

Diversidad florística de un bosque montano en los Andes tropicales del noroeste de Bolivia

W. Héctor Cabrera-Condarco¹

¹Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Correo Central Postal 10077, La Paz, Bolivia; cabrera_c_hector@hotmail.com, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 266, St. Louis, Missouri 63166-0266, USA.

Resumen

Se evaluó la diversidad florística en un bosque montano del Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Se estableció una parcela de 500 x 20 m (1 ha), en que se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm de todos los árboles y lianas, luego se identificaron las especies. Se encontraron 860 individuos, agrupados en 32 familias, 61 géneros y 102 especies (que correspondieron a 65 especies y 37 morfoespecies). La diversidad del bosque según el índice de Shannon-Wiener es de 2.9 y según el índice de equitatividad de Pielou es 0.6. En función del índice del valor de importancia de las familias (IVIF), las más importantes fueron Arecaceae, Lauraceae y Euphorbiaceae. Las familias con mayor número de especies fueron Lauraceae (24), Moraceae (10), Euphorbiaceae (9), Rubiaceae (7) y Melastomataceae (5). La especie dominante y más ampliamente distribuida fue *Dictyocaryum lamarckianum* (Arecaceae). Desde el punto de vista biogeográfico, los elementos encontrados de bosque montano son comparativamente menores que los de tierras bajas.

Palabras clave: Diversidad, bosque montano, Andes tropicales, Madidi, Bolivia.

Abstract

The diversity of a montane forest in the Area Natural de Manejo Integrado Madidi was evaluated. A plot of 500 x 20 m (1 ha) was established, in which all trees and lianas with DBH ≥ 10 cm were measured (diameter and height) and identified. A total of 860 individuals, representing 32 families, 61 genera and 102 species and morphospecies (65 species and 37 morphospecies). According to the Shanon-Wiener index the diversity of this forests is 2.9 and according to the Pielou equitability index 0.6. Using the Importance Value Index (IVI) the ecologically most important families were Arecaceae, Lauraceae and Euphorbiaceae. The families with the highest number of species were Lauraceae (24), Moraceae (10), Euphorbiaceae (9), Rubiaceae (7) and Melastomataceae (5). The dominant and most frequent species was *Dictyocaryum lamarckianum* (Arecaceae). From a biogeographical point of view, the species typical of montane forest are fewer than those of the lowlands.

Key words: Diversity, Montane forests, Tropical Andes, Madidi, Bolivia.

Introducción

El conocimiento de la flora y de la vegetación del bosque montano neotropical se ha incrementado en los últimos años, lo que ha permitido reconocer a los Andes tropicales como uno de los principales centros de diversidad y de especiación en el mundo (Churchill et al. 1995; Myers 2000). Sin embargo, los estudios que documentan cuantitativamente la estructura y diversidad en los bosques montanos de Bolivia son todavía muy escasos (Seidel 1995, Ibsch 1996, Vargas 1996).

Los bosques montanos húmedos de Bolivia cubren aproximadamente 150.000 km² que corresponde al 13.7% del territorio nacional y cerca de la mitad de las especies de flora y fauna - incluyendo la mayoría de las especies endémicas - se encuentran dentro áreas protegidas (Kessler & Beck 2001). En la región de Madidi se estimaba la existencia entre 5.000 y 6.000 especies de plantas (Parker & Bailey 1991); este estimado ha sido revisado recientemente encontrándose cerca de 8.000 especies (Jørgensen et al. en este volumen). Los bosques montanos del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado (PN-ANMI) Madidi están representados por un área aproximada de 12.000 km² en que se incluyen los pisos ecológicos subandino, andino montano y ceja de monte, entre los 800 y más de 4.000 m, limitando con la vegetación puneña. Estos bosques son siempreverdes, densos y muestran una alta diversidad vegetal; su fisionomía y composición florística varía de acuerdo a los diferentes pisos altitudinales (Beck et al. 1993). Los bosques montanos bajos, hasta los 1.500 m, son florísticamente similares a los amazónicos de tierras bajas, pero al ascender en altitud, su composición florística se enriquece con elementos claramente montanos (Gentry 1995, Ribera et al. 1996).

El presente estudio realiza un análisis cualitativo y cuantitativo de la composición

florística de los árboles y lianas con un DAP \geq 10 cm encontrados en una hectárea de bosque montano en la región central del ANMI Madidi.

Área de estudio

La parcela de estudio se localiza en el noreste del departamento de La Paz, provincia Franz Tamayo, en la región central del ANMI Madidi, próxima a la comunidad de Mamacona, que se encuentra a su vez, en un tramo intermedio del camino que une a las poblaciones de Apolo y la comunidad indígena de San José de Uchupiamonas. La parcela se encuentra a 1.600 m de altitud y sus coordenadas geográficas son 14°26'02"S; 68°11'47"W (Fig. 1); está situada sobre una ladera (en la parte más alta de la cima) similar a una meseta y fue instalada de forma perpendicular a la pendiente. En el lugar no se evidenciaron disturbios recientes, sin embargo se observó pequeños claros que probablemente son producto de la caída de árboles que a su vez son producto de la fuerte pendiente de las laderas.

