

**UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS**  
**FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES**  
**CARRERA DE BIOLOGÍA**



**DIVERSIDAD, ESTRUCTURA Y DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES LEÑOSAS  
DE UN BOSQUE MONTANO PLUVIAL, COMUNIDAD SANTO DOMINGO  
(Prov. FRANZ TAMAYO – LA PAZ)**

**Tesis de grado para optar al título de  
Licenciatura en Biología**

**Presentada por: Maritza Cornejo Mejía**

**Tutora: Lic. Emilia García Estigarribia  
Asesor científico: Lic. Alfredo Fuentes Claros**

**La Paz – Bolivia  
2008**

**UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS**

**FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES**

**CARRERA DE BIOLOGÍA**

**TESIS DE GRADO:**

**DIVERSIDAD, ESTRUCTURA Y DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES LEÑOSAS DE UN  
BOSQUE MONTANO PLUVIAL, COMUNIDAD SANTO DOMINGO  
(Prov. FRANZ TAMAYO–LA PAZ)**

**Por:**

Maritza Cornejo Mejía

---

**Tutora:**

Lic. Emilia García Estigarribia

---

**Asesor Científico:**

Lic. Alfredo Fuentes Claros

---

**Tribunales:**

Lic. Esther Valenzuela Celis  
Jefa de Carrera

---

Dr. Jasivia Gonzales Rocabado

---

**Presidente del comité revisor:**

Dr. Alvaro Garitano Zabala  
Director Académico

---

**La Paz – Bolivia**

**2008**

## AGRADECIMIENTOS

La elaboración y culminación de esta tesis no hubiera sido posible sin la colaboración directa e indirecta de personas e instituciones a quienes les debo mucho:

Al proyecto “Inventario Florístico del Madidi” por todo el apoyo económico y logístico brindado.

Al Herbario Nacional de Bolivia cuyo respaldo institucional y científico fue muy importante, y a todo su personal científico y administrativo muchas gracias por su colaboración y desinteresada amistad.

A la comunidad Leco-Quechua Santo Domingo quienes nos permitieron el acceso a su bosque, y en especial a los comunarios: esposos Saúl y Marta Sompero, don Sandalio y C. Cuqui quienes no solo fueron nuestros guías y amigos durante el trabajo de campo si no también compartieron su conocimiento con nosotros.

A la Lic. Emilia García E. quien oportunamente corrigió y evaluó este trabajo, mil gracias por tu paciencia, comprensión y tiempo.

Al Lic. Alfredo Fuentes C., cuya ayuda y asesoramiento antes, durante y después del trabajo de campo fue crucial.

A la Lic Esther Valenzuela C. y Dr. Jasivia Gonzales R. quienes gentilmente aceptaron evaluar este trabajo, sus correcciones y sugerencias mejoraron el manuscrito final.

A Isabel Loza, Edwin Ticona y Neftali Chapi por hacer divertido y llevadero el trabajo de campo y de herbario.

Al Dr. Peter Jørgensen por leer y revisar los manuscritos preliminares, sus consejos y comentarios fueron de gran ayuda.

A los más que jefes amigos del proyecto Madidi: Alejandro Araujo, Tatiana Miranda y Lesly Cayola, muchas gracias por su confianza, apoyo y permitirme revisar y utilizar parte de la base de datos del proyecto.

Como no agradecer a aquellos botánicos quienes ayudaron con la identificación de los especímenes: J. Luteyn (NY), C.M. Taylor (MO), R. Ortiz-Gentry (MO), J. Ricketson (MO), Anna Weitzman, A. Araujo-M (LPB), A. Fuentes (LPB), I. Jiménez (LPB), C. Maldonado (LPB), R. Hurtado (LPB) y L. Cayola (LPB).

A toda mi querida familia que son mi fortaleza y mi orgullo, especialmente a Gonzalo, Rosario, Gonzo, Cesarín, Mama Pancha y tía Soya, a ustedes les debo quien soy, lo que logré, lo que llegaré a ser y lo que lograré.

A mis amigas y amigos en las buenas y malas durante los años de universidad: Isa, Zulia, Bachi, Dani, Made, Vero, Lesly, María, Mariana, Kareem, Patty, Omar, Eiji, Richard, Natalio y Saúl, gracias por haber compartido alegrías, tristezas, preocupaciones y amanecidas.

A las amigas y amigos del proyecto: Anita, Vania, Coni, Anita Apaza, Sandra, Ángel, Edwin y Neftalí.

A la UVADI de Botánica donde tuve el privilegio de tener excelentes profes: Dr. Stephan Beck, Dra. Mónica Moraes, Lic. Esther Valenzuela y Lic. Emilia García, y buenos amigos: Andy, Majo, Pao, Oscar y Pancho

A todos ustedes mil gracias

Y a Dios gracias porque esto terminó!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	iv
<b>ABSTARCT</b> .....	v
<b>INTRODUCCION</b> .....	1
<b>MARCO CONCEPTUAL</b> .....	3
<b>OBJETIVOS</b> .....	5
<b>CARACTERÍSTICAS DEL BOSQUE MONTANO PLUVIAL</b> .....	5
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	7
<b>MÉTODOS</b> .....	10
Muestreo y registro de datos.....	10
Identificación de las muestras colectadas.....	12
Análisis de la diversidad.....	12
Importancia ecológica de las familias y especies.....	16
Evaluación de la estructura horizontal y vertical.....	17
Análisis de distribución y rareza de especies leñosas.....	18
<b>RESULTADOS</b> .....	19
Generalidades.....	19
Diversidad.....	21
Importancia ecológica de las familias y especies.....	29
Estructura horizontal y vertical.....	36
Distribución y rareza de especies leñosas.....	41
<b>DISCUSION</b> .....	43
La elevada diversidad del bosque montano pluvial de Santo Domingo.....	43
Diversidad y topografía local.....	45
Familias y especies que caracterizan a toda la formación y la variación con la topografía local.....	48
Estructura y topografía local.....	51
Patrones de distribución y rareza de especies leñosas.....	52
<b>CONCLUSIONES</b> .....	53
<b>RECOMENDACIONES</b> .....	55
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	56
<b>ANEXOS</b> .....	64

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa de ubicación del área de estudio.....	8
<b>Figura 2.</b> Características del área de estudio.....	9
<b>Figura 3.</b> Esquema de la parcela temporal de 0,1 ha.....	10
<b>Figura 4.</b> Categorías de rareza de especies, propuesta por Rabinowitz <i>et al.</i> (1981).....	18
<b>Figura 5.</b> Densidad de individuos y especies en relación a la situación topográfica.....	21
<b>Figura 6.</b> Las siete familias y los cinco géneros más ricos en especies.....	22
<b>Figura 7.</b> Curvas de rarefacción (100 aleatorizaciones), comparando la riqueza de especies de las dos situaciones topográficas.....	23
<b>Figura 8.</b> Curvas de acumulación de especies y de estimadores no paramétricos de riqueza.....	24
<b>Figura 9.</b> Curvas rango–abundancia de ladera y plano mal drenado.....	27
<b>Figura 10.</b> Variación de los valores absolutos: diversidad, número de individuos y área basal, en relación a la situación topográfica, de las quince familias más importantes.....	31
<b>Figura 11.</b> Las 15 familias con mayor índice de valor de importancia de ladera y plano mal drenado.....	32
<b>Figura 12.</b> Las 15 especies ecológicamente más importantes de ladera y plano mal drenado.....	34
<b>Figura 13.</b> Diagrama de ordenación NMS de 10 parcelas y las 30 especies más importantes.....	36
<b>Figura 14.</b> Densidad de individuos, especies y área basal por clase diamétrica, por situación topográfica.....	38
<b>Figura 15.</b> Densidad de individuos y especies por clase altimétrica por situación topográfica.....	40

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Características de los tres hábitos de vida.....	11
<b>Tabla 2.</b> Criterios para definir los límites de cada parámetro para el análisis de distribución y rareza de especie.....	19

<b>Tabla 3.</b> Número de individuos, especies y familias total y para cada forma de vida, de toda la formación y para ambas situaciones topográficas.....	19
<b>Tabla 4.</b> Índices de diversidad <i>alfa</i> , basados en la riqueza y abundancia de las especies.....	28
<b>Tabla 5.</b> Índices de similitud de Sørensen y Bray Curtis entre las 10 parcelas de muestreo.....	28
<b>Tabla 6.</b> Índices de similitud y complementariedad entre las dos situaciones topográficas.....	29
<b>Tabla 7.</b> Las 15 especies ecológicamente más importantes para toda la formación.....	33
<b>Tabla 8.</b> Lista de especies indicadoras por situación topográfica.....	35
<b>Tabla 9.</b> Densidad de individuos, área basal y especies por sitio muestreado de acuerdo a dos categoría de tamaño de DAP.....	37
<b>Tabla 10.</b> Las cinco especies más representativas por clases diamétricas, de las dos posiciones topográficas.....	39
<b>Tabla 11.</b> Densidad de individuos y especies por sitio muestreado de acuerdo a tres sustratos.....	40
<b>Tabla 12.</b> Clasificación de formas de rareza de especies de lianas, hemiepífitos y árboles.....	42
<b>Tabla 13.</b> Comparación de valores de riqueza y densidad de individuos con otros estudios realizados dentro la Región del Madidi a altitudes similares.....	45

## ÍNDICE DE ANEXOS

**ANEXO A:** Métodos para medir el DAP en diferentes situaciones.

**ANEXO B:** Formulas utilizadas para el cálculo de los tres parámetros ecológicos.

**ANEXO C:** Abreviaciones de las especies de las figuras 8 y 12.

**ANEXO D:** Datos generales de las 10 parcelas temporales de muestreo.

**ANEXO E.** Lista de familias y especies de plantas leñosas registradas en 10 parcelas de 0.1ha, en el bosque montano pluvial de la comunidad de Santo Domingo.

**DIVERSIDAD, ESTRUCTURA Y DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES LEÑOSAS DE UN  
BOSQUE MONTANO PLUVIAL, COMUNIDAD SANTO DOMINGO  
(Prov. FRANZ TAMAYO-LA PAZ)**

**Cornejo-Mejía Maritza**

Universidad Mayor de San Andrés, Carrera de Biología  
Herbario Nacional de Bolivia (LPB) maritcornej@yahoo.es

**RESUMEN**

Uno de los mecanismos que mantiene la alta diversidad de bosques montanos neotropicales es la heterogeneidad espacial, ya que constituye un gradiente complejo que ofrece numerosas oportunidades de nicho para las comunidades vegetales. Con el objetivo de analizar la diversidad de las especies leñosas y evaluar la estructura del bosque montano pluvial (1400-1550m), se registraron todos los individuos con  $DAP \geq 2,5$  cm en 10 parcelas temporales (20 x 50 m), distribuidas de manera estratificada (5 en ladera y 5 en plano mal drenado). Para analizar la distribución y rareza de especies, se consideró las especies que alcanzaron  $DAP \geq 10$  cm, con más de un individuo en el total del muestreo y se las clasificó según método de Rabinowitz. En total se registraron 3911 individuos de plantas leñosas de 63 familias, 141 géneros y 260 especies: 83% especies arbóreas, 12% lianas y 5% hemiepifitos. El plano mal drenado fue más rico en especies (191 vs. 181), siendo que en ladera se obtuvo mayor densidad de individuos (2146 vs. 1765), sin presentar diferencias significativa. Pero si se observó una notable variación en la abundancia de algunas especies. Los índices de diversidad de Shannon e invertido de Simpson mostraron que no hay una diferencia marcada entre ambos casos. En cada situación topográfica se encontraron diferencias en la composición florística dando como resultado una diversidad beta media. Se encontró que: *Miconia undata*, *Pseudolmedia laevigata* y *Geonoma orbignyana* caracterizan la ladera; *Myrsine pellucida*, *Miconia MCM-193* y *Aiphanes aculeata* caracterizan el plano mal drenado. Las estructuras horizontal y vertical no cambiaron con la topografía, pero si mostraron una tendencia de un bosque bien conservado. Estos resultados sugieren que la topografía local podría estar contribuyendo al recambio de especies y principalmente a sus abundancias. Por otro lado, el 98% de las especies tiene una distribución geográfica amplia, y la forma de rareza más común fueron las especies ampliamente distribuidas, presentes tanto en laderas como en planos mal drenados y constantemente dispersas localmente.

**DIVERSITY, STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF WOODY SPECIES OF A  
PLUVIAL MOUNTAIN FOREST, SANTO DOMINGO COMMUNITY  
(Prov. FRANZ TAMAYO-LA PAZ)**

**Cornejo-Mejía Maritza**

Universidad Mayor de San Andrés, Carrera de Biología  
Herbario Nacional de Bolivia (LPB) [maritcornej@yahoo.es](mailto:maritcornej@yahoo.es)

**ABSTRACT**

One mechanism that keeps the high diversity of neotropical montane forests is spatial heterogeneity, as a gradient complex that offers numerous opportunities of niche for plant communities. With the aim of analyzing the diversity of woody species and evaluate the structure of the montane rainforest (1400-1550m), all individuals with  $DAP \geq 2,5$  cm were recorded in 10 temporary plots (20 x 50 m), distributed in a stratified way (5 on slope and 5 on poorly drained plain). To analyze the distribution and rarity of species, were considered the species that reached  $DAP \geq 10$  cm, with more than one individual in the total sample and were classified agree Rabinowitz's method. In total there were 3911 individuals of woody plants from 63 families, 141 genera and 260 species: 83% tree species, 12% vines and 5% hemiepiphytes. The poorly drained plain was richer in species than slope (191 vs. 181), but in slope was greater density of individuals (2146 vs. 1765), without significant difference. There was a notable variation in the abundance of some species. The indices of Shannon diversity and invert Simpson showed that there isn't a marked difference between the two cases. In each topographical situation differences were found in the floral composition, resulting in a half beta diversity. It was found that: *Miconia undata*, *Pseudolmedia laevigata* and *Geonoma orbignyana* characterizing the slope; *Myrsine pellucida*, *Miconia MCM-193* and *Aiphanes aculeate* characterize the poorly drained plain. The horizontal and vertical structures did not change with the topography, but they showed a trend of a forest well preserved. These results suggest that the local topography could be contributing to the replacement of species and mainly to their abundances. On the other hand, 98% of the species has a broad geographical distribution, present both on slopes and on poorly drained plains and constantly dispersed locally.



## **INTRODUCCION**

Los bosques montanos neotropicales se caracterizan por presentar altas tasas de especiación y extinción (Young 1995). Sus elevados valores de diversidad y riqueza de especies son factores importantes para considerarlos como uno de los principales centros de biodiversidad en el mundo (Churchill *et al.* 1995; Myers *et al.* 2000, Brown & Kappelle 2001). En este sentido, se han generado numerosos trabajos enfocados en analizar los factores que condicionan y mantienen la diversidad *alfa* (Hubbell *et al.* 1999, Wright 2001, Leigh *et al.* 2004) y la diversidad *beta* o reemplazo espacial de especies (Condit *et al.* 2002, Leigh *et al.* 2004).

La diversidad es más alta en regiones donde las especies tienen más oportunidades de coexistir localmente (Leigh *et al.* 2004). Los mecanismos que promueven la coexistencia de especies vegetales en un ambiente particular son: la heterogeneidad del hábitat, perturbaciones, competencia con otras especies, resistencia y vulnerabilidad a diferentes plagas y patógenos, y limitaciones en la dispersión (Wright 2002, Leigh *et al.* 2004). La complejidad del hábitat provoca que las especies se especialicen a determinado hábitat o microhábitat que satisface sus requerimientos ambientales como luz, agua, drenaje y nutrientes (Gentry 1988, Clark *et al.* 1993).

La disposición en el espacio de muchos recursos abióticos está determinado en parte por la topografía, ya que constituye un gradiente complejo (tanto a una escala local como en una más amplia) de características de suelo, humedad y drenaje, principalmente. Es decir, estos recursos varían desde cimas, laderas, valles y cerca de corrientes de agua (Wright 2002), ofreciendo numerosas oportunidades de nicho para las comunidades vegetales (Whittaker 1975, Lieberman *et al.* 1985, Tuomisto *et al.* 2002).

La distribución de muchas especies de plantas en bosques tropicales no es aleatoria (Basnet 1992, Clark *et al.* 1999, Svenning 1999), y como consecuencia la composición florística y estructura pueden cambiar con la topografía (Denslow 1995, Hubbell *et al.* 1999, Svenning 1999, Romero-Saltos *et al.* 2001, Takyu *et al.* 2002, Valencia *et al.* 2004, Torrez 2008). La riqueza de especies en un gradiente topográfico tiende a incrementar desde cimas hasta fondos de valle (Denslow 1995), mientras que a mayor pendiente el tamaño máximo de los árboles (área basal y altura) decrece y la densidad aumenta (Takyu *et al.* 2002). Por el contrario, el

porcentaje de crecimiento de los árboles (diámetro/año) de bosques montanos siempreverdes de Jamaica y África, esta correlacionado con el pH y fertilidad del suelo y no con la variación topográfica (Bellingham & Tanner 2000, Baker *et al.* 2003) y la mortalidad es mayor a medida que aumenta la pendiente (Bellingham & Tanner 2000).

Los estudios sobre la diversidad y cambios de la composición florística en condiciones ambientales que varían a escalas reducidas, como la variación de la topografía local, son importantes (Svenning 1999, Palmer *et al.* 2000), porque permiten obtener un escenario más detallado de la interrelación de los factores ambientales y la distribución de las especies (Palmer *et al.* 2000). Aunque, son insuficientes para explicar los valores altos de diversidad de plantas en bosques tropicales o hacer generalizaciones sobre su dinámica (Bellingham & Tanner 2000, Palmer *et al.* 2000, Wright 2002, Leigh *et al.* 2004).

Para comprender los diferentes aspectos ecológicos y lograr un manejo exitoso de los bosques tropicales, el primer paso es la caracterización de la vegetación local, a través de estudios de diversidad, composición florística y estructura (Bawa & McDade 1994, Phillips *et al.* 2003). Y los estudios de distribución de abundancias, 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)

En Bolivia ya se han realizado varios estudios que cuantifican la diversidad y estructura florística de los bosques montanos húmedos (Gentry 1982, Parker & Bailey 1991, Gentry 1995, Vargas 1996, Bascopé 2005, Cabrera-Condarco 2005, Canqui 2006, Antezana 2007, Loza 2008). Sin embargo, aún hay vacíos de información; tomando en cuenta, que a diferencia de otros países andinos, todavía contamos con extensas áreas de bosque montano húmedo que cubren aproximadamente 150.000 km<sup>2</sup> del territorio nacional, y se estima que en éstos se podría llegar a las 10.000 especies (50 % del total de la flora boliviana) (Kessler & Beck 2001). En particular para la Región del Madidi, aún faltarían registrar aproximadamente 45 familias, 1.000 géneros y se sobrepasaría las 8.000 especies (Jørgensen *et al.* 2005).

Otro aspecto importante, para estudiar estos bosques, es que los patrones y procesos propios de los bosques montanos predisponen a su biota a la influencia humana, la cual disminuye la conectividad del hábitat, transforma el paisaje y puede producir extinciones locales (Young 1995). Siendo las principales amenazas: la colonización, la apertura de caminos, la conversión de los bosques a pastizales para la ganadería o en parcelas para la agricultura de subsistencia, la tala selectiva y los chaqueos (Beck *et al.* 1993, Stadtmüller 1997). La importancia biológica, ecológica y la fragilidad de los bosques montanos, representan la justificación para promover su conservación y uso sostenible. Esto será posible en la medida que se tenga una mejor comprensión sobre su dinámica, estructura y procesos ecológicos (Hubbell & Foster 1983, 1992).

En este contexto y considerando las particularidades del área de estudio, que se describen más adelante, me he planteado las siguientes preguntas: si existe diferencias entre ladera y plano mal drenado ¿cómo y cuanto varía la diversidad de plantas leñosas y la estructura del bosque montano pluvial de la comunidad de Santo Domingo? y ¿cómo son los patrones de distribución y rareza de las especies leñosas que caracterizan este bosque?

## **MARCO CONCEPTUAL**

En el presente estudio se analizó la **diversidad** de plantas leñosas, considerando la definición adoptada por Magurran (2004): “la diversidad biológica es la variedad y abundancia de especies en una unidad definida de estudio”. Identificándose dos componentes: riqueza de especies (número de especies) y la uniformidad o equitatividad (describe la variabilidad de la abundancia de especies). Definiendo la escala espacial como: diversidad *alfa* ( $\alpha$ ) o diversidad intra-habitat (Whittaker 1975, Feinsinger 2003, Magurran 2004), entendiendo que los hábitats se identifican por sus características físicas y usualmente tienen límites reconocibles (Magurran 2004). La diversidad *beta* ( $\beta$ ) que describe cómo la composición de especies varía de un área a otra, es decir, el cambio de especies que se da entre hábitats (Whittaker 1975, Duivenvoorden *et al.* 2002, Feinsinger 2003, Halffter & Moreno 2005).

La riqueza de especies en un espacio determinado, puede considerarse como un parámetro para estudiar las comunidades (Halffter & Moreno 2005); definiendo la comunidad vegetal

como el conjunto de plantas de un área, que interactúan entre sí y con el espacio físico; logrando una estructura y funcionamiento característico (Müller–Dombois & Ellenberg 1974, Whittaker 1975, Halffter & Moreno 2005). De ahí, el interés por los índices que reflejan las abundancias o biomásas relativas de las especies, ya que no todas son igualmente importantes (Müller–Dombois & Ellenberg 1974, Whittaker 1975).

La **estructura del bosque** es la disposición de los individuos en el espacio, que en la mayoría de los casos, ha sido descrita como la distribución de la biomasa en un área, es decir, un arreglo espacial vertical y horizontal de las especies o de la distribución de edades (Zenner & Hibbs 2000). Su complejidad dependerá: de la distribución de los individuos entre las fases de desarrollo o clases de edad, la composición de especies, las formas de vida presentes y los factores abióticos (Longman & Jeník 1974, Whittaker 1975, Richards 1998). Este conjunto de factores causan que los bosques tropicales a pesar de tener una estructura básicamente similar, puedan presentar una variación considerable entre ellos (Richards 1998), con una distribución tridimensional confusa y complicada (Richards 1998, Zenner & Hibbs 2000).

Debido a que se analizó por separado el componente vertical (altura) y horizontal (diámetro), es decir, la representación de la estructura en una dimensión, solo es posible dar algunos patrones generales del desarrollo del bosque y la diferenciación de estratos o clases de cobertura; ya que para poder concluir sobre su complejidad, sería necesario analizar de manera conjunta sus tres dimensiones: altura, diámetro y patrón de distribución de los árboles (Zenner & Hibbs 2000).

La pregunta sobre como es la **distribución de las especies**, es un tema de investigación importante para conocer su ecología y contribuir a su conservación, y se la puede analizar bajo dos puntos de vista: a) factores que influyen en la distribución a una escala espacial pequeña (local) (Basnet 1992, Clark *et al.* 1999, Svenning 1999, Takyu *et al.* 2002), como la topografía local, y b) distribución geográfica de las especies que constituyen una comunidad (Krebs 1986), con datos de registros de las colecciones de distintos inventarios (De Oliveira & Daly 1999).

Pitman *et al.* (1999) y Romero–Saltos *et al.* (2001) analizaron la distribución de especies amazónicas utilizando el método propuesto por Rabinowitz (1981) que relaciona: distribución geográfica, especificidad de hábitat y tamaño de población local (abundancia). Este último elemento resulta interesante ya que los bosques tropicales son ricos en especies de plantas pero muchas tienen densidades bajas de individuos (Leigh *et al.* 2004) y esta sería una de las mejores formas de presentar los datos de abundancia de las especies a multiescala de una manera comprensible (Pitman *et al.* 1999).

## **OBJETIVOS**

### **General**

Generar información cuantitativa y cualitativa sobre la diversidad, estructura y patrón de distribución y rareza de especies leñosas del bosque montano pluvial de la comunidad de Santo Domingo en la región del Madidi.

### **Específicos**

- Analizar la diversidad de plantas leñosas de un bosque montano pluvial a nivel general y considerando la topografía del área (ladera y plano mal drenado).
- Determinar la importancia ecológica de las familias y especies de la formación y en relación a la topografía local.
- Evaluar la estructura horizontal y vertical del bosque en relación a la situación topográfica.
- Identificar los patrones de distribución y rareza de las especies leñosas encontradas en este bosque montano pluvial.

## **CARACTERISTICAS DEL BOSQUE MONTANO PLUVIAL**

En Bolivia los bosques montanos húmedos se encuentran hacia el norte, en las faldas orientales de los Andes, en los Yungas de La Paz, Cochabamba y Santa Cruz (Beck *et al.* 1993) y correspondería a lo que algunos autores (Cabrera & Willink 1973, Navarro 2002, Navarro *et al.* 2004), han denominado como “provincia biogeográfica de los Yungas”. Estos bosques por lo general son siempreverdes, densos y hay una clara diferenciación entre pisos altitudinales, en cuanto al tipo de vegetación y la fisonomía (Beck *et al.* 1993).

De acuerdo a Navarro (2002), el intervalo altitudinal de 500–800 a 1.800–2.000 m, dentro el cual estaría comprendido el límite entre los bosques amazónicos y los andino–yungueños, donde aún se tendría la influencia de elementos amazónicos hasta los 1.200 m; corresponde al piso ecológico subandino. Mientras que en el trabajo de Kessler & Beck (2001) y Müller *et al.* (2002), este rango altitudinal corresponde al piso ecológico montano inferior (500–1.500m) y medio (1.500–2.500m) o montano bajo (750–1.750m), respectivamente.

Tomando como parámetros las características bioclimáticas y edáficas, que se presentan dentro el piso ecológico subandino se puede distinguir el tipo de bosque subandino pluvial (Navarro 2002). El clima se caracteriza por presentar una alta humedad atmosférica y precipitaciones elevadas regularmente distribuidas durante todo el año. Los bosques presentan mayor homogeneidad florística y mayor densidad de árboles, en comparación con los bosques de las tierras bajas; siendo las lauráceas y las mirtáceas especialmente abundantes (Lamprecht 1990).

El número de especies de epífitas se incrementa (Lamprecht 1990, Miranda 2005) y en el estrato inferior son típicos los helechos arbóreos que pueden alcanzar diez metros de altura o más, mientras que la presencia de raíces tabulares es menos común y la caulifloría casi no se observa. Con frecuencia se encuentran coníferas como especies del género *Podocarpus*, géneros y familias típicas de latitudes extratropicales como *Ilex* (Lamprecht 1990).

Estructuralmente son mesobosques y macrobosques siempreverdes (Navarro 2002). El dosel es de denso a muy denso y generalmente se pueden distinguir tres a cuatro estratos en la estructura vertical. La altura del dosel varía entre 15 y 25 m, pero los árboles pueden llegar a medir 30 a 35 m e incluso los emergentes pueden llegar a los 40 m (Lamprecht 1990, Beck *et al.* 1993, Antezana 2007).

Navarro (2002), Navarro *et al.* (2004) y Fuentes (2005) hacen una subdivisión más puntualizada del tipo de vegetación, denominando bosque pluvial subandino superior a los bosques húmedos–hiperhúmedos, presentes desde los 1.200–1.400 m hasta 1.900–2.100 m; rango dentro el cual se encuentra el área de estudio del presente trabajo. Se caracterizaría

sobre todo por la presencia de la palma *Dyctyocaryum lamarckianum* que le confiere una fisonomía particular (Fuentes 2005) Según Beck (2002) y Beck *et al.* (2003) es parte de la formación denominada bosque húmedo siempreverde de los yungas, y Müller *et al.* (2002) lo ha denominado bosque montano húmedo bajo.

