| <i>Inga marginata</i> | 15 | 0.40 | 0.34 | 1.15 | 4 | 0.43 | 0.66 |
| <i>Psychotria conephoroides</i> | 34 | 0.91 | 0.09 | 0.32 | 7 | 0.75 | 0.66 |
| <i>Critoniopsis boliviana</i> | 36 | 0.96 | 0.04 | 0.13 | 8 | 0.85 | 0.65 |
| <i>Toulicia</i> | 24 | 0.64 | 0.13 | 0.43 | 8 | 0.85 | 0.64 |
| <i>Symphonia globulifera</i> | 23 | 0.61 | 0.20 | 0.69 | 5 | 0.53 | 0.61 |
| <i>Amaioua guianensis</i> | 27 | 0.72 | 0.08 | 0.26 | 8 | 0.85 | 0.61 |
| <i>Aparisthium cordatum</i> | 39 | 1.04 | 0.10 | 0.32 | 4 | 0.43 | 0.60 |
| <i>Ocotea bofo</i> | 20 | 0.53 | 0.17 | 0.57 | 6 | 0.64 | 0.58 |
| <i>Miconia dispar</i> | 20 | 0.53 | 0.10 | 0.33 | 8 | 0.85 | 0.57 |
| <i>Myrcia</i> | 31 | 0.83 | 0.07 | 0.24 | 6 | 0.64 | 0.57 |
| <i>Geonoma orbignyana</i> | 36 | 0.96 | 0.03 | 0.09 | 6 | 0.64 | 0.56 |
| <i>Hevea brasiliensis</i> | 15 | 0.40 | 0.31 | 1.06 | 2 | 0.21 | 0.56 |
| <i>Symplocos mapiriensis</i> | 18 | 0.48 | 0.16 | 0.54 | 6 | 0.64 | 0.55 |
| <i>Protium meridionale</i> | 21 | 0.56 | 0.07 | 0.24 | 8 | 0.85 | 0.55 |
| <i>Fareamea candelabrum</i> | 23 | 0.61 | 0.05 | 0.16 | 8 | 0.85 | 0.54 |

| | | | | | | | |
|---------------------------|----|------|------|------|---|------|------|
| Endlicheria metallica | 17 | 0.45 | 0.18 | 0.61 | 5 | 0.53 | 0.53 |
| Doliocarpus dentatus | 33 | 0.88 | 0.05 | 0.18 | 5 | 0.53 | 0.53 |
| Rourea | 26 | 0.69 | 0.03 | 0.11 | 7 | 0.75 | 0.52 |
| Piper obliquum | 34 | 0.91 | 0.03 | 0.11 | 5 | 0.53 | 0.52 |
| Gomidesia lindeniana | 17 | 0.45 | 0.13 | 0.45 | 6 | 0.64 | 0.51 |
| Lonchocarpus | 8 | 0.21 | 0.32 | 1.07 | 2 | 0.21 | 0.50 |
| Pouteria torta | 10 | 0.27 | 0.20 | 0.69 | 5 | 0.53 | 0.50 |
| Nectandra aff. | 24 | 0.64 | 0.12 | 0.41 | 4 | 0.43 | 0.49 |
| Hieronyma alchorneoides | 7 | 0.19 | 0.28 | 0.96 | 3 | 0.32 | 0.49 |
| Aiphanes aculeata | 31 | 0.83 | 0.06 | 0.20 | 4 | 0.43 | 0.48 |
| Miconia minutiflora | 12 | 0.32 | 0.20 | 0.69 | 4 | 0.43 | 0.48 |
| Miconia affinis | 32 | 0.85 | 0.08 | 0.26 | 3 | 0.32 | 0.48 |
| Abarema jupunba | 7 | 0.19 | 0.29 | 0.99 | 2 | 0.21 | 0.46 |
| Sloanea | 12 | 0.32 | 0.12 | 0.41 | 6 | 0.64 | 0.46 |
| Miconia dolichorrhyncha | 21 | 0.56 | 0.11 | 0.36 | 4 | 0.43 | 0.45 |
| Tovomita | 19 | 0.51 | 0.05 | 0.16 | 6 | 0.64 | 0.44 |
| Dendropanax arboreus | 17 | 0.45 | 0.09 | 0.31 | 5 | 0.53 | 0.43 |
| Licania boliviensis | 16 | 0.43 | 0.10 | 0.33 | 5 | 0.53 | 0.43 |
| Myrcia paivae | 10 | 0.27 | 0.11 | 0.39 | 6 | 0.64 | 0.43 |
| Aspidosperma excelsum | 9 | 0.24 | 0.18 | 0.62 | 4 | 0.43 | 0.43 |
| Guatteria lasiocalyx | 17 | 0.45 | 0.05 | 0.17 | 6 | 0.64 | 0.42 |
| Diplostropis peruviana | 12 | 0.32 | 0.15 | 0.52 | 4 | 0.43 | 0.42 |
| Erythroxylum citrifolium | 14 | 0.37 | 0.13 | 0.42 | 4 | 0.43 | 0.41 |
| Arrabidaea poeppigii | 27 | 0.72 | 0.04 | 0.13 | 3 | 0.32 | 0.39 |
| Ocotea olivacea | 9 | 0.24 | 0.11 | 0.37 | 5 | 0.53 | 0.38 |
| Machaerium leiophyllum | 22 | 0.59 | 0.04 | 0.13 | 4 | 0.43 | 0.38 |
| Siphoneugena occidentalis | 8 | 0.21 | 0.15 | 0.49 | 4 | 0.43 | 0.38 |
| Socratea exorrhiza | 15 | 0.40 | 0.06 | 0.19 | 5 | 0.53 | 0.38 |
| Pourouma bicolor | 7 | 0.19 | 0.12 | 0.40 | 5 | 0.53 | 0.37 |
| Guatteria boliviana | 17 | 0.45 | 0.04 | 0.13 | 5 | 0.53 | 0.37 |