Desde el punto de vista geológico, el área forma parte del sistema Subandino, con predominio de areniscas lutitas y limonitas del Devónico (Suárez 2002). Se encuentra en una región de topografía accidentada, en laderas con fuertes pendientes y valles profundos (Mueller et al. 2002, Navarro 2002). Presenta clima húmedo, con temperatura media anual que oscila entre 22-24 °C y una precipitación anual que oscila entre 1.600-1.900 mm, con 1-2 meses áridos anuales (Mueller et al. 2002).

Según Navarro (2002), la vegetación del área se incluye dentro de los Yungas subandinos, específicamente a los palmares y bosques pluviales subandino superiores. La vegetación preponderante es el bosque montano bajo siempreverde, con mezcla de elementos de llanura y elementos montano-andinos, generalmente ricos en epífitas (Mueller et al. 2002).

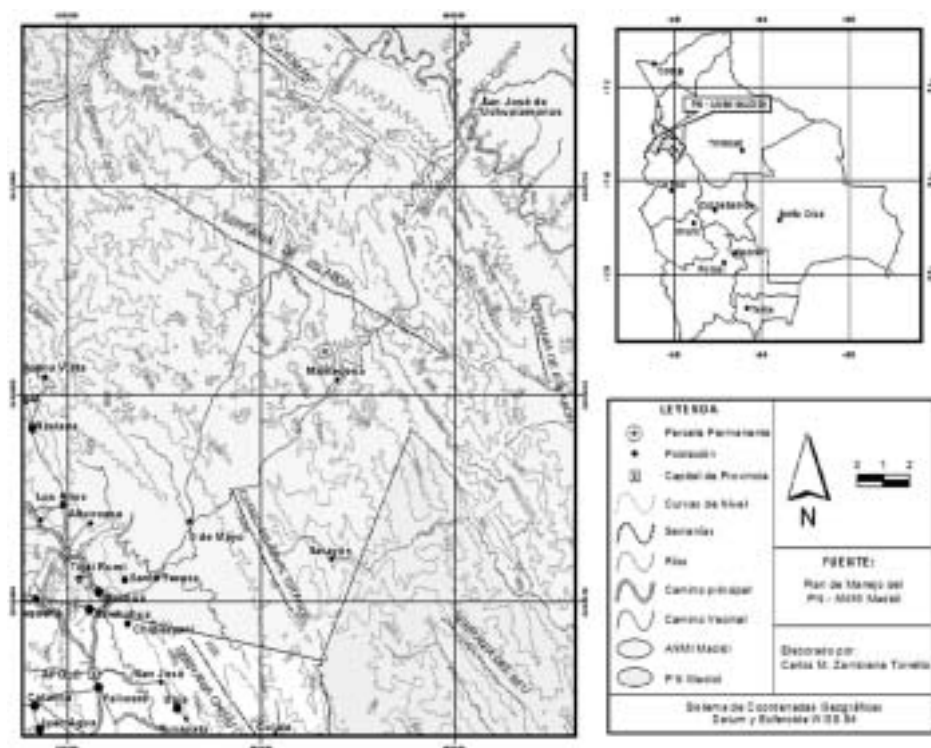


Fig. 1: Mapa de ubicación de la zona de estudio.

Métodos

Toma de datos

La evaluación se realizó en una parcela permanente de 500 x 20 m (1 ha) que fue subdividida en 25 subparcelas de 20 x 20 m para facilitar su estudio. La parcela se instaló en una región con homogeneidad topográfica, de fácil accesibilidad, evitando incluir claros de bosque. Se midió el diámetro a la altura del pecho DAP \geq 10 cm (medido a 130 cm del suelo), de todos los árboles y lianas existentes. Para la identificación de cada árbol se utilizó una placa de aluminio de 6 x 2 cm con un número correlativo y se anotó su posición dentro de cada subparcela. Los duplicados de los especímenes colectados están depositados en el Herbario Nacional de Bolivia (LPB), Missouri Botanical Garden (MO), Real Jardín

Botánico de Madrid (MA) y Herbario del Oriente Boliviano (USZ).

Análisis de los datos

Para el análisis de los datos se utilizaron parámetros comparables con otros estudios de las mismas características. Se calcularon valores de densidad, dominancia, frecuencia y diversidad relativa de las especies (Matteucci & Colma 1982). Los valores relativos y los índices de valor de importancia de especies (IVI) y de las familias (IVIF) se realizaron según las fórmulas empleadas por Balslev et al. (1987).

La diversidad florística fue evaluada mediante los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H) $H = - \sum (n_i/N) \log(n_i/N)$ el índice de uniformidad de Pielou (e) $e = H / \log S$ donde:

n_i = Número de individuos de una especie, N = Número total de individuos y S = Número total de especies (Margalef 1977, Odum 1983). También se aplicó la curva especies-área que analizó el crecimiento del número de especies inventariadas por unidad de superficie (Lamprecht 1990).

Resultados

Se registraron 860 individuos distribuidos en 32 familias, 61 géneros y 102 especies y morfoespecies (65 especies y 37 morfoespecies) (Anexo 1) con un promedio de 1.9 géneros y 1.7 especies por familia. La parcela está caracterizada por presentar 99.8% de árboles y 0.2% de lianas, que equivale a una liana con DAP \geq 10 cm. La familia con mayor número de individuos es Arecaceae (334) seguida por Euphorbiaceae (116), Cyatheaceae (68) y Lauraceae (52) (Anexo 1).

