

DIVERSIDAD DE PLANTAS VASCULARES EN DOS SITIOS DEL BOSQUE YUNGUEÑO SUBANDINO PLUVIAL, APOLOBAMBA, BOLIVIA

DIVERSITY OF VASCULAR PLANTS IN TWO AREAS AT YUNGAS SUBANDEAN RAIN FOREST, APOLOBAMBA, BOLIVIA

Alejandro Araujo-Murakami^{1,2,4}, Ramiro Cuevas-Echave³, Fabricio Miranda^{1,2},
Ana Antezana^{1,2}, Abraham Poma-Chura^{1,2}, & Norma Flores^{1,2}

¹ Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077, La Paz, Bolivia.

² Missouri Botanical Garden, P.O. Box 266, St. Louis, Missouri 63166-0266, USA.

³ Comunidad de Virgen del Rosario, Río Tuichi, Provincia Franz Tamayo, La Paz.

⁴ Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Universidad Autónoma Gabriel Rene Moreno, Av. Irala 565, Casilla 2489, Santa Cruz, Bolivia; araujomurakami@yahoo.com

Resumen: Se instalaron 10 parcelas de 0.1 ha (10x100m) evaluándose los individuos con $Dap \geq 2.5$ cm (leñosos), cinco parcelas en el bosque yungueño pluvial subandino superior (BYPSS) del sector de Wayrapata (1300–1500 m) y cinco en el bosque yungueño pluvial subandino inferior (BYPSI) del sector de Paujeyuyo (900–1100), dentro de estas parcelas (0.1 ha) se delimitaron pequeñas parcelas de 0.04 ha (10x40 m) para evaluar la riqueza de epífitos. En el estudio se registró 615 especies, 247 géneros y 87 familias en base a 4990 individuos evaluados. Los árboles poseen el 50.2% de la riqueza florística evaluada, en el BYPSI el 53.5% y en el BYPSS el 53.8%; las epífitas vasculares poseen el 42% del total de especies, en el BYPSI el 35.7% y en el BYPSS el 39.9%, las otras formas de vida contribuyen en menor proporción. En el BYPSS se registraron 474 especies, 207 géneros y 84 familias en base a 2937 individuos, con el método de evaluación de las leñosas se registraron 2369 individuos, 275 especies, 143 géneros y 68 familias, y con el método de epífitos se valoraron 568 individuos, 201 especies, 71 géneros y 25 familias. En el BYPSI se registró un total de 314 especies, 171 géneros y 74 familias en base a 2053 individuos evaluados, con el inventario de leñosa se registraron 1697 individuos, 187 especies, 112 géneros y 58 familias, y con el inventario de epífitos se evaluaron 356 individuos, 127 especies, 62 géneros y 24 familias. Estos resultados muestran que el BYPSS (H: 5.32) es más rico en especies que el BYPSI (H: 4.8), tanto a nivel general, formas de vida y a nivel de inventarios de leñosas y de epífitos. A lo largo del rango altitudinal estudiado (900–1500 m) y en los bosques montanos de la región Madidi la riqueza aumenta conforme se asciende en altitud, pasando los 1500 m, la riqueza disminuye con la altitud de forma gradual. Los árboles y las epífitas en estos bosques son el componente de mayor diversidad o riqueza de especies.

Palabras clave: Diversidad de plantas vasculares, bosque yungueño subandino pluvial, Apolobamba, Bolivia.

Abstract: We install 10 plots (0.1 ha; 10x100m) for assess timber individuals of $DBH \geq 2.5$ cm, five plots in Wayrapata (1300-1500 m) a higher subandean Yungas rainforest (HSYRF BYPSS) and five in Paujeyuyo (900-1100) a lower subandean Yungas rainforest (LSYRF BYPSI). Within each plot (0.1 ha) were identified small plots (0.04 ha; 10x40 m), in which we assessed the epiphytes. We registered a 615 species, 247 genera and 87 families respect 4990 individuals evaluated. In the woody inventory we registred 4056 individuals, 339 species, 167 genera and 72 families and in epiphytes inventory we evaluated 934 individuals, 280 species, 89 genera and 28 families. Trees hold 50.2% of the total diversity assessed; 53.5% at LSYRF and 53.8% the HSYRF; vascular epiphytes holds 42% of diversity; 35.7% on LSYRF

and 39.9% on HSYRF, other forms of life contribute to a lesser ratio. At HSYRF we recorded 474 species, 207 genera and 84 families respect 2939 individuals. The method of wood evaluation shows 2363 individuals, 275 species, 143 genera and 68 families, and the method of epiphytes evaluation shows 574 individuals, 201 species, 71 genera and 25 families. In LSYRF were a total of 314 species, 171 genera and 74 families respect a 2053 individuals assessed, perhaps the inventory of woody we registred 1693 individuals, 187 species, 112 genera and 58 families, and in the epiphytic inventory we evaluated 360 individuals, 127 species, 62 genera and 24 families. These results show that in life forms, epiphytes and woody inventory the HSYRF is more diverse (H: 5.32) than the LSYRF (H: 4.8). Along the altitude range that we study (900-1500 m) we see a diversity increased through the elevation rises, however when we pass 1500 m, diversity decreases with altitude gradually. The most diverse in forest are trees and epiphytes.

Key words: Diversity of vascular plants, sub-andean Yungas rainforest, Apolobamba, Bolivia.

INTRODUCCIÓN

Los bosques montanos tropicales representan uno de los ecosistemas más diversos del mundo, especialmente los Andes orientales son uno de los hotspots (puntos calientes) de biodiversidad (Myers et al., 2000). La vegetación de los Andes orientales y su diversidad son el producto de gran variedad de factores que han interactuado a través del tiempo. Particularmente, el levantamiento final de los Andes generó ambientes con características que brindaron oportunidades excepcionales para los procesos de especiación y adaptación (Van der Hammen, 1972).

Los cambios climáticos ocurridos durante el cuaternario afectaron profundamente la composición y la estructura de la vegetación de la selva andina, produciéndose inmigraciones repetidas de elementos florísticos provenientes de las regiones templadas de los continentes (Henderson *et al.*, 1991; Van der Hammen & Hooghiemstra, 2001). Dando como resultado que, los Andes albergan las comunidades vegetales más ricas en especies en la tierra (Gentry, 1982).

Bolivia es uno de los países que se encuentra dentro de la cadena montañosa de los Andes, tiene bosques montanos que comprenden el área biogeográfica de los Yungas incluyendo varias provincias de los departamentos de La Paz, Cochabamba y Santa Cruz. En Bolivia, los bosques montanos húmedos, han sido estudiados en menor detalle que en otros países andinos. Pese a encontrarse entre los ecosistemas mejor conocidos y explorados del país, desde la época de Tadeo Haenke (1761–1817: Yungas de La Paz, Moraes & Beck, 1992), hasta nuestros días, continúan encontrándose nuevas especies para la ciencia, mostrando que estos bosques han sido explorados superficialmente.