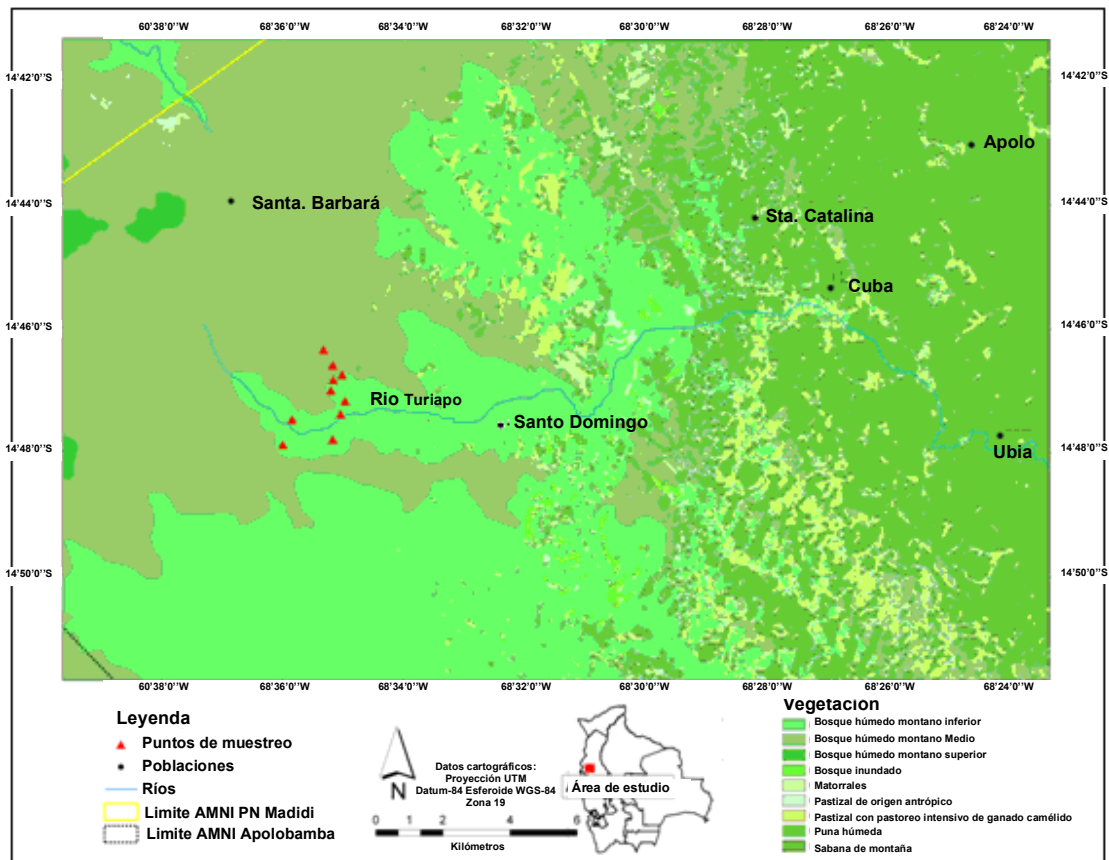
A estas altitudes la diversidad es alta y la influencia de la flora amazónica todavía es considerable (Gentry 1995), con especies como: *Pourouma minor*, *Hieronyma alchorneoides*, *Pseudolmedia laevis* y *Virola sebifera*, entre otras (Cabrera–Condarco 2005, Fuentes 2005). Las familias más ricas en especies son: Lauraceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Moraceae y Myrtaceae (Navarro 2002, Fuentes 2005); mientras que la riqueza de especies de trepadoras leñosas es mucho menor que en los bosques amazónicos (Fuentes 2005).

Los bosques montanos cumplen importantes funciones ecológicas: protegen los suelos, cabeceras de cuencas hidrográficas y laderas al evitar su erosión, regulan el anhídrido carbónico y oxígeno del ambiente, el ciclo de los elementos minerales del suelo y el proceso de degradación de la hojarasca que contribuye a mantener su fertilidad (Brown & Kappelle 2001, García *et al.* 2004); regulan el régimen térmico y juegan un papel importante en la regulación del régimen hídrico regional (Stadtmüller 1997). Estos bosques producen (regeneración y autorregulación) recursos forestales maderables, no maderables y proveen el alimento (energía) a la fauna silvestre (Brown & Kappelle 2001, García *et al.* 2004)

### **ÁREA DE ESTUDIO**

Las unidades de muestreo se instalaron en un rango altitudinal de 1.400–1.550 m y entre las coordenadas: 14°47'00,5"S–14°47'53,2''S y 68°36'00,7"W–68°34'58,8"W, en un bosque yungueño subandino pluvial o bosque montano húmedo inferior, ubicado al Sur Oeste de Apolo en la provincia Franz Tamayo; cerca al límite oriental del ANMI Apolobamba, 3 km pasando la comunidad Leco–Quechua de Santo Domingo (Fig. 1), por un antiguo camino de herradura que sale a la comunidad de Hilo-Hilo. Esta zona es parte la TCO Lecos Apolo, cuya titulación esta en proceso.

En la actualidad este bosque es ocasionalmente perturbado por los comunarios para extraer la resina del copal (*Protium montanum*) con fines de comercialización, pero a una escala reducida. Consecuentemente se observa apertura de senderos, extracción de algunos recursos maderables y no maderables para uso doméstico, en algunos sectores apertura de claros de mediano tamaño para cultivo y la presencia de tacuarales en las áreas de cultivo antiguos. Actualmente hay una iniciativa propuesta por WCS para el manejo sostenible y comercialización de jatata (*Geonoma sp.*) en la región.

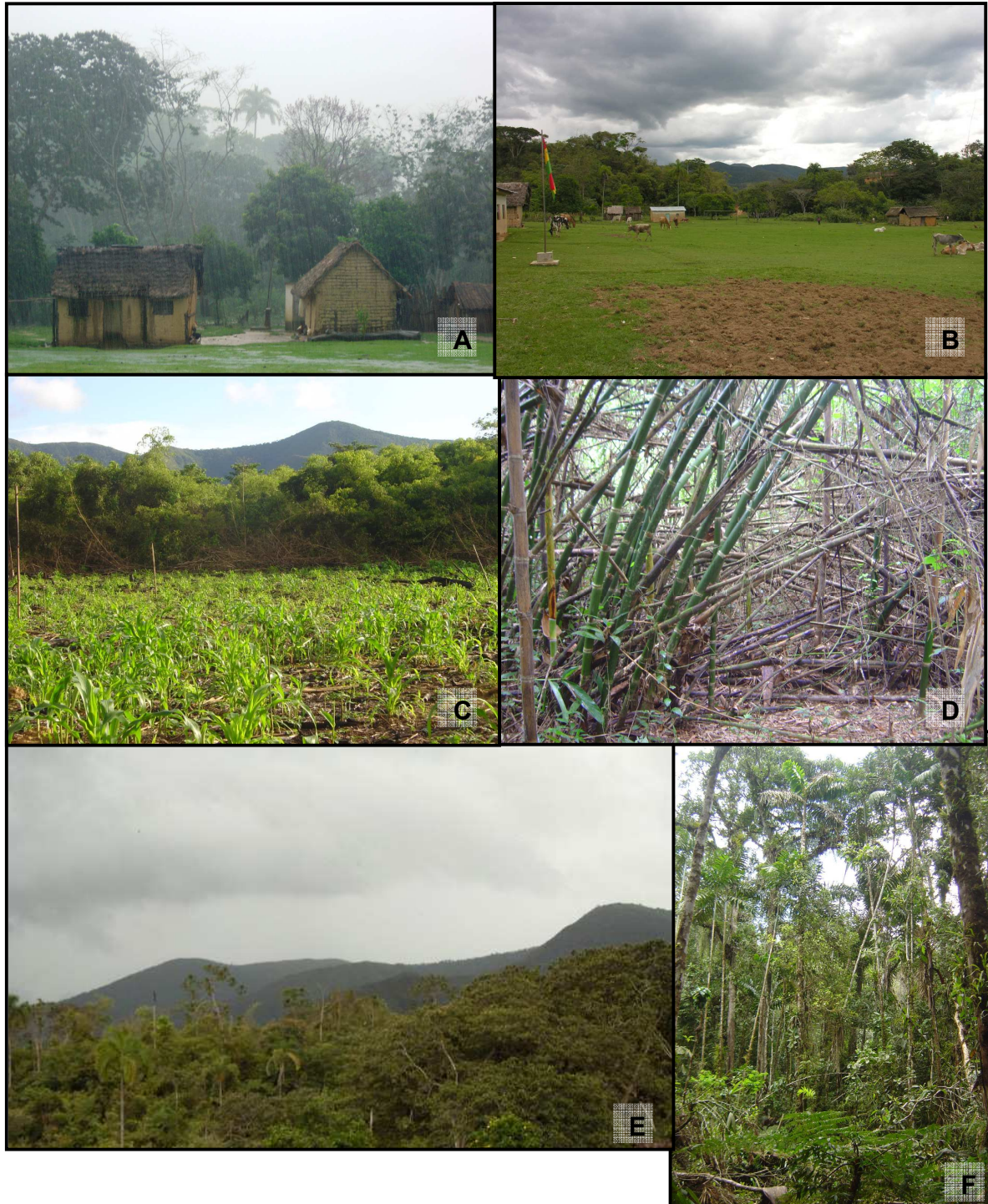


**Figura 1.** Mapa de ubicación del área de estudio y de las parcelas de muestreo, comunidad Leco-quechua de Santo Domingo (elaborado por Z. Porcel).

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 del área se caracteriza por la presencia de serranías bajas con laderas poco abruptas y fondos de valle amplios, con pendientes medias o escasas. Suelos medianamente hasta algo mal drenados, ácidos con pH de 4.1–4.6, textura franco arcillosa, la capa de materia



orgánica llega a medir 30 cm de profundidad en algunos casos y la coloración es pardo amarillenta principalmente en planos mal drenados y pardo grisáceo claro en las laderas.



**Figura 2.** Características de la zona de estudio: A y B: vista de la comunidad de Santo Domingo, C: parcela de cultivo, D: tacuaral en una parcela de cultivo abandonado, E: fisonomía del bosque montano pluvial y F: vista interior del bosque (octubre de 2006, © Proyecto Madidi LPB-MO).



Se registraron todos los individuos con DAP (diámetro a la altura del pecho o 1.30 m del suelo) mayor o igual a 2.5 cm (=7.8 cm de perímetro). Se midió el perímetro a esta altura (PAP) y se calculó el DAP a partir de este dato con la fórmula:  $DAP = PAP / \pi$ . También se registró la familia y/o especie o el nombre común si lo tenía, y se asignó un nombre de referencia para las especies sin nombre vernacular que indicaba alguna característica morfológica llamativa de la especie y las particularidades que pudieran facilitar el reconocimiento en campo de la misma.

La altura total y altura del fuste (de los individuos con  $DAP \geq 10$  cm) fueron estimadas visualmente, ya que usar instrumentos significaría, quintuplicar el tiempo. Además, en diferentes pruebas de correlación entre estimaciones visuales y mediciones con instrumentos, se ha comprobado que generalmente no hay una diferencia importante entre éstas; sin embargo, se tiende a sobreestimar las alturas (Malleux 1982).

Un individuo fue definido como aquel con sistema propio de raíces, cuyo cuerpo puede estar formado por uno o varios tallos. Aquellos individuos multicaules, que tenían unidos sus tallos por debajo del suelo, se consideraron como un individuo (Romero-Saltos *et al.* 2001). De éstos, se estimó la altura del tallo más alto y se midió el DAP de cada tallo. En la tabla 1 se define las tres formas de vida que se consideraron en este estudio.

**Tabla 1.** Características de los tres hábitos de vida.

Hábito	Característica
Árbol*	Planta leñosa, perenne, ramificada sobre la base, con fuste y copa diferenciadas. Alcanza alturas de más de 10m.
Liana (trepadora o bejuco)	Planta leñosa que germina en el suelo y trepa hasta el dosel o subdosel, mediante diferentes estructuras de soporte mecánico, utilizando a los árboles como soporte.
Hemiepífito (mata palo)	Planta leñosa que germina sobre otra planta hospedera y durante su desarrollo las raíces llegan a fijarse en el suelo

\*Las especies de los géneros: *Aiphanes*, *Alsophila*, *Cyathea*, *Geonoma* y *Piper* que generalmente alcanzan alturas inferiores a los 5 m, fueron definidos como árboles debido a que en la literatura son descritos como arbustos o arbolitos indistintamente (Romero-Saltos 2001).

Los individuos cuyas bases se encontraban en el límite de la parcela fueron tomados en cuenta en la medición, cuando más de la mitad de la base se encontraba dentro la parcela. En los

casos donde el tronco presentaba ciertas irregularidades o se tenía dificultades por la situación topográfica; para efectuar la medición del DAP se procedió según los métodos establecidos por Dallmeier (1992) (Anexo A).

La colecta de especímenes se realizó de acuerdo al instructivo del proyecto “Inventario Florístico de la Región del Madidi”: cuatro muestras botánicas cuando se trataba de individuos estériles y 8 si se disponía de material fértil; en pocos casos se pudo coleccionar un duplicado y de algunas lianas se coleccionaron secciones del tallo. A cada colecta se le asignó un número único, precedido por el acrónimo del colector. Posteriormente las muestras botánicas fueron procesadas de acuerdo a las normas generales de herborización, que consiste en: prensado y secado o alcoholizado (en solución al 70%) y posterior secado en instalaciones del Herbario Nacional de Bolivia (LPB).

#### **Identificación de las muestras colectadas**

En primera instancia todas las muestras fueron depositadas en el LPB y otros juegos de duplicados se enviaron al Missouri Botanical Garden (MO), desde donde se enviaron a especialistas de todo el mundo. Para su identificación, los especímenes fueron reunidos en morfoespecies, tomando en cuenta sus características morfológicas. Se utilizaron claves dicotómicas y publicaciones referenciales de los siguientes autores: Gentry (1993), Killeen *et al.* (1993), Pennington *et al.* (2004), Jørgensen *et al.* (2005), Cabrera–Condarco (2005), Canqui (2006) y Antezana (2007).

Los especímenes que no pudieron ser identificados hasta especie, se mantuvieron como morfoespecies. Las familias y especies se organizaron taxonómicamente en base al sistema que se sigue en la base de datos Tropicos VAST del MO

#### **Análisis de la diversidad**

Los diferentes métodos, utilizados en el estudio de la diversidad, se basan en la abundancia, asumiendo que esta relacionada con la importancia ecológica de un organismo. Y se puede usar una serie de parámetros para determinarla (densidad, biomasa, cobertura o frecuencia)

(Magurran 2004). En este estudio la abundancia está expresada como la densidad, es decir, el número de individuos por especie en un área determinada, dentro la comunidad de plantas.

En función a la definición de biodiversidad propuesta por Magurran (2004), se consideraron los siguientes criterios:

**Medida de la riqueza de especies en el muestreo;** para esto se calculó la riqueza específica o densidad de especies, como el número de especies (S) por unidad de muestreo o área muestreada (A) (Moreno 2001, Magurran 2004), que es especialmente favorecido en estudios botánicos (Magurran 2004). Se consideró el conjunto de todas las plantas leñosas ( $DAP \geq 2,5$  cm), las tres formas de vida identificadas en campo (árbol, liana y hemiepipífito) y a nivel de familia y género.

Para analizar y comparar la riqueza de especies leñosas entre ladera y planicie se graficaron curvas de rarefacción basadas en la muestra y dimensionado con el número acumulado de individuos conforme se agregan las parcelas (Gotelli & Colwell 2001, Colwell *et al.* 2004), con intervalos de confianza del 95%. Para esto se utilizó el programa EstimatS 8.00 de Colwell (2006) con 100 repeticiones, que calcula el número esperado de especies (función Mao Tau) de cada muestra si todas las muestras fueran reducidas a un tamaño estándar, es decir, la cantidad de especies que se habrían registrado si la muestra fuera considerada de n individuos ( $n < N$ ), (Moreno 2001, Magurran 2004).

En comunidades con alta diversidad, donde por determinadas circunstancias el esfuerzo de muestreo no ha sido suficiente para registrar todas las especies presentes en la comunidad, como es el caso en el presente trabajo, se utiliza estimadores no paramétricos, para calcular un aproximado de la riqueza real, a partir de los datos del muestreo (Colwell & Coddington 1994, Chazdon *et al.* 1998, Chao 2004). De esta manera, también inferir cuan completo ha sido el inventario. Algunos han demostrado ser más eficientes y precisos, pero ninguno cumple con todos los supuestos deseados (Palmer 1990, Colwell & Coddington 1994, Chazdon *et al.* 1998, Magurran 2004). Las fórmulas de los estimadores utilizados son:

- Estimador Chao2 (Colwell y Coddington 1994, Chazdon *et al.* 1998)

$$S_{Chao2} = S_{obs} + \frac{Q_1^2}{2Q_2}$$

- Jackknife de primer orden (Palmer 1990)

$$S_{Jack1} = S_{obs} + Q_1 \left( \frac{m-1}{m} \right)$$

•

Donde:  $Q_1$  (especies “únicas”) = número de especies que ocurren solamente en una muestra,  $Q_2$  (“especies duplicadas”) = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras,  $S_{obs}$  = número de especies observadas y  $m$  = número total de muestra.

Estos estimadores también fueron calculados usando el programa EstimatS 8.00 de Colwell (2006) con 100 repeticiones, de tal manera que se graficaron las curvas con los valores de las medias de las repeticiones, para cada muestreo. En el caso de Chao 2 se hizo correr los datos con la opción de la fórmula corregida de sesgo (bias-corrected), en la cual se incluye el número total de muestras ( $m$ ) (Colwell 2006).

Usando el método de gráfico rango-abundancia o curva de Whittaker, que es uno de los más conocidos y más informativos (Krebs 1999, Feinsinger 2003) se elaboraron **diagramas de distribución de abundancia de especie**, donde las especies son ordenadas en secuencia de las más a las menos abundantes a lo largo del eje x (o abscisas) y en el eje y (u ordenada) sus abundancias relativas en escala logarítmica en base 10 ( $\log_{10}$ ) (Feinsinger 2003, Magurran 2004).

Se seleccionaron cuatro **índices no paramétricos de diversidad**, que reúnen los dos componentes (riqueza y uniformidad) y son de amplia aceptación:

Índices sensibles a los cambios en el número de especies (Feinsinger 2003): “índice de la teoría de la información” o “índice de Shannon” ( $H'$ ) (Whittaker 1975, Moreno 2001, Magurran 2004); que 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). Y la “medida de uniformidad de Shannon” o más conocida como “índice de equidad de Pielou” ( $J'$ ), cuyo valor va de 0–1, de forma que 1 corresponde



a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Pilou 1966, Magurran, 1988).

- Índice de Shannon

$$H' = - \sum P_i \times \ln P_i$$

- Índice de equidad de Pielou

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

Donde:  $P_i$  = proporción de individuos encontrados en la  $i$ -ésima especie estimado como  $n_i/N$ , es decir, la densidad (abundancia) relativa,  $\ln$  = logaritmo natural,  $H'$  = diversidad observada  $H_{max} = \ln S$  = diversidad esperada

Índices que toman en cuenta la representatividad de las especies, es decir están influidos por la abundancia de las especies más comunes (Moreno 2001), como consecuencia son más sensibles a los cambios en igualdad (Feinsinger 2003): “índice de Simpson” ( $D$ ), que por razones prácticas es expresado en su forma recíproca ( $1/D$ ) (Krebs 1989, Feinsinger 2003, Magurran 2004); 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). Medida de equidad a partir de la forma recíproca del índice de Simpson ( $E_{1/D}$ ), sus valores pueden variar de 0–1 (Smith & Wilson 1996).

- Índice de Simpson

$$D = \left( \frac{\sum n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)} \right)$$

- Equidad a partir de la forma recíproca del índice de Simpson

$$E_{1/D} = \frac{1/D}{S}$$

En la fórmula  $N$  = número total de individuos,  $n_i$  = número de individuos de la  $i$ -ésima especie.

Para analizar la **similitud o disimilitud** de la diversidad en ambas situaciones topográficas se ha utilizado tres índices o coeficientes que se basan en la diferencia en la composición de especies entre áreas con determinada diversidad *alfa* cada una (Magurran 2004, Koleff 2005):

Índices basados en datos cualitativos: “el coeficiente de similitud de Sørensen (1948)” ( $C_S$ ), que es una de las medidas (presencia/ausencia) más efectivas y utilizadas (Southwood & Henderson 2000, Koleff 2005), este índice es afectado por la riqueza de especies, es decir, si las riquezas de especie de los muestreos, son marcadamente diferentes entonces  $C_S$  siempre tendrá valores altos. El “índice de complementariedad” ( $C_C$ ) también basado en datos de presencia/ausencia, intenta abarcar lo distintivo de la composición a lo largo de un espectro de escalas, y sus valores varían de 0% cuando las dos listas son idénticas a 100%, cuando las listas son completamente distintas (Colwell & Coddington 1994, Koleff 2005).

Para analizar 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 cuantitativo de Sørensen” o “índice de Bray y Curtis” ( $C_N$ ) (Magurran 1988, Magurran 2004).

- Coeficiente de similitud de Sørensen

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

- Índice de complementariedad

$$C_C = \frac{b + c}{b + c + a}$$

- Índice Bray y Curtis

$$C_N = \frac{2jN}{(Nb + Nc)}$$

Donde:  $a$  número de especies compartidas,  $b$  número de especies exclusivas del primer sitio,  $c$  número de especies exclusivas del segundo sitio,  $Nb$  número de individuos del sitio B,  $Nc$  número de individuos del sitio C y  $jN$  sumatoria de las abundancias mínimas de las especies compartidas entre sitios.

### **Importancia ecológica de las familias y especies**

Para describir ambas situaciones topográficas, de acuerdo a la composición florística se calculó el “índice de valor de importancia” o IVI, (Curtis y McIntosh 1951) que integra los valores relativos de densidad, dominancia y frecuencia (fórmulas Anexo B). Con este índice es



posible comparar el “peso ecológico” de cada especie y familia, dentro del tipo de bosque correspondiente. La obtención de índices de valor de importancia similares para las especies indicadoras, sugieren la igualdad o semejanza, en composición y estructura, entre sitios (Lamprecht 1990).

Para visualizar la interrelación entre las parcelas y las especies más importantes en ellas, se realizó un análisis de ordenación con el método Nonmetric Multidimensional Scaling (NMS), con el programa PCORD v4. Este método es utilizado para evaluar la dimensionalidad de los datos (McCune y Grace 2002). Para el análisis se utilizó la matriz de IVI's de las especies presentes en 2 o más parcelas (195 especies) y la medida de distancia de Sørensen (Bray Curtis) en la opción de **autopiloto**. Se emplearon 40 corridas de los datos reales y 50 corridas con los datos aleatorizados ( $\alpha = 0.05$ ). El proceso partió de seis dimensiones y se emplearon dos para la ordenación final con 400 iteraciones máximas y un criterio de estabilidad de 0.00001 (desviación estándar del estrés sobre las últimas 10 iteraciones) (McCune y Grace 2002). Se obtiene un diagrama que representa la relación entre las parcelas y las especies de acuerdo a los valores de Índice de Valor de Importancia (IVI) por parcela.

Para determinar las especies que caracterizan cada posición topográfica se realizó un análisis de especies indicadoras con el programa PC-ORD v4 por el método de Dufrière & Legendre (1997), con la prueba de significancia de MonteCarlo (con 1000 aleatorizaciones) y la matriz de IVI de 195 especies. Este método calcula un valor indicador (VI), combina la abundancia relativa de las especies con la frecuencia relativa de ocurrencia en los grupos y asigna un valor que aumenta conforme los individuos de las especies se encuentran en más parcelas y es de 0 a 100% (McCune y Grace 2002).

### **Evaluación de la estructura horizontal y vertical**

Se calcularon y compararon para cada situación topográfica los siguientes parámetros estructurales: densidad (número de individuos/0.1ha), riqueza de especies y área basal ( $m^2/0.1ha$ ). En el caso de la estructura horizontal se consideraron dos categorías de tamaño: individuos con  $DAP < 10$  cm y fustales ( $\geq 10$  cm DAP). Para los fustales se analizó la distribución del número de individuos y área basal por clase diamétrica (seis con intervalos de

10 cm). Para la estructura vertical se tomaron en cuenta tres estratos y se examinó la distribución del número de individuos en función a seis clases altimétricas (intervalos de 5 m). Se realizaron comparaciones estadísticas entre tratamientos (topografía), con la prueba de Mann–Whitney ( $\alpha = 0.05$ ) utilizando el programa SPSS v15. Los resultados se expresan en tablas con el cálculo de medias y desviaciones estándar.

### Análisis de distribución y rareza de especies leñosas

Para este análisis se consideraron todas las especies con epíteto específico que alcanzaron  $DAP \geq 10$  cm en el caso de árboles y hemiepífitos, presentes en más de 1 parcela y con más de un individuo en toda la muestra (Romero–Saltos *et al.* 2001). Así se trabajó con 96 especies de las 260: 6 lianas, 3 hemiepífitos y 87 árboles. Siguiendo el criterio de Rabinowitz (1981) se analizaron tres aspectos para cada especie: rango geográfico, especificidad de hábitat y abundancia local, cuya combinación nos da una matriz con ocho categorías (Fig. 4).

RANGO GEOGRÁFICO ESPECIFICIDAD DE HÁBITAT		Amplio		Restringido	
		Amplia	Reducida	Amplia	Reducida
ABUNDANCIA LOCAL	Común	Localmente abundante en varios hábitat de una región geográfica amplia	Localmente abundante en un hábitat específico de una región geográfica amplia	Localmente abundante en varios hábitat de una región geográfica pequeña	Localmente abundante en un hábitat específico de una región geográfica pequeña
	Rara	Constantemente dispersa en varios hábitat de una región geográfica amplia	Constantemente dispersa en un hábitat específico de una región geográfica amplia	Constantemente dispersa en varios hábitat de una región geográfica pequeña	Constantemente dispersa en un hábitat específico de una región geográfica pequeña

**Figura 4.** Siete categorías de rareza de especie propuesto por Rabinowitz *et al.* (1981). La especificidad de hábitat en relación a la topografía del área del estudio y la abundancia local se define como el número de individuos en el muestreo. Tomado de Pitman *et al.* (1999).

Para definir los límites de cada categoría, es decir, entre amplio y restringido y entre común y raro; se procedió en base a los trabajos de Pitman *et al.* (1999) y Romero–Saltos *et al.* (2001) (Tabla 2). La información del rango geográfico para cada especie se obtuvo de la revisión de tratamientos taxonómicos, listas anotadas de especies (Killeen *et al.* 1993, Rohwer 1993, Burges & van der Werff. 1999, Berg 2001, Reynel *et al.* 2003, Moraes 2004, Reynel *et al.* 2006) y principalmente de la base de datos TROPICOS–VAST del Jardín Botánico de Missouri.

**Tabla 2.** Criterios para definir los límites de cada parámetro para el análisis de distribución y rareza de especie. Modificado de Pitman *et al.* (1999) y Romero–Saltos *et al.* (2001).

Parámetro	Definición
Rango geográfico	Amplio: presente fuera de los límites de los bosques montanos de los Yungas de Bolivia. Restringido: presente únicamente en los bosques montanos de los Yungas de Bolivia (aproximadamente 55.556 km <sup>2</sup> , Ibisch <i>et al.</i> 2003)
Especificidad de hábitat	Amplia: presente en ambas situaciones topográficas en el área de estudio Restringida: presente solo en ladera o solo en plano mal drenado
Abundancia local	Común: >1 individuo/0.1 ha. Rara: ≤1 individuo como máximo en 0.1 ha

## RESULTADOS

### Generalidades

En el área evaluada (1 ha), se registraron 3911 individuos de plantas leñosas, de estos se colectaron 375 ejemplares. En total se tiene 63 familias, 141 géneros y 260 especies/morfoespecies, de las cuales 187 (72%) fueron asignadas con su epíteto específico, 63 (24%) hasta género, 6 hasta familia y 4 indeterminadas (todas lianas). De los individuos identificados hasta género el 79% pertenecen a especies de siete géneros distribuidos de la siguiente manera: 228 a tres especie del género *Schefflera*, 81 a una especie de *Croizatia*, 78 a seis especies de *Miconia*, 73 a dos especies de *Meriania*, 31 a dos especies de *Coccoloba*, 23 a una especie de *Hebanthe* y 16 a una especie de *Myrcia*.

Con un promedio de 391 individuos y 88 especies por parcela; el 25% de las especies están representadas por un individuo y las comunes con más de 10 individuos, conforman el 32%. Cuando se considera la forma de vida de cada 100 individuos: 5 son lianas, 1 hemiepífito y 94 árboles. De igual manera, la mayoría son especies arbóreas, 12% lianas y 5% hemiepífitos (Tabla 3).