Las cuatro familias más importantes dentro el bosque montano húmedo de Mamacona basado en el índice de valor de importancia (que implica la combinación de los valores de

abundancia, área basal y frecuencia) son: Arecaceae con el 23.5 % del IVIF, representada por dos especies y varios individuos que suman un elevado valor de área basal. Le siguen Lauraceae (11.5%), Euphorbiaceae (11.2%) y Moraceae (6.8%). Lauraceae - que aunque tiene área basal y número de individuos relativamente bajos - presenta mayor número de especies. Euphorbiaceae tiene valores altos en el número de individuos y de área basal, presenta menor número de especies que Lauraceae. Moraceae con bajo número de individuos y área basal presenta un mayor número de especies que Euphorbiaceae. Las cinco familias con mayor número de especies fueron Lauraceae (24), Moraceae (10), Euphorbiaceae (9), Rubiaceae (7) y Melastomataceae (5). De manera similar, las cuatro familias con mayor diversidad relativa respecto del total de especies fueron Lauraceae (23.3%), Moraceae (9.7%), Euphorbiaceae (8.7%) y Rubiaceae (6.8%) (Fig. 2).

Las tres especies más representativas del bosque fueron *Dictyocaryum lamarckianum* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae) con el 25% de

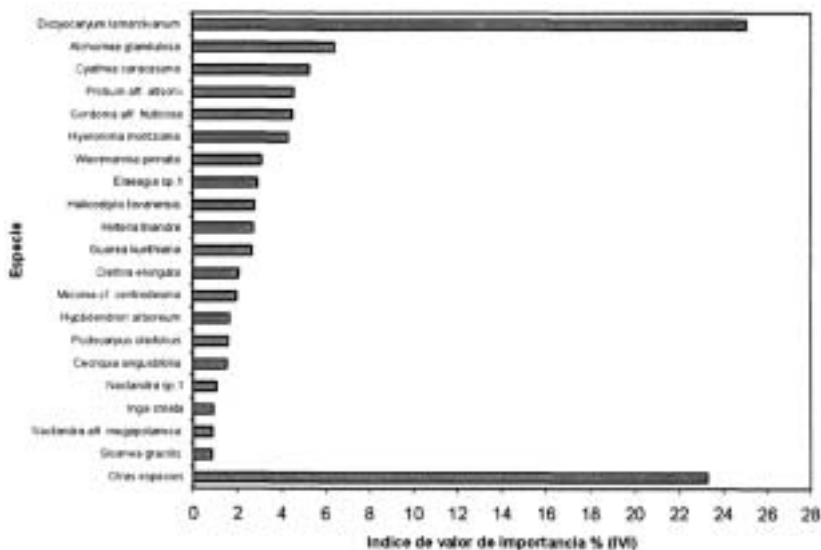


Fig. 2: Las 20 especies más importantes del bosque húmedo montano de Mamacona, en base al índice de valor de importancia (IVI).

valor de importancia (IVI), seguida a gran distancia por *Alchornea glandulosa* Poepp. & Endl. (Euphorbiaceae) con 6.4% y *Cyathea caracasana* (Klotzsch) Domin (Cyatheaceae) con 5.3% (Figura 3). Por su parte las especies más abundantes y mejor distribuidas en el área son: *Dictyocaryum lamarckianum*, *Alchornea glandulosa* (ambas presentes en el 96 % de todas las subparcelas), *Cyathea caracasana* (80%) y *Protium* aff. *altsonii* Sandwith (Burseraceae) (72 %). El valor de índice de diversidad de Shannon-Wiener (H) es de 2.9 y el de uniformidad de Pielou (*e*) de 0.6.

En la curva de relación especie-área, se muestra el crecimiento del número de especies en función de la superficie muestreada (Figura 4). La curva superior, que incluye el total de especies presentes en el área, indica que el incremento de especies aumenta de modo continuo sin llegar a estabilizarse. La curva inferior que excluye a las especies denominadas raras, es decir a aquellas que solo estuvieron representadas por un individuo, muestra una

primera asíntota en la subparcela 6 (2.400 m²). Las especies raras representan el 6% de las especies con 51 individuos.

Discusión

El número de individuos encontrados en el presente estudio (860) es mayor a los encontrados en otras parcelas permanentes de Bolivia en diferentes formaciones boscosas (Vargas et al. 1994, Seidel 1995, Vargas 1996, Smith & Killeen 1998, Bascopé 2004, Calzadilla 2004, De la Quintana en este volumen) (Tablas 1, 2), excepto en Río Amparo en el Parque Nacional Amboró a 2000 m. Sin embargo, el número de familias y especies varía de un lugar a otro. En el presente estudio el número de familias encontradas es similar a los realizados en el bosque montano de Amboró (1.500 m), al sur de Bolivia (Vargas 1996), en la reserva de Río Blanco y Negro y en Río Colorado en Pilón Lajas (Vargas et al. 1994, Smith & Killeen 1998) y aquellos realizados por Gentry