Los bosques montanos del neotrópico se caracterizan por ser diversos y ricos en especies, los valores de diversidad de árboles, arbustos, hierbas y epífitas son altos (Brown & Kappelle, 2001). Sin embargo, el conocimiento e información disponible que se tiene sobre la diversidad florística de la región es relativamente escaso. El presente estudio se planteó con el objetivo de analizar la diversidad de plantas vasculares en dos rangos altitudinales o tipos de bosques yungueños pluviales subandinos.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado en la región Madidi, en el límite de las provincias Franz Tamayo y Bautista Saavedra dentro del Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba (ANMI Apolobamba). Las parcelas se instalaron cercanas a dos comunidades: Paujeyuyo entre 900–1050 m próximas a las coordenadas 15°02'39.7'' S y 68°27'47.3'' O (Tabla 1) y Wayrapata entre 1290–1470 m próximas a las coordenadas 15°05'28.7'' S y 68°29'36.2'' O (Tabla 1), ambas localidades están próximas a la carretera que une a las poblaciones de Apolo y Charazani.

Tabla 1. Ubicación y elevación de las parcelas de 0.1 ha en Apolobamba.

Parcela de muestreo (PM)	Altitud (m)	Latitud	Longitud
Wayrapata 1	1470	15°05'24.0"S	68°29'30.0"O
Wayrapata 2	1430	15°05'12.5"S	68°29'32.2"O
Wayrapata 3	1334	15°05'10.7"S	68°29'18.8"O
Wayrapata 4	1300	15°05'08.4"S	68°29'23.7"O
Wayrapata 5	1300	15°05'05.0"S	68°29'22.0"O
Paujeyuyo 1	1070	15°02'34.5"S	68°29'11.6"O
Paujeyuyo 2	940	15°02'17.0"S	68°27'31.8"O
Paujeyuyo 3	1020	15°02'19.2"S	68°26'54.3"O
Paujeyuyo 4	1046	15°02'27.7"S	68°26'53.0"O
Paujeyuyo 5	940	15.02.12.0"S	68°27'26.0"O

El paisaje consta de serranías altas y pendientes escarpadas con cimas amplias e irregulares, recortado por valles estrechos y profundos (Miranda, 1994). La zona presenta rocas sedimentarias del ordovícico, areniscas, limonitas, cuarcitas, pizarras, lutitas y lavas almohadilladas (Suárez, 2001). Los suelos en Wayrapata y en Paujeyuyo presentan texturas similares entre sí, franco arcillosa, arcillosa y arcillo limosa. Asimismo los suelos contienen abundante materia orgánica, especialmente en Wayrapata donde se registra un promedio de 10.98% siendo muy variable, en cambio, en Paujeyuyo el promedio de materia orgánica es de 6.6%. Siendo relativamente homogéneos los valores. Los valores de pH no presentan muchas variaciones en ambas localidades, en Wayrapata van desde 3.4 a 3.8 y en Paujeyuyo de 3.4 a 3.9. El promedio para ambas localidades es de 3.6 lo que determina que estos suelos son fuertemente ácidos. En cuanto a iones intercambiables los valores promedio más altos se presentan en Wayrapata, finalmente la capacidad de intercambio catiónico es mayor en Wayrapata que en Paujeyuyo.

El clima en las dos localidades de estudio es pluvial. A pesar de que no existe una estación climatológica cercana, Mueller *et al.* (2002) estiman las precipitaciones para el sector de Paujeyuyo de 1700–2000 mm, con una temperatura promedio de 22 °C; y para el sector de Wayrapata estiman una precipitación de 2000–3000 mm, con una temperatura promedio de 20.5 °C.

Las localidades inventariadas pertenecen biogeográficamente a la región andina, provincia de los Yungas, sector Yungas del Beni y al subandino yungueño con un clima pluvial que va desde húmedo a hiperhúmedo (Navarro, 2002). De forma general los bosques pluviales del

subandino superior de los Yungas son bosques altos siempreverdes con presencia de lauráceas, que presentan dos aspectos fisonómico-estructurales que comparten el mismo intervalo altitudinal en función a la topografía: el palmar yungueño pluvial subandino superior y el bosque yungueño pluvial subandino superior. El Bosque yungueño pluvial subandino superior, presenta la palma *Dictyocaryum lamarckianum*, distribuida de forma dispersa en el bosque y no como dominante, papel que asumen varias especies de lauráceas, rubiáceas y melastomatáceas. Estos bosques se intercalan en el paisaje yungueño subandino superior con los palmares, a los cuales tienden a desplazar en laderas poco abruptas de serranías, en piedemonte y fondos de valle, con pendientes medias o escasas, en suelos de poco drenados a mal drenados (Navarro, 2002; Fuentes, 2005).

La vegetación del nivel altitudinal inferior del piso ecológico subandino yungueño con clima pluvial húmedo, está extendida en toda la cuenca subandina del Río Beni por debajo de los 1200–1400 m de altitud. Son bosques altos siempreverdes pluriestratificados, donde aparecen tanto elementos florísticos andinos de Yungas cálido como elementos florísticos amazónicos y por lo general la palma del majo (*Oenocarpus bataua*) confiere con su abundancia y visibilidad una fisonomía exclusivamente característica a estas serranías subandinas (Navarro, 2002; Fuentes, 2005).

Diseño de muestreo y toma de datos

El trabajo de campo fue realizado en mayo y junio del 2004 en la Región Madidi, que comprende las áreas protegidas Apolobamba, Madidi y Pílon Lajas. El trabajo se realizó en el área de Apolobamba, cinco parcelas de 0.1 ha (10×100 m) se instalaron en el sector de Wayrapata y cinco en el sector de Paujeyuyo tratando de inventariar toda la diversidad posible de árboles, lianas y hemiepífitos. Se midió el diámetro de todos los individuos a 1.3 m del suelo (altura del pecho – Dap) ≥ 2.5 cm, registrándose los siguientes datos: nombre común, nombre científico, familia, Dap y la altura total. Los árboles cuya base se encontraba sobre el límite de la parcela fueron medidos, siempre y cuando la mitad o más del área basal se encontraban dentro de las parcelas. En el caso de árboles con aletones o con tronco irregular, las mediciones se efectuaron 20 cm arriba del punto donde el tronco o fuste se hace regular.

En el caso de las epífitas el muestreo se realizó dentro de las parcelas de muestreo (0.1 ha) de árboles, lianas y hemiepífitas delimitándose superficies de 10×40 m (0.04 ha). Dentro de estas parcelas se coleccionaron y registraron las epífitas, hemiepífitas y parásitas del sotobosque (2 m), además se inventarió un árbol maduro completo (Acebey & Krömer, 2001), colectándose las epífitas en cada zona de Johansson (1974). Ya que patrones de distribución de epífitas identificados por Johansson (1974) muestran que existe mayor diversidad de especies en los árboles más grandes y/o más viejos, donde se encuentran además restringidas algunas especies.