| Licania krukovii | 11 | 0.29 | 0.08 | 0.28 | 5 | 0.53 | 0.37 |
| Marcgravia weberbaueri | 21 | 0.56 | 0.04 | 0.12 | 4 | 0.43 | 0.37 |
| Pouteria surumuensis | 8 | 0.21 | 0.14 | 0.47 | 4 | 0.43 | 0.37 |
| Ocotea | 12 | 0.32 | 0.04 | 0.15 | 6 | 0.64 | 0.37 |
| Alchornea glandulosa | 13 | 0.35 | 0.10 | 0.33 | 4 | 0.43 | 0.37 |
| Coussarea paniculata | 26 | 0.69 | 0.06 | 0.20 | 2 | 0.21 | 0.37 |
| Miconia aureoides | 20 | 0.53 | 0.04 | 0.14 | 4 | 0.43 | 0.37 |
| Psychotria reticulata | 17 | 0.45 | 0.06 | 0.21 | 4 | 0.43 | 0.36 |
| Tovomita weddelliana | 13 | 0.35 | 0.09 | 0.30 | 4 | 0.43 | 0.36 |

| | | | | | | | |
|----------------------------------|----|------|------|------|---|------|------|
| <i>Ilex aggregata</i> | 9 | 0.24 | 0.06 | 0.19 | 6 | 0.64 | 0.36 |
| <i>Elaeagia</i> | 15 | 0.40 | 0.04 | 0.13 | 5 | 0.53 | 0.35 |
| <i>Perebea guianensis</i> | 8 | 0.21 | 0.09 | 0.31 | 5 | 0.53 | 0.35 |
| <i>Matisia ochrocalyx</i> | 10 | 0.27 | 0.07 | 0.25 | 5 | 0.53 | 0.35 |
| <i>Cyathea pungens</i> | 19 | 0.51 | 0.03 | 0.12 | 4 | 0.43 | 0.35 |
| <i>Cyathea caracasana</i> | 25 | 0.67 | 0.07 | 0.25 | 1 | 0.11 | 0.34 |
| <i>Viburnum seemanii</i> | 17 | 0.45 | 0.04 | 0.14 | 4 | 0.43 | 0.34 |
| <i>Mabea klugii</i> | 19 | 0.51 | 0.05 | 0.17 | 3 | 0.32 | 0.33 |
| <i>Schefflera buchtienii</i> | 11 | 0.29 | 0.01 | 0.04 | 6 | 0.64 | 0.33 |
| <i>Persea areolatocostae</i> | 10 | 0.27 | 0.08 | 0.28 | 4 | 0.43 | 0.32 |
| <i>Beilschmiedia towarensis</i> | 4 | 0.11 | 0.19 | 0.65 | 2 | 0.21 | 0.32 |
| <i>Endlicheria aurea</i> | 10 | 0.27 | 0.04 | 0.14 | 5 | 0.53 | 0.31 |
| <i>Pleurothyrium</i> | 9 | 0.24 | 0.14 | 0.48 | 2 | 0.21 | 0.31 |
| <i>Miconia dodecandra</i> | 13 | 0.35 | 0.05 | 0.16 | 4 | 0.43 | 0.31 |
| <i>Ficus mathewsii</i> | 4 | 0.11 | 0.14 | 0.49 | 3 | 0.32 | 0.30 |
| <i>Cybianthus guyanensis</i> | 7 | 0.19 | 0.09 | 0.30 | 4 | 0.43 | 0.30 |
| <i>Geonoma weberbaueri</i> | 20 | 0.53 | 0.01 | 0.04 | 3 | 0.32 | 0.30 |
| <i>Tachia parviflora</i> | 8 | 0.21 | 0.01 | 0.02 | 6 | 0.64 | 0.29 |
| <i>Schefflera herzogii</i> | 9 | 0.24 | 0.03 | 0.09 | 5 | 0.53 | 0.29 |
| <i>Ocotea oblonga</i> | 7 | 0.19 | 0.13 | 0.45 | 2 | 0.21 | 0.28 |
| <i>Pouteria cuspidata</i> | 4 | 0.11 | 0.12 | 0.42 | 3 | 0.32 | 0.28 |
| <i>Sloanea eichleri</i> | 10 | 0.27 | 0.07 | 0.25 | 3 | 0.32 | 0.28 |
| <i>Eugenia omissa</i> | 10 | 0.27 | 0.01 | 0.04 | 5 | 0.53 | 0.28 |
| <i>Chaetocarpus myrsinites</i> | 8 | 0.21 | 0.03 | 0.09 | 5 | 0.53 | 0.28 |
| <i>Garcinia madruno</i> | 6 | 0.16 | 0.07 | 0.24 | 4 | 0.43 | 0.28 |
| <i>Miconia matthaei</i> | 16 | 0.43 | 0.02 | 0.08 | 3 | 0.32 | 0.28 |
| <i>Humiriastrum mapiriense</i> | 5 | 0.13 | 0.14 | 0.47 | 2 | 0.21 | 0.27 |
| <i>Alchornea pearcei</i> | 12 | 0.32 | 0.05 | 0.16 | 3 | 0.32 | 0.27 |
| <i>Inga heterophylla</i> | 7 | 0.19 | 0.02 | 0.05 | 5 | 0.53 | 0.26 |
| <i>Chrysochlamys macrophylla</i> | 10 | 0.27 | 0.02 | 0.07 | 4 | 0.43 | 0.26 |
| <i>Cybianthus comperuvianus</i> | 6 | 0.16 | 0.02 | 0.06 | 5 | 0.53 | 0.25 |
| <i>Calyptranthes lanceolata</i> | 10 | 0.27 | 0.02 | 0.06 | 4 | 0.43 | 0.25 |
| <i>Cupania bangii</i> | 10 | 0.27 | 0.01 | 0.05 | 4 | 0.43 | 0.25 |