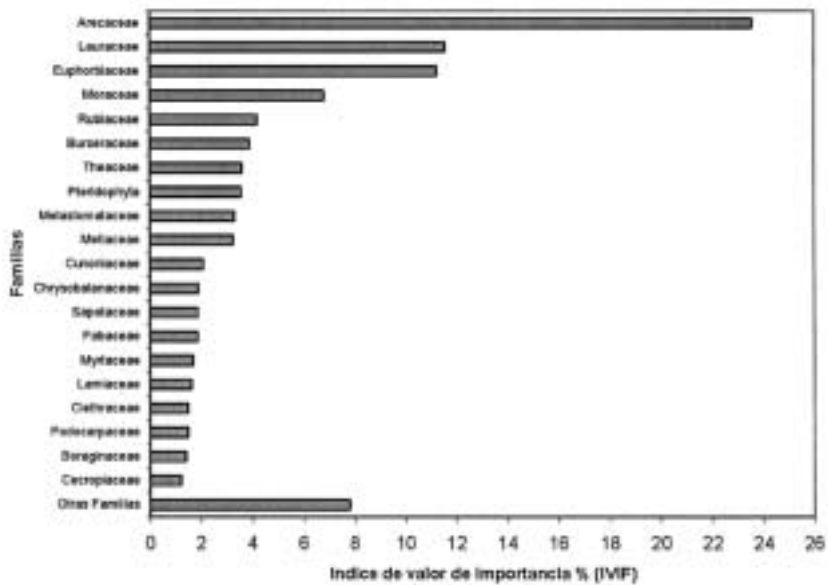


Fig. 3: Las familias más importantes del bosque húmedo montano de Mamacona, basado en el índice de valor de Importancia para familias (IVIF).

Tabla 1: Comparación del número de familias y especies DAP \geq 10 cm encontradas en la parcela permanente del bosque húmedo montano de Mamacona con otros estudios en parcelas permanentes de 1 ha a similar altitud en bosques montanos. Símbolos: * Parque Nacional ANMI – Madidi, La Paz, resultados del presente estudio, ** Parque Nacional ANMI – Madidi, (Bascopé 2004) La Paz, + Parque Nacional Amboró, Santa Cruz (Vargas 1996).

Parcela permanente	Altitud (m)	Nº de Familias	Nº de especies	Nº de individuos
Mamacona *	1.600	32	102	860
Chiriuno **	1.850–2.023	34	82	692
Río San Rafael +	1.500	33	50	713
Río Amparo +	2.000	24	35	918

Tabla 2: Comparación del número de especies y número de individuos mayores a 10 cm de DAP encontrados en parcelas permanentes de 1 ha instaladas a diferentes altitudes.

Localidad	Altitud (m)	Nº de Familias	Nº de Especies	Nº de individuos
Río Hondo (1)				
Parque Nacional Madidi	200	40	134	519
Río Tuichi (2)				
Parque Nacional Madidi	200	42	143	588
Perseverancia (3)				
R. Río Blanco-Negro	280	36	96	597
Río Colorado (4)				
Pilón Lajas	200	31	79	588
Sud Yungas (5)				
Serranía Marimono	600	40	118	499
Sud Yungas (5)				
Serranía Marimono	600	41	116	512
Sud Yungas (5)				
Serranía Marimono	700–750	42	115	579
Cumbre Pilón (4)				
Pilón Lajas	900	37	146	647
Buena Vista (6)				
Parque Nacional Madidi	180	49	185	618

Referencias: 1. De la Quintana (este volumen), 2. Calzadilla (2004), 3. Vargas et al. (1994), 4. Smith & Killeen (1998), 5. Seidel (1995), 6. DeWalt et al. (1999)

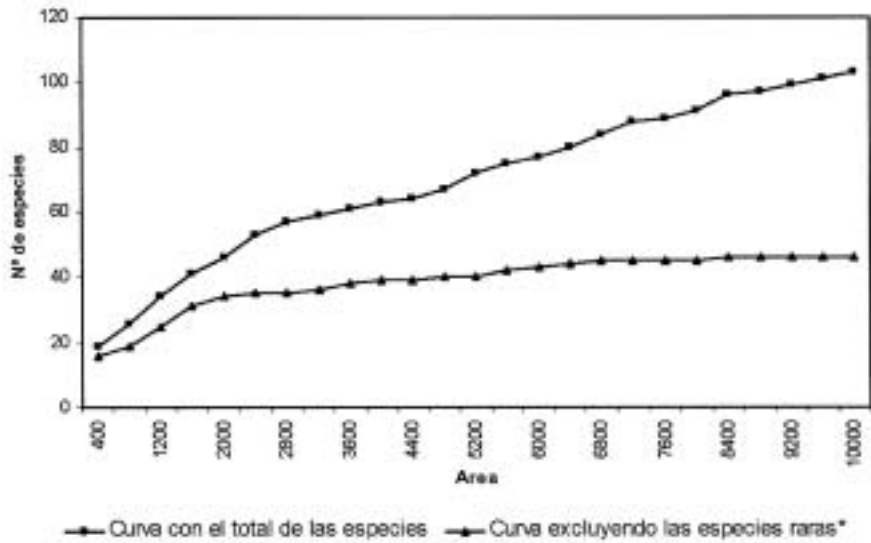


Fig. 4: Relación especies-área basado en la acumulación de especies por área muestreada en m^2 . Símbolos: * Se consideraron especies raras a las especies representadas por un solo individuo.

en Calabatea (1.500–1.550 m) donde registró 35 familias en 0.05 ha >2.5 cm incluyendo lianas y hemiepipítas (Phillips & Miller 2002). Pero es menor a los realizados por Seidel (1995) en la Serranía Marimonos, Smith & Killeen (1998) en la Cumbre Pilón (900 m), Calzadilla (2004) y De la Quintana (en este número) en el ANMI Madidi.