De todas las especies registradas tanto en el inventario de epífitos como en el de árboles, lianas y hemiepífitos se colectaron 4 muestras botánicas en caso de estar estériles y 8 cuando se encontraron fértiles. Las muestras se procesaron de acuerdo a las normas clásicas de herborización, que consisten en el prensado, alcoholizado y/o el secado utilizando estufas directamente en el campo o en el Herbario Nacional de Bolivia (LPB). La identificación del material botánico se realizó mediante el uso de claves taxonómicas, comparación y revisión de

las colecciones botánicas del LPB y el Missouri Botanical Garden (MO). Además se consultó a especialistas botánicos del LPB y MO.

Análisis de datos

Se procedió a calcular la riqueza expresada por el número de familias, géneros y especies y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H) para cada parcela y en toda el área de estudio. Posteriormente, se intentó conocer la riqueza florística con el método del área mínima de muestreo, la cual se tendría que dar en el punto de inflexión de la curva producto de la relación entre el número de especies y la suma progresiva del área censada. Como no sucedió tal inflexión se estimó el número total de especies a encontrar en el sector de estudio mediante el modelo no paramétrico de Chao (1984) y tomando este valor como referencia se aplicó una regresión cuyas variables son el número acumulado de especies (independiente) y el área de muestreo (dependiente). Con todo ello se determinó la superficie de bosque requerida para encontrar este número estimado de especies. Finalmente se calculó la riqueza por hábito a nivel de familias, géneros y especies para las dos localidades y se presentan las especies más abundantes de cada forma de vida o hábito.

RESULTADOS

Diversidad alfa en las dos localidades

Se registraron en 1 ha (10 parcelas) 615 especies, 247 géneros y 87 familias en base a la evaluación de 4990 individuos. Siendo que, con el inventario de leñosas (parcelas 0.1 ha) se registraron 4056 individuos, 339 especies, 167 géneros y 72 familias. Por otro lado con inventario de epífitos (Tabla 2) se evaluaron 934 individuos de 280 especies, 89 géneros y 28 familias..

Tabla 2. Valores de diversidad en los dos sitios de estudio en Apolobamba. Donde: H se refiere al índice de Shannon-Wiener, X a la media y T al total

Parcelas	Inventario total				Inventario de leñosas				Inventario de epífitas			
	H	# sp.	# Gen.	Fam.	H	# sp.	# Gen.	Fam.	H	# sp.	# Gen.	Fam.
Paujeyuyo 1	4.46	138	98	53	3.98	86	65	38	3.81	52	35	19
Paujeyuyo 2	4.33	130	85	53	3.88	85	59	38	3.74	45	27	17
Paujeyuyo 3	3.69	124	85	48	3.24	82	57	36	3.63	42	28	15
Paujeyuyo 4	4.32	155	110	56	3.82	92	67	41	4.02	63	43	20
Paujeyuyo 5	3.83	86	60	38	3.32	47	34	25	3.48	39	28	16
Wayrapata 1	4.80	208	123	56	4.20	116	77	43	4.32	93	50	19
Wayrapata 2	4.66	193	114	63	4.24	131	87	51	3.65	63	28	17
Wayrapata 3	4.61	192	110	52	4.16	118	74	40	4.12	74	36	14
Wayrapata 4	4.57	165	103	54	4.26	122	77	42	3.63	45	28	18
Wayrapata 5	4.80	198	120	59	4.26	117	80	44	4.27	81	41	20
X Paujeyuyo	--	127	88	50	--	78	56	36	--	48	32	17
X Wayrapata	---	191	114	57	--	121	79	44	--	71	37	18
T Wayrapata	5.32	474	207	84	4.84	275	143	68	4.82	201	71	25
T Paujeyuyo	4.80	314	171	74	4.31	187	112	58	4.50	127	62	24
T estudio	5.47	615	247	87	4.97	339	167	72	5.10	280	89	28

En la localidad de Wayrapata se identificó 474 especies, 207 géneros y 84 familias basadas en 2937 individuos evaluados en las 5 parcela (0.5 ha). Es decir, con el inventario de leñosas se anotaron 2369 individuos, 275 especies, 143 géneros y 68 familias, y con el método de evaluación de epífitos se evaluaron 568 individuos, pertenecientes a 201 especies, 71 géneros y 25 familias (Tabla 2). En Wayrapata se registraron por una sola vez 246 especies y 92 especies se encontró dos veces o en dos parcelas y aplicándose el estimador de Chao (1984) se calcula que en el bosque yungueño subandino pluvial superior se podría encontrar 803 especies. Por otro lado, con un modelo de regresión lineal donde el área sería la variable independiente y el número de especies la variable dependiente se calcula que para alcanzar las 803 especies se requiere 7 parcelas adicionales (Figura 1).

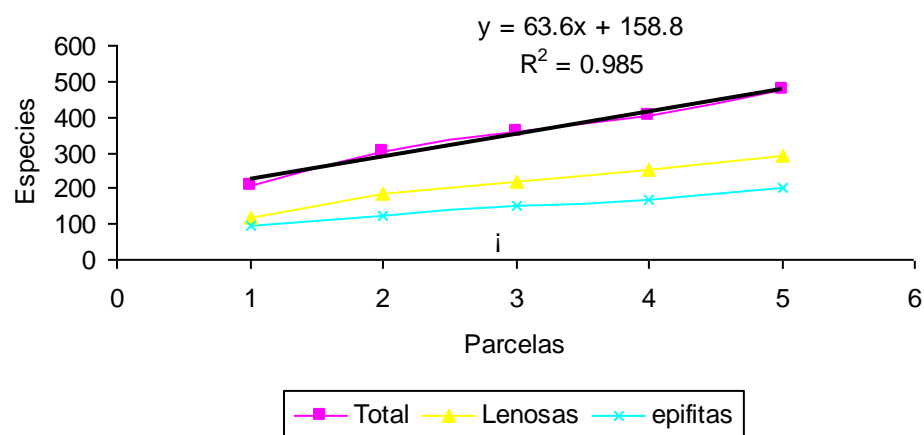


Figura 1. Relación entre el número de especies y el área muestreada en Wayrapata

En la localidad de Paujeyuyo se identificó 314 especies, 171 géneros y 74 familias en base a 2053 individuos evaluados en las 5 parcela (0.5 ha). Es decir con el inventario de leñosas se anotaron 1697 individuos de 187 especies, 112 géneros y 58 familias y con el inventario de de epífitos se anotaron 356 individuos de 127 especies, 62 géneros y 24 familias (Tabla 2). En Paujeyuyo se registraron por una sola vez 153 especies, dos veces 72 especies; aplicándose el estimador de Chao (1984) se calcula que en el bosque yungueño pluvial subandino inferior se podría encontrar 477 especies. Calculando un modelo de regresión lineal (Figura 2), donde el área de muestreo sería la variable independiente y el número de especies la variable dependiente se calcula que para alcanzar las 477 especies se requiere 3 parcelas adicionales.