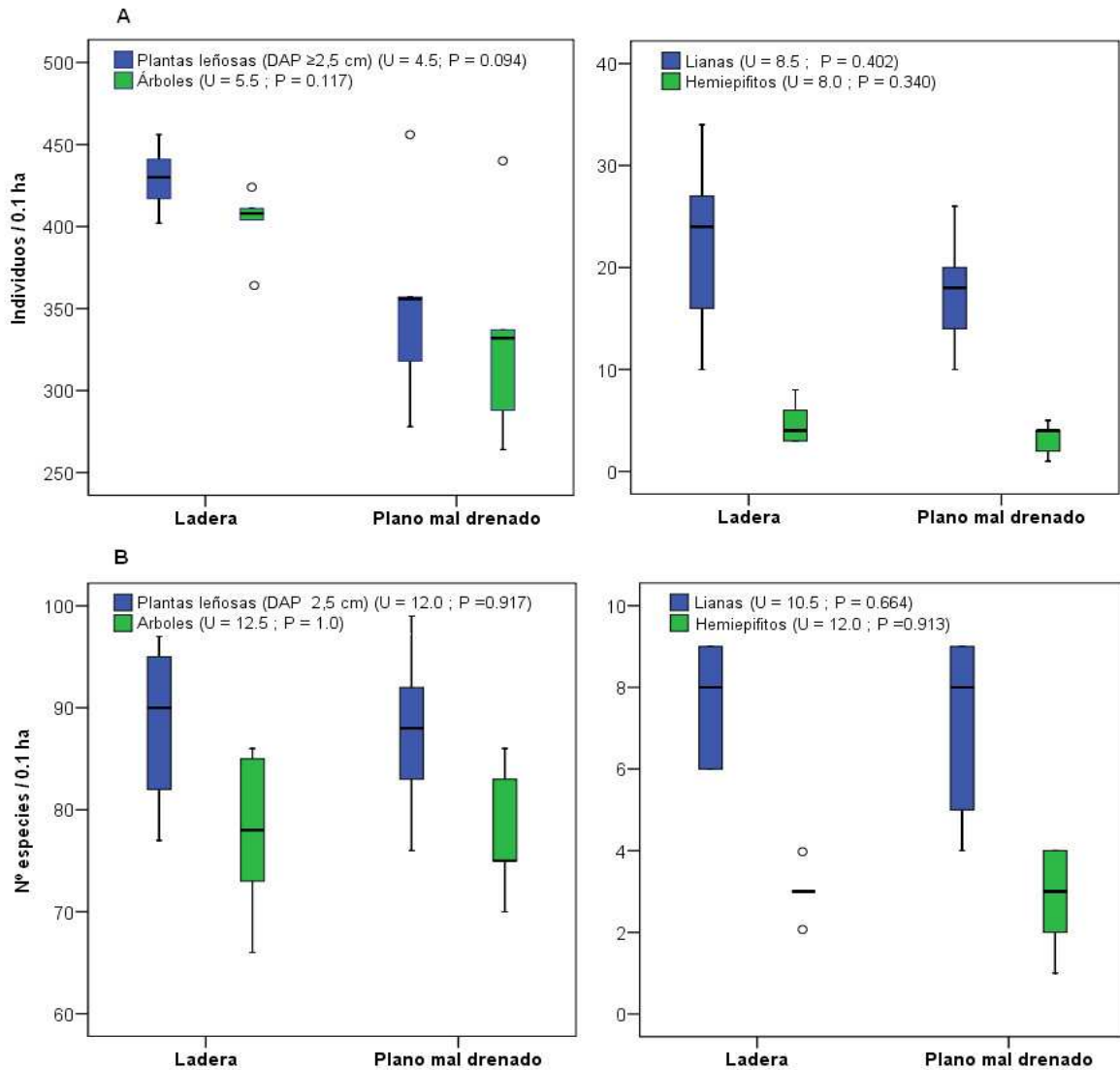
**Tabla 3.** Número de individuos, especies y familias encontradas en 10 parcelas de 0,1 ha, distribuidas según la topografía del lugar (ladera n = 5, planicie n = 5). Se muestran los promedios con sus desviaciones estándar para 0,1 ha, el rango de variación entre paréntesis y los totales.

	Número/0,1 ha			Totales		
	Individuos	Especies	Familias	Individuos	Especies	Familias
<b>Lianas</b>						
Ladera	22.2±9.4 (10–34)	7.6±1.5 (6–9)	5.6±0.9 (5–7)	111	19	10

Plano mal drenado	17.6 ± 6.1 (10–26)	7±2.3 (4–9)	6±1.6 (4–8)	88	20	14
Total	19.9±7.8 (10–34)	7.3±1.9 (4–9)	5.8±1.2 (4–8)	199	32	17
<b>Hemiepifitos</b>						
Ladera	4.8±2.2 (3–8)	3±0.7 (2–4)	2.6±1.1 (1–4)	24	8	5
Plano mal drenado	3.2±1.6 (1–5)	2.8±1.3 (1–4)	2.6±1.3 (1–4)	16	9	7
Total	4±2 (1–8)	2.9±1 (1–4)	2.6±1.2 (1–4)	40	12	7
<b>Árboles</b>						
Ladera	402.2±22.6 (364–424)	77.6 ± 8.4 (66 – 86)	29±2.6 (26–32)	2011	154	41
Plano mal drenado	332.2±67.5 (264–440)	77.8 ± 6.5 (70 – 86)	28.6 ± 3.7 (24 – 34)	1661	162	42
Total	367.2±60.1 (264–440)	77.7 ± 7.1 (70 – 86)	28.8 ± 3.0 (24 – 34)	3672	216	50
<b>Total plantas leñosas (DAP ≥ 2,5 cm)</b>						
Ladera	429.2±20.9 (402–456)	88.2±8.5 (77–97)	33.6±3.3 (31–39)	2146	181	49
Plano mal drenado	353±66.1 (278–456)	87.6±8.7 (76–99)	33.4±4.3 (30–39)	1765	191	52
Total	391.1±61.2 (278–456)	87.9±8.14 (76–99)	33.5±3.6 (30–39)	3911	260	63

Las 5 parcelas de ladera acumularon el 55 % del total de individuos y en promedio tienen la mayor densidad (429 vs. 353). Del mismo modo, las densidades al considerar las formas de vida son mayores en ladera. Sin embargo, la prueba estadística Mann–Whitney no reveló diferencias significativas ( $P > 0,05$ ) entre ambas situaciones topográficas (Fig. 5). Se debe tomar en cuenta, que la parcela 10 con la mayor pendiente entre las de plano mal drenado posee la mayor densidad de árboles (440) del total del muestreo y consecuentemente su densidad total (456) es igual o superior a las de ladera (Anexo D).

La densidad de especies siguió un patrón contrario al de individuos, presentándose valores mayores en parcelas del plano mal drenado, sin embargo, en promedio el número de especies que se encontró prácticamente fue el mismo, sin mostrar diferencia significativa (Tabla 3, Fig 5B). Lo mismo sucede cuando se analiza por forma de vida.



**Figura. 5.** Densidad de individuos (A) y especies (B) en 0,1 ha, por forma de vida en relación a la situación topográfica. La prueba estadística Mann–Whitney (U) dio resultados no significativos ( $P > 0.05$ ) para todos los casos. Los círculos representan valores atípicos.

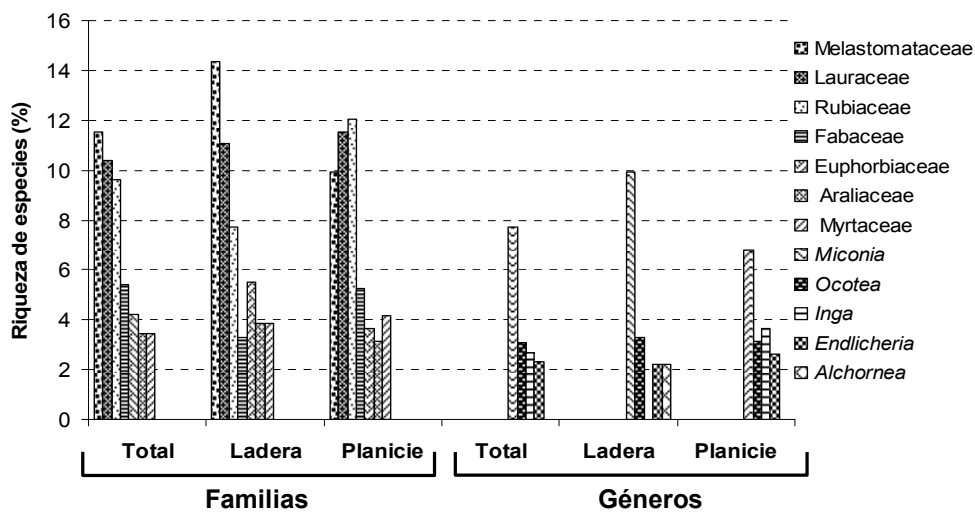
### Diversidad

Las 181 especies de ladera se agruparon en 49 familias y 107 géneros; en plano mal drenado sus 191 especies en 52 familias y 112 géneros. En general el 48% de las 260 especies se concentraron en siete familias (Fig. 6), por lo que para ambos casos coincidentemente tres familias fueron las más ricas, aunque con una leve diferencia en su posición. Melastomataceae representada por 30 especies, ocupó el primer lugar en ladera con 26 especies. Mientras que en plano mal drenado Rubiaceae fue la más rica con 23 de sus 25 especies. En ambas situaciones

Lauraceae se mantuvo en la segunda posición, aunque en plano mal drenado se encontró mayor número de especies de esta familia (22 Vs. 20).

En cuarto lugar se ubican Euphorbiaceae en ladera y Fabaceae en planicie, cada una con diez especies. Las familias subsiguientes tienden a agruparse por tener el mismo número de especies, como es el caso de: Fabaceae, Arecaceae y Clusiaceae en ladera; Araliaceae, Arecaceae, Cecropiaceae y Clusiaceae en planicie son igualmente ricas (6 especies), ocupando los sextos y séptimos lugares, respectivamente.

Hubo 25 familias que se registraron en una sola situación topográfica, de las cuales el 80% estuvieron representadas por una sola especie y el resto por dos o tres especies. Entre las familias presentes solo en ladera, 11 en total, están: Podocarpaceae (1 sp.), Humiriaceae (2 sp.) y Menispermaceae con 3 spp. de lianas; y 14 familias solo se encontraron en plano mal drenado de estas se mencionan a: Meliaceae (1 sp.), Nyctaginaceae (2 sp.) y Apocynaceae (3 sp.).

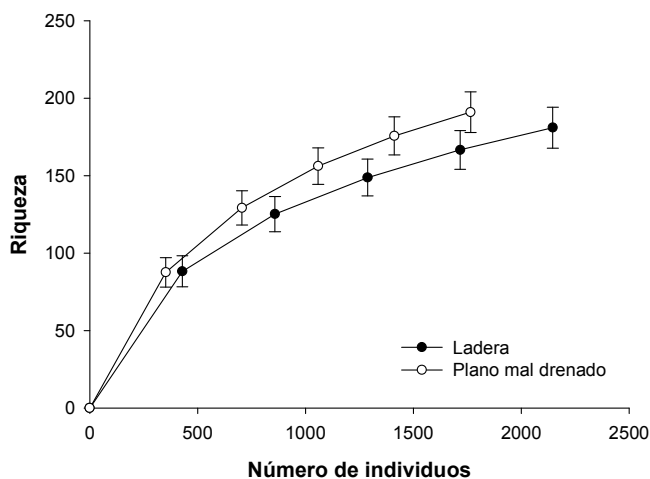


**Figura 6.** Las siete familias y los cinco géneros más ricos en especies para toda la formación y su variación en relación a la topografía.

En relación a la riqueza de especies a nivel de género (Fig. 6), predomina *Miconia* con un total de 20 sp. (7.7%), siete exclusivas de ladera y dos de plano mal drenado. Los demás géneros poseen menos de 10 especies. En ladera *Ocotea* ocupa el segundo lugar con seis especies y le

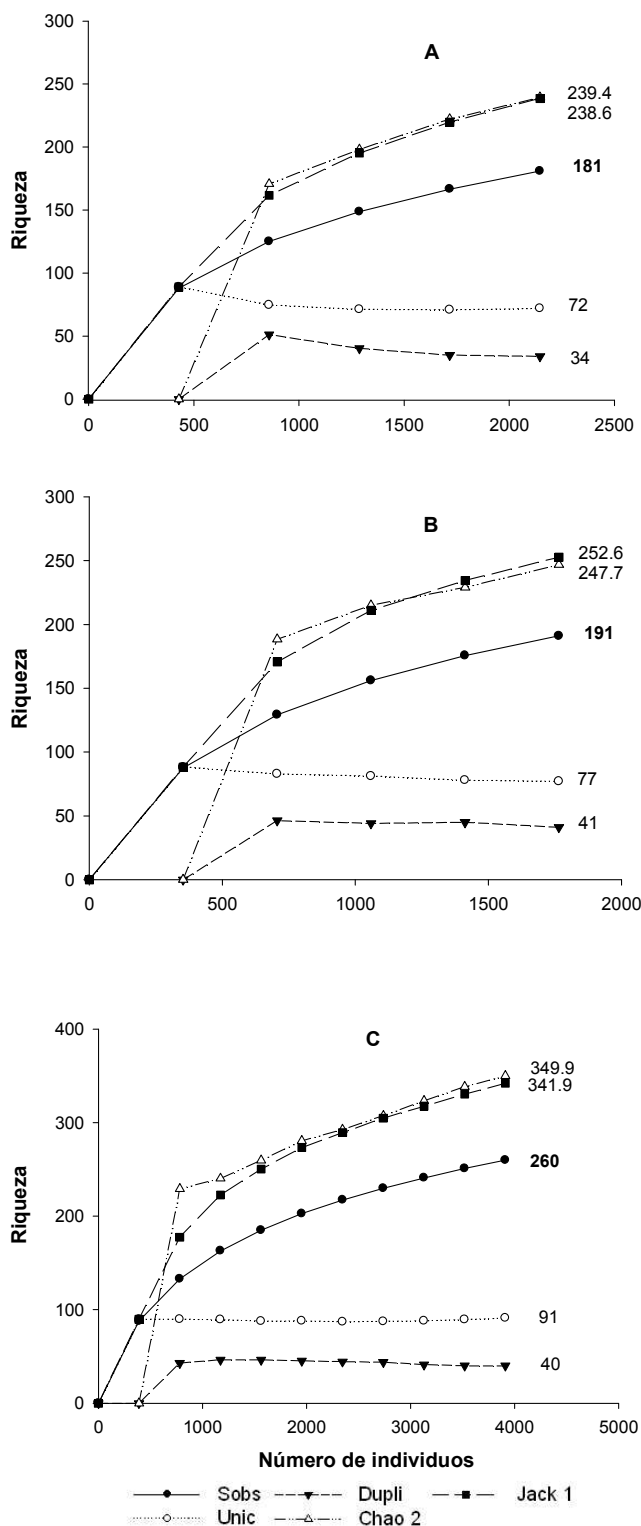
siguen cinco géneros (*Alchornea*, *Endlicheria*, *Ladenbergia*, *Persea* y *Schefflera*) con cuatro especies cada uno. En plano mal drenado *Inga* es el segundo género más rico con siete especies, de las cuales dos están presentes en ladera, seguida de *Ocotea* con seis especies y con el mismo número de especies (5 spp.) ocupando el cuarto lugar están *Endlicheria* y *Psychotria*.

Las curvas de especies acumuladas para cada situación topográfica, no tienden a la asíntota (Fig 7). Se puede observar que a medida que se aumenta el número de muestras, para un número igual de individuos, el plano mal drenado alberga la mayor cantidad de especies y consecuentemente las líneas del intervalo de confianza al 95%, se alejan y no llegan a sobreponerse. Esto confirma que plano mal drenado es más rico en especies, aunque en promedio no muestra diferencia estadísticamente significativa.



**Figura 7.** Curvas de rarefacción (100 aleatorizaciones) basadas en el número de muestras con escala del eje x en proporción al número de individuos por muestreo, comparando la riqueza de especies entre las dos situaciones topográficas. Las barras muestran los límites inferior y superior del intervalo de confianza 95%.

Los dos estimadores no paramétricos de riqueza indican que faltaría registrar entre 31.5% (Jack 1) y 34.6% (Chao 2) especies de plantas leñosas para completar el inventario en esta formación (Fig 8C). Ya que el número de especies únicas (se encontraron en una parcela) que representan el 35% del total, no tiende a sobreponerse con las especies dobles (presencia en 2 parcelas) que es el 16%, sin embargo su valor se mantiene constante a medida que aumenta el tamaño de muestra.



Al analizar la riqueza de especies por situación topográfica (Fig 8A, B) los estimadores no paramétricos revelaron que en ladera faltaría registrar 58 especies (ambos estimadores) y en plano restaría inventariar, entre 56 (Jack 1) y 62 (Chao 2) especies. Para ambos casos, el número de especies únicas y dobles tiende a disminuir levemente conforme se aumenta el número de muestras.

En general, con el esfuerzo de muestreo se habría encontrado más del 70% de las especies que se esperaría estén presentes en este bosque.

**Figura 8.** Curvas de acumulación de especies leñosas de riqueza observada (Sobs), estimadores no paramétricos de riqueza (Chao 2, Jack 1), registros únicos (unic) y duplicados (dupli) para ladera A, plano mal drenado B y toda la formación C. Donde cada punto representa la agregación de individuos de una parcela.



Las curvas rango–abundancia de ladera y plano mal drenado (Fig. 9) son muy parecidas, lo que significaría que la distribución de abundancias entre especies es similar pero su posición jerárquica es diferente. Presentan pocas especies marcadamente abundantes; tal es el caso de la palma *Socratea exorrhiza* que es muy abundante en ambos sitios; seguida del helecho arbóreo *Cyathea caracasana* var. *boliviensis* en ladera y aventajada por *Schefflera* sp. 1 (aparentemente una especie nueva) en el plano mal drenado.

Del resto de las especies, tanto de ladera como planicie, alrededor del 25% presentan abundancias intermedias a moderadamente altas (> 10 y < 100 individuos) y la mayoría son poco abundantes, representadas en la longitud de las líneas horizontales en el extremo inferior de la curva; observándose un mayor efecto de especies con un individuo que conforman el 27% en ladera y 29% en planicie.

Entre las especies con abundancia intermedia a moderadamente alta (>1%) en ambas situaciones topográficas están: *Hedyosmum racemosum*, única representante de la familia Chloranthaceae con un amplio rango de tolerancia ecológica, las palmeras *Dictyocaryum lamarckianum*, *Euterpe precatória*, *Miconia centrodesma* característica del sotobosque, el helecho arbóreo *Cyathea bipinnatifida* y *Alchornea glandulosa* típica de amazonía. Siete especies mostraron abundancias moderadamente bajas ( $\geq 0,5\%$  y <1%) en ambas situaciones: las lianas *Schradera subandina* nuevo registro para Bolivia (Fuentes et al. en prep.) y *Psammisia urichiana*, *Hieronyma alchornoides* que crece en bosques lluviosos y en parches de vegetación secundaria, *Mabea klugii*, *Virola elongata* especie de bosque primario, *Myrcia paivae* y *Helicostylis tovaensis*.

Todas estas especies estuvieron presentes en al menos cuatro de las 5 parcelas tanto de ladera como de plano mal drenado, a excepción de *Hedyosmum racemosum* y *Psammisia urichiana* que solo se las encontró en 3 parcelas de cada situación topográfica. Sin embargo, sus coberturas fueron muy variables (Anexo E), siendo que el helecho arbóreo, las lianas y *Myrcia paivae* cubrieron un área menor al 0,2% cada una.

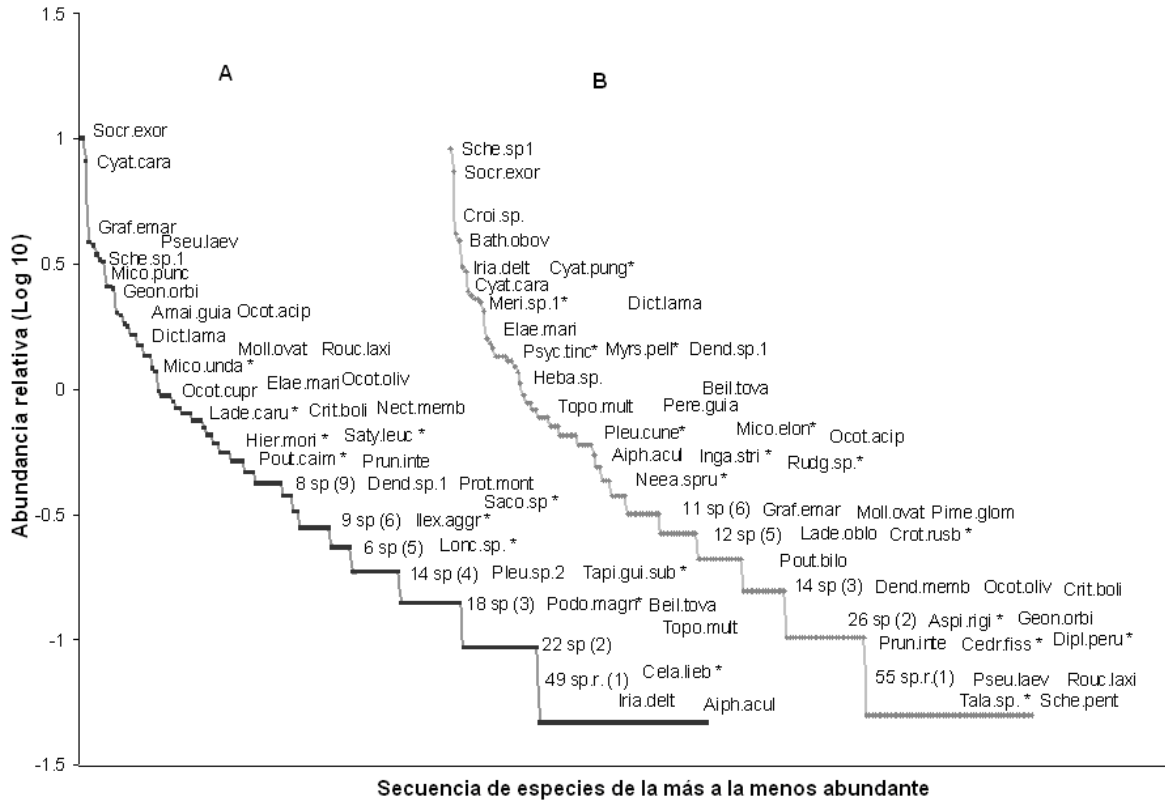
Entre las más abundantes (> 10 individuos) también se encontraron especies exclusivas para uno u otro sitio. En ladera (Fig. 9A) cinco de sus 181 especies estuvieron en este grupo, destacándose la presencia de la liana *Satyria leucostoma* presente en una sola parcela con 12 individuos y la especie arbórea *Pouteria caimito*, una Sapotaceae que puede llegar a medir más de 30 m en bosques húmedos de llanura. En plano mal drenado el 4% de sus especies fueron exclusivas y abundantes (Fig. 9B), entre las cuales están: el helecho arbóreo *Cyathea pungens* que es una de las 20 especies más abundantes de todo el muestreo, la Myrsinaceae *Myrine pellucida* una especie que se la puede encontrar en islas de bosque de sabana húmeda y *Miconia elongata* que puede ser considerada como un arbusto o árbol pequeño, característica de sotobosque y puede llegar a altitudes superiores hasta los 2100 m.

También llama la atención, que la abundancia de algunas especies es notablemente mayor en una de las dos situaciones topográficas. En ladera están las especies de sotobosque *Graffenrieda emarginata* y la palmera *Geonoma orbignyana* presente en una parcela de plano mal drenado, un patrón similar muestran: la especie amazónica *Pseudolmedia laevigata*, las Rubiaceas *Pimentelia glomerata* y *Amaioua guianensis*, *Mollinedia ovata*, *Roucheria laxiflora*, las Lauraceas *Ocotea cuprea*, *Ocotea olivacea* un nuevo registro para Bolivia presente en bosques maduros y la liana *Critoniopsis boliviana* entre otras.

De igual manera, en el plano mal drenado la diferencia en abundancia de algunas especies fue considerable en comparación con ladera. Entre estas tenemos a: *Croizatia* sp.1 (vel sp. nov.), *Iriarteia deltoidea* que es una de las diez más abundantes de todo el muestreo, con un representante en ladera, las Melastomataceas *Miconia* sp.3, *Clidemia sessiliflora*, *Topobea multiflora*, la especie nueva *Dendropanax* sp.1, *Beilschmiedia towarensis*, la liana *Hebanthe* cf. *occidentalis*, la Moraceae *Perebea guianensis* subs. *guianenesis* observada en bosques primarios con pluviosidad elevada y constante y la palmera de sotobosque *Aiphanes aculeata*.

Entre las especies con un individuo y exclusivas se destaca la presencia de *Celastrus liebmannii* en ladera, única representante de la familia Celastraceae en este estudio, de la cual se conocía dos colecciones para el país. En plano mal drenado *Talauma* sp.1 es probablemente

una especie nueva, y ha sido colectada en otras expediciones realizadas por el Proyecto Inventario Florístico del Madidi, en bosques similares.



**Figura 9.** Curvas rango–abundancia ilustrando parte de la diversidad de plantas leñosas registradas: A ladera (0,5 ha) y B plano mal drenado (0,5 ha), del bosque montano pluvial dentro de la comunidad de Santo Domingo. Donde: el significado de las abreviaciones en el anexo C, sp. ( ) = número de especie (número de individuos), \* especies exclusivas.

En la tabla 4 se presenta los valores de los índices de diversidad *alfa* para ambas situaciones topográficas y para el total del muestreo. El índice de Shannon indica que se trataría de un bosque de alta diversidad, considerando determinante el número de especies, mientras que el índice inverso de Simpson nos revela que de 260 especies alrededor de 45 son igualmente comunes, confirmando que la mayoría de las especies son especies relativamente raras.

En concordancia todos los índices muestran que el plano mal drenado en el total del área muestreada (0.5 ha) es más diverso. Cabe resaltar que en promedio la diversidad de las parcelas no es significativamente diferente y tanto para el recíproco de Simpson como para su índice de equidad ladera mostró valores más altos. Por otra parte, de acuerdo a lo expuesto en

la distribución de abundancias, en general ambos casos tienden a ser poco equitativos, lo que se ve mejor expresado con el índice de equidad de Simpson (Tabla 5).

**Tabla 4.** Índices de diversidad *alfa*, basados en la riqueza y abundancia de las especies.

	<b>H'</b>	<b>J'</b>	<b>1/D</b>	<b>E (1/D)</b>
<b>Ladera</b>	4.20	0.81	34.19	0.19
<b>Plano mal drenado</b>	4.37	0.83	42.09	0.22
<b>Total</b>	4.52	0.81	45.04	0.17
<b>Ladera</b>	3.81±0.13	0.85±0.02	28.06±5.46	0.15±0.10
<b>Plano mal drenado</b>	3.81±0.15	0.85±0.03	27.10±10.71	0.10±0.04
<b>P</b>	0.75	0.92	0.35	0.25
<b>Total</b>	3.81±0.13	0.85±0.02	27.58±8.03	0.31±0.09

Realizando un análisis del grado de similitud entre las parcelas, en la tabla 5 podemos observar que para ambos índices las parcelas de una misma situación topográfica se asemejan más entre sí; presentándose valores más altos entre las parcelas de ladera. La excepción a esta aseveración se tiene con la parcela 10 de plano mal drenado, cuyos valores de similitud tanto con datos cualitativos (presencia/ausencia de especies) como con los cuantitativos (abundancia), son notablemente mayores con las parcelas de ladera, específicamente con las parcelas 4 y 5. Por otra parte, la parcela 9 presenta un patrón similar con el índice de Sørensen, mostrando una similitud mayor al 50% con las parcelas 4 y 5 de ladera, y cuando tomamos en cuenta la abundancia de las especies que comparten la similitud con estas parcelas es inferior al 40%.

**Tabla 5.** Índices de similitud de Sørensen (A) y Bray Curtis (B) entre las 10 parcelas de muestreo. Los valores en la diagonal representan el número total de especies por parcela, hacia arriba la similitud, por debajo el número de especies compartidas entre parcelas y en negrillas los valores extremos.