El número de especies encontradas en el presente estudio es mayor a los encontrados en otras regiones que comparten la formación de bosques montanos, Vargas (1994) en el Parque Nacional Amboró a similar altitud (1.500 m) encontró 50 especies/ha, Bascopé (2004) en una localidad cercana a la del presente estudio encontró 82 especies/ha (Tabla 1), que es todavía mayor al anterior. Esta diferencia podría explicarse debido a que los bosques de Amboró son bosques de sucesión reciente, donde la vegetación aún no habría llegado a su mayor madurez (Budowski 1985).

Por su parte, la comparación de los resultados del presente estudio con aquellos realizados en tierras bajas, muestra que el

número de especies en nuestro caso es menor a los de tierras bajas (Vargas et al. 1994, Smith & Killeen 1998, DeWalt et al. 1999, Calzadilla 2004, De la Quintana en este volumen) incluso en aquellas formaciones que ascienden hasta 900 m, como en el caso del estudio de Seidel (1995) en la Serranía Marimono y Smith & Killeen (1998) en la Cumbre Pilón Lajas. Esta diferencia en el patrón de diversidad de bosques de tierras bajas frente al de bosques montanos está influenciada por la combinación de dos factores principalmente, la altitud y latitud. Altitudinalmente, los bosques montanos parecen incrementar el número de especies hasta cierta altitud (1.000–1.500 m) (Gentry 1992; 1995), debido a que son zonas de transición (ecotonos) y presentan una mezcla de elementos florísticos de bosques montanos y tierras bajas, lo que hace que alberguen una mayor diversidad de especies. Sin embargo, nuestros resultados no siguen el patrón mencionado por Gentry (1992; 1995), lo que sugiere que el área del presente estudio no pertenece a la primera serranía de contacto entre ambas zonas

y es parte de los Yungas internos descrito por Navarro (2000), dado que no se encuentra en contacto directo con los bosques de tierras bajas y factores ambientales diferentes a los de los Yungas externos.

Latitudinalmente los estudios realizados en Bolivia (Vargas 1994, Seidel 1995, Vargas 1996, DeWalt et al. 1999, Bascopé 2004, Calzadilla 2004, De la Quintana este volumen) muestran que la riqueza de especies disminuye de norte a sur. Esto está relacionado a la intensidad y ángulo de incidencia solar; lo que hace que la parte norte tenga mayor temperatura, generando una menor estacionalidad y haciendo más cálida esta región, acentuando la heterogeneidad del ambiente y creando diferentes condiciones físicas y edáficas (Gentry & Ortiz 1993), que genera varios y distintos hábitats que permiten la coexistencia de diferentes especies de árboles (Leigh & Egbert 1990). Sin embargo, ambos factores (latitud y altitud) generan diferentes condiciones ambientales, como suelos, temperatura, precipitación entre otros que se encuentran implícitos dentro estos dos factores y según ter Steege et al. (2003) los factores principales determinantes en los patrones de diversidad son la precipitación y la estacionalidad. Por su parte, los estudios cuantitativos de bosques montanos en parcelas permanentes en otros países de la vertiente andina (Palacios 1997, Valencia et al. 1998) han reportado una diversidad relativamente alta, el promedio de número de especies en tres hectáreas de bosques montano en Ecuador es de 131, con un rango en el número de familias que varía de 15 a 50 (Valencia et al. 1998).

La presencia de la familia Arecaceae con una sola especie (*Dictyocaryum lamarckianum*) como dominante en esta formación podría estar relacionada principalmente a factores climáticos (climas pluviales con vientos húmedos predominantes) y edáficos (suelos ácidos y bien drenados) que son determinantes en su frecuencia (Navarro 2002). Asimismo el fuerte dominio en esta parcela de *Dictyocaryum*

lamarckianum con 25.0% de IVI, indica que esta formación es un palmar yungueño con algunas especies de lauráceas desconocidas similar a lo que menciona Navarro (2002); esta formación también ha sido denominada como bosque oligárquico (Peters et al. 1989). Probablemente el presente estudio sea el primer inventario en este tipo de formación, al igual que en esta región se encuentra en los bosques montanos de varias regiones montanas de Bolivia (Navarro 2002) y en los Andes de Colombia, Venezuela, Ecuador y Perú, siendo Bolivia el límite sur en su distribución (Khan & Moussa 1994, Henderson et al. 1995).

La existencia de Lauraceae como la segunda familia importante (11.6%) es similar a lo encontrado en otras regiones de Bolivia entre 1.500-2.000 m de altitud (Vargas 1996), en los Andes de Perú entre 1.500-3.000 m (Gentry 1992) y en Ecuador entre 1.800-2.100 m (Valencia 1995, Bussmann 2001).

Diversidad de especies

La diversidad florística que muestra el bosque es $H = 2.9$ (Shannon-Wiener) y $e = 0.62$ (Pielou), por su parte el análisis de la curva especies-área muestra un incremento en el número de especies a medida que incrementa el área de muestreo, sin mostrar un punto de inflexión claro (Figura 4). Esto sugiere que la diversidad local del área es mayor a la encontrada e indica que una hectárea de muestreo es insuficiente para evaluar la diversidad del lugar y es necesario incrementar la intensidad de muestreo. Sin embargo, Romero-Saltos (2001) menciona que una mayor intensidad de muestreo no asegura la estabilidad de la curva especies-área y afirma que la estabilización de esta curva no sucede prácticamente en ningún estudio de plantas leñosas de bosques tropicales, debido principalmente a que las especies que aportan a la diversidad son especies raras y de distribución poco conocida. Otro factor que estaría influyendo en la estabilidad de la curva sería la dinámica de

sucesión que presenta el bosque y que implica el establecimiento de nuevas especies que incrementan a la diversidad.