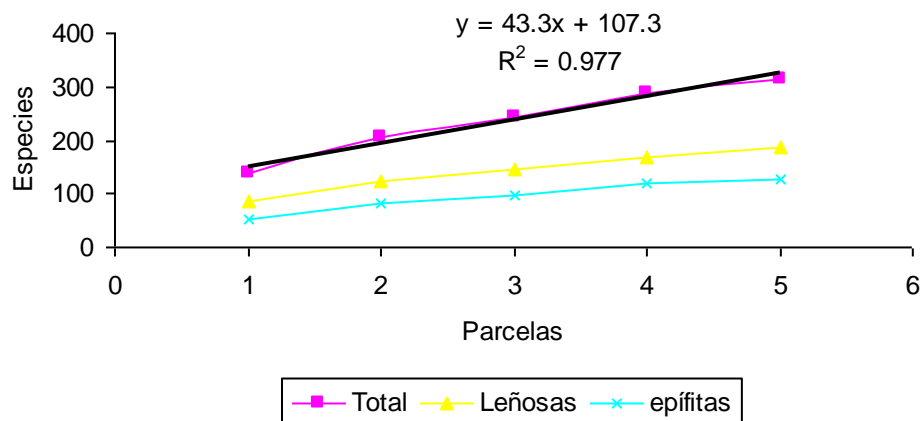


Figura 2. Relación entre el número de especies y el área muestreada en Paujeyuyo.

Diversidad por formas de vida en Wayrapata y Paujeyuyo

En Paujeyuyo y Wayrapata los árboles registran la mayor diversidad con 158 y 240 especies, 91 y 119 géneros y 45 y 57 familias respectivamente; seguidas de las epífitas con 112 especies, 59 géneros y 23 familias en Paujeyuyo y en Wayrapata con 189 especies, 66 géneros y 22 familias; las lianas con 21 especies, 18 géneros y 15 familias en Paujeyuyo y en Wayrapata con 25 especies, 21 géneros y 17 familias; las hemiepífitas con 15 especies, 5 géneros y 2 familias en Paujeyuyo y en Wayrapata 10 especies, 5 géneros, 4 familias, finalmente se encuentran las palmeras, helechos arbóreos, hemiepífitas leñosas y las parasitas (Tabla 3).

Tabla 3. Diversidad por hábito en las dos localidades de Apolobamba. Donde ¹ se refiere a que fueron registradas con el inventario de leñosas, ² se refiere a que fueron registradas con el inventario de epífitos

Hábito	Paujeyuyo				Wayrapata			
	Indiv.	Fam.	Gén.	# sp.	Indiv.	Fam.	Gén.	# sp.
¹ Árbol	1155	45	91	158	1915	57	119	240
¹ Helecho arbóreo	128	1	1	3	110	1	1	6
¹ Palmas	304	1	6	7	142	2	7	9
¹ Hemiepífitas leñosas	7	1	2	2	12	3	3	3
¹ Liana	103	15	18	21	190	17	21	25
² Epífita	311	23	59	112	529	22	66	189
² Hemiepífitas	43	2	5	15	35	4	5	10
² Parásita	2	1	1	1	4	1	3	3
Total general	2053	74	171	314	2937	84	207	474

Composición florística del bosque yungueño pluvial subandino superior (Wayrapata)

En esta formación, las especies arbóreas dicotiledóneas están representadas mayormente por *Miconia centrodesma*, seguidas de *Graffenrieda emarginata*, *Pseudolmedia laevigata*, *Ocotea aciphylla*, *Simira rubescens*, *Miconia punctata*, *Miconia aureoides*, *Bathysa obovata*, *Roucheria laxiflora*, *Aparisthium cordatum*, *Hieronyma moritziana*, *Eugenia florida*,

Coussarea auriculata, *Nectandra membranacea*, *Psychotria conephoroides* y *Endlicheria metallica* entre otras menos abundantes. Las palmeras o Arecaceae presentes en esta formación son *Aiphanes aculeata*, *Geonoma orbignyana*, *Euterpe vel sp. nov.*, *Geonoma weberbaueri*, *Dictyocaryum lamarckianum* que se encuentran en una abundancia entre 36 y 62 individuos por hectáreas, seguidas de *Geonoma densa*, *Socratea exorrhiza* e *Iriartea deltoidea*. Los helechos arbóreos más representativos son *Cyathea lechleri* y *Cyathea caracasana*, seguidos de *Cyathea bipinnatifida*, *Cyathea squamipes*, *Cyathea delgadi* y *Cyathea pungens* totalizando 110 individuos.

En esta formación las lianas están representadas por *Critoniopsis boliviana*, *Doliocarpus dentatus*, *Rourea sp.*, *Coccoloba marginata*, *Marcgravia weberbaueri* y *Machaerium leiophyllum* principalmente seguidas de *Abuta sp.*, *Abuta rufescens*, *Coccoloba sp.*, *Combretum sp.*, *Connarus sp.*, *Cheiloclinium hippocrateoides* y *Cuspidaria floribunda* entre otras menos abundantes.

Las epífitas vasculares están representadas mayormente por *Melpomene xiphopteroides*, *Guzmania killipiana*, *Maxillaria notylioglossa*, *Sphyrospermum cordifolium*, *Vriesea heterandra*, *Anthurium scandens*, *Elaphoglossum lingua*, *Maxillaria sp.*, *Elaphoglossum auricomum* y *Polypodium levigatum*. Las representantes en el grupo de las hemiepífitas son *Philodendron ornatum*, *Anthurium flavescens*, *Philodendron deltoideum*, *Philodendron heterophyllum*, *Philodendron heterophyllum*, *Philodendron caudatum*, *Marcgravia rectiflora* entre otras menos frecuentes. Dentro del grupo de las epífitas están las hemiepífitas leñosas que son representadas por *Clusia trochiformis* principalmente y *Ficus mathewsii* y *Schefflera inambarica*. Finalmente las parasitas están representadas por *Phoradendron crassifolium*, *Antidaphne viscoidea* y *Dendrophthora purpurea*.

La diversidad familiar de arbóreas dicotiledóneas esta liderizada por Lauraceae con 32 especies, Rubiaceae con 21, Melastomataceae y Myrtaceae con 20, Fabaceae con 12, Sapotaceae con 10, Euphorbiaceae con 9, Clusiaceae con 8, Monimiaceae con 7, Annonaceae y Araliaceae con 6, también están presentes otras 47 familias con menor diversidad. Las palmas o Arecaceae registraron 8 especies y los helechos arbóreos (Pteridophytos) presentan 6 especies. Las lianas más representativas en cuanto a diversidad familiar son las Asteraceae y Menispermaceae con 3 especies, Fabaceae, Polygonaceae, Bignoniaceae y Connaraceae con 2 especies, seguidas de Melastomataceae, Euphorbiaceae, Myrsinaceae, Sapindaceae, Marcgraviaceae, Dilleniaceae, Campanulaceae, Combretaceae, Hippocrateaceae y Malpighiaceae.