<b>A</b>	<b>Ladera</b>					<b>Plano mal drenado</b>				
	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>
<b>1</b>	<b>95</b>	0.54	0.57	<b>0.49</b>	0.57	0.35	0.39	0.34	0.37	0.48
<b>2</b>	46	<b>77</b>	0.56	0.50	0.63	0.32	0.35	<b>0.31</b>	0.37	0.52
<b>3</b>	53	47	<b>90</b>	0.59	<b>0.67</b>	0.40	0.43	0.32	0.47	0.59
<b>4</b>	43	40	51	<b>82</b>	0.66	0.40	0.41	0.40	0.53	0.63
<b>5</b>	55	55	63	59	<b>97</b>	0.42	0.44	0.39	0.55	<b>0.65</b>
<b>6</b>	34	28	38	36	41	<b>99</b>	<b>0.59</b>	0.54	0.48	<b>0.45</b>
<b>7</b>	36	29	38	35	41	55	<b>88</b>	0.59	0.54	0.50
<b>8</b>	30	25	28	33	35	49	50	<b>83</b>	0.51	0.49
<b>9</b>	35	31	43	46	52	46	49	45	<b>92</b>	0.56
<b>10</b>	41	40	49	50	56	39	41	39	47	<b>76</b>
<b>B</b>										

<b>1</b>	0.56	0.55	0.49	<b>0.47</b>	0.27	0.29	0.20	0.25	0.37
<b>2</b>		0.49	0.54	<b>0.59</b>	0.23	0.27	0.22	0.29	0.41
<b>3</b>			0.50	0.49	0.26	0.29	<b>0.17</b>	0.26	0.45
<b>4</b>				0.54	0.27	0.33	0.23	0.37	<b>0.52</b>
<b>5</b>					0.26	0.27	0.25	0.34	0.48
<b>6</b>						<b>0.55</b>	0.38	0.36	0.28
<b>7</b>							0.45	0.42	0.31
<b>8</b>								0.34	<b>0.25</b>
<b>9</b>									0.52

En forma general, entre ambos índices se puede apreciar una mayor diversidad *beta* entre ambas situaciones topográficas con datos cuantitativos (índice Bray Curtis). Lo que sostiene el hecho que si bien hay un recambio de especies entre ambas situaciones topográficas, la gran mayoría se mantiene, sin embargo, sus abundancias son muy distintas. Esto concuerda con el análisis hecho con las curvas rango–abundancia.

Para el total del muestreo de acuerdo a los índices basados en presencia/ausencia de especies (Sørensen y Complementariedad) habría una variación en cuanto a la composición florística en relación a la topografía del lugar, es decir una diversidad *beta* media. Al analizar cuantitativamente (índice de Bray–Curtis) encontramos coincidencia con la complementariedad, mostrando una similitud inferior al 50% (Tabla 6).

<b>Tabla 6.</b> Índices de similitud y complementariedad. Donde L = ladera y P = plano mal drenado				
Especies exclusivas	69 (Ladera)		79 (Plano mal drenado)	
Especies compartidas	112			
Medida	Total (L–P)	L–P	L–L	P–P
<b>Sørensen</b>	0.6	0.43±0.1	0.58±0.06	0.52±0.05
<b>Bray–Curtis</b>	0.46	0.3±0.09	0.52±0.04	0.39±0.1
<b>Complementariedad</b>	0.57	0.72±0.08	0.59±0.06	0.64±0.04

### Importancia ecológica de las familias y especies

Considerando los parámetros de densidad y cobertura sumados a la riqueza de especies por familia, encontramos que el 50.2% de todo el peso ecológico esta repartido entre cinco familias que en general albergan especies de hábito arbóreo, salvo dos especies de Melastomataceae y una Rubiaceae que son lianas.

Arecaceae representada por seis especies, encabeza la lista con el 12.6% (Anexo E), como consecuencia de su alto valor en cobertura ( $5.7 \text{ m}^2$ ) que es 6.63% más que la cobertura de Lauraceae, familia que cubre la segunda mayor superficie. Llama la atención que en el plano mal drenado se encontraron los individuos de Arecaceae con mayor área basal, es decir, aunque se registró mayor cantidad de individuos en ladera, estos solo representaron el 36.8% de su área basal total. No obstante, se mantiene como la más dominante. Un patrón similar se observa con Melastomataceae, Rubiaceae y Lauraceae (Fig. 10).

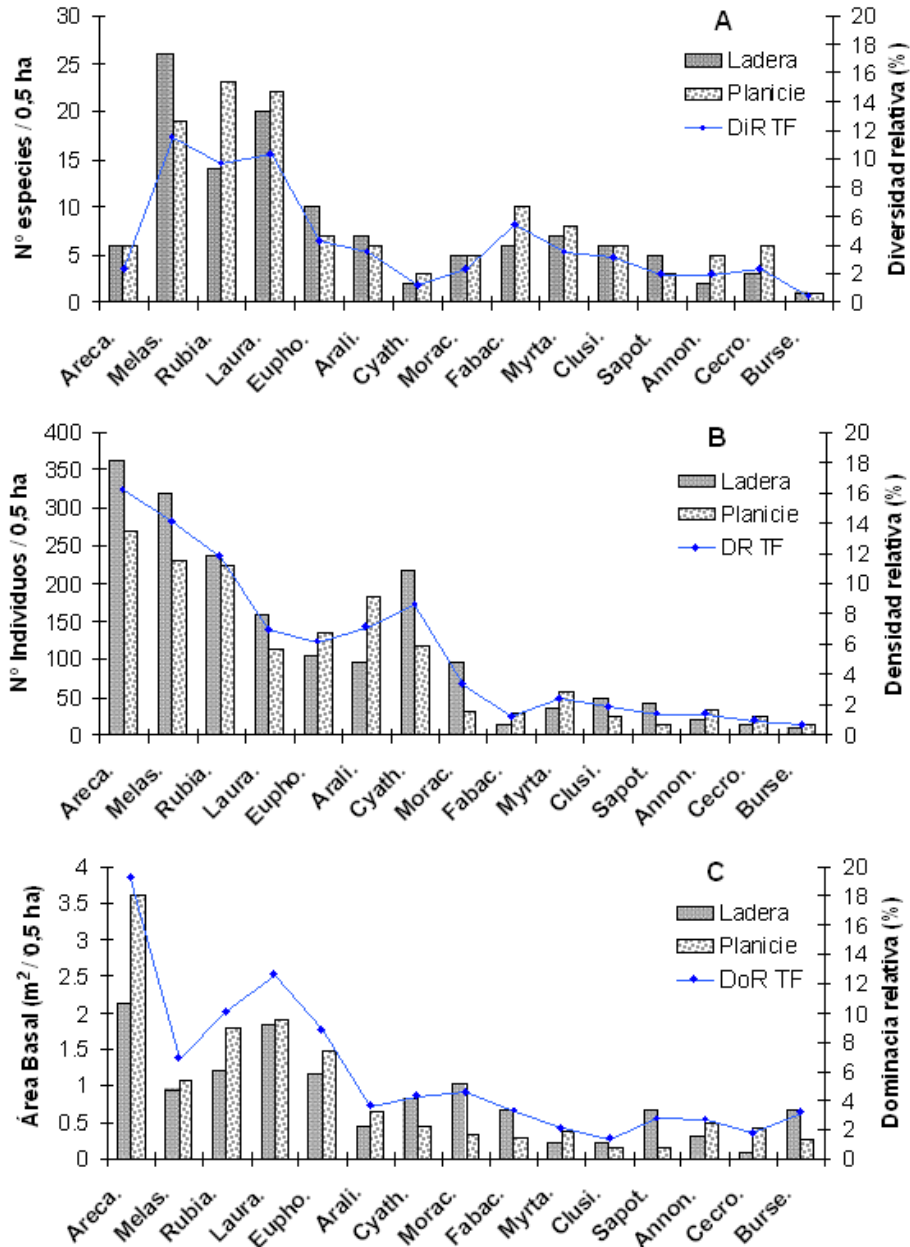
Por el contrario, Fabaceae que ocupa el noveno lugar en importancia ecológica a causa de su baja densidad muestra una mayor área basal ( $0.7 \text{ m}^2$ ) en ladera, donde se registró el 33.3% del total de sus individuos. De igual manera, los nueve individuos de Burseraceae en ladera (representada por la especie *Protium montanum* en todo el muestreo) contribuyen con el 72% ( $0.7 \text{ vs. } 0.3 \text{ m}^2$ ) del área basal total que cubrió esta familia.

Euphorbiaceae mantiene la quinta posición en importancia ecológica en ambas situaciones topográficas, con sus valores más altos de densidad y área basal en plano mal drenado, al igual que Araliaceae. La familia de helechos arbóreos Cyatheaceae, con tres especies es la cuarta familia con más individuos de los cuales 64.7% se encontraron en ladera, situación que compensa para poder situarse entre las familias más representativas.

Aunque no se encuentra entre las quince más importantes, Chloranthaceae representada por una especie, con 1.3% de IVIF, supera a familias que poseen entre tres y cinco especies. Esto debido a que es la octava familia con más individuos, siendo sus valores de densidad y área basal mayores en ladera.

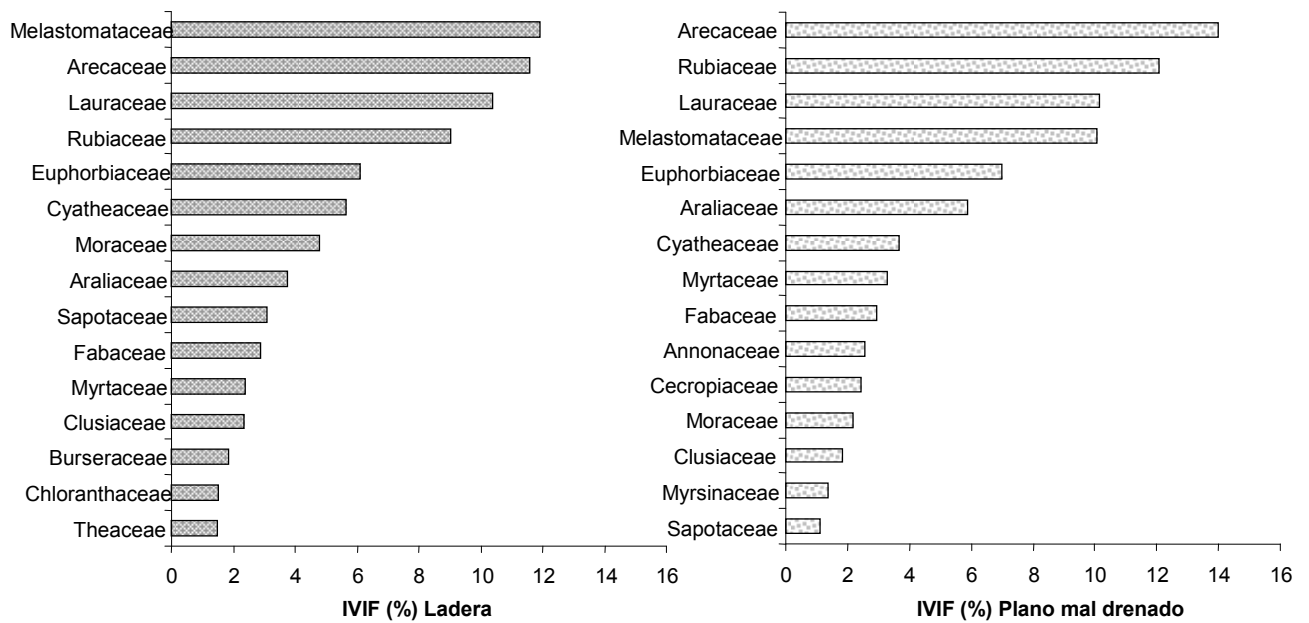
Como era de esperarse se puede apreciar una ligera variación en el orden de importancia de las familias, en relación a la situación topográfica (Fig. 11). En ladera Melastomataceae y Arecaceae encabezan la lista con valores de IVIF que difieren en 0.3%. De manera sucesiva los IVIF disminuyen uniformemente notándose la mayor diferencia (3.0%) entre Rubiaceae y Euphorbiaceae. En plano mal drenado Arecaceae se destaca aventajando a Rubiaceae en 1.9%.

También se puede apreciar descensos más bruscos de valores hasta Cyatheaceae, a partir de la cual los IVIF disminuyen de manera más homogénea.



**Figura 10.** Variación de los valores absolutos de A: diversidad, B: número de individuos y C: área basal, en relación a la situación topográfica, de las quince familias más importantes del bosque montano pluvial de la comunidad de Santo Domingo. La línea denota valores de diversidad (DiR), densidad (DR) y dominancia (DoR) relativa del total del muestreo (TF).

De las once familias exclusivas de ladera, Humiriaceae (0.7%) es la familia con mayor densidad (10 individuos) y la familia de coníferas Podocarpaceae (0.5%) con una especie y tres individuos (todos encontrados en una parcela), tiene la mayor área basal (0.1 m<sup>2</sup>) de este grupo. En plano mal drenado, de sus catorce familias exclusivas, Nyctaginaceae (0.7%) muestra la densidad más alta con 12 individuos y Apocynaceae (1.0%) es la que cubre mayor área (0.2 m<sup>2</sup>) (Anexo E).



**Figura 11.** Las 15 familias con mayor índice de valor de importancia (IVIF) de ladera y plano mal drenado.

Con relación a la importancia ecológica de las especies, de acuerdo, al índice de Curtis que relaciona los tres parámetros ecológicos (densidad, área basal y frecuencia), la distribución del peso ecológico muestra un patrón similar al de abundancias (en este estudio considerado como la densidad). En general predominan menos del 3% de las especies y más del 65% muestran valores de IVI inferiores al 0.5%, sumando en total menos del 30% de todo el peso ecológico.

Al analizar los tres parámetros ecológicos por separado, la posición jerárquica de las especies varía más con el área basal, dado que con la densidad y frecuencia tuvieron mayor concordancia. De tal manera, estos dos últimos tendrían mayor efecto en el índice de importancia de cada especie. Sin embargo, hay excepciones donde la dominancia es determinante en la posición de las especies respecto a su importancia ecológica.



En la tabla 7 se presentan las quince especies con mayor IVI para toda la formación. Y como era de esperarse, las especies de mayor peso ecológico para cada situación topográfica encabezan esta lista.

**Tabla 7.** Las 15 especies ecológicamente más importantes para toda la formación, de acuerdo al índice de valor de importancia (IVI Total), indicando valores absolutos de los tres parámetros ecológicos en cada situación topográfica. Donde: NI = número de individuos, AB = área basal, Fr A = frecuencia absoluta, L= ladera, P = plano mal drenado.

Especie	N I		AB (m <sup>2</sup> )		Fr A		IVI Total
	L	P	L	P	L	P	
<i>Socratea exorrhiza</i>	216	124	1.13	0.63	96	74	6.11
<i>Cyathea caracasana</i> var. <i>boliviensis</i>	174	43	0.79	0.30	88	50	4.08
<i>Schefflera</i> sp.1	74	152	0.22	0.47	54	60	3.53
<i>Dictyocaryum lamarckianum</i>	35	39	0.77	1.12	46	44	3.41
<i>Ocotea aciphylla</i>	39	12	0.90	0.62	48	16	2.60
<i>Iriartea deltoidea</i>	1	53	0.02	1.60	2	38	2.57
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	80	1	0.73	0.00	72	2	2.05
<i>Alchornea glandulosa</i>	38	26	0.19	0.59	38	36	1.96
<i>Euterpe precatória</i>	55	41	0.17	0.23	56	28	1.88
<i>Elaeagia mariae</i>	20	24	0.39	0.39	30	38	1.74
<i>Hedyosmum racemosum</i>	70	40	0.11	0.06	54	26	1.71
<i>Graffenrieda emarginata</i>	83	6	0.33	0.01	64	6	1.65
<i>Miconia punctata</i>	69	14	0.12	0.04	78	26	1.64
<i>Protium montanum</i>	9	15	0.66	0.26	18	28	1.57
<i>Bathysa obovata</i>	16	67	0.05	0.25	18	48	1.53
<b>Otras especies</b>	1167	1108	7.96	8.70	1678	1594	61.96
<b>Total</b>	2146	1765	14.54	15.28	2440	2114	100

En ladera el 43.5% de todo el peso ecológico está repartido entre sus quince especies más importantes (Fig. 12). Coincidiendo con la distribución de abundancias *Socratea exorrhiza* y *Cyathea caracasana* var. *boliviensis* fueron las más importantes debido a que también contribuyen con porcentajes altos de dominancia y frecuencia. En tercer lugar se encuentra *Pseudolmedia laevigata* que a pesar de ser superada en un 1.1 % en dominancia por *Ocotea aciphylla* cuarta especie más importante, ha sido registrada con mayor frecuencia.

Las especies: *Graffenrieda emarginata*, *Miconia punctata*, *Geonoma orbignyana* y *Amaioua guianensis* que están entre las más importantes de ladera, al igual que *P. laevigata* muestran IVI's mucho mayores en comparación con plano mal drenado, con diferencias superiores al

1.6%. Aunque se debe mencionar que *G. orbignyana* tiene desventaja considerable en relación a su área basal, habiéndose registrado un diámetro promedio de  $2.9 \pm 0.3$  cm

Si bien, entre las quince especies ecológicamente más importantes de ladera no aparece ninguna exclusiva, las especies *Hieronyma moritziana* y *Lonchocarpus* sp. presentaron IVI's moderadamente altos (1.2% y 1.1% respectivamente). Esta ultima se encuentra entre las especies menos abundantes (5 ind.) pero aporta con el 2.8% del área basal total.

En plano mal drenado *Iriartea deltoidea* es la especie más importante, debido principalmente a que tiene más área basal (10.5%), con un diámetro promedio de  $18.4 \pm 6.8$  cm. Con valores de IVI muy similares le siguen: *Socratea exorrhiza* y *Schefflera* sp.1. Con una diferencia del 1.0%, en cuarto lugar se encuentra *Dictyocaryum lamarckianum* que supera en cobertura a las dos anteriores (Fig. 12).

Entre las más importantes del plano mal drenado están también: *Croizatia* sp.1, *Bathysa obovata*, *Ladenbergia oblongifolia* y *Cyathea pungens*, al igual que *Iriartea deltoidea*, presentan IVI's más altos que en ladera, con diferencias superiores al 1.6%. Siendo que el helecho arbóreo *C. pungens* exclusivo de planicie, aporta con un porcentaje bajo de área basal (0.7%) con individuos que en promedio miden  $5.1 \pm 1.1$  cm de diámetro.

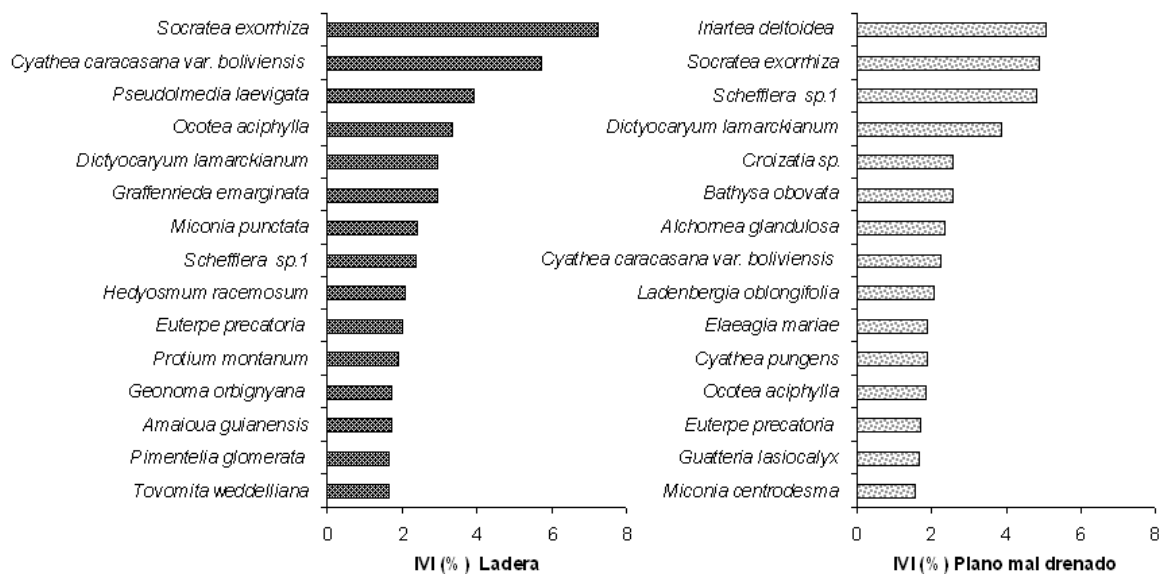


Figura 12. Las 15 especies ecológicamente más importantes de ladera y plano mal drenado.

De acuerdo, al análisis de especies indicadoras por posición topográfica en la tabla 8 se muestran las especies que contribuyeron con la diferenciación de ambas situaciones topográficas. De las cuales algunas fueron exclusivas para alguna posición topográfica y además presentan valores indicadores altos, lo que nos sugiere un patrón agregado de distribución de estas especies.

**Tabla 8.** Lista de especies indicadoras por situación topográfica. Según el test Monte Carlo de significancia para el valor indicador máximo observado de cada especie, basado en 1000 aleatorizaciones. El valor *P* indica el resultado de la prueba de significancia de Monte Carlo.

Familia	Especie	Valor indicador	<i>P</i> *
<b>Ladera</b>			
Melastomataceae	<i>Miconia undata</i>	100	0.004
Moraceae	<i>Pseudolmedia laevigata</i>	98.9	0.004
Arecaceae	<i>Geonoma orbignyana</i>	96.6	0.004
Melastomataceae	<i>Graffenrieda emarginata</i>	93.5	0.004
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.7	91.5	0.004
Lauraceae	<i>Ocotea cuprea</i>	88.6	0.024
Lauraceae	<i>Nectandra membranacea</i>	82.9	0.042
Myrsinaceae	<i>Cybianthus comperuvianus</i>	80	0.046
Sapotaceae	<i>Pouteria caimito</i>	80	0.046
Melastomataceae	<i>Miconia punctata</i>	75.8	0.004
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i> sp.	73	0.045
Cyatheaceae	<i>Cyathea caracasana</i> var. <i>boliviensis</i>	71.4	0.004
<b>Plano mal drenado</b>			
Myrsinaceae	<i>Myrsine pellucida</i>	100	0.004
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.3	96.7	0.004
Arecaceae	<i>Aiphanes aculeata</i>	92.60	0.004
Lauraceae	<i>Beilschmiedia towarensis</i>	84.30	0.031
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i> sp.1	83.9	0.032
Melastomataceae	<i>Meriania</i> sp.2	81.6	0.004
Cyatheaceae	<i>Cyathea pungens</i>	80.0	0.038
Lauraceae	<i>Pleurothyrium</i> cf. <i>cuneifolium</i>	80	0.038
Rubiaceae	<i>Psychotria tinctoria</i>	80	0.038
Melastomataceae	<i>Clidemia sessiliflora</i>	77.4	0.048
Moraceae	<i>Perebea guianensis</i> subsp. <i>guianensis</i>	72.4	0.038

\*Valor de  $p < 0.05$

Con el análisis de ordenación NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling) para la vegetación, se puede observar la relación parcelas–especies más importantes en cada una de ellas. La ordenación resultante es di–dimensional, mostrando 6.6% de estrés final, con una inestabilidad final de 0.00005 y 34 interacciones, punto en el cual el estrés se estabilizó. Esta ordenación



promedios del área basal (ladera:  $3.1 \pm 0.2 \text{ m}^2$ , planicie:  $2.9 \pm 0.2 \text{ m}^2$ ), no presentaron diferencia significativa ( $U = 7$ ,  $p = 0.2$ ,  $n = 5$ ).

Considerando dos categorías de DAP 1ª individuos con  $\text{DAP} < 10 \text{ cm}$  y 2ª individuos fustales con  $\text{DAP} \geq 10 \text{ cm}$ : el 81% de los individuos presentan un promedio  $5.1 \pm 2.1 \text{ cm}$  de DAP y los fustales con un DAP promedio de  $17.5 \pm 8.4 \text{ cm}$  conforman el 19%. Se encontró en total 240 especies en la primera categoría de estas 118 alcanzaron diámetros superiores a los 10 cm. En total se tienen 138 especies fustales. La densidad de individuos, área basal y número de especies por tratamiento en cada categoría fueron mayores en ladera pero no muestran diferencias significativas, a excepción del área basal de fustales, siendo que en plano mal drenado es mayor (Tabla 9).

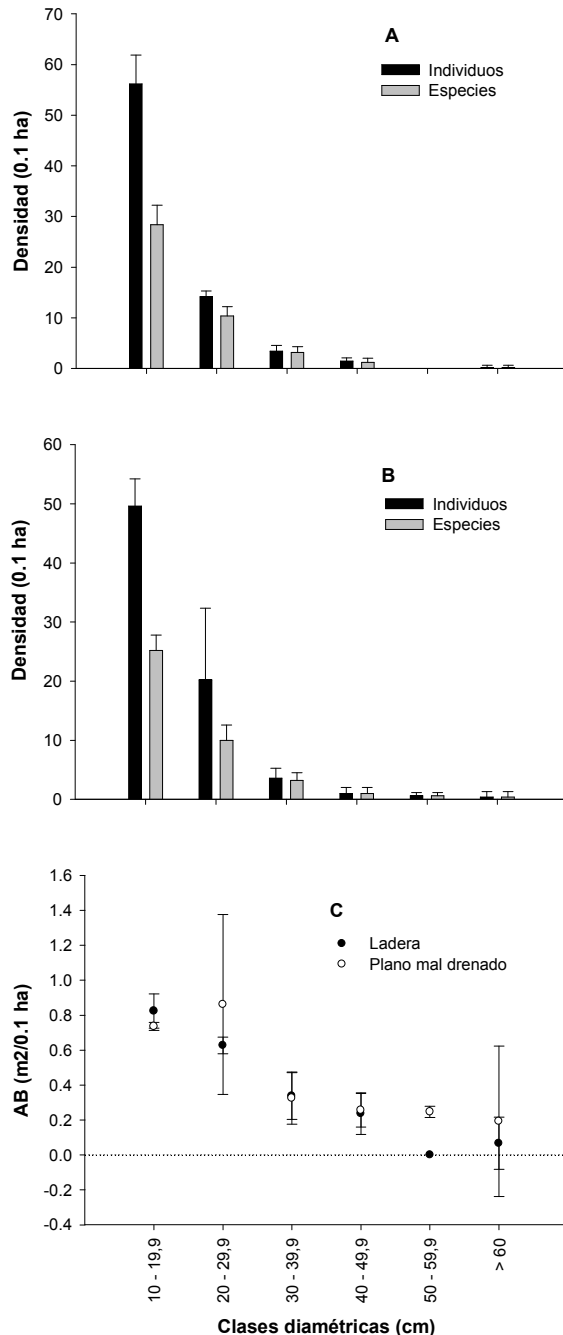
**Tabla 9.** Densidad de individuos, área basal (AB) y número de especies promedio y desviación estándar por sitio muestreado de acuerdo a dos categoría de tamaño de DAP. Valores de  $P$  muestran la significancia estadística entre las dos situaciones topográficas para la prueba Mann–Whitney con  $P = 0.05$  y  $n = 5$  por tratamiento.

	<10 cm DAP			≥10 cm DAP		
	Densidad (Ind/0,1 ha)	AB ( $\text{m}^2/0.1 \text{ ha}$ )	Nº de especies	Densidad (Ind/0,1 ha)	AB ( $\text{m}^2/0.1 \text{ ha}$ )	Nº de especies
<b>Ladera</b>	$354 \pm 22.2$	$0.86 \pm 0.06$	$77.6 \pm 6.5$	$75.2 \pm 5.2$	$2.04 \pm 0.22$	$43.4 \pm 3.4$
<b>Plano mal drenado</b>	$277.6 \pm 68.8$	$0.63 \pm 0.17$	$77 \pm 3.8$	$75.4 \pm 6.2$	$2.61 \pm 0.68$	$40.4 \pm 2.9$
<b>P</b>	0.094	0.076	1.0	0.83	<b>0.047</b>	0.114
<b>Total</b>	$315.8 \pm 62.8$	$0.75 \pm 0.2$	$77.3 \pm 5.05$	$75.3 \pm 5.4$	$2.32 \pm 0.57$	$41.9 \pm 3.2$

En ladera en la primera categoría se tiene 165 especies distribuidas en 48 familias y suman un área basal de  $4.32 \text{ m}^2$ . Las especies que predominaron con mayor área basal y densidad de individuos fueron: *Socratea exorrhiza*, *Cyathea caracasana* var. *boliviensis*, *Graffenrieda emarginata*, *Euterpe precatoria*, *Schefflera* sp.1, *Pseudolmedia laevigata*, *Pimentelia glomerata*, *Miconia punctata* y *Hedyosmum racemosum*. Sus valores de cobertura oscilan entre  $0.8\text{--}0.1 \text{ m}^2$  y sus densidades están entre 193 y 49 individuos en un área de 0.5ha.

En plano mal drenado los individuos con diámetros inferiores a 10 cm están agrupados en 175 especies y 50 familias, cubriendo  $3.2 \text{ m}^2$ . Las especies con mayor cobertura y densidad fueron: *Socratea exorrhiza*, *Schefflera* sp.1, *Bathysa obovata*, *Croizatia* sp., *Cyathea caracasana* var.

*boliviensis*, *Euterpe preclatoria*, *Cyathea pungens* y *Miconia centrodesma*. Los valores de área basal y densidad de estas especies fluctúan de 0.1–0.4 m<sup>2</sup> y 30–138 individuos en un área de 0.5 ha.



**Figura 14.** Distribución de la densidad de individuos y especies de ladera (A), plano mal drenado (B) y área basal (C) por clase diamétrica de individuos fustales.