Elementos del bosque montano y amazónico

Del conjunto de familias encontradas en el presente estudio, los elementos florísticos de origen andino-yungueño o montanos parece ser comparativamente menores frente a los elementos amazónicos. Sin embargo, se destacan algunos elementos que son característicos de bosques montanos con algunas familias que estuvieron presentes como: Actinidaceae, Clethraceae, Cunoniaceae, Podocarpaceae y Theaceae.

La familia Lauraceae presenta elementos de ambas formaciones, encontrándose la diferencia solamente al nivel de género. Los géneros *Nectandra* y *Aniba* parecen ser más característicos de formaciones amazónicas, mientras que el género *Ocotea* lo es de formaciones montanas, aunque en bosques de tierras bajas también hay una gran diversidad de especies de este género (M. Macía 2004 com. pers.).

Por otro lado, familias como Arecaceae que presenta la mayor diversidad de especies en formaciones amazónicas está representada solo por algunos elementos como *Dictyocaryum lamarckianum* y *Chamaedorea* spp., que son típicas de bosques montanos y otros como *Oenocarpus bataua* (Navarro 2002) y *Geonoma undata* (Valencia 1995) que ascienden desde las tierras bajas. De forma similar las especies de Moraceae, *Ficus cuatrecasana* y *F. maxima* que son especies de tierras bajas también se encuentran en bosques montanos (Valencia 1995). La familia Euphorbiaceae que es de origen amazónico, pero presenta especies como *Alchornea glandulosa* característica de bosques montanos (S. Beck 2003 com. pers.) y en general el comportamiento de estas especies podría atribuirse a la amplia distribución que presentan.

En este contexto, la composición florística registrada en el bosque montano de Mamacona presenta una mezcla de familias, géneros y especies de origen amazónico y montano. Dadas las características que presentan esta unidad, podría ser considerada como transicional entre ambos paisajes.

Agradecimientos

El trabajo fue subvencionado por la Fundación Nacional de Ciencias de Estados Unidos (National Science Foundation grant no. 0101775) y por el Missouri Botanical Garden (MO) a través del Fondo Taylor para Investigación Ecológica. Agradezco, además, el apoyo logístico del Herbario Nacional de Bolivia (LPB) a esta investigación que fue parte del proyecto "Inventario Florístico de los Parques Nacionales Madidi, Apolobamba y Pílon Lajas" y parte de la Tesis de Licenciatura que llevé a cabo en el Parque Nacional Madidi. Al equipo de investigadores del Proyecto por la colaboración en la toma de datos de campo e identificaciones. A S. Beck, M. Macía y R. Seidel por la colaboración en la identificación de los especímenes colectados. A P.M. Jørgensen, M. Macía, T. Killeen y N. Paniagua por sus comentarios y sugerencias a versiones preliminares.

Bibliografía

- Balslev, H., J. Luteyn, B. Øllgaard & L.B. Holm-Nielsen, 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica* 92: 37–57.
- Bascope, F. 2004. Estructura y composición florística en parcelas permanentes de un bosque montano húmedo dentro del Parque Nacional Madidi, La Paz-Bolivia. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Forestal, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. 54 p.

- Beck, S.G., T. J. Killeen & E. García. 1993. Vegetación de Bolivia. Pp. 6–23. En: T. J., Killeen, E. García & S.G. Beck. Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, La Paz. 958 p.
- Budowski, G., 1985. Distribución de especies en el bosque tropical húmedo de América a la luz de los procesos de sucesión. pp. 213–218. En: G. Budowski (ed.) La Conservación como Instrumento Para el Desarrollo. EUNED, San José.
- Bussmann, R.W. 2001. The montane forests of Reserva Biológica San Francisco (Zamora-Chinchipec, Ecuador) - vegetation zonation and natural regeneration *Die Erde* 132: 11-24.
- Calzadilla, M. 2004. Estructura y composición florística de un bosque amazónico de pie de monte. Parque Nacional-ANMI Madidi, La Paz, Bolivia. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Forestal, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. 55 p.
- Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). 1995. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forest. The New York Botanical Garden, Nueva York. 702 p.
- De Walt, S., G. Bourdy, L.R. Chavez de Michel & C. Quenevo. 1999. Ethnobotany of the Tacana: Quantitative inventories of two permanent plots of northwestern Bolivia. *Economic Botany* 53(3): 237–260.
- Gentry, A. 1992 Diversity and floristic composition of Andean forest of Peru and adjacent countries: Implications for their conservation. *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 21: 11–29.
- Gentry A. 1995. Patterns of Diversity and Floristic Composition in Neotropical Montane Forest. Pp. 103–126. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.) Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest, The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Gentry, A. & R. Ortiz. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonía Peruana. pp. 155–166. En: R. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy (eds.). Amazonía Peruana-Vegetación Húmeda Tropical en el Llano Subandino. Proyecto Amazonia Universidad de Turku (PAUT) - Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales (ONERN), Jyväskylä.
- Henderson A., G. Galeano, & R. Bernal. 1995. Palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, Nueva York. 320 p.
- Ibisch, P. L. 1996. Neotropische Epiphytendiversität—das Beispiel Bolivien. Martina Galunder Verlag, Wiehl. 357 p.
- Kahn, F. & F. Moussa. 1994. Las palmeras del Perú. Instituto Francés de Estudios Andinos (IFEA), Lima. 178 p.
- Kessler, M & S. G. Beck. 2001. Bolivia. pp. 581–622. En: M. Kappelle & A.D. Brown (eds.) Bosques Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), San José. 179 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. Cooperación Técnica, Eschborn. 335 p.
- Leigh, E. & G. Egbert. 1990. Introducción: ¿Porqué hay tantos tipos de árboles tropicales? pp. 75–112. En: E. Leigh, S. Rand & D. Windsor (eds.). Ecología de un Bosque Tropical, Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa.
- Margalef, R. 1977. Ecología. Ediciones Omega S.A., Barcelona. 951 p.
- Matteucci, D.C. & A. Colma. 1982. Metodologías para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D.C. 168 p.