Las familias de epífitas más diversas son Orchidaceae con 65 especies, Piperaceae y Hymenophyllaceae con 16, Bromeliaceae con 14, Lomariopsidaceae y Araceae con 12, Polypodiaceae con 8, Grammitidaceae con 7, Melastomataceae y Ericaceae con 4 especies, seguidas por otras familias menos diversas. Las hemiepífitas de mayor diversidad familiar son Araceae con 6 especies, Cyclanthaceae con 2, Marcgraviaceae y Dryopteridaceae con una especie. Las hemiepífitas leñosas son Clusiaceae, Araliaceae y Moraceae con 1 especie. Finalmente las parasitas están representadas por las Loranthaceae con 3 especies.

Composición florística del bosque yungueño pluvial subandino inferior (Paujeyuyo)

Las especies arbóreas dicotiledóneas de mayor abundancia en Paujeyuyo son *Miconia splendens*, *Bathysa obovata*, *Ocotea aciphylla*, *Pseudolmedia laevigata*, *Chimarrhis glabriflora*, *Sloanea pubescens*, *Miconia affinis*, *Helicostylis towarensis*, *Ferdinandusa chlorantha* y *Graffenrieda boliviensis* entre otras. En cuanto a los helechos o pteridofitos se registraron 128 individuos pertenecientes a tres especies: *Cyathea lechleri*, *Cyathea caracasana* y *Cyathea pungens*. Las palmeras son un componente importante en esta formación, registrándose un total de 304 individuos siendo las más representativas *Oenocarpus bataua* y *Euterpe vel sp. nov.* seguidas de *Geonoma orbignyana*, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea exorrhiza*, *Geonoma weberbaueri* y *Iriartea deltoidea*.

Las epífitas vasculares de carácter herbáceo en Paujeyuyo: *Elaphoglossum luridum*, *Peperomia delicatula*, *Racinaea spiculosa*, *Werauhia gladioliflora*, *Guzmania calothyrsa*, *Maxillaria sp.*, *Tillandsia rusbyi*, *Adelobotrys macrophyla*, *Anthurium scandens*, *Mezobromelia pleiosticha* y *Spherospermum cordifolium* son las más representativas. Asimismo existen hemiepífitas leñosas siendo *Clusia trochiformis* y *Havetiopsis glauca* las representantes de esta categoría. También en esta formación se registró una parasita, siendo esta *Phoradendron crassifolium*.

Finalmente las lianas en Paujeyuyo son componentes importantes de esta formación siendo *Arrabidaea poeppigii* la más representativa, seguidas de *Coccoloba marginata*, *Machaerium leiophyllum*, *Anomospermum bolivianum*, *Souroubea corallina*, *Abuta rufescens*, *Tetrapterys styloptera*, *Critoniopsis boliviana*, *Mikania ferruginea* y *Psammisia guianensis* entre otras menos abundantes y frecuentes.

La diversidad de familias arbóreas dicotiledóneas en Paujeyuyo registra a las Rubiaceae con 20 especies, Melastomataceae con 19, Myrtaceae con 11, Fabaceae con 10, Clusiaceae y Lauraceae con 8, Sapotaceae con 7, Moraceae con 6, Burseraceae y Euphorbiaceae con 5, Aquifoliaceae, Chrysobalanaceae y Elaeocarpaceae con 4 especies como las de mayor diversidad. Los helechos arbóreos son exclusivos de las familias Cyatheaceae que registran 3 especies. Las palmas o Arecaceae registran 7 especies siendo un grupo muy importante en esta formación por su alta abundancia y por brindarle al bosque una fisonomía peculiar.

En lo referente a epífitas vasculares de carácter herbáceo las Orchidaceae con 28 especies, Bromeliaceae con 17, Lomariopsidaceae con 11, Piperaceae con 7, Hymenophyllaceae y Polypodiaceae con 6, Araceae con 5, Melastomataceae y Grammitidaceae con 4, Aspleniaceae, Cactaceae y Vittariaceae con 3, Rubiaceae, Dryopteridaceae, Marcgraviaceae y Selaginellaceae con 2 son las más diversas. Las parasitas pertenecen a la familia de las Loranthaceae.

DISCUSIÓN

Tanto en Wayrapata como en Paujeyuyo la relación entre el número de especies registradas por primera vez y la superficie muestreada (Figuras 1 y 2) es casi lineal, haciendo denotar la alta diversidad que poseen estos bosques y la gran cantidad de especies que podrían registrarse al aumentar el número de parcelas a la muestra de cada formación o localidad. Por lo tanto se considera que la heterogeneidad del terreno es un factor suficiente para que aumente el número de especies al aumentar el número de muestras. Los resultados muestran que el

bosque yungueño pluvial subandino superior (Wayrapata, H: 5.32) es de mayor diversidad en comparación con el bosque yungueño pluvial subandino inferior (Paujeyuyo, H: 4.8). Wayrapata presenta mayor diversidad que Paujeyuyo tanto a nivel general como a nivel de inventarios de leñosas e inventario de epífitos (Tabla 2).

La riqueza de especies leñosas es mayor a la riqueza de especies epífitas, tanto en el bosque yungueño pluvial subandino superior (Wayrapata), bosque yungueño pluvial subandino inferior (Paujeyuyo) y nivel general. En el presente estudio, los árboles poseen el 50,2% de la riqueza florística evaluada en ambas localidades, en Paujeyuyo el 53.5% y en Wayrapata el 53.8%; las epífitas vasculares poseen el 42% de la riqueza de en ambas localidades, en Paujeyuyo el 35.7% y en Wayrapata el 39.9%. Coincidentemente Vareschi (1992) indica que entre 40 a 50% de la riqueza de plantas vasculares son epífitas en un bosque nublado de Venezuela. Por otro lado, Ibisch (1996) indica que bajo condiciones favorables (de humedad, temperatura y nutrientes) las epífitas pueden llegar a representar aproximadamente un 25% de las plantas vasculares en una hectárea de bosque montano húmedo. Estos altos porcentajes indican la gran importancia de las epífitas en la riqueza y diversidad del bosque (Gentry & Dodson 1987).