Para las dos situaciones, la distribución de densidad de individuos fustales y la riqueza de especies disminuye conforme se aumenta la clase diamétrica (Fig.14A–B). En relación a la distribución del área basal, en ladera se tiene un patrón similar y en plano mal drenado se observa un pico con un total de 4.3 m<sup>2</sup>/0.5 ha, en la segunda clase diamétrica (20–29.9 cm) (Fig.14C), donde se encuentra la mayor cantidad de individuos de *Iriartea deltoidea* (28) y *Dictyocaryum lamarckianum* (23).

Ninguna especie está presente en todas las clases diamétricas, sin embargo, en la tabla 10 se muestran las especies más representativas para las primeras cuatro clases diamétricas de fustales, donde se encuentra la totalidad de especies con diámetros entre los 40 y 49.9 cm. En las clases diamétricas superiores se tiene cinco especies repartidas de la siguiente manera: en ladera un individuo de *Lonchocarpus* sp. con 65.2 cm de diámetro. En plano mal drenado con diámetros de 50–59.9 cm están individuos de *Ocotea aciphylla* y *Sloanea*

*obtusifolia*. Ambas son más abundantes en ladera, la primera presente en las primeras cuatro clases diamétricas, y la segunda alcanzó diámetros inferiores a los 20 cm. Los dos individuos con diámetros superiores a 60 cm, de plano mal drenado, pertenecen a las especies *Ladenbergia oblongifolia* y *Alchornea glandulosa*, la primera fue la que tuvo el mayor diámetro en todo el muestreo (86.6 cm).

**Tabla 10.** Lista de las cinco especies más representativas de cuatro clases diamétricas de fustales, en orden descendente de acuerdo al área basal en cada caso.

Ladera	Plano mal drenado	Ladera	Plano mal drenado
<b>10–19.9 cm</b>		<b>30–39.9 cm</b>	
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	<i>Iriartea deltoidea</i>	<i>Protium montanum</i>	<i>Caryocar microcarpum</i>
<i>Cyathea caracasana</i> var. <i>boliviensis</i>	<i>Socratea exorrhiza</i>	<i>Ocotea aciphylla</i>	<i>Beilschmiedia tovarensis</i>
<i>Dictyocaryum lamarckianum</i>	<i>Dictyocaryum lamarckianum</i>	<i>Hieronyma moritziana</i>	<i>Elaeagia mariae</i>
<i>Socratea exorrhiza</i>	<i>Cyathea caracasana</i> var. <i>boliviensis</i>	<i>Pleurothyrium</i> sp 2	<i>Topobea multiflora</i>
<i>Amaioua guianensis</i>	<i>Schefflera</i> sp.1	<i>Pouteria caimito</i>	<i>Hieronyma alchorneoides</i>
<b>20–29.9 cm</b>		<b>40–49.9 cm</b>	
<i>Dictyocaryum lamarckianum</i>	<i>Iriartea deltoidea</i>	<i>Protium montanum</i>	<i>Ladenbergia oblongifolia</i>
<i>Ocotea aciphylla</i>	<i>Dictyocaryum lamarckianum</i>	<i>Ocotea aciphylla</i>	<i>Protium montanum</i>
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	<i>Pleurothyrium</i> cf. <i>cuneifolium</i>	<i>Schefflera pentandra</i>	<i>Persea pseudofasciculata</i>
<i>Ocotea albida</i>	<i>Gutteria lasiocalyx</i>	<i>Alchornea triplinervia</i>	<i>Diplotropis peruviana</i>
<i>Elaeagia mariae</i>	<i>Hieronyma alchorneoides</i>		<i>Ocotea albida</i>

De acuerdo a la altura de los individuos, se diferencia tres estratos: sotobosque, subdosel y dosel, con algunas especies emergentes. El sotobosque se caracteriza por presentar una altura promedio de  $3.4 \pm 0.8$  m, con 809 individuos reunidos en 35 familias y 122 especies, el subdosel con  $6.7 \pm 1.3$  m de altura, 1951 individuos, 45 familias y 192 especie. El dosel comprendido desde 10 hasta 24.9 m con  $13.6 \pm 3.2$  m de altura, 947 individuos, 42 familias y 153 especies. Los emergentes cuentan en total con siete individuos de diferentes familias y especies.

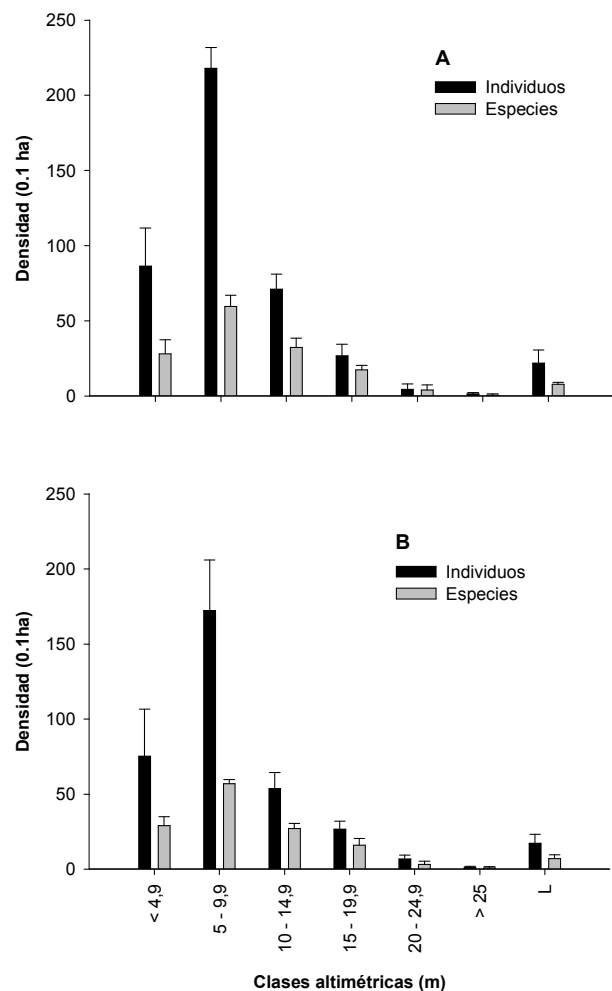
La densidad de individuos y especies en la mayoría de los estratos fue mayor en ladera, mostrando diferencias significativas en el número de individuos de subdosel (Tabla 11), estrato en el que se registró el 47% de los individuos de *Schefflera* sp.1 (107).

**Tabla 11.** Densidad de individuos y número de especies promedio y desviación estándar por sitio muestreado de acuerdo a tres sustratos. Valores de *P* muestran la significancia estadística entre las dos situaciones topográficas para la prueba Mann–Whitney con *P* = 0.05 y n = 5 por tratamiento.

	Sotobosque		Subdosel		Dosel	
	Densidad (Ind/0,1 ha)	Nº de especies	Densidad (Ind/0,1 ha)	Nº de especies	Densidad *	Nº de especies
<b>Ladera</b>	86.4 ± 25.3	28 ± 9.4	218 ± 13.7	59.6 ± 7.3	102.2 ± 17.1	41.6 ± 3.6
<b>Plano mal drenado</b>	75.4 ± 31.3	29 ± 6.1	172.2 ± 33.6	57 ± 2.7	87.2 ± 12.19	36.6 ± 5.3
<b><i>P</i></b>	0.46	0.75	<b>0.028</b>	0.4	0.17	0.11
<b>Total</b>	80.9 ± 27.4	28.5 ± 7.5	195.1 ± 34.2	58.3 ± 5.4	94.7 ± 16.1	39.1 ± 5

Para el total del muestreo 83 especies se encontraron en los tres estratos, 43 en ladera y 49 en plano mal drenado. Debido a que el dosel abarca un rango amplio de alturas; para realizar un mejor análisis de la distribución de los individuos se subdividió en tres clases altimétricas (Fig.15). A partir de la segunda clase altimétrica (subdosel) a medida que aumenta la altura la cantidad de individuos y especie disminuye en ambas situaciones topográficas.

En ladera las especies emergentes son: *Dictyocaryum lamarckianum*, *Lonchocarpus* sp. y *Schefflera pentandra*, cada una con un individuo y alturas entre 25 y 27 m. En plano mal drenado cuatro individuos de las especies: *Alchornea glandulosa*, *Guatteria oblongifolia*, *Ladenbergia oblongifolia* y *Protium montanum* ocuparon este estrato.



**Figura 15.** Distribución de la densidad de individuos y especies por clase altimétrica de ladera (A) y plano mal drenado (B).



### **Distribución y rareza de especies leñosas**

De las 96 especies analizadas, la gran mayoría de árboles (97.7%), la totalidad de lianas y hemiepífitos presentaron una distribución geográfica amplia. Las especies arbóreas: *Protium montanum* y *Licania boliviensis* son las que hasta el momento solo se registraron en los bosques montanos de Bolivia, según la información consultada. Ambas son abundantes y están presentes tanto en ladera como en plano mal drenado; especialmente *P. montanum* que estuvo en las 10 parcelas de muestreo, mientras que *L. boliviensis* se registró en 6 parcelas de las cuales cuatro eran de plano mal drenado.

El 26.6% de especies con rango geográfico amplio se encontraron en una sola situación topográfica. De estas dos fueron lianas: *Mandevilla boliviensis* (plano mal drenado) y *Doliocarpus dentatus* (ladera), ambas localmente raras. Entre las especies arbóreas “exclusivas” nueve estuvieron restringidas a ladera y quince a plano mal drenado.

Más de la mitad de todas las especies (62.5%) fueron localmente abundantes, representadas por cuatro lianas y 56 árboles. Las densidades del 70% de las especies abundantes estuvieron dentro un rango de 1.6–11 indiv./0.1ha. La relación de proporciones para lianas y árboles de las especies abundantes frente a las raras siguió un mismo patrón: 66.7–33.3% y 64.4–35.6% respectivamente; mientras que las tres especies de hemiepífitos tuvieron densidades inferiores a 1 indiv./0.1ha.

En la matriz de Rabinowitz para la clasificación de rareza (Tabla 12), la categoría con mayor representación fue la que reúne especies con rangos geográficos amplios, encontradas en ambas situaciones topográficas y localmente abundantes, es decir, especies “universalmente comunes”. La categoría de rareza más común para los árboles fueron las especies con una distribución geográfica amplia, presente tanto en laderas como en planos mal drenados y frecuentemente dispersas a escala local. Las especies de lianas, en cambio, si bien tienen un rango de distribución amplio, muestran una rareza con preferencia de hábitat y bajas densidades. Finalmente la totalidad de hemiepífitos se categorizaron como especies que se encontraron indistintamente en ambas situación pero con menos de 1 individuo en 0.1 ha.

**Tabla 12.** Clasificación de formas de rareza de especies arbórea y hemiepifitos que alcanzaron DAP $\geq$ 10cm y lianas con DAP $\geq$ 2.5 cm, con más de 1 individuo y presentes en más de una parcela de 0.1 ha. Según sistema de Rabinowitz (1981) adaptado por Pitman *et al.* (1999). Se expresa el porcentaje en cada categoría.

Rango geográfico: Especificidad de hábitat:	Amplio		Restringido	
	Amplio	Restringida	Amplio	Restringida
	<b>Lianas (6 especies)</b>			
Común *	66,7	0	0	0
Rara **	0	33,3	0	0
	<b>Hemiepifitos (3 especies)</b>			
Común *	0	0	0	0
Rara **	100	0	0	0
	<b>Árboles (87 especies)</b>			
Común *	51,7	10,3	2,3	0
Rara **	19,5	16,1	0	0
	<b>Total (96 especies)</b>			
Común *	51	9,4	2,1	0
Rara **	20,8	16,7	0	0

\* > 1 individuo/0.1 ha    \*\*  $\leq$  1 individuo/0.1 ha

En este análisis dos araliáceas fueron descartadas, aún cuando cumplían con los requisitos, debido a que son especies nuevas que están siendo descritas y aún no se cuenta con información suficiente sobre su distribución geográfica. No obstante, se debe mencionar que *Dendropanax* sp.1 estuvo presente en las dos situaciones topográficas con una abundancia local de 3.1 indiv./0.1ha y *Dendropanax* sp.2 por el contrario, estuvo restringida a las laderas con 3 individuos en el total del muestreo.

Del conjunto de las 96 especies analizadas 54.2% están presentes en bosques húmedos de tierras bajas, entre las que se destacan: *Iriartea deltoidea*, *Euterpe precatória*, *Socratea exorrhiza*, *Pseudolmedia laevigata*, *Symphonia globulifera*, *Simarouba amara*, *Pourouma guianensis*, *Hieronyma alchorneoides* y *Amaioua guianensis*. Tres especies crecen en bosque seco andino *Siphoneugena occidentales*, *Myrcia fallax* y *Myrsine pellucida*, las dos últimas también en bosque húmedo de tierras bajas. Mientras que 13.5% tiene afinidad con bosques montanos pluviestacionales, como por ejemplo: *Alchornea glandulosa*, *Pouteria bilocularis*, *Pouteria durlandii*, *Ocotea aciphylla* e *Inga striata*.

## **DISCUSION**

### **La elevada diversidad del bosque montano pluvial de Santo Domingo**

Una primera impresión que demarca la riqueza de este bosque, se ve reflejada en que el número total estimado de especies de árboles para los Yungas de Bolivia es superior a 500 (Ibisch *et al.* 2003), en el presente estudio se han registrado 260 especies de las cuales el 83.1% son árboles; en un área de 1 ha (10 parcelas). Por otro lado, por estudios previos de bosques montanos húmedos se sabe que hasta los 1.500 m (Gentry 1995) o 1.200–1.400 m (Navarro 2002), rango dentro el cual esta la zona de estudio, las especies amazónicas de llanura representan un porcentaje importante de la flora, 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). De esta manera, se tiene una zona de transición donde conviven especies de las regiones biogeográficas Andina y Amazónica.

Una de las hipótesis para explicar este patrón es la propuesta por Stevens (1992), menciona que la riqueza local de especies en ecosistemas montanos tropicales se incrementa por la dispersión de especies desde sus zonas núcleo hacia otros hábitats, esto claro dependiendo del grupo de plantas. Kessler (2000) en un trabajo realizado en el Parque Nacional Carrasco con palmeras, que son consideradas como un grupo indicador de biodiversidad, respalda la teoría de Stevens. 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 [Gentry 1988]), 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; como es el caso del presente estudio.

En comparación con otros estudios realizados en bosques montanos húmedos del norte del departamento de La Paz en rangos altitudinales muy similares (Tabla 13), la riqueza de familias y especies en 0.1 ha es menor a la encontrada por Gentry (1995) y Antezana (2007). En el primer caso se debe principalmente a las dimensiones de los transectos empleados que

fueron de  $2 \times 500$  m, es decir abarcaban mayor distancia de muestreo pero mantenían una misma área muestreada (0.1ha) esto implicaría abarcar mayor número de ambientes y registrar mayor número de especies raras (Phillips & Miller 2002). De esta manera se puede tener sesgos cuando se comparan estudios que utilizaron diferentes métodos de muestreo.

En el segundo caso a diferencia de nuestro sitio de estudio, la intervención humana era mucho más reducida y la topografía se caracterizada por presentar laderas de pendiente media a fuerte (Antezana 2007); además uno de los factores que contribuyen a la heterogeneidad y la gran diversidad florística son los derrumbes naturales en 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), sin embargo, se desconoce las etapas de sucesión de la vegetación de esta formación. Por otro lado, no se está incluyendo estudios de suelo, lo cual podría mostrar una dinámica de cambios en relación a la vegetación que se establece y viceversa. Éstas características podrían ser algunas de las razones que expliquen la diferencia de diversidad entre ambos sitios (aunque se trate de la misma formación vegetal).

Cuando comparamos nuestro boque pluvial con el pluviestacional de San Martín en un rango altitudinal similar donde las precipitaciones son menores y hay mayor número de meses secos (Loza 2008), el número de especies e individuos en 0.1 ha es inferior al de Santo Domingo (Tabla 13). Una posible explicación es la fuerte correlación positiva entre la diversidad y la precipitación, es decir, la diversidad más alta ocurre en bosques menos estacionales con lluvias anuales constantes (Gentry 1982, Clinebell *et al.* 1995, Leigh *et al.* 2004). En los yungas bolivianos el componente con mayor importancia para la vegetación es la humedad y la duración de la época seca que puede ser medido por el número de meses áridos y ser aproximado con datos de altitud y precipitación (Müller *et al.* 2002).

En relación a las tres formas de vida, se encontró proporcionalmente el mismo patrón de número de individuos y especies, en comparación con otros estudios (Tabla 13); es decir, más del 75% de las especies son árboles, seguido de lianas y muy pocos hemiepifitos. Sin embargo, se sabe que las lianas contribuyen sustancialmente a la riqueza total de especies en

los bosques lluviosos tropicales (Gentry 1982, Nabe–Nielsen 2001) e influyen en la dinámica del bosque por retardar el crecimiento de los árboles (Clark & Clark 1990). Es muy probable que se esté subestimando la cantidad de especies e individuos de lianas, debido al método de muestreo, ya que se consideraron individuos con DAP superior a los 2.5 cm lo que en general equivaldría a los individuos maduros de lianas, sin considerar las características propias de cada especie en cuanto a su crecimiento (Gentry 1982).

**Tabla 13.** Comparación de valores de riqueza y densidad de individuos con otros estudios realizados dentro la Región del Madidi a altitudes similares, en las cuales se emplearon parcelas temporales de 0.1 ha (excepto en Calabatea) y se registraron individuos con DAP $\geq$ 2.5 cm. Los valores entre paréntesis denotan los promedios.

Sitio	Altitud	Área muestreada	Área basal	Familias	Especies				Individuos			
					Árboles	Lianas	Hemiepifitos	Total	Árboles	Lianas	Hemiepifitos	Total
Calabatea (1)	1 500 - 1 550	0.05 ha	2.63	47	89	17	9	115	229	27	12	268
Incahuara (2)	1 520 - 1 560	0.1 ha	3.29	44	141	12	6	159	470	28	16	514
Mamacona (3)	1 532 - 1609	1 ha	41.51 (4.15)	56 (29.5)	179 (56.9)	14 (2.9)	2 (0.3)	195 (60.6)	3026	98	7	3131
Wayrapata (4)	1 300 - 1 500	0.5 ha	16.71 (3.34)	67 (43.6)	–	–	–	292 (123)	–	–	–	2363 (472.6)
San Martín (5)	1 050 - 1 600	1.5 ha	56.22 (3.7)	69 (27.8)	244 (45.7)	54 (6.1)	1 (0.06)	299 (51.9)	3909 (260.6)	269 (17.9)	12 (0.8)	4190 (279.3)
Santo Domingo (6)	1 400 - 1550	1 ha	29.82 (2.98)	63 (33.5)	216 (77.7)	32 (7.3)	12 (2.9)	260 (87.9)	3672 (367.2)	199 (19.9)	40 (4)	3911 (391.1)

(1) 44 km SO de Apolo (Gentry 1995), datos actualizados en Phillips y Miller (2002)

(2) 4 Km NE de Incahuara (Gentry 1995), datos actualizados en Phillips y Miller (2002)

(3) Área Natural de Manejo Integrado Madidi, entre Apolo y San José de Uchupiamonas (datos no publicados Proyecto Inventario Florístico del Madidi)

(4) Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba, 57 km NE de Charazani (Antezana 2007)

(5) Parque Nacional Madidi, NO de Azariamas (Loza 2008)

(6) Presente estudio

### Diversidad y topografía local

El análisis de los datos sugiere que ambas situaciones topográficas son igualmente diversas. A pesar de las diferencias en composición entre ladera y plano mal drenado, la mayoría de las especies estuvieron en ambas situaciones y muchas fueron generalistas, es decir, tuvieron densidades similares desde las laderas hasta los planos mal drenados. Pero sí se obtuvo una diferencia cuantitativa de abundancia de algunas especies a lo largo del gradiente topográfico; entonces estas diferencias de abundancia de cada especie son lo que diferencia a las dos situaciones y lo que interesaría al final.

Contrariamente a lo encontrado en estudios realizados en bosques húmedos tropicales de tierras bajas, donde los lugares con mayor densidad de individuos fueron los más ricos en especies (Lieberman *et al.* 1985, Denslow 1995, Romero–Saltos *et al.* 2001, Duque *et al.* 2002, Phillips & Miller 2002, Macía 2008); en este estudio en el plano mal drenado la riqueza de especies fue mayor y la densidad de individuos menor, aunque en promedio ambas situaciones topográficas presentaron cantidad similar de especies. El mismo patrón se observó en el bosque montano pluvial de Chiriuno en el PN–ANMI Madidi (Canqui 2006) y en un estudio realizado en un bosque montano tropical en Borneo, donde la densidad de individuos se incrementó con la pendiente y la diversidad disminuyó (Takyu *et al.* 2002).

Un factor que está relacionado a la topografía que afecta al patrón de distribución de las especies y a su densidad es la incidencia de los claros del dosel. Gale (2000) encontró que la manera como los claros provocados por la caída de árboles vivos o muertos son colonizados por nuevos individuos (la regeneración de las semillas y plantines frente a la caída de los árboles más grandes), puede depender de la topografía. Siendo que los claros de dosel bajos ( $\leq 5$  m de altura) se incrementan en los fondos de valles y planos, pero decrecen en las cimas y las laderas altas, donde se tiene mayor proporción de claros de dosel altos (5–10 m de altura), y la variación de luz dentro el bosque provee nichos para diferentes colonizadores (Grubb 1986, Rees *et al.* 2001), los cuales pueden tener sucesos reproductivos fuertemente dispares, como cuando la abertura del dosel coincide con la producción de semillas de un árbol cercano, produciendo parches con numerosos individuos de pocas especies (Guariguata 1990).

De acuerdo a lo esperado las curvas de acumulación de especies no llegaron a estabilizarse (Fig 7), este es un comportamiento propio de los bosques tropicales (Duque *et al.* 2001, Romero–Saltos 2001), y en anteriores estudios de plantas leñosas en bosques montanos y de tierras bajas de Bolivia también se observó esta tendencia, tanto en inventarios con parcelas permanentes (1ha) como temporales (0.1ha) (Flores *et al.* 2002; Araujo–Murakami *et al.* 2005, Cabrera–Condarco 2005, Quisbert & Macía 2005, Canqui 2006, Antezana 2007). De acuerdo a los estimadores no paramétricos (Fig. 8), se encontró más del 70% de las especies esperadas, proporción que concuerda con estudios realizados en otros bosques pluviales dentro la región del Madidi (Canqui 2006, Antezana 2007).

La relación entre el incremento del número total de especies a medida que se aumenta el área muestreada, tiene las siguientes posibles explicaciones: Primero, las especies poco abundantes que a nivel local se las considera raras, son las que más aportan a la diversidad, además su distribución espacial es poco conocida (Pitman 2000) y se registran en una muestra pequeña (0.1 ha) usualmente por azar (Romero–Saltos 2001). Segundo, como más individuos son muestreados, la probabilidad de encontrar especies adicionales también aumenta, especialmente si las especies no están distribuidas aleatoriamente. Es más probable que en un área mayor sea ambientalmente heterogénea, así se tiene especies que difieren en sus nichos (Scheiner 2003).

El índice de Shannon y el inverso de Simpson indican que no hay diferencia en la diversidad de especies entre laderas y planos mal drenados. Aunque las curvas de acumulación de especies (Fig.7) y los índices (tabla 4) muestran que los planos mal drenados son más ricos y diversos, en promedio estas no mostraron diferencias significativas, talvez debido a la poca variación altitudinal (1.400–1.550) y a otros factores bióticos y abióticos que no fueron incluidos en el análisis. Canqui (2006) también encontró valores de los índices de diversidad más bajos en parcelas de ladera, sin embargo, los valores promedios fueron muy similares.

Estos resultados nos muestran que en estos bosques la diversidad *alfa* no se ve afectada por la situación topográfica, es decir, el número de individuos por especie y la riqueza de especies se mantendría. Pero sí hay un recambio de especies y la abundancia de algunas especies disminuye conforme aumenta la abundancia de otras a lo largo del gradiente topográfico (curvas rango–abundancia fig. 9). Esto último también se ve reflejado en los valores de los índices de similaridad y complementariedad (Tabla 6).

En el análisis de disimilitud a nivel de parcelas, se encontró que si bien hay un efecto en la composición de especies relacionado a la topografía, las parcelas de una misma situación topográfica también mostraron una moderada reducción en su similaridad, especialmente las de plano mal drenado. Esto nos podría sugerir que la distancia entre parcelas podría también estar influyendo en la composición florística (Hubbell & Foster 1983, Svenning 1999,

Valencia *et al.* 2004), relacionado a la limitación de la dispersión de las especies, lo que llevaría a pensar que las especies están más agregadas (Condit *et al.* 2002).

### **Familias y especies que caracterizan a toda la formación y la variación con la topografía local**

Con respecto a las características florísticas de toda la formación, las familias más comunes o dominantes de este bosque coincidieron con lo descrito por diferentes autores para bosques montanos húmedos a altitudes medias (Foster 1991, Gentry 1995, Navarro 2002, Beck *et al.* 2003, Fuentes 2005). Confirmándose que Melastomataceae, Lauraceae y Rubiaceae son las más ricas en especies en estos bosques (Foster & Gentry 1991, Gentry 1995, Fuentes 2005). De igual manera, las familias con mayor IVIF en este estudio, estuvieron entre las ecológicamente más importantes en otros estudios realizados en este mismo tipo de bosque en la región del Madidi utilizando el mismo protocolo de muestreo (Canqui 2006, Antezana 2007). Arecaceae fue la familia con el mayor IVIF, generalmente es más dominante en bosques montanos húmedos de elevación inferior (Fuentes 2005, Antezana 2007).

Cabe resaltar que las familias Rubiaceae, Arecaceae además de Moraceae, Annonaceae, Fabaceae y Sapotaceae que también estuvieron presentes y tuvieron una importancia ecológica relativamente alta, son familias típicas de bosques de tierras bajas y premontanos donde crecen sobre buenos suelos (Gentry 1995). Familias como Melastomataceae, Araliaceae y Clusiaceae que estuvieron entre las más importantes, además de Theaceae, Asteraceae, Aquifoliaceae y Ericaceae con valores de IVIF entre 1.1 y 0.8 %, son dominantes en los bosques de ceja de monte yungueña (Beck *et al.* 1993, Araujo–Murakami *et al.* 2005).

Kessler & Beck (2001) caracterizan el rango altitudinal de 500–1500m por la presencia de especies de los géneros: *Alchornea*, *Aniba*, *Cyathea*, *Dictyocaryum* y otras palmeras, *Ficus*, *Guatteria*, *Inga*, *Nectandra*, *Solanum*, *Acalypha*, *Cinchona* y *Trichilia*. En este bosque se encontraron los primeros nueve géneros y solo *Inga* estuvo entre los más ricos en especies, grupo en el cual también se incluyó principalmente a *Miconia* y *Ocotea*, ambos característicos de bosques a altitud superior a los 1500m (Gentry 1995, Kessler & Beck 2001).



Indiscutiblemente la especie que dominó este bosque fue la palmera *Socratea exorrhiza*, típica de bosques de llanura y piedemonte, puede formar grandes colonias en sitios con abundante precipitación pluvial y humedad ambiental; en suelos mal drenados sujetos a inundaciones periódicas estacionales cerca de ríos quebradas y manantiales (Moreno & Moreno 2006). También se la puede encontrar en bosques secundarios con algunos árboles altos (Moraes 2004). Coincidentemente con lo descrito por Navarro (2002) y Fuentes (2005) en esta formación también estuvieron presentes la palma *Dictyocaryum lamarckianum*, *Alchornea glandulosa* y *Psychotria tinctoria* esta última de forma más dispersa y no como dominantes.

Navarro (2002) presenta una lista preliminar de más de treinta especies que caracterizarían este tipo de vegetación, y de estas se registraron cinco. Aparentemente en este bosque se tendrían especies que también son características de bosques de altitudes inferiores o como Navarro (2002) a denominado bosque pluvial subandino inferior de los Yungas del Beni. Hecho que en mi opinión refuerza lo dicho por Kessler & Beck (2001), que las divisiones y subdivisiones que se realizan de la vegetación y específicamente de los bosques montanos de los yungas, como el propuesto por Navarro (2002), Navarro & Ferreira (2004) y Navarro *et al.* (2004), deben ser consideradas como preliminares, ya que se basan en algunas especies dominantes y no en estudios más detallados de la vegetación completa.