- 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. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G.A.B. DaFonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y Unidades Biogeográficas. Pp. 2–491. En: G. Navarro & M. Maldonado (eds.). *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro de Ecología Simón I. Patiño-Departamento de Difusión, Cochabamba.
- Odum, E. P. 1983. *Ecología*. Editorial Interamericana. 3^{ra} ed., México DF. 201 p.
- Palacios, W. 1997. Composición, estructura y dinamismo de una hectárea de bosque en la Reserva Florística El Chuncho, Napo, Ecuador. Pp 299–303, En: P.A. Mena, A. Soldi, R. Alarcón, C. Chiriboga & L. Suárez (eds.) *Estudios Biológicos para la Conservación. Diversidad, Ecología y Etnobiología*. Ecociencia, Quito.
- Parker, A. & B. Bailey. 1991. A biological assessment of the Alto Madidi region and adjacent areas of NW-Bolivia. *RAP Working Papers* 1: 14–104.
- Phillips, O. & J. Miller, 2002. *Global Patterns of Plant Diversity: Alwyn H. Gentry's Forest transect Data Set*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 89: i–xvi, 1–319.
- Peters, C.M, M.J. Balick, F. Kahn & A.B. Anderson. 1989. Oligarchic forests of economic plants in Amazonia: Utilization and conservation of an important Tropical resource. *Conservation Biology* 3: 341–349.
- Ribera, M.O., M. Liberman, S.G. Beck & M. Moraes. 1996. Vegetación de Bolivia. Pp. 169–222. En: K. Mihotek. *Comunidades, Territorios indígenas y Biodiversidad en Bolivia*. CIMAR, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz.
- Romero-Saltos, H., Valencia R. & M.J. Macía. 2001. Patrones de diversidad y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuni y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonia Ecuatoriana. En: J.F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto, R. Valencia (eds.). *Evaluación de Recursos no Maderables en la Amazonia Noroccidental*. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Seidel, R. 1995. Inventario de los árboles en tres parcelas de bosque primario en la Serranía de Marimonos, Alto Beni. *Ecología en Bolivia* 25: 1–35.
- Smith, D.N. & T.J. Killeen. 1998. A comparison of the structure and composition of montane and lowland tropical forest in the serranía Pilón Lajas, Beni, Bolivia. pp. 681–700. En: F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean*. Man and the Biosphere Series 21, UNESCO, París.
- Suárez, R. 2000. Compendio de geología de Bolivia. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos (YPFB)* 1: 1-213.
- ter Steege Hans, N. Pitman, D. Sabatier, H. Castellanos, P Van Der Hout, D. C. Daly, M. Silveira, O. Phillips, R. Vasquez, T. Van Andel, J. Duivenvoorden, A. Adalardo de Oliveira, R. Ek, R. Lilwah, R. Thomas, J. Van Essen, C. Baider, P. Maas, S. Mori, J. Terborgh, P. Núñez Vargas, H. Mogollón & W. Morawetz. 2003. A spatial model of tree diversity and density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
- Valencia, R. 1995. Composition and structure of de Andean forest fragment in eastern Ecuador. Pp. 239–250. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.)

- Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Valencia, R., H. Balslev, W. Palacios, D. Neill, C. Josse, M. Tirado & F. Skov. 1998. Diversity and family composition of trees in different regions of Ecuador: a sample of 18 one-hectare plots. Pp 569–584. En F. Dallmeier and J. A. Comiskey (eds.). Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring. Man and the Biosphere Series 21. Unesco and The Parthenon Publishing Group. Carnforth.
- 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.
- Vargas, I., T. Centurión & M. Saldías. 1994. Parcela permanente de investigación de la Reserva de Vida Silvestre Ríos Blanco y Negro. Revista de la Sociedad de Estudios Botánicos. Santa Cruz. 1(1): 9–32.

Anexo 1: Resumen de las características de abundancia absoluta, frecuencia absoluta, área basal e índice de valor de importancia (IVI) del bosque húmedo montano de Mamacona, región de Madidi.