En cuanto a las otras formas de vida como las lianas que poseen el 6% de la riqueza evaluada en ambas localidades, 6.7% en Paujeyuyo y 5.3% en Wayrapata; las hemiepífitas poseen 4.2% a nivel general o en ambas localidades, en Paujeyuyo 5.4% y Wayrapata 2.7%; finalmente las parasitas constituyen el 0.5% en ambas localidades, en Paujeyuyo el 0.3% y en Wayrapata el 0.6%. Es importante hacer notar que el presente inventario de plantas vasculares resulta incompleto, al no haber sido inventariado el componente herbáceo terrestre, el cual podría aumentar en aproximadamente un 10% la diversidad total en ambas localidades.

Una comparación de la riqueza de especies leñosas de las localidades del presente estudio y otros inventarios realizados en la Región Madidi con el método de las parcelas de 0.1 ha ($DAP \geq 2.5$), tomando como medida de referencia la mayor diversidad (parcela con mayor número de especies) registrada en cada localidad o estudio, la diversidad de Wayrapata es alta y Paujeyuyo presenta una diversidad intermedia (Tabla 4).

Tabla 4. Diversidad de diferentes estudios realizados en localidades de la Región Madidi

Sitio	Fuente	Altitud	Fam.	# sp	# ind.
Madidi, Tambo-Quemado 1	Araujo-Murakami et al., 2005c	3400	16	27	387
Sacramento, La Paz	Gentry, 2001	2450	33	72	467
Madidi, Serranía Piñalito 3	Canqui, 2006	1850	31	81	306
Madidi, Mamacona, Palmital	Araujo-Murakami (Datos no publicados)	1600	34	85	378
Madidi, Wayrapata 2	Este estudio	1430	51	131	497
Madidi, Paujeyuyo 4	Este estudio	1050	41	92	458
Madidi, Yariapo 1	Quisbert & Macias, 2005	560	40	102	264
Madidi, Aguapolo 1	Quisbert & Macias, 2005	420	40	105	349
Madidi, A. Negro, T. Camp.	Araujo-Murakami et al., 2005a	370	39	94	306
Madidi, Quendeque, L. Seca	Araujo-Murakami et al., 2005b	320	40	89	225
Madidi, Rudidi, Alemendrillo	Araujo-Murakami (Datos no publicados)	335	44	100	242

Un análisis de la diversidad de plantas vasculares respecto a la altitud a lo largo de los dos rangos altitudinales estudiados, evidencia que existe una relación positiva entre la altitud y diversidad a nivel de familias, géneros y especies, y con el índice de diversidad de Shannon–Wiener. Mostrando que a medida que se asciende en altitud aumenta la diversidad (Figura 3). Estos patrones se repiten en el inventario de leñosas, de epífitos y en el inventario en general.

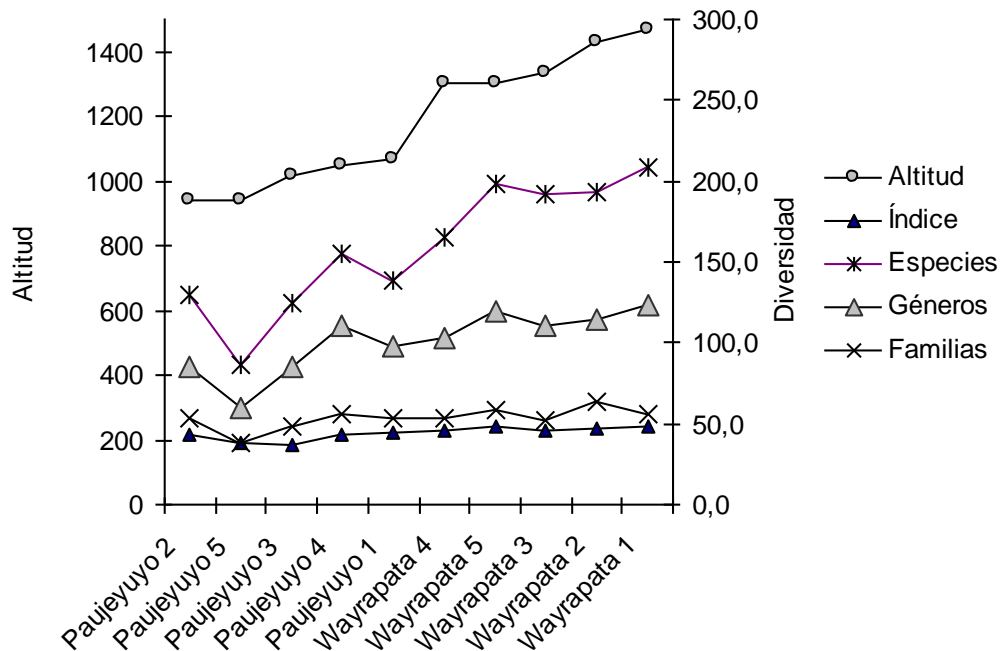


Figura 3. Relación de la diversidad total (terrestre + epífitos) y la altitud. Donde el índice de diversidad de Shannon–Wiener esta multiplicado por 10.

A fin de corroborar el patrón de diversidad antes descrito, se compara la diversidad de plantas leñosas de las localidades del presente estudio y otras localidades de diferentes estudios realizados en la región Madidi (Parque Nacional Madidi y Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba), analizando la diversidad máxima encontrada en diferentes localidades estudiadas respecto a la altitud (300 a 3500 m), este muestra que la diversidad aumenta a medida que se asciende en altitud hasta los 1500 m (Figura 4) coincidiendo con lo observado en las dos localidades o rangos estudiados (Figura 3). Pasando los 1500 m la diversidad descende drásticamente (Figura 4), coincidiendo con Gentry (1982) quien sostiene que por encima de 1500 m de elevación hay una reducción en riqueza de especies y familias que se correlaciona con la altitud (Gentry, 1982). Esta reducción de la riqueza florística a partir de los 1500 m también fue demostrada por Canqui (2006) en un gradiente altitudinal de 1700 a 2400 m en el sector de Piñalito, Región Madidi.