| <i>Ladenbergia oblongifolia</i> | 9 | 0.24 | 0.02 | 0.07 | 4 | 0.43 | 0.25 |
| <i>Inga vulpina</i> | 5 | 0.13 | 0.12 | 0.39 | 2 | 0.21 | 0.25 |
| <i>Graffenrieda boliviensis</i> | 8 | 0.21 | 0.02 | 0.08 | 4 | 0.43 | 0.24 |
| <i>Myrciaria floribunda</i> | 11 | 0.29 | 0.03 | 0.11 | 3 | 0.32 | 0.24 |
| <i>Helicostylis towarensis</i> | 7 | 0.19 | 0.09 | 0.32 | 2 | 0.21 | 0.24 |
| <i>Piper</i> | 16 | 0.43 | 0.02 | 0.06 | 2 | 0.21 | 0.23 |

| | | | | | | | |
|--------------------------|----|------|------|------|---|------|------|
| Aniba cf. muca | 13 | 0.35 | 0.04 | 0.12 | 2 | 0.21 | 0.23 |
| Inga thibaudiana | 6 | 0.16 | 0.03 | 0.09 | 4 | 0.43 | 0.23 |
| Ocotea corymbosa | 8 | 0.21 | 0.04 | 0.14 | 3 | 0.32 | 0.22 |
| Parinari occidentalis | 4 | 0.11 | 0.07 | 0.24 | 3 | 0.32 | 0.22 |
| Neea | 5 | 0.13 | 0.03 | 0.10 | 4 | 0.43 | 0.22 |
| Croton rusbyi | 6 | 0.16 | 0.11 | 0.38 | 1 | 0.11 | 0.21 |
| Clidemia sessiliflora | 11 | 0.29 | 0.01 | 0.02 | 3 | 0.32 | 0.21 |
| Prunus amplifolia | 6 | 0.16 | 0.01 | 0.04 | 4 | 0.43 | 0.21 |
| Pouteria hispida | 7 | 0.19 | 0.03 | 0.12 | 3 | 0.32 | 0.21 |
| Cyathea squamipes | 5 | 0.13 | 0.02 | 0.06 | 4 | 0.43 | 0.21 |
| Tetragastris altissima | 6 | 0.16 | 0.01 | 0.03 | 4 | 0.43 | 0.21 |
| Clusia trochiformis | 6 | 0.16 | 0.01 | 0.02 | 4 | 0.43 | 0.20 |
| Pouteria guianensis | 4 | 0.11 | 0.12 | 0.40 | 1 | 0.11 | 0.20 |
| Aniba perutilis | 12 | 0.32 | 0.02 | 0.07 | 2 | 0.21 | 0.20 |
| Condaminea corymbosa | 9 | 0.24 | 0.01 | 0.04 | 3 | 0.32 | 0.20 |
| Anomospermum bolivianum | 9 | 0.24 | 0.04 | 0.14 | 2 | 0.21 | 0.20 |
| Micropholis guyanensis | 4 | 0.11 | 0.02 | 0.06 | 4 | 0.43 | 0.20 |
| Cestrum megalophyllum | 4 | 0.11 | 0.05 | 0.16 | 3 | 0.32 | 0.20 |
| Abuta | 8 | 0.21 | 0.01 | 0.04 | 3 | 0.32 | 0.19 |
| Faramea bangii | 8 | 0.21 | 0.04 | 0.14 | 2 | 0.21 | 0.19 |
| Cecropia angustifolia | 4 | 0.11 | 0.01 | 0.03 | 4 | 0.43 | 0.19 |
| Eschweilera coriacea | 5 | 0.13 | 0.03 | 0.10 | 3 | 0.32 | 0.18 |
| Tachigali rusbyi | 5 | 0.13 | 0.02 | 0.08 | 3 | 0.32 | 0.18 |
| Calyptranthes | 6 | 0.16 | 0.01 | 0.05 | 3 | 0.32 | 0.18 |
| Symplocos debilis | 2 | 0.05 | 0.08 | 0.26 | 2 | 0.21 | 0.18 |
| Persea sphaerocarpa | 1 | 0.03 | 0.11 | 0.39 | 1 | 0.11 | 0.17 |
| Ladenbergia graciliflora | 4 | 0.11 | 0.06 | 0.20 | 2 | 0.21 | 0.17 |
| Prunus integrifolia | 4 | 0.11 | 0.09 | 0.30 | 1 | 0.11 | 0.17 |
| Weinmannia multijuga | 3 | 0.08 | 0.03 | 0.11 | 3 | 0.32 | 0.17 |
| Piper peltatum | 9 | 0.24 | 0.02 | 0.06 | 2 | 0.21 | 0.17 |
| Geonoma densa | 14 | 0.37 | 0.01 | 0.03 | 1 | 0.11 | 0.17 |
| Parkia nitida | 6 | 0.16 | 0.01 | 0.03 | 3 | 0.32 | 0.17 |
| Miconia cf. centrodesma | 5 | 0.13 | 0.02 | 0.05 | 3 | 0.32 | 0.17 |
| Persea pseudofasciculata | 7 | 0.19 | 0.03 | 0.09 | 2 | 0.21 | 0.16 |
| Endlicheria | 5 | 0.13 | 0.04 | 0.14 | 2 | 0.21 | 0.16 |
| Podocarpus oleifolius | 2 | 0.05 | 0.06 | 0.21 | 2 | 0.21 | 0.16 |
| Miconia multiflora | 5 | 0.13 | 0.01 | 0.02 | 3 | 0.32 | 0.16 |
| Aniba canelilla | 3 | 0.08 | 0.05 | 0.17 | 2 | 0.21 | 0.16 |
| Cyathea bipinnatifida | 5 | 0.13 | 0.00 | 0.01 | 3 | 0.32 | 0.15 |

| | | | | | | | |
|----------------------------------|---|------|------|------|---|------|------|