El diagrama de ordenación NMS (Fig. 13) nos revela diferenciación florística entre ambas situaciones topográficas. Algunas de las posibles explicaciones podrían ser la especialización a un micro-hábitat, como ocurre con algunas especies de palmeras en la amazonía (Svenning 1999), que se vinculan con las características del suelo (Takyu *et al.* 2002, Cardoso & Schiavini 2002, Tuomisto *et al.* 2002). Basnet (1992) en Puerto Rico y Gale & Barfod (1999) en Ecuador encontraron que hay una fuerte correlación entre la posición topográfica, el ángulo de inclinación y el drenaje. De esta manera, las laderas son micro-sitios bien drenados, los cuales son preferidos por algunas especies en el bosque lluvioso debido a las altas precipitaciones (Basnet 1992). Además el suave y saturado suelo de los valles, que suele ser bajo en oxígeno (Silver *et al.* 1999), debe exigir diferentes tipos de sistemas de raíces, y muchas especies individuales se especializan en uno u otro hábitat (Valencia *et al.* 2004).

El análisis de especies indicadoras (Tabla 8) solo nos da una pauta de las especies que contribuyen más con la diferenciación de cada ambiente en el tiempo y espacio muestreado. Sería un error concluir si la topografía es determinante o no para el establecimiento de estas especies; para esto se tendría que incluir variables como su capacidad reproductiva, tasa de crecimiento y tamaño final de cada especie, además de realizar un monitoreo a largo plazo para evaluar las fluctuaciones de las mismas (Romero–Saltos *et al.* 2001, Baker *et al.* 2003). Sin embargo, puede considerarse como una lista preliminar para futuros estudios.

En laderas tenemos la presencia de: *Pseudolmedia laevigata* que crece en bosque no inundados de tierras bajas hasta los 1500 m (Berg 2001), la palmera *Geonoma orbignyana* que crece en bosques húmedos montanos en laderas muy inclinadas, en el interior de las selvas húmedas no alteradas, con mucha precipitación pluvial y humedad ambiente en suelos en desnivel bien drenados (Moraes 2004, Moreno & Moreno 2006). *Graffenrieda emarginata* es una especie muy frecuente en suelos orgánicos pobres en nutrientes de bosques lluviosos montanos tropicales y el hecho de que sus raíces están en asociación simbiótica con un hongo ascomicete favorece a su competitividad y abundancia en estos sitios (Haug *et al.* 2004). *Miconia undata* que estuvo presente y abundante solo en ladera, alcanzando alturas superiores a los 6 m; contrariamente según Steyermark *et al.* (2001) es un arbusto que alcanza 1–2m alto, en bosque siempreverde de tierras bajas no intervenido cerca de arroyos y corrientes.

Entre las especies que fueron exclusivas de ladera también se tiene a *Podocarpus magnifolius* que fue categorizada por la UICN (1998) como una especie de bajo riesgo y para Bolivia como en peligro (Meneses & Beck 2005).

De igual manera el plano mal drenado se caracterizaría por la presencia de: *Myrsine pellucida* una especie que a menudo es abundante en áreas donde ocurre y se la observa en estado temprano y tardío de la sucesión y persiste en bosques maduros (Reynel *et al.* 2006). Llama la atención que la palmera *Aiphanes aculeata* sea también una especie característica de esta situación topográfica, ya que crece a la sombra de árboles mayores, en el interior de selvas húmedas amazónicas con precipitación pluvial abundante y terrenos bien drenados (Moreno & Moreno 2006), en quebradas húmedas de los bosques montanos o bosque secos y

semidecuidos en colinas a lo largo de laderas pendientes y en bosques secundarios cercanos a caminos (Moraes 2004). *Beilschmiedia towarensis* también fue encontrada con mayor abundancia en fondos de valle en Chiriuno (Canqui 2006).

*Iriartea deltoidea* otra palmera que solo se encontró en dos parcelas de plano mal drenado, nos sugiere que posiblemente estaría formando parches aislados. Aun así, fue la de mayor importancia ecológica para esta situación debido a la magnitud de su área basal. Esta especie crece en la Amazonía en terrenos sujetos a inundaciones periódicas o en terrenos en desnivel, en laderas de montañas con manantiales y escurrideros de agua (Moreno & Moreno 2006), también en bosques siempreverdes de cimas y ladera pendientes que son rápidamente transformadas en pasturas y cultivos o con vegetación secundaria (Moraes 2004).

### **Estructura y topografía local**

En un bosque diverso con árboles de diferentes edades, la menor densidad de las clases diamétricas grandes frecuentemente obedece a una exponencial negativa o a una función potencial descrita como la distribución de frecuencia de tamaño “J-invertida” (Veblen 1992); es decir, la densidad de la población de árboles esta frecuentemente correlacionada negativamente con la media o mediana del tamaño del árbol (Denslow 1995); debido al disturbio frecuente decrece el diámetro promedio de los árboles de un parche e incrementa la densidad (Denslow 1995, Takyu *et al.* 2000). Tales patrones han sido descritos frecuentemente para bosques lluviosos tropicales maduros (Lamprecht 1976, Hubbell & Foster 1990) y podría sugerir que no ha habido perturbación antropogénica a gran escala, como por ejemplo la corta de árboles grandes por un largo tiempo (Basnet 1992). Este patrón se mantiene en ambas situaciones topográficas tanto en la estructura horizontal como en la vertical (fig. 14 y 13).

La relación entre tamaño, abundancia y riqueza de especies sugiere que el proceso que afecta al tamaño del árbol y la densidad también afecta a la diversidad de especies en cada estrato. Por ejemplo, en un conjunto, el sotobosque y subsosel deben ser más diversos que el dosel o los emergentes (Denslow 1995, Valencia *et al.* 1997), siendo que los árboles pequeños y arbustos contribuyen con la mayoría del número total de especies en parcelas de bosques con

alta diversidad (Foster & Hubbell 1990). Esto es lo que se observa cuando analizamos por separado las estructuras horizontal y vertical tanto de ladera como de plano mal drenado.

### **Patrones de distribución y rareza de especies leñosas**

La gran mayoría de las especies presentes en este bosque están ampliamente distribuidas se las encuentra en al menos un país además de Bolivia, principalmente en Perú, Ecuador y Colombia; incluso hay especies que llegan a bosques tropicales de Centroamérica. Una situación similar se encontró en bosques amazónicos de Perú (Pitman *et al.* 1999) y Ecuador (Romero–Saltos *et al.* 2001). Las dos especies consideradas con rango geográfico restringido (*Protium montanum* y *Licania boliviensis*) no son calificadas como endémicas de Bolivia según Meneses & Beck (2005) y fueron categorizadas, por estos mismos autores, como especies con datos insuficientes, lo que supone decir que carecen de datos apropiados sobre su abundancia y/o distribución. Por tanto, una aseveración sobre el endemismo de estas especies sería muy precipitada.

El hecho de que solo el 26% de las especies hayan mostrado una especificidad de hábitat, podría llevarnos a pensar en una baja diversidad *beta*, sin embargo, como se observo en otros análisis existe diferencias florísticas significativas entre ladera y plano mal drenado, además que la mayoría de las especies no estén restringidas a un determinado hábitat no significa que sus individuos tengan igual densidad (abundancia) en ambos sitios. Esto esta reforzado con los resultados del análisis de similaridad considerando las abundancias (tabla 5 y 6) y el diagrama de ordenamiento NMS (Fig. 13). Por tanto, en nuestro bosque, como lo sugieren Pitman *et al.* (1999) para el bosque amazónico de Perú, la preferencia de hábitat podría ser una cuestión de grado de afinidad y no una situación estricta y determinante.

Otro punto importante a considerar cuando se habla de especificidad de hábitat es el tamaño de la muestra (Romero–Saltos *et al.* 2001), ya que las especies que tenían un solo individuo en toda la muestra y fueron descartadas para este análisis, están restringidas a una sola situación topográfica y son las que más aportan a la diversidad *alfa* y *beta*; sin embargo para confirmar que realmente están restringidas a un hábitat requeriría un mayor esfuerzo de muestreo. Aún así se pudo observar un patrón muy preliminar de la especificidad de hábitat, teniendo que en

el plano mal drenado se encuentran la mayoría de las especies (61.5%) “exclusivas” y que estuvieron presentes en más de una parcela.

De acuerdo a la medida de la abundancia local utilizada para el análisis, el 38.5% (Tabla 12) de las especies resultaron tener menos de un individuo en 0.1 ha en este bosque, sin dejar de tener en cuenta que estas mismas especies pueden ser muy abundantes en otros sitios, o a una escala espacial mucho más grande, o simplemente por efecto del muestreo las parcelas cayeron en áreas donde estaban pobremente representadas.

Considerando que se descartaron las morfoespecies para este análisis se debe tener en cuenta que el patrón encontrado puede variar con esa información, ya que en su mayoría no se pudieron identificar las especies porque no se contaba con material fértil o se tiene poco conocimiento taxonómico e incluso algunas están siendo consideradas como posibles especies nuevas y otras recién están siendo descritas. No obstante, de acuerdo a Romero–Saltos *et al.* (2001) frecuentemente se trata de especies que tienen una amplia distribución y que una proporción indeterminada puede corresponder a especies con densidades bajas. Tampoco se puede descartar que algunas de estas especies sean endémicas, esto último considerando que una característica importante de los bosques montanos húmedos es su alto endemismo.

Todos estos aspectos nos hacen reflexionar sobre la complejidad de estos bosques y la dificultad de hacer aseveraciones determinantes sobre sus patrones en este caso de rareza ecológica (Rabinowitz 1981). Por lo que, los resultados obtenidos deben ser tomados como muy preliminares y complementados con otros estudios a mayor profundidad.

## **CONCLUSIONES**

- ✓ El bosque montano pluvial de Santo Domingo presenta una elevada diversidad de especies leñosas, debido a que es una zona de transición entre bosques de tierras bajas y montanos.
- ✓ La riqueza de especies tiende a disminuir desde planos mal drenados a laderas, mientras que la densidad de individuos tiende a aumentar.

- ✓ Para ambas situaciones topográficas la distribución de las abundancias de las especies es poco equitativa, lo que implica que son pocas las especies dominantes y se tiene una cantidad considerable de especies con pocos o un solo individuo.
- ✓ La diversidad *alfa* (riqueza–abundancia) de laderas y planos mal drenados no difiere sustancialmente.
- ✓ El recambio de especies o diversidad *beta* cualitativa (presencia/ausencia) fue media con una similitud en promedio del  $43\pm 10\%$  y cuantitativamente (abundancia) fue alta con un promedio de similitud  $30\pm 9\%$ , debido a que la cantidad de especies compartidas es moderadamente alto, pero sus abundancia aumentan y disminuyen de manera gradual a lo largo del gradiente topográfico.
- ✓ En general dominan Arecaceae, Melastomataceae, Rubiaceae y Lauraceae, con especies típicas de bosques de tierras bajas, patrón observado en anteriores trabajos a altitudes similares.
- ✓ La composición florística, pero como se menciona, principalmente la abundancia de las especies y consecuentemente su importancia ecológica cambia con la topografía en el bosque de Santo Domingo.
- ✓ En laderas las familias ecológicamente más importantes son Melastomataceae, Arecaceae y Lauraceae, y las especies: *Socratea exorrhiza*, *Cyathea caracasana* var. *boliviensis* y *Pseudolmedia laevigata*, esta última también obtuvo un valor de importancia alto en el análisis de especies indicadoras y se encuentran asociadas, en orden de importancia, con: *Miconia undata*, *Geonoma orbignyana* y *Graffenrieda emarginata*.
- ✓ En el plano mal drenado tenemos a Arecaceae, Rubiaceae y Lauraceae como las familias más importantes, mientras que las especies más importantes son: *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y posiblemente una especie nueva del género *Schefflera*; como especies acompañantes encontramos a: *Myrsine pellucida*, *Aiphanes aculeata* y *Beilschmiedia towarensis*.
- ✓ La estructura vertical y horizontal de ambas situaciones topográficas presentan un mismo patrón, mostrando que este bosque esta relativamente bien conservado, con más del 85% de los individuos en las clases altimétricas y diamétricas inferiores.

- ✓ En este bosque la mayoría de las especies son “universalmente comunes” y la rareza más frecuente se refiere a las especies con una distribución geográfica amplia, presente tanto en laderas como en planos mal drenados y constantemente dispersas localmente.

## **RECOMENDACIONES**

Es necesario realizar estudios con diseños y metodologías adecuadas, para cuantificar la riqueza y abundancia de lianas en los bosques montanos en general, ya que constituyen un elemento importante que aporta en el incremento de la diversidad y la configuración de la estructura del bosque (ver Romero–Saltos 1999 y Nabe–Nielsen 2001).

El efecto de la topografía por sí sola no explica la alta diversidad de esta formación, por lo que es necesario enlazar estudios que consideren otras variables ambientales y bióticas, por ejemplo: características del suelo, como la textura y la disponibilidad de nutrientes, las condiciones microclimáticas, los efectos de disturbios naturales y antropogénicos, los mecanismos y patrones de dispersión y en sí la dinámica de poblaciones (regeneración, crecimiento, mortalidad y competencia) de las especies que caracterizan a cada situación topográfica.

Los factores que pueden ser muy variables cuando se trata de la topografía y su efecto en la comunidad vegetal son el drenaje, la pendiente y la exposición; por lo que sería muy interesante plantear un diseño de muestreo donde se considere evaluar todas sus posibles variaciones, a lo largo del gradiente topográfico.

Una situación topográfica que no fue evaluada en este estudio por razones de tiempo principalmente, fueron las cimas, la cual si es considerada en un estudio realizado en bosque andino seco por Torrez (2008), en donde encontró diferencias de diversidad y composición florística muy marcadas relacionadas al suelo.

Se debe empezar a generar estudios con mayor profundidad sobre los patrones de distribución y rareza de especies de los bosques montanos, debido a que esta información es valiosa para priorizar áreas de investigación, conservación y manejo de recursos (ver Pitman *et al.* 2001).

## BIBLIOGRAFÍA

- Antezana, A.P. 2007. Composición florística y estructura del bosque subandino pluvial de Yungas en dos rangos altitudinales en el Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba, Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 120 p
- Araujo–Murakami, A., P.M. Jørgensen, C. Maldonado y N. Paniagua–Zambrana. 2005. Composición florística y estructura del bosque de ceja de monte en Yungas, sector de Tambo Quemado–Pelechuco, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 325–338.
- Baker T.R., D.F.R.P. Burslem & M. D. Swaine. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 19:109–125.
- Bascope, S.F. & P.M. Jørgensen. 2005. Caracterización de un bosque montano húmedo: Yungas, La Paz. *Ecología en Bolivia* 40(3):365–379.
- Basnet, K. 1992. Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24: 31–42.
- Bawa, K.S. & L. McDade. 1994. The plant community: composition, dynamics, and life–history processes–Commentary. pp.68. En: L. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Universidad de Chicago, Chicago, Illinois.
- Beck, S.G., T.J. Killeen. & E. García. 1993. Vegetación de Bolivia. pp. 6– 24 En: Killeen T.J., E. Garcia & S.G. Beck (eds.). *Guía de Árboles de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, Edit. Quipus, La Paz.
- Beck, S. 2002. Vegetación en las montañas de Bolivia. Tres ejemplos. pp. 79–83. En: Zambrana, G. (ed.). *Memorias del encuentro: Desarrollo de los ecosistemas de montaña y biodiversidad en Bolivia*. Cochabamba.
- Beck, S., E. García y 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, Único y Nuestro*. CD Rom. CARE–Bolivia, La Paz. 63 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.
- Berg, C.C. 2001. Moraceae, Artocarpaceae and *Dorstenia* (Moraceae); with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to *Flora Neotropica Monograph 7*. *Flora Neotropica* 83: 249–255.
- Bray, J.R. & C.T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325–349.
- Brown, A. D. & M. Kappelle. 2001. Introducción a los bosques tropicales nublados del neotrópico: una síntesis regional. pp 25–40 En Kappelle, M. y A. D.Brown (eds.) *Bosques Nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia.
- Burges, W. & H. van der Werff. 1999. Lauraceae. *Flora Costaricensis*. *Fieldiana Botany* 23: 1–60.
- Cabrera, A.L. & A. Willink. 1973. *Biografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. Monografía N° 13. 120 p.
- Cabrera–Condarco, H. 2005. Diversidad florística de un bosque montano en los Andes tropicales del noreste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40(3): 380–395.



- 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, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 122 p.
- Cardoso, E. & I. Schiavini. 2002. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG)1. *Revista Brasileira de Botânica*. 25 (3): 277–289.
- Chao, A. R.L. Chazdon, R.K. Colwell & T.–J. Shen. 2004. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148–159.
- Chazdon, R.L., R.K. Colwell, J.S. Denslow & M.R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of Northeastern Costa Rica. pp. 285–309. En: Dallmeier, F. & J.A. Comiskey (eds.). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and old world case studies*. UNESCO y The Parthenon Publishing Group, Washington, D.C.
- Churchill, S.P., H.Balsev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.) 1995. *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest*. The New York Botanical Garden, Nueva York. 702 p.
- Clark, D.B. & D.A. Clark. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 321–331.
- Clark, D.B., D.A. Clark & P.M. Rich. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by samplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25:397–407.
- Clark, D., M. W. Palmer & D.A. Clark 1999. Edaphic factors and the landscape–scale distributions of tropical rain forest trees *Ecology* 80(8): 2662–2675.
- Clinebell, R.R., O.L. Phillips, A.H. Gentry, N. Stark & H. Zuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56–90.
- Colwell R.K. & J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 345: 101–118.
- Colwell, R.K., C.X. Mao & J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence–based species accumulation curves *Ecology*, 85(10): 2717–2727.
- Condit, R., N. Pitman, E.G. Leigh Jr., J. Chave, J. Terborgh, R.B. Foster, P. Núñez V., S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H.C. Muller–Landau, E. Losos & S.P. Hubbell. 2002. Beta–Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295: 666–669.
- Curtis, J. T. y R. P. Macintosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie–forest border Region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476–496.
- Dallmeier, F. (ed.). 1992. Long–term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment and inventory of permanent plots. MAB Digest 11. UNESCO, Paris. 72 p.
- Denslow, J.S. 1995. Disturbance and Diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological Application* 5(4): 962–968.
- De Oliveira, A.A. & D.C. Daly. 1999. Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation* 8: 1245–1259.
- Dufrêne, M. & p. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345–366.

- Duivenvoorden, J. F., J.-C. Svenning, S. J. Wright. 2002. Beta Diversity in Tropical Forests. *Science* 295: 636–637.
- Duque, A. J. Sánchez, M. Cavelier, J. F. Douivenvoorden, P. Miraña, J. Miraña & A. Matapí. 2001. Relación Bosque ambiente en el medio Caqueta Amazonia Colombiana. pp: 120–129. En: Duivenvoorden J. F., H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto, & R. Valencia (eds.). Evaluación de Recursos Vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. Comisión Europea Investigación Desarrollo Tecnológico y Desarrollo. INCO–DC Ámsterdam, Ámsterdam.
- Duque A. J., Sánchez M., Cavelier J., Duivenvoorden JF. 2002. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18:499–525.
- Ezcurra, E. 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras? La riqueza y rareza biológica en las comunidades naturales. *Ciencias* 4:82–88.
- Feinsinger, p. 2003. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. FAN. Santa Cruz de la Sierra. 147–162 pp.
- Flores, J., Batte, C. y J. Dapara. 2002. Caracterización de la vegetación del río Undumo y su importancia para la conservación de la fauna silvestre. *Ecología en Bolivia* 37 (1): 23–48.
- Foster, R. & A. Gentry. 1991. Región de Apolo: middle elevation wet forest (Calabatea). pp. 27–31. En: Parker, T. y B. Bailey (eds.). A biological assessment of the Alto Madidi Region and adjacent areas of northwest Bolivia May 18 June 15, 1990. Rapid assessment program. Conservation International, Washington D.C.
- Fuentes, A. 2005. Una introducción a la vegetación de la región del Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 1–31.
- Gale, N. & A. S. Barfod. 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15: 415–436.
- Gale, N. 2000. The Relationship between Canopy Gaps and Topography in a Western Ecuadorian Rain Forest. *Biotropica* 32(4a): 653–661.
- García, E., F.S. Zenteno, S. Beck & N. Nagashiro. 2004. Identificación y caracterización de especies de uso forestal del área natural de manejo integrado nacional de Apolobamba. Estudio de usos y potencialidades para un manejo racional de recursos vegetales (La Paz–Bolivia). Bolhispania–Araucaria. Informe Técnico N° 1, La Paz. 58 p.
- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the orogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557–593.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1–34.
- 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. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. pp. 103–126. En: Churchill, S., H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.) Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- 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.

- Grubb P. J. 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. pp. 207–25. En: Community Ecology. Diamond, J & T. J. Case (eds.). Harper & Row, Nueva York.
- Guariguata, M.R. 1990. Landslide disturbances and forest regeneration in upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology* 78:814–832.
- Halffter, G. & C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades *alfa*, *beta* y *gamma*. pp 5–18. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades *alfa*, *beta* y *gamma*. m3m–Monografías 3er Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza.
- Haug I., J. Lempe, J. Homeier, M. Weiß, S. Setaro, F. Oberwinkler, & I. Kottke. 2004. *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae) forms mycorrhizas with Glomeromycota and with a member of the *Hymenoscyphus ericae* aggregate in the organic soil of a neotropical mountain rain forest. *Canadian Journal of Botany* 82(3): 340–356.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. pp: 25–41. En: S. Sutton L., T. C. Whitmore, & A. C. Chadwick (eds.). Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific, Palo Alto, California.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1986. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation. pp 205–232. En: Soule M.E. (ed.). Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1990. Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. Pp.522–541. En: Gentry, A.H. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, Nueva Haven y Londres.
- Hubbell S.P & R.B Foster.1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos* 63: 48–61.
- Hubbell, S. P.R., B. Foster, S.T. O'Brien, K.E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S.J. Wright & S. Loo de Lao. 1999. Light-Gap Disturbances, Recruitment Limitation, and Tree Diversity in a Neotropical Forest. *Science* 283: 554–557.
- 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.
- Jørgensen, P.M., M.J, Macía, A. Fuentes, S.G. Beck, M. Kessler, N. Paniagua, R. Seidel, C. Maldonado, A. Araujo–Murakami, L. Carola, T. Consiglio, T.J. Killeen, W.H. Cabrera, F. Bascopé, D. De la Quintana, T. Miranda, F. Canqui & V. Cardona–Peña. 2005. Lista anotada de las plantas vasculares registradas en la región de Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 70–169.
- Kessler, M., A.R. Smith & J. Gonzales. 1999. Inventario de pteridófitos en una transecta altitudinal en el Parque Nacional Carrasco, dpto. Cochabamba, Bolivia. *Revista Boliviana de la Sociedad. Botánica* 2: 227–250.
- Kessler, M. 2000. Upslope-Directed Mass Effect in Palms along an Andean Elevational Gradient: A Cause for High Diversity at MidElevations? *Biotropica* 32(4a): 756–759.
- Kessler, M. & S. Beck. 2001. Bolivia. pp. 581–622. En: Kappelle M. & A D. Brown. (eds.). Bosques Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia.

- Killeen, T., García, E. & S. Beck (eds.). 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia – Missouri Botanical Garden, Edit. Quipus, La Paz. 958 p.
- Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad *beta*. pp. 19–40. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades *alfa*, *beta* y *gamma*. m3m–Monografías 3er Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza.
- Krebs, C.J. 1986. Ecología: Análisis experimental de la distribución y abundancia. Ediciones Pirámide, S.A., Madrid. 781 p.
- 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. Instituto de Silvicultura de la Universidad de Göttingen GTZ. Eschborn. 335 p.
- Leigh, E.G.Jr., P. Davidar, C.W. Dick, J.–P. Puyravaud, J. Terborgh, H. ter Steege & S.J. Wright. 2004. Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees?. *Biotropica* 36(4): 447–473.
- Lieberman, M., D. Lieberman, G.S. Hartshorn & R. Peralta. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505–516.
- Longman, K.A. & J. Jeník. 1974. Tropical forest and its environment. Lowe & Brydone Printers Limited, Thetford, Gran Bretaña. 46–57 pp.
- Loza, I. 2008. Relación entre la composición florística con factores edáficos en un bosque montano pluvial húmedo (Parque Nacional Madidi, La Paz – Bolivia) Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 68 p.
- Macía, M.J. 2008. Woody plants diversity, floristic composition and land use history in the Amazonian rain forests of Madidi National Park, Bolivia. *Biodiversity and Conservation*
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and its measurement*. Princeton University Press., Princeton. 179 p.
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. Oxford. 265 p.
- Malleux, J. 1982. *Inventarios forestales en bosques tropicales*. UNA. Lima. 412 p.
- McCune, B. & J. B. Grace. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software desing Oregon. 300 p.
- Meneses R.I. & S. Beck. 2005. *Especies amenazadas de la flora de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia, La Paz. 34 p.
- Miranda, F. 2005. *Diversidad alfa, beta y distribución vertical de epífitas vasculares en dos rangos altitudinales de un bosque yungueño pluvial submontano en el ANMI Apolobamba*. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 74 p.
- Moreno, C.E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T. Manuales y Tesis SEA, Vol 1, Zaragoza. 84 p.
- Moraes R., M. 2004. *Flora de Palmeras de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 262 p.
- Moreno, R.L. & O.I. Moreno. 2006. *Colecciones de las Palmeras de Bolivia. Palmae–Areaceae*. FAN, Santa Cruz de la Sierra. 576 p.
- Müller–Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons, Nueva York. 547 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.

- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. DaFonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Nabe–Nielsen J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a Neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17: 1–19.
- Navarro, G. 2002. Provincia biogeográfica de los yungas. pp. 277–348. En: Navarro, G. y M. Maldonado. *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz de la Sierra.
- Navarro, G., W. Ferreira, S. Arásola, C. Antezana & R. Vargas. 2004. Zonificación ecológica del corredor Amboró–Madidi. CISTEL–WWF–USAID, FAN, Santa Cruz de la Sierra. 216 p.
- Navarro, G. & W. Ferreira. 2004. Zonas de vegetación potencial de Bolivia: una base para el análisis de vacíos de conservación. *Revista Boliviana de Ecología* 15: 1–40.
- Palmer M.W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195–1198.
- Palmer M.W., D.B. Clark & D.A. Clark. 2000. Is the number of tree species in small tropical forest plots nonrandom? *Community Ecology* 1(1): 95–101.
- Parker, A. & B. Bailey (eds.). 1991. A biological assessment of the Alto Madidi Region and adjacent areas of northwest Bolivia May 18 June 15, 1990. Rapid assessment program. Conservation International, Washington D.C. 128 p.
- Pennington, T.D., C. Reynel & A. Daza. 2004. *Illustrated guide to the trees of Perú*. Spoelberch Artois Foundation, Gran Bretaña. 484 p.
- Phillips O.L. y J. S. Miller. 2002. Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis. 319 p.
- Phillips, O.L., R. Vásquez Martínez, P. Núñez Vargas, A. L. Monteagudo, M.–E. Chuspe Zans, W. Galiano Sánchez, A. Peña Cruz, M. Timaná, M. Yli–Halla & S. Rose. 2003. Efficient plot–based floristic assessment of tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 19: 629–645.
- Pielou, E.C. 1966. Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. *Journal of Theoretical Biology* 10:370–383.
- Pitman, N.C.A., J. Terborgh, M.R. Silman & P. Nuñez. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80(8): 2651–2661.
- Pitman, N.C.A. 2000. A large scale inventory of two Amazonian tree communities. Duke University, Durham. 220 p.
- Pitman, N.C.A., J.W. Terborgh, M.R. Silman, P. Núñez, D.A. Neil, C.E. Cerón, W.A. Palacios & M. Aulestia. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82(8): 2101–2117.
- Quisbert, J. & M. J. Macía. 2005. Estudio comparativo de la composición florística y estructura del bosque de tierra firme en dos sitios de tierras bajas de Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 339–364.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. pp. 205–217. En: Synge, H. (ed.). *Biological aspects of rare plant conservation*. Chichester, UK.
- Rees, M., R. Condit, M. Crawley, S. Pacala, & D. Tilman. 2001. Long–term studies of vegetation dynamics *Science* 293: 650–655.
- Reynel, C., T.D. Pennington, R.T. Pennington, C. Flores & A. Daza. 2003. *Árboles útiles de la Amazonía Peruana: un manual con apuntes de identificación, ecología y propagación de las especies*. Darwin Initiative, Lima. 509 p.