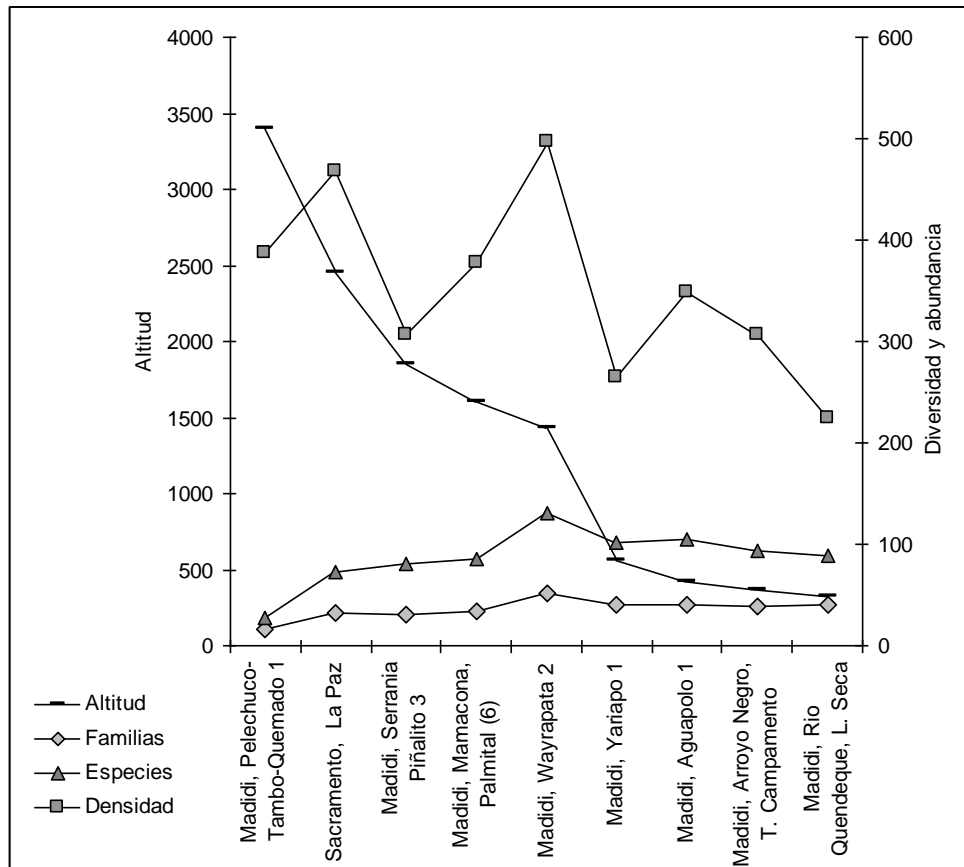


Figura 4. Diversidad de leñosas (de familias, géneros y especies) y densidad registradas mediante el método de parcelas de 0,1 ha a lo largo del gradiente altitudinal de la Región Madidi.

La alta diversidad de los bosques yungueños pluviales subandinos podría estar definida por albergar elementos andinos y amazónicos como lo afirma Gentry (1992), Gentry y Ortiz (1993), Gentry (1995), llegando a ser un sitio de transición. También Gentry (1988) afirma que la riqueza de especies depende de la ubicación geográfica del sitio o localidad y la altitud, siendo muy importante las variaciones climáticas como temperatura, precipitación, disponibilidad de luz, etc. que se presentan de un sitio a otro.

Kozlowski (1982), con referencia a la cantidad de precipitación indica que, la humedad es el factor ambiental más importante que determina la distribución, composición de especies y el crecimiento de los bosques; además la influencia de los vientos alisios provenientes de la amazonía, las exposiciones de las laderas mayores del terreno y las propiedades físico-químicas del suelo. Wadsworth (2000) considera que los ecosistemas con una alta riqueza de especies generalmente se encuentran en ambientes con pocas fluctuaciones climáticas a través del tiempo. Valencia & Jørgensen (1992) sostienen que la propia adaptación de las especies a estos factores determina la diversidad de especies.

Lauer (1988), analiza la distribución de la precipitación en los Yungas bolivianos; demostrando claramente que a lo largo del gradiente altitudinal, se observa una diferenciación térmica e hídrica. En general el piso de precipitación más alto se encuentra entre los 1200-

1800 m (Lauer, 1988; Navarro, 2002; Rafiqpoor *et al.*, 2003), generándose humedad máxima y temperaturas templadas sin heladas, creando condiciones óptimas y coincidiendo con la máxima diversidad de plantas en esta región y en otras regiones estudiadas por Gentry (1995).

La diversidad florística de una localidad, muestra y/o comunidad no perturbada puede atribuirse tanto a la oportunidad como a la competencia; la primera selecciona entre las especies pioneras potenciales, y la segunda establece un equilibrio dinámico en la estructura y los patrones del bosque (Poore, 1964). La riqueza de los bosques húmedos tropicales primarios se debe en parte a que, la coevolución y sucesión han progresado hasta un punto de estabilidad relativa, en que las especies sacan provecho de su interdependencia con las demás (Wadsworth, 2000). Una gran cantidad de especies toleran la sombra, especialmente durante su juventud, y son de larga duración; sin embargo, la razón por la cual existen grandes cantidades de especies arbóreas en los bosques tropicales es compleja (Wadsworth, 2000).

Ashton (1969) dice que es difícil relacionar la composición o diversidad del bosque con alguna causa específica, cada árbol o individuo del bosque pluvial ocupa una sucesión de micro-hábitats a lo largo de su vida. Por consiguiente es imposible determinar si un árbol alcanza la madurez mediante un proceso de selección, una serie de obstáculos competitivos, o por pura suerte.

Entonces, la alta diversidad registrada en el bosque yungueño pluvial subandino superior (Wayrapata) puede deberse a múltiples factores como: 1.- Los bosques yungueños subandinos relativamente maduros registran perturbaciones frecuentes, las que alcanzan un cierto grado de sucesión o madurez a lo largo del tiempo facilitando la coexistencia de bosques maduros y otras etapas sucesionales en forma de mosaicos o parches. Los mismos que son frecuentes por deslizamientos y caída de árboles (por el grado de inclinación de los árboles y por la superficialidad de sus raíces) que aun no han alcanzado la madurez. 2.- Por otro lado, los bosques yungueños pluviales subandinos albergan elementos andinos y amazónicos, llegando a ser un sitio de transición entre formaciones amazónicas y andinas, dado por las condiciones climáticas y geográficas existentes. 3.- Los niveles máximos de precipitación a lo largo de la cadena montañosa de los andes son coincidentes con los niveles máximos de diversidad de plantas vasculares. 4.- Finalmente se podría decir que la heterogeneidad del terreno es un factor suficiente para encontrar una alta diversidad de plantas.

CONCLUSIONES

El bosque yungueño pluvial subandino superior es más diverso que el bosque yungueño pluvial subandino inferior, tanto a nivel general, de formas de vida y a nivel de inventarios de leñosas y de epífitos.

En ambos tipos de bosques, los árboles principalmente y las epífitas son el componente del bosque de mayor diversidad, las lianas, las hemiepífitas y parasitas también contribuyen a la diversidad del bosque en menor proporción.

El bosque yungueño pluvial subandino inferior de Paujeyuyo presenta una diversidad intermedia y el bosque yungueño pluvial subandino superior de Wayrapata presenta una alta diversidad en comparación con otros sitios o muestras de bosques de la región Madidi.

A lo largo del rango altitudinal estudiado (900-1500 m) y en general para los bosques montanos húmedos la diversidad aumenta conforme se asciende en altitud, pasando los 1500 m la diversidad disminuye con la altitud de forma gradual.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la National Foundation of Science (Grant # 0101775) y por el Missouri Botanical Garden a través del fondo Taylor para investigación ecológica. Finalmente quisiéramos agradecer a Mónica Moraes y Peter M. Jørgensen por la revisión del manuscrito y a las autoridades del Servicio Nacional de Áreas Protegidas de Bolivia por el respectivo permiso.