| <i>Calophyllum brasiliense</i> | 4 | 0.11 | 0.01 | 0.03 | 3 | 0.32 | 0.15 |
| <i>Simarouba amara</i> | 3 | 0.08 | 0.02 | 0.05 | 3 | 0.32 | 0.15 |
| <i>Neea buchtienii</i> | 4 | 0.11 | 0.04 | 0.13 | 2 | 0.21 | 0.15 |
| <i>Miconia</i> | 4 | 0.11 | 0.00 | 0.02 | 3 | 0.32 | 0.15 |
| <i>Iriartea deltoidea</i> | 2 | 0.05 | 0.05 | 0.17 | 2 | 0.21 | 0.15 |
| <i>Mikania ferruginea</i> | 4 | 0.11 | 0.00 | 0.01 | 3 | 0.32 | 0.15 |
| <i>Souroubea corallina</i> | 6 | 0.16 | 0.02 | 0.06 | 2 | 0.21 | 0.14 |
| <i>Pseudolmedia macrophylla</i> | 2 | 0.05 | 0.05 | 0.16 | 2 | 0.21 | 0.14 |
| <i>Coccoloba</i> | 7 | 0.19 | 0.01 | 0.03 | 2 | 0.21 | 0.14 |
| <i>Annona</i> | 4 | 0.11 | 0.06 | 0.20 | 1 | 0.11 | 0.14 |
| <i>Pentacalia brittoniana</i> | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.01 | 3 | 0.32 | 0.14 |
| <i>Ouratea macrobotrys</i> | 5 | 0.13 | 0.02 | 0.06 | 2 | 0.21 | 0.14 |
| <i>Meliosma</i> | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.01 | 3 | 0.32 | 0.14 |
| <i>Ternstroemia polyandra</i> | 4 | 0.11 | 0.03 | 0.09 | 2 | 0.21 | 0.14 |
| <i>Besleria longipedunculata</i> | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.01 | 3 | 0.32 | 0.14 |
| <i>Richeria grandis</i> | 1 | 0.03 | 0.08 | 0.27 | 1 | 0.11 | 0.13 |
| <i>Combretum</i> | 6 | 0.16 | 0.01 | 0.02 | 2 | 0.21 | 0.13 |
| <i>Elaeagia mariae</i> | 4 | 0.11 | 0.02 | 0.07 | 2 | 0.21 | 0.13 |
| <i>Ladenbergia carua</i> | 4 | 0.11 | 0.02 | 0.07 | 2 | 0.21 | 0.13 |
| <i>Ocotea cf. diffusa</i> | 5 | 0.13 | 0.01 | 0.03 | 2 | 0.21 | 0.13 |
| <i>Mollinedia repanda</i> | 5 | 0.13 | 0.01 | 0.02 | 2 | 0.21 | 0.12 |
| <i>Capparis</i> | 3 | 0.08 | 0.02 | 0.06 | 2 | 0.21 | 0.12 |
| <i>Guatteria tomentosa</i> | 4 | 0.11 | 0.01 | 0.03 | 2 | 0.21 | 0.12 |
| <i>Endlicheria paniculata</i> | 4 | 0.11 | 0.01 | 0.02 | 2 | 0.21 | 0.11 |
| <i>Siparuna thecaphora</i> | 3 | 0.08 | 0.01 | 0.02 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Abuta rufescens</i> | 6 | 0.16 | 0.01 | 0.05 | 1 | 0.11 | 0.10 |
| <i>Ocotea marmellensis</i> | 3 | 0.08 | 0.04 | 0.13 | 1 | 0.11 | 0.10 |
| <i>Heisteria acuminata</i> | 1 | 0.03 | 0.05 | 0.18 | 1 | 0.11 | 0.10 |
| <i>Nectandra</i> | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.02 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Lonchocarpus MCM-28</i> | 3 | 0.08 | 0.04 | 0.12 | 1 | 0.11 | 0.10 |
| <i>Balizia pedicellaris</i> | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Rollinia boliviana</i> | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Gordonia fruticosa</i> | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.03 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Serjania</i> | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Styrax pentlandianus</i> | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.03 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Nectandra AAD 554</i> | 1 | 0.03 | 0.05 | 0.16 | 1 | 0.11 | 0.10 |
| <i>Rollinia xylopiifolia</i> | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Miconia cf. bubalina</i> | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 2 | 0.21 | 0.10 |
| <i>Tovomita AAD 277</i> | 3 | 0.08 | 0.03 | 0.10 | 1 | 0.11 | 0.10 |