- Reynel, C., T.D. Pennington, R.T. Pennington, J.L. Marcelo & A. Daza. 2006. Árboles útiles de los Andes Peruanos. Una guía de identificación, ecología y propagación de las especies de la Sierra y los Bosques Montanos en el Perú. Darwin Initiative, Lima. 466 p.
- Richards, P.W. 1998. The tropical rain forest: an ecological study. 2<sup>o</sup> edición. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 7–46.
- Rohwer, J.G. 1993. Lauraceae: *Nectandra*. Flora Geotrópica, Monografía 60:94–100.
- Romero–Saltos, H. 1999. Diversidad, análisis estructural y aspectos florísticos relevantes de las lianas en una parcela de bosque muy húmedo premontano, Amazonía Ecuatoriana. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito. 103 p.
- Romero–Saltos, H., R., Valencia & M.J. Macía 2001. Patrones de diversidad, distribución y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonía ecuatoriana. pp 131–162 En: Duivenvoorden J.F., H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto, & R. Valencia (eds.). Evaluación de recursos vegetales no maderables en la noroccidental Amazonía. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Scheiner S.M. 2003. Six types of species–area curves Global Ecology and Biogeography 12: 441–447.
- Silver, W.L., A.E., Lugo, & M. Keller. 1999. Soil oxygen availability and biogeochemistry along rainfall and topographic gradients in upland wet tropical forest soils. Biogeochemistry 551 (44): 301–328.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. Biologiske Skrifter 5(4): 1–34.
- Southwood, R. & P.A. Henderson. 2000. Ecological methods. Blackwell Science, Oxford. 230 p.
- Stadtmüller, T. 1997. Los Bosques Nublados Tropicales: distribución, características ecológicas e importancia hidrológica. pp: 47–54. En: Liberman M. & C. Baid (eds.) Desarrollo Sostenible de Ecosistemas de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en Los Andes. UNU/PL–480–LIDEMA. Instituto de Ecología. UMSA. La Paz.
- Stern, M.J. 1995. Vegetation Recovery on Earthquake–Triggered Landslide sites in the Ecuadorian Andes. pp. 207–220. 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. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. American Naturalist 140: 893–911.
- Steyermark, J.A., P.F. Berry, K. Yatskierych & B.K. Holst. 2001. Flora of the Venezuelan Guayana. Missouri Botanical Garden, Press., St. Louis
- Suárez–Soruco, R. 2000. Compendio de Geología de Bolivia. Revista técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos. 18: 1–2, 39–76.
- Svenning, J.–C. 1999. Microhabitat specialization in a species–rich palm community in Amazonian Ecuador. Journal of Ecology 87: 55–65.
- Takyu, M., S.–I. Aiba & K. Kitayama. 2002. Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. Plant Ecology 159: 35–49.

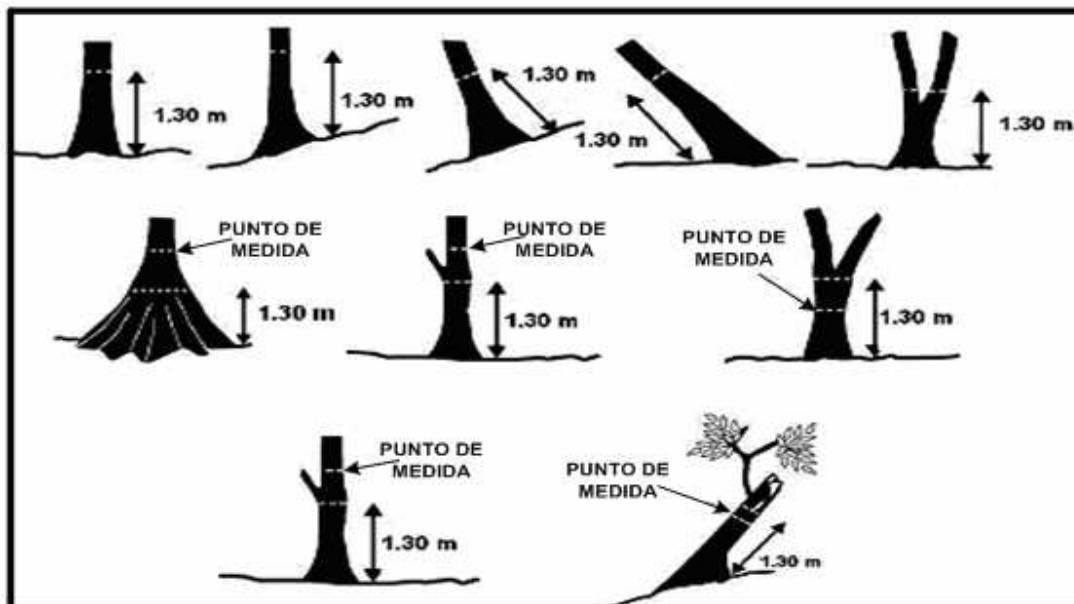


- Torrez, V. 2008. Estructura y patrones de diversidad vegetal leñosa en relación a topografía y variables edáficas - Sector de bosque seco semidecíduo subandino (Río San Juan, Parque Nacional Madidi, Bolivia). Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 195 p.
- Tuomisto H., K. Ruokolainen A. D. Poulsen, R.C. Moran, C. Quintana, G. Cañas, & J. Celi. 2002. Distribution and Diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along Edaphic Gradients in Yasuní National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* 34(4): 516–533.
- Valencia, R., H. Balslev & G. Paz y Miño. 1997. Tamaño y distribución vertical de los árboles de una hectárea de un bosque muy diverso de la Amazonía ecuatoriana. pp. 173–187. En: Estudios sobre diversidad y ecología de plantas. PUCE. Quito.
- 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.
- Vargas, I. G. 1996. Estructura y composición florística de cuatro sitios en el Parque Nacional Amboró. Santa Cruz, Bolivia. Tesis de Licenciatura en Agronomía Universidad Autónoma Gabriel Rene Moreno, Santa Cruz. 78 p.
- Veblen, T. 1992. Regeneration dynamics. Pp. 152–187. En: Glenn–Lewin D.C., R.K. Peet & T.T. Veblen (eds.). *Plant succession: theory and prediction*, Chapman & Hall, New York, Nueva York.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*. Macmillan, Nueva York. 385 p.
- Wright, S.J. 2002 Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.
- Young, K.R. 1995. Biogeographical paradigms useful for the study of tropical montane forests and their biota. pp.79–87. En: Churchill, S.P., H. Balsev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forest*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Zenner, E.K. & D.E. Hibbs. 2000. A new method for modeling the heterogeneity of forest structure. *Forest Ecology and Management* 129: 75–87.

### **Páginas de internet**

- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8. <http://purl.oclc.org/estimates>. Visitada en mayo 2007.
- UICN 2008. Red List of Threatened Species. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Visitada en octubre 2008.
- W3 Trópicos <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>. Visitada desde diciembre 2006 hasta abril 2008

**ANEXO A: Métodos para medir el DAP en diferentes situaciones.**



**ANEXO B: Formulas utilizadas para el cálculo de los tres parámetros ecológicos.**

**Abundancia o densidad absoluta:**

$$Ab = N/A$$

Ab = Abundancia absoluta  
 N = Número de individuos de una especie o familia  
 A = Área determinada

**Abundancia o densidad relativa:**

$$Dr = (N/N_T) \times 100$$

Dr = Densidad relativa de la especie  
 N = Número de individuos de una especie o familia  
 N<sub>T</sub> = Total de individuos

**Dominancia o área basal:**

$$AB = \pi (D^2/4)$$

AB = Área basal  
 $\pi$  = 3.141592  
 D = Diámetro a la altura del pecho

**Dominancia relativa:**

$$Dor = (AB_{sp}/AB_T) \times 100$$

Dor = Dominancia relativa  
 AB = Área basal de la especie o familia  
 AB<sub>T</sub> = Área basal total

**Frecuencia absoluta:**

$$Fi = (m_i/M) \times 100$$

Fi = Frecuencia absoluta  
 m<sub>i</sub> = Número de subparcelas en las que aparece el atributo  
 M = Número total de subparcelas

**Frecuencia relativa:**

$$F_R = (Fi/\sum Fi) \times 100$$

$\sum F_r$  = Suma de las frecuencias de todas las especies



**Diversidad relativa:**

$$Dir. = \left( N^{\circ} sp / N^{\circ} total\ sp \right) \times 100$$

N° sp = Número de especies de una familia

N° total sp = Número total de especies  
Encontradas

**Índice de Valor de Importancia por Familia (IVIF):**

$$IVIF = Drf. + Dor + Dir$$

Drf = Densidad relativa de la familia

Dor = Dominancia relativa de la familia

Dir = Diversidad relativa

**Índice de Valor de Importancia de especies (IVI):**

$$IVI = Dr + Dor + Fr$$

Dr = Densidad o abundancia relativa de la especie

Dor = Dominancia relativa de la especie

Fr = Frecuencia relativa de la especie

**ANEXO C: Abreviaciones de las especies de las figuras 8 y 12. En orden descendente según valor de IVI.**

Abreviación	Especie	Abreviación	Especie
Socr.exor ; So.ex	<i>Socratea exorrhiza</i>	Pleu.cune	<i>Pleurothyrium cf. cuneifolium</i>
Cyat.cara ; Cy.ca	<i>Cyathea caracasana var. boliviensis</i>	Ocot.cupr	<i>Ocotea cuprea</i>
Sche.sp.1 ; Sc.66	<i>Schefflera vel sp. nov. spl (MCM-66)</i>	Lonc.sp.	<i>Lonchocarpus (MCM-28)</i>
Dict.lama ; Di.la	<i>Dictyocaryum lamarkianum</i>	Mico.unda	<i>Miconia undata</i>
Ocot.acip ; Oc	<i>Ocotea aciphylla</i>	Prun.inte	<i>Prunus integrifolia</i>
Iria.delt ; Ir.de	<i>Iriartea deltoidea</i>	Myrs.pell	<i>Myrsine pellucida</i>
Pseu.laev ; Ps.la	<i>Pseudolmedia laevigata</i>	Psyc.tinc	<i>Psychotria tinctoria</i>
Al.gl	<i>Alchornea glandulosa</i>	Lade.caru	<i>Ladenbergia carua</i>
Eu.pr	<i>Euterpe predatoria</i>	Pout.caim	<i>Pouteria caimito</i>
Elae.mari ; El.ma	<i>Elaeagia mariae</i>	Nect.membr	<i>Nectandra aff. membranacea</i>
He.ra	<i>Hedyosmum racemosum</i>	Pere.guia	<i>Perebea guianensis subsp. guianensis</i>
Graf.emar ; Gr.em	<i>Graffenrieda emarginata</i>	Pleu.sp.2	<i>Pleurothyrium vel sp. nov. sp.2 (MCM-78)</i>
Mico.punc ; Mi.pu	<i>Miconia punctata</i>	Pout.bilo	<i>Pouteria bilocularis</i>
Prot.mont ; Pr.mo	<i>Protium montanum</i>	Crit.boli	<i>Critoniopsis boliviana</i>
Bath.obov ; Ba.ob	<i>Bathysa obovata</i>	Heba.sp.	<i>Hebanthe (AF-10990)</i>
Gu.la	<i>Guatteria lasiocalyx</i>	Mico.elon	<i>Miconia elongata</i>
Crai.sp ; Cr.65	<i>Croizatia vel sp. nov (MCM-65)</i>	Sche.pent	<i>Schefflera pentandra</i>
Mi.ce	<i>Miconia centrodesma</i>	Aiph.acul	<i>Aiphanes aculeata</i>
Hi.al	<i>Hieronyma alchorneoides</i>	Inga.stri	<i>Inga striata</i>
La.ob	<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	Rudg.sp.	<i>Rudgea (MCM-161)</i>
Cy.bi	<i>Cyathea bipinnatifida</i>	Neea.spru	<i>Neea spruceana</i>
To.w	<i>Tovomita weddelliana</i>	Saco.sp.	<i>Sacoglottis (MCM-22)</i>
Pime.glom ; Pi	<i>Pimentelia glomerata</i>	Dipl.peru	<i>Diplostropis cf. Peruviana</i>
Vi.el	<i>Virola elongata</i>	Podo.magn	<i>Podocarpus magnifolius</i>
Geon.orbi ; Ge	<i>Geonoma orbignyana</i>	Crot.rusb	<i>Croton rusbyi</i>
Amai.guia ; Am.gu	<i>Amaioua guianensis</i>	Aspi.rig	<i>Aspidosperma rigidum</i>
Moll.ovat ; Mo.ov	<i>Mollinedia ovata</i>	Tapi.gui.sub	<i>Tapiriva guianensis subsp. Subandina</i>
Cyat.pung ; Cy.pu	<i>Cyathea pungens</i>	Saty.leuc	<i>Satyria leucostoma</i>
Ps.re	<i>Psychotria reticulata</i>	Ilex.aggr	<i>Ilex aggregata</i>
Topo.mult ; To.mu	<i>Topobea multiflora</i>	Pere.guia	<i>Parkia cf. nitida</i>
Beil.tova	<i>Beilschmiedia towarensis</i>	Cedr.fiss	<i>Cedrela fissilis</i>
Rouc.laxi	<i>Rouchevia laxiflora</i>	Ficu.math	<i>Ficus mathewsii</i>
Ocot.oliv	<i>Ocotea olivacea</i>	Cela.lieb	<i>Celastrus cf. liebmammii</i>
Hier.mori	<i>Hieronyma moritziana</i>	Tala.sp.	<i>Talauma vel sp. nov. (MCM-367)</i>
Meri.sp.1	<i>Meriania sp.1 (MCM-120)</i>		

**ANEXO D: Datos generales de las diez parcelas temporales de muestreo, cada una con un área de 0.1 ha. Bosque montano pluvial comunidad Santo Domingo**

Nº Parcela		1	2	3	4	5	Ladera	6	7	8	9	10	Plano mal drenado	Total
Nombre		Tintaya 1	Tintaya 3	Tintaya 5	Cabecera Tunapo 6	Tintaya 9		Tintaya 2	Tintaya 4	Arroyo San Pedro 7	Sector San Pedro 8	Tintaya 10		
<b>Coordenadas</b>		14° 47' 00,5"S 68° 35' 13,0"W	14° 46' 36,2" S 68° 35' 11,1"W	14° 47' 23,5"S 68° 35' 03,3"W	14° 47' 28,8"S 68° 35' 51,6"W	14° 46' 21,2"S 68° 35' 20,4"W		14° 47' 10,8" S 68° 34' 58,8"W	14° 46' 0,2"S 68° 35' 10,6"W	14° 47' 53,2"S 68° 36' 00,7"W	14° 47' 48,05"S 68° 35' 11,05"W	14° 46' 45,3"S 68° 35' 01,7"W		
<b>Altitud (m)</b>		1459	1498	1463	1477	1527		1400	1430	1414	1427	1409		
<b>Exposición</b>		SE	SE	SE	SO	SO								
<b>Pendiente (grados)</b>		30	40	45	30	50		2	2	5	7	10		
<b>Plantas leñosas (DAP ≥ 2,5 cm)</b>	<b>Número de individuos</b>	417	441	402	430	456	<b>2146</b>	357	318	278	356	456	<b>1765</b>	<b>3911</b>
	<b>Área basal (cm)</b>	3.21	2.89	2.84	2.99	2.61	<b>14.54</b>	2.92	3.34	3.03	2.89	3.11	<b>15.28</b>	<b>29.82</b>
	<b>Número de familias</b>	34	33	31	31	39	<b>49</b>	37	30	31	39	30	<b>52</b>	<b>63</b>
	<b>Número de géneros</b>	64	53	62	60	69	<b>107</b>	70	64	68	73	60	<b>112</b>	<b>141</b>
	<b>Número de especies</b>	95	77	90	82	97	<b>181</b>	99	88	83	92	76	<b>191</b>	<b>260</b>
	<b>H'</b>	3.91	3.77	3.85	3.61	3.91	<b>4.20</b>	3.85	4.05	3.79	3.75	3.63	<b>4.37</b>	<b>4.519</b>
	<b>J'</b>	0.86	0.87	0.86	0.82	0.86	<b>0.81</b>	0.84	0.90	0.86	0.83	0.84	<b>0.83</b>	<b>0.813</b>
	<b>L/D</b>	31.94	31.15	29.57	18.51	29.12	<b>34.19</b>	25.74	45.53	24.63	18.23	21.37	<b>42.09</b>	<b>45.04</b>
	<b>E(L/D)</b>	0.34	0.12	0.11	0.07	0.11	<b>0.19</b>	0.10	0.18	0.09	0.07	0.08	<b>0.22</b>	<b>0.173</b>
	<b>Lianas</b>	<b>Número de individuos</b>	10	27	34	16	24	<b>111</b>	20	26	10	18	14	<b>88</b>
<b>Número de familias</b>		5	5	6	5	7	<b>10</b>	6	7	5	8	4	<b>14</b>	<b>4</b>
<b>Número de especies</b>		6	9	9	6	8	<b>19</b>	9	9	5	8	4	<b>20</b>	<b>32</b>
<b>Hemiepifitos</b>	<b>Número de individuos</b>	3	3	4	6	8	<b>24</b>	5	4	4	1	2	<b>16</b>	<b>40</b>
	<b>Número de familias</b>	2	1	3	3	4	<b>5</b>	4	4	2	1	2	<b>7</b>	<b>2</b>
	<b>Número de especies</b>	3	2	3	3	4	<b>8</b>	4	4	3	1	2	<b>9</b>	<b>12</b>
<b>Árboles</b>	<b>Número de individuos</b>	404	411	364	408	424	<b>2011</b>	332	288	264	337	440	<b>1661</b>	<b>3672</b>
	<b>Número de familias</b>	31	29	27	26	32	<b>41</b>	30	24	28	34	27	<b>42</b>	<b>50</b>
	<b>Número de especies</b>	86	66	78	73	85	<b>154</b>	86	75	75	83	70	<b>162</b>	<b>216</b>

**ANEXO E. Lista de familias y especies de plantas leñosas (DAP  $\geq$  2.5 cm), registradas en 10 parcelas de 0.1ha, en el bosque montano pluvial de la comunidad de Santo Domingo. Se desglosa los valores absolutos de los tres parámetros ecológicos para cada especie (De = densidad, AB = área basal, Fr = frecuencia), el número de especies por familia (N° Sp) con su equivalente porcentual (Div R) y los índices de importancia ecológica (IVI, IVIF) en porcentaje.**

TAXA	F.V.	LADERA							PLANO MAL DRENADO							TODA LA FORMACION						
		II°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	II°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	II°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	
<b>ACTINIDIACEAE</b>																						
<i>Saurauia spectabilis</i> Hook.	A							1	0.524	1	0.033				0.266	1	0.385	1	0.033			
<b>AMARANTHACEAE</b>		1	0.552	2	0.002			0.219	1	0.524	21	0.023			0.62	1	0.385	23	0.024			
<i>Hebanthe</i> cf. <i>occidentalis</i> (R.E.Fr.) Borsch & Pedersen	L			2	0.002	4	0.089				21	0.023	22	0.793				23	0.024	13	0.413	
<b>ANACARDIACEAE</b>		1	0.552	4	0.103			0.482	1	0.524	1	0.004			0.202	2	0.769	5	0.107			
<i>Tapirira guianensis</i> subsp. <i>subandina</i> Barfod & Holm-Niels.	A			4	0.103	8	0.407											4	0.103	4	0.207	
<i>Tapirira guianensis</i> subsp. <i>guianensis</i>	A										1	0.004	2	0.059				1	0.004	1	0.028	
<b>ANNONACEAE</b>		2	1.105	21	0.301			1.384	5	2.618	32	0.488			2.542	5	1.923	53	0.789			
<i>Guatteria boliviana</i> H. Winkl.	A										2	0.037	4	0.181				2	0.037	2	0.088	
<i>Guatteria lasiocalyx</i> R.E. Fr.	A			17	0.287	26	1.277				23	0.316	36	1.69				40	0.602	31	1.468	
<i>Guatteria oblongifolia</i> Rusby	A										4	0.122	8	0.468				4	0.122	4	0.229	
<i>Guatteria tomentosa</i> Rusby	A			4	0.014	8	0.203				2	0.003	4	0.107				6	0.017	6	0.158	
<i>Rollinia boliviana</i> R.E. Fr.	A										1	0.011	2	0.074				1	0.011	1	0.035	
<b>APOCYNACEAE</b>									3	1.571	9	0.151			1.022	3	1.154	9	0.151			
<i>Aspidosperma rigidum</i> Rusby	A										2	0.145	4	0.416				2	0.145	2	0.208	
<i>Mandevilla boliviensis</i> (Hook. f.) Woodson	L										3	0.002	4	0.124				3	0.002	2	0.057	
<i>Odontadenia puncticulosa</i> (Rich.) Pulle	L										4	0.004	4	0.148				4	0.004	2	0.068	
<b>AQUIFOLIACEAE</b>		3	1.657	15	0.045			0.889	2	1.047	8	0.12			0.762	4	1.538	23	0.166			
<i>Ilex aggregata</i> (Ruiz & Pav.) Loes.	A				6	0.013	10	0.259										6	0.013	5	0.138	
<i>Ilex ardisiifrons</i> Reissek	A				1	0.001	2	0.045										1	0.001	1	0.024	
<i>Ilex</i> cf. <i>parviflora</i> Benth.	A				8	0.032	12	0.361			6	0.104	12	0.529				14	0.135	12	0.446	
<i>Ilex</i> (MCM-355)	A										2	0.017	4	0.137				2	0.017	2	0.065	
<b>ARALIACEAE</b>		7	3.867	95	0.431			3.753	6	3.141	182	0.65			5.903	9	3.462	277	1.081			
<i>Dendropanax</i> vel sp. nov. sp.1 (MCM-96)	A			9	0.014	12	0.337				22	0.145	34	1.268				31	0.159	23	0.779	
<i>Dendropanax membranaceus</i> J. Wen & A. Fuentes	A										3	0.01	6	0.173				3	0.01	3	0.08	
<i>Dendropanax</i> vel sp. nov. sp.2 (MCM-298)	A			3	0.043	6	0.226											3	0.043	3	0.117	
<i>Oreopanax</i> (MCM-179)	A			1	9E-04	2	0.045				2	0.019	4	0.143				3	0.02	3	0.092	
<i>Oreopanax membranaceus</i> Rusby	A										2	0.002	4	0.105				2	0.002	2	0.048	
<i>Schefflera</i> vel sp. nov. sp1 (MCM-66)	A			74	0.216	54	2.382				152	0.474	60	4.85				226	0.689	57	3.531	
<i>Schefflera</i> sp.2 (MCM-119)	A			1	0.015	2	0.077											1	0.015	1	0.04	
<i>Schefflera</i> sp.3 (MCM-293)	H			1	0.001	2	0.045											1	0.001	1	0.024	
<i>Schefflera pentandra</i> (Ruiz & Pav.) Harms	H			6	0.142	10	0.554				1	6E-04	2	0.052				7	0.142	6	0.306	

Continuación.

TAXA	F.V.	LADERA							PLANO MAL DRENADO							TODA LA FORMACIÓN						
		H*Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	H*Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	H*Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	
<b>ARECACEAE</b>		6	3.315	362	2.127			11.6	6	3.141	270	3.606			14.01	6	2.308	632	5.733			
<i>Aiphanes aculeata</i> Willd.	A			1	0.001	2	0.045				11	0.02	20	0.567			12	0.021	11	0.287		
<i>Dactyocaryum lamarckianum</i> (Mart.) H. Wendl.	A			35	0.771	46	2.94				39	1.122	44	3.879			74	1.893	45	3.406		
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	A			55	0.17	56	2.009				41	0.228	28	1.714			96	0.398	42	1.878		
<i>Geonoma orbignyana</i> C. Martius	A			54	0.037	58	1.715				2	0.002	2	0.073			56	0.038	30	0.959		
<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	A			1	0.022	2	0.093				53	1.6	38	5.09			54	1.621	20	2.565		
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	A			216	1.127	96	7.249				124	0.634	74	4.892			340	1.761	85	6.11		
<b>ASCLEPIADACEAE</b>									1	0.524	1	6E-04		0.195	1	0.385	1	6E-04				
Asclepiadaceae (MCM-140)	L										1	6E-04	2	0.052			1	6E-04	1	0.024		
<b>ASTERACEAE</b>		4	2.21	26	0.027			1.202	2	1.047	4	0.003			0.432	5	1.923	30	0.03			
Asteraceae (MCM-253)	L										1	7E-04	2	0.052			1	7E-04	1	0.024		
<i>Critoniopsis boliviana</i> (Britton) H. Rob.	L			18	0.021	26	0.683				3	0.003	4	0.125			21	0.024	15	0.425		
<i>Mikania</i> sp.1 (MCM-237)	L			2	0.001	4	0.089										2	0.001	2	0.048		
<i>Mikania</i> sp.2 (MCM-305)	L			1	5E-04	2	0.044										1	5E-04	1	0.024		
<i>Pentacalia</i> (MCM-206)	L			5	0.004	10	0.223										5	0.004	5	0.12		
<b>BEGONIACEAE</b>									1	0.524	1	9E-04		0.195	1	0.385	1	9E-04				
<i>Begonia parviflora</i> Schott	A										1	9E-04	2	0.052			1	9E-04	1	0.024		
<b>BIGNONIACEAE</b>									1	0.524	2	0.002		0.216	1	0.385	2	0.002				
Bignoniaceae (MCM-195)	L										2	0.002	2	0.073			2	0.002	1	0.034		
<b>BLECHNACEAE</b>									1	0.524	1	0.001		0.196	1	0.385	1	0.001				
<i>Blechnum ensiforme</i> (Liebm.) C. Chr.	H										1	0.001	2	0.053			1	0.001	1	0.025		
<b>BORAGINACEAE</b>		1	0.552	3	0.004			0.245						0	1	0.385	3	0.004				
<i>Cordia ucayalensis</i> (I.M. Johnst.) I.M. Johnst.	A			3	0.004	4	0.11										3	0.004	2	0.059		
<b>BURSERACEAE</b>		1	0.552	9	0.663			1.844	1	0.524	15	0.26		1.025	1	0.385	24	0.923				
<i>Protium montanum</i> Swart	A			9	0.663	18	1.906				15	0.26	28	1.292			24	0.923	23	1.573		
<b>CARYOCARACEAE</b>		1	0.552	3	0.109			0.481	1	0.524	5	0.224		0.758	1	0.385	8	0.333				
<i>Caryocar microcarpum</i> Ducke	A			3	0.109	6	0.379				5	0.224	10	0.741			8	0.333	8	0.558		
<b>CECROPIACEAE</b>		3	1.657	12	0.077			0.916	6	3.141	25	0.426		2.449	6	2.308	37	0.504				
<i>Cecropia angustifolia</i> Trécul	A										4	0.103	6	0.396			4	0.103	3	0.194		
<i>Coussapoa asperifolia</i> subsp. <i>rhamnoides</i> (Standl.) Akkermans & C.C. Berg	A			2	0.008	4	0.103				4	0.044	4	0.234			6	0.052	4	0.167		
<i>Coussapoa crassivenosa</i> Mildbr.	H			2	0.033	4	0.161				4	0.121	8	0.465			6	0.154	6	0.311		
<i>Pourouma cecropiifolia</i> Mart.	A										10	0.018	18	0.511			10	0.018	9	0.237		
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	A										2	0.119	4	0.361			2	0.119	2	0.18		
<i>Pourouma minor</i> Benoist	A			8	0.037	10	0.345				1	0.021	2	0.097			9	0.058	6	0.229		
<b>CELASTRACEAE</b>		1	0.552	1	0.003			0.213						0	1	0.385	1	0.003				
<i>Celastrus cf. liebmannii</i> Standl.	L			1	0.003	2	0.049										1	0.003	1	0.026		
<b>CHLORANTHACEAE</b>		1	0.552	70	0.108			1.518	1	0.524	40	0.059		1.058	1	0.385	110	0.166				
<i>Hedyosmum racemosum</i> (Ruiz & Pav.) G. Don	A			70	0.108	54	2.072				40	0.059	26	1.294			110	0.166	40	1.709		
<b>CHRYSOBALANACEAE</b>		2	1.105	10	0.09			0.729	3	1.571	10	0.077		0.88	4	1.538	20	0.167				
<i>Hirtella triandra</i> Sw.	A										4	0.031	8	0.27			4	0.031	4	0.128		
<i>Licania</i> sp.1 (AF-11166)	A										1	7E-04	2	0.052			1	7E-04	1	0.024		
<i>Licania</i> sp.2 (MCM-214)	A			1	0.036	2	0.126										1	0.036	1	0.064		
<i>Licania boliviensis</i> Prance	A			9	0.053	14	0.454				5	0.045	8	0.318			14	0.098	11	0.39		

Continuación.