LITERATURA CITADA

- ACEBEY A. & T. KRÖMER. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica*, 3(1/2): 104–123.
- ARAUJO-MURAKAMI, A., F. BASCOPE, V. CARDONA-PEÑA, D. DE LA QUINTANA, A. FUENTES, P. JØRGENSEN, C. MALDONADO, T. MIRANDA, N. PANIAGUA & R. SEIDEL. 2005a. Composición florística y estructura del bosque amazónico preandino en el sector del Arroyo Negro, Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 40(3): 278–304.
- ARAUJO-MURAKAMI, A., V. CARDONA-PEÑA, D. DE LA QUINTANA, A. FUENTES, P. JØRGENSEN, C. MALDONADO, T. MIRANDA, N. PANIAGUA-ZAMBRANA & R. SEIDEL. 2005b. Estructura y diversidad de plantas leñosas en un bosque amazónico preandino en el sector del Río Quendeque, Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 40(3): 304–324.
- ARAUJO-MURAKAMI, A., P. JØRGENSEN, C. MALDONADO & N. PANIAGUA-ZAMBRANA. 2005c. Composición florística y estructura del bosque de ceja de monte en Yungas en el sector de Tambo Quemado- Pelechuco, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 40(3): 325–338.
- ASHTON P. S. 1969. Speciation among tropical forest trees some deduction: some deduction in the light of recent evidence. *Biological journal of the linnean society*, 1: 155–196.
- BROWN, A. D. & M. KAPPELLE. 2001. Introducción a los bosques tropicales nublados del neotrópico: una síntesis regional. Pp.25–40, en *Bosques nublados del neotrópico* (M. Kapelle & A. Brown, eds.). Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica, 179 pp.
- CHAO, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. En *Métodos para medir la biodiversidad* (C. E. Moreno. 2001). Programa iberoamericano de ciencia y tecnología para el desarrollo (CYTED), Oficina regional de ciencia y tecnología para América latina y el caribe (ORCYT-UNESCO) & Sociedad entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, 83 pp.
- 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 pp.
- FUENTES, A. 2005. Introducción a la vegetación de la región Madidi. *Ecología en Bolivia*, 40(3): 1–31.
- GENTRY, A. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15: 1–84.
- GENTRY, A. 1988. Changes in plant community diversity and florist composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75 (1): 1–34.

- GENTRY, A. 1992. Riqueza de especies y composición florística de las comunidades de plantas de la región del Choco: una actualización. Bogota DC, 35 pp.
- GENTRY, A.H., & C. H. DODSON. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 205–233.
- GENTRY, A.H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103–126. *en: Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests.* (S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn, eds.). The New York Botanical Garden, New York, 702 pp.
- GENTRY, A. & R. ORTÍZ. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonía Peruana. Pp. 155–166, *en: Amazonía Peruana-Vegetación húmeda tropical en el llano subandino.* R. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy, eds.) Turku, 307 pp.
- GENTRY A. 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. Pp. 85–123, *en Bosques nublados del neotrópico* (M. Kapelle & A. Brown, eds.). Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica, 179 pp.
- HENDERSON, A., S. P. CHURCHILL & J. L. LUTEYN. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature*, 351:21–22.
- IBISCH, P.L. 1996. Neotropische Epiphytendiversität - das Beispiel Bolivien. Martina Galunder - Verlag, Wiehl. Alemania, 357 pp.
- JOHANSSON, D. R. 1974. Ecology of the vascular epiphytes in West African rainforest. *Acta Phytogeographica Suecia*, 59: 1–129.
- KOZLOWSKI T. T. 1982. Water supply and tree growth. Part 1. Water deficits. *Forestry abstract*, 43(2):57–95.
- LAUER, W. 1988. Zum Wandel der Vegetationszonierung in den lateinamerikanischen Tropen seit dem Höhepunkt der letzten Eiszeit. *Jahrbuch der Geographischen Gesellschaft zu Hannover - Festschrift für Wolfgang Eriksen*, 1–45 pp.
- MIRANDA, V. A. 1994. Mapa de Provincias fisiográficas de Bolivia. *Memoria Explicativa*. La Paz-Bolivia, 42–43 pp.
- MORAES R., M & S. Beck. 1992. Diversidad florística de Bolivia. Pp. 73–111, *en: Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia* (M. Marconi, eds.). CDC-Bolivia/ USAID-Bolivia. La Paz.
- MUELLER, R., S.G. BECK, & R. LARA. 2002. Vegetación potencial de los bosques de Yungas en Bolivia, basado en datos climáticos. *Ecología en Bolivia*, 37: 5–14.
- MYERS, N., R. MITTERMIER, C. MITTERMIER, G. DA FONSECA, & J. KENT. 2000. Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. *Nature*. Vol 403: 24.
- NAVARRO, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas. Pp. 1–500, *en: Geografía ecología de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos* (G. Navarro & M. Maldonado eds.). Centro de Ecología Simón I. Patiño-Departamento de difusión. Cochabamba, 719 pp.
- POORE M.E.D. 1964. Integration in the plant community. *Journal of ecology (Supplement)*, 52:213–226.
- 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.
- RAFIQPOOR, D., C. NOWICKI, R. VILLARPANDO, A. JARVIS, E.P. JONES, H. SOMMER & P.L. IBISCH. 2003. El factor abiótico que más influye en la distribución de la biodiversidad: El clima. pp 31–46, *en: Biodiversidad: La riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación* (P.L. Ibisch & G. Mérida, eds.). Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra, 638 pp.
- SUÁREZ, R. (coordinador). 2001. Mapa geológico de Bolivia. Servicio Nacional de Geología y Minería & Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos. La Paz.
- VALENCIA R. & P.M. JØRGENSEN. 1992. Composition and Structure of a humid montane forest on the Pasochoa volcano, Ecuador. *Nordic Journal of Botany*, 12: 239–247.
- VAN DER HAMMEN T. 1972. Changes in vegetation and climate in the amazon basin and surrounding areas during the Pleistocene. *Geologie in mijnbouw*, 51: 641–643

- VAN DER HAMMEN, T. & H. HOOGHIEMSTRA. 2001. Historia y paleoecología de los bosques montanos Neotropicales. Pp. 63–84, en: Bosques Nublados del Neotrópico (M. Kapelle & A.D. Brown, eds.) Instituto Nacional de la Biodiversidad (INBIO), Costa Rica, 179 pp.
- VARESCHI V. 1992. Ecología de la vegetación tropical. Sociedad venezolana de ciencias naturales, 306 pp.
- WADSWORTH, F. 2000. Los Bosques Primarios y su Productividad. Pp. 70–76, *en*: Producción Forestal para América Tropical. Departamento de Agricultura de los EE.UU. (USDA), Servicio Forestal, 102 pp.