| | | | | | | | |
|---------------------------|---|------|------|------|---|------|------|
| Miconia cf. pilgeriana | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.02 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Connarus | 5 | 0.13 | 0.01 | 0.04 | 1 | 0.11 | 0.09 |
| Miconia tomentosa | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Lunania parviflora | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Inga alba | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Endlicheria hirsuta | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Guarea macrophylla | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Margaritopsis boliviana | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Leonia crassa | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Psychotria trichotoma | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Eugenia limbosa | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Myrcia AAD 114 | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| AAD 415 | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.00 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Meliosma herbertii | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.00 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Palicourea triphylla | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.00 | 2 | 0.21 | 0.09 |
| Tetrapterys styloptera | 5 | 0.13 | 0.01 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.09 |
| Calyptanthes bipennis | 1 | 0.03 | 0.04 | 0.12 | 1 | 0.11 | 0.08 |
| Tetragastris panamensis | 4 | 0.11 | 0.01 | 0.03 | 1 | 0.11 | 0.08 |
| Matayba steinbachii | 3 | 0.08 | 0.01 | 0.05 | 1 | 0.11 | 0.08 |
| Quiina cf. rhytidopus | 2 | 0.05 | 0.02 | 0.07 | 1 | 0.11 | 0.08 |
| Nectandra cissiflora | 1 | 0.03 | 0.03 | 0.09 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Piper pseudoarboreum | 3 | 0.08 | 0.01 | 0.04 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Cheiloclinium | 3 | 0.08 | 0.01 | 0.03 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Podocarpus magnifolius | 1 | 0.03 | 0.02 | 0.08 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Nectandra AAD 746A | 1 | 0.03 | 0.02 | 0.07 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Dalbergia spruceana | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.04 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Pouteria macrophylla | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Tovomita micrantha | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.04 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Miconia triplinervis | 3 | 0.08 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.07 |
| Lacistema aggregatum | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.03 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Casearia arborea | 1 | 0.03 | 0.02 | 0.06 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Guarea kunthiana | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Persea peruviana | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Pouteria durlandii | 1 | 0.03 | 0.01 | 0.05 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Endlicheria szyszlowiczii | 2 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Faramea capillipes | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Miconia grandiflora | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Cuspidaria floribunda | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.06 |