TAXA	F.V.	LADERA							PLANO MAL DRENADO							TODA LA FORMACION						
		H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	
<b>CLETHRACEAE</b>									1	0.524	1	0.007			0.209	1	0.385	1	0.007			
<i>Clethra elongata</i> Rusby	A										1	0.007	2	0.066				1	0.007	1	0.031	
<b>CLUSIACEAE</b>		6	3.315	48	0.225			2.365	6	3.141	23	0.159			1.829	8	3.077	71	0.384			
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	A			1	0.003	2	0.049											1	0.003	1	0.026	
<i>Chrysochlamys weberbaueri</i> Engl.	A										5	0.012	10	0.278				5	0.012	5	0.129	
<i>Clusia</i> (MCM-108)	H			4	0.013	8	0.202				1	0.005	2	0.061				5	0.018	5	0.136	
<i>Clusia trochiformis</i> V esque	H			5	0.009	10	0.235				2	0.003	4	0.107				7	0.012	7	0.175	
<i>Havetiopsis flexilis</i> Spruce ex Planch. & Triana	A			1	0.001	2	0.046											1	0.001	1	0.025	
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.	A			2	0.043	4	0.184				3	0.022	6	0.2				5	0.065	5	0.189	
<i>Tovomitia weddelliana</i> Planch. & Triana	A			35	0.155	54	1.637				11	0.069	12	0.548				46	0.224	33	1.126	
<i>Vismia glabra</i> Ruiz & Pav.	A										1	0.048	2	0.155				1	0.048	1	0.077	
<b>CUCURBITACEAE</b>									1	0.524	1	0.002			0.197	1	0.385	1	0.002			
<i>Gurania</i> (MCM-362)	L										1	0.002	2	0.054				1	0.002	1	0.025	
<b>CUNONIACEAE</b>		1	0.552	4	0.007			0.403	1	0.524	5	0.031			0.338	1	0.385	9	0.039			
<i>Weinmannia lechleriana</i> Engl.	A			4	0.007	8	0.187				5	0.031	10	0.321				9	0.039	9	0.252	
<b>CYATHEACEAE</b>		2	1.105	217	0.832			5.645	3	1.571	118	0.427			3.683	3	1.154	335	1.259			
<i>Cyathea pungens</i> (Willd.) Domin	A										51	0.107	44	1.891				51	0.107	22	0.877	
<i>Cyathea bipinnatifida</i> (Baker) Domin	A			43	0.042	42	1.337				24	0.02	26	0.907				67	0.062	34	1.138	
<i>Cyathea caracasana</i> var. <i>boliviensis</i> (Rosenst.) R. Tryon	A			174	0.79	88	5.716				43	0.299	50	2.254				217	1.09	69	4.077	
<b>CYCLANTHACEAE</b>		1	0.552	2	0.002			0.233	1	0.524	1	0.002			0.198	2	0.769	3	0.004			
<i>Asplundia australis</i> Harling	H										1	0.002	2	0.055				1	0.002	1	0.025	
<i>Thoracocarpus bissectus</i> (Vell.) Harling	H			2	0.002	4	0.09											2	0.002	2	0.048	
<b>DILLENIACEAE</b>		1	0.552	3	0.003			0.239							0	1	0.385	3	0.003			
<i>Dollicarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.	L			3	0.003	6	0.136											3	0.003	3	0.073	
<b>ELAEocarpaceae</b>		3	1.657	12	0.148			1.079	3	1.571	3	0.222			1.065	3	1.154	15	0.37			
<i>Sloanea gracilis</i> Uittien	A			1	0.013	2	0.073				1	0.001	2	0.053				2	0.014	2	0.062	
<i>Sloanea</i> (MCM-239)	A			6	0.086	12	0.455				1	5E-04	2	0.052				7	0.087	7	0.259	
<i>Sloanea obtusifolia</i> (Moric.) K. Schum.	A			5	0.049	10	0.327				1	0.221	2	0.532				6	0.27	6	0.44	
<b>ERICACEAE</b>		2	1.105	23	0.042			0.822	2	1.047	18	0.035			0.766	3	1.154	41	0.077			
<i>Psammisia pauciflora</i> Griseb. ex A.C. Sm.	L										1	0.001	2	0.053				1	0.001	1	0.024	
<i>Psammisia urichiana</i> (Britton) A.C. Sm.	L			11	0.014	14	0.395				17	0.034	26	0.805				28	0.048	20	0.586	
<i>Satyria leucostoma</i> Sleumer	L			12	0.028	10	0.387											12	0.028	5	0.207	
<b>EUPHORBIACEAE</b>		10	5.525	104	1.152			6.097	7	3.665	135	1.476			6.99	11	4.231	239	2.628			
<i>Alchornea anamariae</i> Secco	A			3	0.002	6	0.132											3	0.002	3	0.071	
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	A			38	0.19	38	1.545				26	0.594	36	2.354				64	0.784	37	1.963	
<i>Alchornea</i> (MCM-102)	A			4	0.048	4	0.226				2	0.003	4	0.108				6	0.051	4	0.167	
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	A			3	0.173	6	0.526				8	0.108	10	0.544				11	0.281	8	0.525	
<i>Chaetocarpus myrsinites</i> var. <i>stipularis</i> (Gleason) M.V. Alves	A			3	0.085	6	0.324											3	0.085	3	0.165	
<i>Croizatia</i> vel sp. nov (MCM-65)	A			10	0.057	10	0.422				71	0.273	40	2.567				81	0.33	25	1.425	

Continuación.

TAXA	F.V.	LADERA							PLANO MAL DRENADO							TODA LA FORMACIÓN						
		H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	
<i>Croton rusbyi</i> Britton ex Rusby	A										5	0.085	10	0.437			5	0.085	5	0.211		
<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	A			16	0.183	28	1.051				12	0.369	22	1.378			28	0.552	25	1.222		
<i>Hieronyma mortiziana</i> (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm.	A			12	0.346	20	1.254									12	0.346	10	0.636			
<i>Mabea</i> cf. <i>klugii</i> Steyerem.	A			13	0.064	24	0.676				11	0.044	20	0.619			24	0.108	22	0.647		
<i>Riccheria grandis</i> Vahl	A			2	0.003	4	0.093									2	0.003	2	0.05			
<b>FABACEAE</b>		6	3.315	15	0.669			2.872	10	5.236	30	0.285			2.933	14	5.385	45	0.954			
<i>Dalbergia</i> (MCM-264)	A										5	0.005	4	0.168			5	0.005	2	0.077		
<i>Diploptropis</i> cf. <i>peruviana</i> J.F. Macbr.	H										2	0.149	4	0.425			2	0.149	2	0.213		
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	A										4	0.02	8	0.245			4	0.02	4	0.115		
<i>Inga</i> cf. <i>capitata</i> Desv.	A										1	0.003	2	0.058			1	0.003	1	0.027		
<i>Inga heterophylla</i> Willd.	A			2	0.007	4	0.102				3	0.011	6	0.176			5	0.018	5	0.136		
<i>Inga</i> sp.1 (MCM-169)	A										1	0.022	2	0.098			1	0.022	1	0.048		
<i>Inga</i> sp.2 (MCM-231)	A			4	0.141	8	0.494				1	0.001	2	0.053			5	0.142	5	0.274		
<i>Inga</i> sp.3 (MCM-272)	A										1	0.001	2	0.053			1	0.001	1	0.024		
<i>Inga striata</i> Benth.	A										11	0.066	16	0.605			11	0.066	8	0.285		
<i>Lonchocarpus</i> (MCM-28)	A			5	0.412	6	1.103									5	0.412	3	0.547			
<i>Machaerium</i> cf. <i>floribundum</i> Benth.	A										1	0.006	2	0.063			1	0.006	1	0.03		
Fabaceae sp.1 (MCM-112)	A			1	0.002	2	0.047									1	0.002	1	0.025			
Fabaceae sp.2 (MCM-118A)	A			1	0.04	2	0.135									1	0.04	1	0.068			
<i>Parkia</i> cf. <i>nitida</i> Miq.	A			2	0.068	4	0.241									2	0.068	2	0.122			
<b>FLACOURTIACEAE</b>									1	0.524	2	0.036			0.291	1	0.385	2	0.036			
<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	A										2	0.036	4	0.18			2	0.036	2	0.087		
<b>GENTIANACEAE</b>		2	1.105	2	0.002			0.404	1	0.524	1	5E-04			0.195	2	0.769	3	0.002			
<i>Macropypaea</i> (MCM-207)	L			1	9E-04	2	0.045									1	9E-04	1	0.024			
<i>Tachia parviflora</i> Maguire & Weaver	A			1	8E-04	2	0.045				1	5E-04	2	0.052			2	0.001	2	0.048		
<b>HUMIRIACEAE</b>		2	1.105	10	0.084			0.717							0	2	0.769	10	0.084			
<i>Humiriastrum mapiriense</i> Cuatrec.	A			1	0.005	2	0.055									1	0.005	1	0.029			
<i>Sacoglottis</i> (MCM-22)	A			9	0.079	10	0.458									9	0.079	5	0.238			
<b>LACISTEMATAACEAE</b>		1	0.552	1	0.02			0.262								1	0.385	1	0.02			
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	A			1	0.02	2	0.088										1	0.02	1	0.045		
<b>LAURACEAE</b>		20	11.05	158	1.848			10.37	22	11.52	113	1.908			10.14	27	10.38	271	3.756			
<i>Aniba canelilla</i> (Kunth) Mez	A			1	0.017	2	0.081									1	0.017	1	0.042			
<i>Aniba muca</i> (Ruiz & Pav.) Mez	A			1	0.011	2	0.067				12	0.026	16	0.535			13	0.037	9	0.283		
<i>Beilschmiedia towarensis</i> (Meisn.) Sa. Nishida	A			3	0.072	4	0.266				19	0.287	30	1.458			22	0.359	17	0.838		
<i>Endlicheria aurea</i> Chanderbali	A			7	0.053	14	0.421									7	0.053	7	0.221			
<i>Endlicheria</i> cf. <i>chalsea</i> Chanderbali	A										3	0.016	2	0.124			3	0.016	1	0.058		
<i>Endlicheria</i> sp.1 (MCM-183)	A			1	0.002	2	0.047				1	0.01	2	0.073			2	0.012	2	0.06		
<i>Endlicheria</i> sp.2 (MCM-233)	A			2	0.003	4	0.092				1	0.001	2	0.053			3	0.004	3	0.074		
<i>Endlicheria</i> sp.3 (MCM-361)	A										4	0.007	6	0.186			4	0.007	3	0.086		
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	A			1	0.002	2	0.047				5	0.015	8	0.254			6	0.017	5	0.143		
<i>Nectandra</i> aff. <i>membranacea</i> (Sw.) Griseb.	A			17	0.074	26	0.79				3	0.011	6	0.176			20	0.086	16	0.5		
<i>Nectandra laurel</i> Klotzsch ex Nees	A										4	0.035	8	0.277			4	0.035	4	0.131		

Continuación.

TAXA	F.V.	LADERA							PLANO MAL DRENADO							TODA LA FORMACION						
		II°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVF	II°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVF	II°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez	A			39	0.9	48	3.324			12	0.622	16	1.836			51	1.522	32	2.604			
<i>Ocotea albida</i> Mez & Rusby	A			16	0.205	18	0.964			7	0.167	12	0.685			23	0.371	15	0.831			
<i>Ocotea cuprea</i> (Meisn.) Mez	A			21	0.079	34	0.972			2	0.01	4	0.122			23	0.089	19	0.574			
<i>Ocotea longifolia</i> Kunth	A									3	0.003	6	0.158			3	0.003	3	0.073			
<i>Ocotea</i> sp.1 (M CM-302)	A			2	0.031	4	0.156									2	0.031	2	0.081			
<i>Ocotea</i> sp.2 (M CM-307)	A			1	7E-04	2	0.044									1	7E-04	1	0.024			
<i>Ocotea</i> sp.3 (M CM-364)	A									1	0.001	2	0.053			1	0.001	1	0.025			
<i>Ocotea olivacea</i> A.C. Sm.	A			20	0.129	30	1.017			3	0.044	6	0.248			23	0.174	18	0.653			
<i>Persea areolatocostae</i> (C.K. Allen) van der Werff	A			1	6E-04	2	0.044									1	6E-04	1	0.024			
<i>Persea peruviana</i> Nees	A			10	0.098	20	0.653			7	0.049	14	0.46			17	0.147	17	0.558			
<i>Persea pseudofasciculata</i> L.E. Kopp	A			8	0.013	14	0.344			1	0.146	2	0.368			9	0.158	8	0.371			
<i>Persea sphaerocarpa</i> (H. Winkl.) Kosterm.	A			2	0.018	2	0.099			1	0.006	2	0.063			3	0.024	2	0.081			
<i>Pleurothyrium</i> cf. <i>cuneifolium</i> Nees.	A									14	0.283	22	1.229			14	0.283	11	0.597			
<i>Pleurothyrium</i> sp.1 (MCM-353)	A									2	0.008	4	0.117			2	0.008	2	0.055			
<i>Pleurothyrium</i> vel sp. nov. sp.2 (MCM-78)	A			4	0.142	6	0.47			6	0.127	8	0.516			10	0.269	7	0.488			
<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i> (Nees) Rohwer	A			1	7E-04	2	0.044			2	0.034	4	0.174			3	0.034	3	0.108			
<b>LINACEAE</b>		1	0.552	29	0.226			1.153	1	0.524	1	0.003		0.2	1	0.385	30	0.229				
<i>Roucheia laxiflora</i> H. Winkl.	A			29	0.226	36	1.461			1	0.003	2	0.057			30	0.229	19	0.79			
<b>MAGNOLIACEAE</b>									1	0.524	1	6E-04		0.195	1	0.385	1	6E-04				
<i>Talauma</i> vel sp. nov. (MCM-367)	A									1	6E-04	2	0.052			1	6E-04	1	0.024			
<b>MALPIGHIACEAE</b>									1	0.524	2	0.035		0.289	1	0.385	2	0.035				
<i>Byrsonima</i> (MCM-145)	A									2	0.035	2	0.146			2	0.035	1	0.071			
<b>MARCGRAVIACEAE</b>		1	0.552	20	0.032			0.569	1	0.524	7	0.014		0.337	1	0.385	27	0.046				
<i>Marcgravia weberbaueri</i> Gilg	L			20	0.032	32	0.822			7	0.014	14	0.383			27	0.046	23	0.619			
<b>MELASTOMATACEAE</b>		26	14.36	320	0.943			11.92	19	9.948	231	1.088		10.05	30	11.54	551	2.03				
<i>Adeobotrys</i> (MCM-94)	L			1	0.002	2	0.047									1	0.002	1	0.025			
<i>Blakea</i> (MCM-331)	L									1	7E-04	2	0.052			1	7E-04	1	0.024			
<i>Clidemia</i> (AF-11139)	A			1	0.001	2	0.046									1	0.001	1	0.025			
<i>Clidemia sessiliflora</i> (Naudin) Cogn.	A			10	0.009	10	0.312			27	0.022	32	1.062			37	0.031	21	0.657			
<i>Graffenieda emarginata</i> (Ruiz & Pav.) Triana	A			83	0.332	64	2.924			6	0.01	6	0.23			89	0.342	35	1.653			
<i>Loreya gracilis</i> S.S. Renner	A			2	0.001	4	0.089									2	0.001	2	0.048			
<i>Meriania</i> sp.1 (MCM-120)	A									40	0.049	28	1.304			40	0.049	14	0.601			
<i>Meriania</i> sp.2 (MCM-122)	A			7	0.03	8	0.286			24	0.123	34	1.258			31	0.153	21	0.743			
<i>Meriania</i> sp.3 (MCM-304)	A			2	0.005	4	0.098									2	0.005	2	0.052			
<i>Miconia amnicola</i> Wurdack	A			2	0.006	4	0.1									2	0.006	2	0.053			
<i>Miconia centrodesma</i> Naudin	A			32	0.083	34	1.152			36	0.128	38	1.559			68	0.212	36	1.343			
<i>Miconia</i> cf. <i>calvescens</i> Schrank & Mart. ex DC.	A									1	0.002	2	0.055			1	0.002	1	0.026			
<i>Miconia</i> cf. <i>minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	A			1	0.002	2	0.047			1	0.007	2	0.065			2	0.008	2	0.056			
<i>Miconia cyanocarpa</i> Naudin	A			6	0.02	10	0.275			2	0.002	4	0.104			8	0.021	7	0.195			
<i>Miconia dispar</i> Benth.	A			4	0.004	8	0.182									4	0.004	4	0.098			
<i>Miconia elongata</i> Cogn.	A									13	0.084	14	0.649			13	0.084	7	0.307			

Continuación.

TAXA	F.V.	LADERA							PLANO MAL DRENADO							TODA LA FORMACIÓN						
		H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	
<i>Miconia</i> sp.1 (MCM-114)	A			6	0.024	10	0.285										6	0.024	5	0.151		
<i>Miconia</i> sp.2 (MCM-117)	A			1	6E-04	2	0.044										1	6E-04	1	0.024		
<i>Miconia</i> sp.3 (MCM-193)	A			1	5E-04	2	0.044			28	0.037	34	1.146				29	0.038	18	0.553		
<i>Miconia</i> sp.4 (MCM-242)	A			4	0.021	6	0.191										4	0.021	3	0.101		
<i>Miconia</i> sp.5 (MCM-257)	A			4	0.012	8	0.199			5	0.04	6	0.275				9	0.051	7	0.237		
<i>Miconia</i> sp.6 (MCM-42)	A			9	0.023	14	0.383			6	0.013	10	0.3				15	0.036	12	0.344		
<i>Miconia</i> sp.7 (MCM-67)	A			13	0.033	20	0.551			1	8E-04	2	0.052				14	0.034	11	0.318		
<i>Miconia multiflora</i> Cogn.	A			1	0.003	2	0.049										1	0.003	1	0.026		
<i>Miconia punctata</i> (Desr.) D. Don ex DC.	A			69	0.116	78	2.403			14	0.041	26	0.763				83	0.157	52	1.644		
<i>Miconia ruizii</i> Naudin	A			18	0.022	20	0.604			5	0.065	8	0.362				23	0.087	14	0.498		
<i>Miconia rupticalyx</i> Wurdack	A			5	0.01	10	0.237			1	6E-04	2	0.052				6	0.011	6	0.151		
<i>Miconia splendens</i> (Sw.) Griseb.	A			9	0.065	14	0.481			4	0.085	6	0.356				13	0.15	10	0.425		
<i>Miconia undata</i> Triana	A			26	0.055	36	1.022										26	0.055	18	0.546		
<i>Topobea multiflora</i> (D. Don) Triana	A			3	0.063	6	0.273			16	0.378	22	1.473				19	0.441	14	0.86		
<b>MELIACEAE</b>										1	0.524	2	0.001		0.215		1	0.385	2	0.001		
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	A									2	0.001	4	0.104				2	0.001	2	0.048		
<b>MENISPERMACEAE</b>		3	1.657	4	0.007			0.631									3	1.154	4	0.007		
<i>Abuta</i> (MCM-238)	L			1	0.003	2	0.049										1	0.003	1	0.026		
Menispermaceae (MCM-227)	L			1	6E-04	2	0.044										1	6E-04	1	0.024		
<i>Orthomene schomburgkii</i> (Miers) Barneby & Krukoff	L			2	0.003	4	0.094										2	0.003	2	0.05		
<b>MONIMIACEAE</b>		2	1.105	33	0.207			1.354	2	1.047	10	0.035		0.615			3	1.154	43	0.242		
<i>Mollinedia ovata</i> Ruiz & Pav.	A			29	0.2	38	1.429			6	0.031	10	0.338				35	0.231	24	0.908		
<i>Mollinedia repanda</i> Ruiz & Pav.	A			4	0.006	8	0.185										4	0.006	4	0.099		
<i>Siparuna</i> (MCM-336)	A									4	0.005	4	0.149				4	0.005	2	0.068		
<b>MORACEAE</b>		5	2.762	97	1.023			4.773	5	2.618	31	0.332		2.183			6	2.308	128	1.356		
<i>Ficus eximia</i> Schott	H									1	0.003	2	0.056				1	0.003	1	0.026		
<i>Ficus guianensis</i> Desv. ex Ham.	H			3	0.08	6	0.311			3	0.102	6	0.374				6	0.182	6	0.342		
<i>Ficus mathewsii</i> (Miq.) Miq.	H			1	0.017	2	0.083										1	0.017	1	0.043		
<i>Helicostylis tovarensis</i> (Klotzsch & H. Karst.) C.C. Berg	A			11	0.187	20	0.874			12	0.106	24	0.837				23	0.294	22	0.846		
<i>Perebea guianensis</i> subsp. <i>guianensis</i>	A			2	0.005	4	0.098			14	0.12	26	0.937				16	0.126	15	0.497		
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	A			80	0.733	72	3.908			1	6E-04	2	0.052				81	0.734	37	2.053		
<b>MYRISTICACEAE</b>		1	0.552	17	0.178			0.856	1	0.524	16	0.107		0.71			1	0.385	33	0.285		
<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.	A			17	0.178	32	1.109			16	0.107	22	0.883				33	0.285	27	0.995		
<b>MYRSINACEAE</b>		3	1.657	17	0.019			0.86	3	1.571	30	0.117		1.345			5	1.923	47	0.136		
<i>Cybianthus comperuvianus</i> Pipoly	A			9	0.009	16	0.379										9	0.009	8	0.204		
<i>Cybianthus lepidotus</i> (Gleason) G. Agostini	A			6	0.008	6	0.193			1	8E-04	2	0.052				7	0.009	4	0.128		
<i>Cybianthus venezuelanus</i> Mez	A									6	0.007	12	0.318				6	0.007	6	0.147		
<i>Myrsine pellucida</i> (Ruiz & Pav.) Spreng.	A									23	0.109	28	1.113				23	0.109	14	0.522		
<i>Stylogyne ambigua</i> (Mart.) Mez	A			2	0.002	4	0.091										2	0.002	2	0.049		





Continuación.

TAXA	F.V.	LADERA						PLANO MAL DRENADO						TODA LA FORMACIÓN								
		H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVIF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	
<i>Ladenbergia carua</i> (Wedd.) Standl.	A			19	0.128	28	0.971										19	0.128	14	0.51		
<i>Ladenbergia</i> sp.1 (MCM-212)	A			2	0.008	4	0.103			1	0.005	2	0.062				3	0.013	3	0.084		
<i>Ladenbergia</i> sp.2 (MCM-46)	A			1	8E-04	2	0.045										1	8E-04	1	0.024		
<i>Ladenbergia oblongifolia</i> (Humb. ex Mutis) L. Andersson	A			3	0.064	6	0.275			5	0.845	10	2.095				8	0.909	8	1.201		
<i>Margaritopsis boliviana</i> (Standl.) C.M. Taylor	A									8	0.009	14	0.391				8	0.009	7	0.18		
<i>Palicourea</i> cf. <i>punicea</i> (Ruiz & Pav.) DC.	A									7	0.011	12	0.345				7	0.011	6	0.16		
<i>Palicourea flavifolia</i> (Rusby) Standl.	A									1	0.002	2	0.054				1	0.002	1	0.025		
<i>Palicourea luteonivea</i> C.M. Taylor	A			1	1E-03	2	0.045			1	0.002	2	0.055				2	0.003	2	0.05		
<i>Pimentelia glomerata</i> Wedd.	A			55	0.141	34	1.643			6	0.022	10	0.318				61	0.163	22	1.024		
<i>Psychotria buchtienii</i> (H.J.P. Winkl.) Standl.	A									1	9E-04	2	0.052				1	9E-04	1	0.024		
<i>Psychotria</i> cf. <i>reticulata</i> Ruiz & Pav.	A			32	0.043	32	1.032			14	0.023	22	0.662				46	0.066	27	0.861		
<i>Psychotria coneophoroides</i> (Rusby) C.M. Taylor	A			3	0.006	6	0.142			9	0.009	14	0.411				12	0.015	10	0.265		
<i>Psychotria tinctoria</i> Ruiz & Pav.	A									24	0.058	34	1.115				24	0.058	17	0.518		
<i>Psychotria trichotoma</i> M. Martens & Galeotti	A									1	8E-04	2	0.052				1	8E-04	1	0.024		
<i>Rudgea</i> (MCM-161)	A									11	0.028	18	0.552				11	0.028	9	0.257		
<i>Rudgea poeppigii</i> K. Schum. ex Standl.	A									1	0.018	2	0.089				1	0.018	1	0.043		
<i>Schradera subandina</i> K. Krause	L			12	0.018	24	0.556			15	0.025	22	0.684				27	0.043	23	0.615		
<i>Simira</i> (MCM-334)	A									2	0.012	4	0.128				2	0.012	2	0.06		
<b>SAPINDACEAE</b>		1	0.552	2	0.01		0.239	3	1.571	6	0.089		0.831	3	1.154	8	0.098					
<i>Cupania</i> (MCM-240)	A			2	0.01	4	0.108			4	0.015	8	0.234				6	0.025	6	0.166		
<i>Serjania</i> (MCM-259A)	L									1	5E-04	2	0.052				1	5E-04	1	0.024		
<i>Talisia</i> (MCM-184)	A									1	0.073	2	0.21				1	0.073	1	0.105		
<b>SAPOTACEAE</b>		5	2.762	42	0.669		3.106	3	1.571	12	0.159		1.097	5	1.923	54	0.828					
<i>Chrysophyllum</i> cf. <i>venezuelanense</i> (Pierre) T.D. Penn.	A			3	0.047	4	0.209										3	0.047	2	0.107		
<i>Pouteria biocularis</i> (H. Winkl.) Baehni	A			9	0.126	16	0.647			4	0.042	8	0.293				13	0.168	12	0.474		
<i>Pouteria calmito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	A			11	0.238	20	0.989										11	0.238	10	0.506		
<i>Pouteria cuspidata</i> (A. DC.) Baehni	A			4	0.081	8	0.358			3	0.005	6	0.162				7	0.086	7	0.258		
<i>Pouteria duriandii</i> (Standl.) Baehni	A			15	0.176	24	0.965			5	0.112	8	0.465				20	0.289	16	0.727		
<b>SIMAROUBACEAE</b>		1	0.552	1	0.007		0.219	1	0.524	3	0.104		0.458	1	0.385	4	0.111					
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	A			1	0.007	2	0.059			3	0.104	6	0.378				4	0.111	4	0.217		
<b>SOLANACEAE</b>		1	0.552	1	0.006		0.216						0	1	0.385	1	0.006					
<i>Solanum</i> (MCM-385)	A			1	0.006	2	0.056										1	0.006	1	0.03		
<b>SYMPLOCACEAE</b>		1	0.552	1	9E-04		0.206						0	1	0.385	1	9E-04					
<i>Symplocos mapinensis</i> Brand	A			1	9E-04	2	0.045										1	9E-04	1	0.024		
<b>THEACEAE</b>		4	2.21	12	0.242		1.478	3	1.571	10	0.122		0.978	4	1.538	22	0.364					
<i>Gordonia fruticosa</i> (Schrad.) H. Keng	A			6	0.17	8	0.593			7	0.088	14	0.545				13	0.258	11	0.561		

**Continuación.**

TAXA	F.V.	LADERA							PLANO MAL DRENADO						TODA LA FORMACION						
		H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI	IVF	H°Sp	Div R	De.Ab	AB	F.Ab	IVI
<i>Ternstroemia asymmetrica</i> Rusby	A			1	0.056	2	0.17											1	0.056	1	0.085
<i>Ternstroemia circumscissilis</i> Kobuski	A			1	0.013	2	0.073											2	0.02	2	0.069
<i>Ternstroemia</i> (MCM-235)	A			4	0.003	6	0.151			1	0.007	2	0.066					6	0.03	5	0.157
<b>VOCHYSIACEAE</b>		1	0.552	2	0.008					2	0.027	4	0.159					1	0.385	2	0.008
<i>Vochysia citrifolia</i> Poir.	A			2	0.008	4	0.103											2	0.008	2	0.055
<b>TOTAL PARCIAL</b>		179	98.9	2142	14.53	2434	99.83	99.8	188	98.43	1759	15.25	2104	99.67	99.3	256	98.46	3901	29.78	2269	99.76
Indeterminada (MCM-151)	L								1		1	5E-04	2	0.052				1	5E-04	1	0.024
Indeterminada (MCM-180)	L								1		1	6E-04	2	0.052				1	6E-04	1	0.024
Indeterminada (MCM-208)	L	1		3	0.007	4	0.118											3	0.007	2	0.063
Indeterminada (MCM-244)	L	1		1	0.002	2	0.048		1		4	0.026	6	0.227				5	0.028	4	0.133
<b>TOTAL INDETERMINADAS</b>		2	1.105	4	0.009	6	0.166	0.202	3	1.571	6	0.027	10	0.331	0.697	4	1.538	10	0.037	8	0.243
<b>TOTAL GENERAL</b>		181	100	2146	14.54	2440	100	100	191	100	1765	15.28	2114	100	100	260	100	3911	29.82	2277	100