| Philodendron ornatum | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |

| | | | | | | | |
|-------------------------------------|---|------|------|------|---|------|------|
| <i>Palicourea flavifolia</i> | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Roupala montana</i> | 1 | 0.03 | 0.01 | 0.03 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Inga striata</i> | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Heliconia acuminata</i> | 2 | 0.05 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Doliocarpus</i> | 1 | 0.03 | 0.01 | 0.03 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Topobea multiflora</i> | 1 | 0.03 | 0.01 | 0.03 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Myrcia aliena</i> | 1 | 0.03 | 0.01 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Alchornea cf. glandulosa</i> | 1 | 0.03 | 0.01 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Sloanea obtusifolia</i> | 1 | 0.03 | 0.01 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Panopsis pearcei</i> | 1 | 0.03 | 0.01 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Blakea rosea</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| AAD 508 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.02 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Panopsis yungasensis</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Miconia argyrophylla</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Rhamnus sphaerosperma</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Palicourea mansoana</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Ocotea cuprea</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Miconia myriantha</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Ocotea diffusa</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Quiina cf. cruegeriana</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Oreopanax trollii</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Endlicheria rubriflora</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Coccoloba mollis</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| AAD 616 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Machaerium complanatum</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Myrsine coriacea</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Cinnamomum</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Myrcia</i> AAD 99 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Xylopia benthamii</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Stylogyne ambigua</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Trichilia micrantha</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Talisia</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Siphocampylus</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Trattinnickia lawrancei</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Asplundia flavovaginata</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Endlicheria robusta</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Marila laxiflora</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.01 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Mollinedia lanceolata</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| <i>Ternstroemia circumscissilis</i> | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |

| | | | | | | | |
|------------------------|---|------|------|------|---|------|------|
| Aegiphila | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Palicourea grandiflora | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Miconia calvescens | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Piper villosissimum | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Heisteria scandens | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| AAD=159 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Schefflera AAD 89 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Miconia rupticalyx | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Miconia undata | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Zygia coccinea | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| AAD=643 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Drymonia candida | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Myrcia AAD 786 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Psychotria buchtienii | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Aiouea grandifolia | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Eugenia subterminalis | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Orthomene schomburgkii | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| AAD 705 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Bathysa | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Begonia parviflora | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Cinchona pubescens | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Distictella elongata | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Machaerium | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Miconia cyanocarpa | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Psychotria venulosa | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Schefflera tipuanica | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| AAD 643 | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Adelobotrys monticola | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Clethra elongata | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Faramea anisocalyx | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Polybotrya osmundacea | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |
| Sorocea briquetii | 1 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 1 | 0.11 | 0.05 |

Anexo 4. Abundancia, número de individuos, riqueza e índices de diversidad en las parcelas de las tres localidades de la Región Madidi: Riqueza de especies; Riqueza de géneros; Riqueza de familias; Índice de dominancia de Simpson; Índice de Shannon-Wiener; Índice inverso de Simpson; Índice de equidad de Pielou.

| Parcela/ Localidad | Suma de Área Basal (m2) | Individuos | Familias | Género | Especies | Shannon | Simpson | Simpson 1-D | Pielou |
|---------------------------|----------------------------|---------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------------|
| M_P_1 | 4.31 | 261.00 | 26.00 | 39.00 | 51.00 | 3.27 | 0.06 | 15.52 | 0.83 |
| M_P_2 | 4.84 | 339.00 | 25.00 | 38.00 | 50.00 | 3.00 | 0.11 | 9.30 | 0.77 |
| M_P_3 | 4.44 | 234.00 | 33.00 | 41.00 | 59.00 | 3.32 | 0.06 | 16.26 | 0.81 |
| M_P_4 | 4.93 | 281.00 | 29.00 | 42.00 | 59.00 | 3.47 | 0.05 | 19.69 | 0.85 |
| M_P_5 | 5.28 | 315.00 | 34.00 | 43.00 | 57.00 | 3.23 | 0.08 | 12.11 | 0.80 |
| M_P_6 | 5.26 | 378.00 | 35.00 | 59.00 | 85.00 | 3.80 | 0.04 | 24.39 | 0.86 |
| M_P_7 | 3.58 | 387.00 | 33.00 | 52.00 | 67.00 | 3.09 | 0.11 | 9.01 | 0.73 |
| M_P_8 | 3.45 | 344.00 | 29.00 | 49.00 | 67.00 | 3.17 | 0.10 | 10.23 | 0.75 |
| M_P_9 | 2.74 | 286.00 | 27.00 | 43.00 | 63.00 | 3.59 | 0.04 | 25.31 | 0.87 |
| M_P_10 | 2.68 | 319.00 | 24.00 | 38.00 | 52.00 | 2.99 | 0.12 | 8.49 | 0.76 |
| Media ± DS | 4.15 ± 0.98 | 314.4 ± 49.50 | 29.5 ± 4.01 | 44.4 ± 6.87 | 61 ± 7.21 | 3.29 ± 0.26 | 0.077 ± 0.030 | 15.03 ± 6.33 | 0.80 ± 0.05 |
| SD_P_1 | 3.22 | 419.00 | 34.00 | 66.00 | 98.00 | 3.98 | 0.03 | 34.76 | 0.87 |
| SD_P_2 | 2.92 | 359.00 | 39.00 | 77.00 | 98.00 | 3.84 | 0.04 | 25.79 | 0.84 |
| SD_P_3 | 2.89 | 441.00 | 33.00 | 54.00 | 77.00 | 3.77 | 0.03 | 31.15 | 0.87 |
| SD_P_4 | 3.34 | 318.00 | 32.00 | 67.00 | 88.00 | 4.04 | 0.02 | 45.45 | 0.90 |
| SD_P_5 | 2.88 | 404.00 | 32.00 | 64.00 | 91.00 | 3.86 | 0.03 | 29.85 | 0.86 |
| SD_P_6 | 2.99 | 430.00 | 31.00 | 61.00 | 82.00 | 3.61 | 0.05 | 18.51 | 0.82 |
| SD_P_7 | 3.03 | 278.00 | 31.00 | 67.00 | 84.00 | 3.80 | 0.04 | 24.65 | 0.86 |
| SD_P_8 | 2.89 | 357.00 | 39.00 | 77.00 | 94.00 | 3.76 | 0.05 | 18.35 | 0.83 |
| SD_P_9 | 2.61 | 457.00 | 39.00 | 70.00 | 99.00 | 3.92 | 0.03 | 29.27 | 0.85 |
| SD_P_10 | 3.11 | 456.00 | 30.00 | 60.00 | 77.00 | 3.63 | 0.05 | 21.38 | 0.84 |
| Media ± DS | 2.99 ± 0.20 | 391.9 ± 61.31 | 34 ± 3.62 | 66.30 ± 7.21 | 88.8 ± 10.36 | 3.82 ± 0.14 | 0.038 ± 0.011 | 27.92 ± 8.22 | 0.85 ± 0.02 |
| W_P_1 | 3.99 | 465.00 | 42.00 | 77.00 | 113.00 | 4.21 | 0.02 | 51.42 | 0.89 |
| W_P_2 | 3.11 | 497.00 | 49.00 | 89.00 | 129.00 | 4.19 | 0.04 | 26.97 | 0.86 |
| W_P_3 | 3.15 | 556.00 | 40.00 | 77.00 | 116.00 | 4.15 | 0.03 | 37.69 | 0.87 |
| W_P_4 | 2.72 | 431.00 | 42.00 | 79.00 | 119.00 | 4.26 | 0.02 | 40.95 | 0.89 |
| W_P_5 | 3.75 | 414.00 | 43.00 | 81.00 | 114.00 | 4.25 | 0.02 | 51.81 | 0.90 |
| W_P_6 | 2.74 | 280.00 | 37.00 | 64.00 | 84.00 | 3.95 | 0.03 | 39.90 | 0.89 |
| W_P_7 | 3.80 | 280.00 | 38.00 | 59.00 | 87.00 | 3.91 | 0.03 | 33.88 | 0.88 |
| W_P_8 | 3.03 | 374.00 | 35.00 | 60.00 | 82.00 | 3.24 | 0.11 | 8.93 | 0.74 |
| W_P_9 | 3.23 | 458.00 | 40.00 | 68.00 | 92.00 | 3.82 | 0.03 | 29.94 | 0.84 |
| Media ± DS | 3.28 ± 0.46 | 417.22 ± 93.07 | 40.67 ± 4.06 | 72.67 ± 10.36 | 104 ± 17.65 | 3.99 ± 0.33 | 0.04 ± 0.029 | 35.72 ± 13.16 | 0.86 ± 0.05 |
| Kruskal Wallis | 0.02 | 0.02 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0010 | 0.0010 | 0.01 |