Taxon	Abundancia absoluta	Frecuencia absoluta	Área Basal (m ²)	Indice de Valor de Importancia IVI (%)
ACTINIDACEAE				
<i>Saurauia peruviana</i> Buscal.	2	2	0.08	0.34
ANNONACEAE				
<i>Guatteria lasiocalyx</i> R.E. Fr.	2	1	0.06	0.23
<i>Rollinia boliviana</i> R.E. Fr.	3	3	0.18	0.56
ARALIACEAE				
<i>Dendropanax boliviana</i> Gand.	3	2	0.04	0.34
ARECACEAE				
<i>Chamaedorea</i> sp(1) Willd.	1	1	0.01	0.14
<i>Dictyocaryum lamarckianum</i> (Mart.) H. Wendl.	333	24	10.65	25.04
BORAGINACEAE				
<i>Cordia bicolor</i> A. DC.	5	4	0.26	0.79
<i>Cordia expansa</i> Lingelsh.	2	2	0.23	0.48
BURSERACEAE				
<i>Protium</i> aff. <i>altsonii</i> Sandwith	30	18	1.89	4.56
<i>Protium</i> sp(1) Burm. f.	5	5	0.11	0.75
CECROPIACEAE				
<i>Cecropia angustifolia</i> Tre 4cul	10	7	0.51	1.50
CHRYSOBALANACEAE				
<i>Hirtella triandra</i> Sw.	18	13	0.91	2.72
CLETHRACEAE				
<i>Clethra elongata</i> Rusby	12	10	0.74	2.06
CLUSIACEAE				
<i>Clusia amazonica</i> Planch. & Triana	1	1	0.01	0.14
CUNONIACEAE				
<i>Weinmannia pinnata</i> L.	21	15	1.00	3.10
CYATHEACEAE				
<i>Alsophila erinacea</i> (H. Karst.) D.S. Conant	1	1	0.01	0.14
<i>Cyathea caracasana</i> (Klotzsch) Domin	66	20	0.96	5.26
<i>Cyathea pungens</i> (Willd.) Domin	1	1	0.01	0.14
ELAEOCARPACEAE				
<i>Sloanea gracilis</i> Uittien	4	4	0.34	0.84
EUPHORBIACEAE				
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	72	24	1.56	6.41

Taxon	Abundancia absoluta	Frecuencia absoluta	Área Basal (m2)	Indice de Valor de Importancia IVI (%)
<i>Acalypha benensis</i> Britton ex Rusby	1	1	0.02	0.15
<i>Croton rusbyi</i> Britton ex Rusby	2	2	0.02	0.28
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i> (Baill.) Ducke	3	3	0.23	0.60
<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemao	1	1	0.01	0.14
<i>Hieronyma moritziana</i> Pax & K. Hoffm.	31	15	1.89	4.32
<i>Richeria</i> sp(1) Vahl	3	3	0.10	0.48
<i>Richeria</i> sp(2) Vahl	1	1	0.19	0.31
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	1	1	0.07	0.19
FABACEAE				
<i>Dalbergia tomentosa</i> Vogel	1	1	0.01	0.14
<i>Inga striata</i> Willd.	6	6	0.13	0.89
<i>Inga semialata</i> (Vell.) Mart.	1	1	0.02	0.15
<i>Inga rugosa</i> Rusby	1	1	0.01	0.14
<i>Inga</i> sp(1) Mill.	2	2	0.02	0.28
FLACOURTIACEAE				
<i>Casearia nigricolor</i> Sleumer	1	1	0.03	0.16
LABIATAE				
<i>Hyptidendron arboreum</i> (Benth. in A. DC.) Harley	1	1	0.02	0.14
LAURACEAE				
<i>Aniba</i> sp(1) Aubl.	1	1	0.01	0.14
<i>Endlicheria</i> sp(1) Nees	5	5	0.13	0.77
<i>Endlicheria</i> sp(2) Nees	2	2	0.07	0.32
<i>Endlicheria</i> sp(3) Nees	4	4	0.11	0.62
<i>Endlicheria</i> sp(4) Nees	1	1	0.02	0.15
<i>Endlicheria</i> sp(5) Nees	1	1	0.02	0.15
<i>Endlicheria</i> sp(6) Nees	1	1	0.03	0.16
<i>Nectandra</i> aff. <i>cissiflora</i> Nees	1	1	0.04	0.17
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	7	4	0.26	0.87
<i>Nectandra</i> aff. <i>utilis</i> Rohwer	1	1	0.01	0.14
<i>Nectandra</i> sp(1) Rol. ex Rottb.	7	7	0.15	1.05
<i>Nectandra</i> sp(2) Rol. ex Rottb.	4	3	0.14	0.56
<i>Nectandra</i> sp(3) Rol. ex Rottb.	2	2	0.09	0.34
<i>Nectandra</i> sp(4) Rol. ex Rottb.	1	1	0.03	0.16
<i>Nectandra</i> sp(5) Rol. ex Rottb.	1	1	0.02	0.15
LAUR sp(1)	1	1	0.07	0.20
<i>Ocotea</i> sp(1) Aubl.	1	1	0.15	0.27

Taxon	Abundancia absoluta	Frecuencia absoluta	Área Basal (m2)	Indice de Valor de Importancia IVI (%)
<i>Ocotea</i> sp(2) Aubl.	1	1	0.02	0.15
<i>Ocotea</i> sp(3) Aubl.	1	1	0.02	0.15
<i>Ocotea</i> sp(4) Aubl.	2	2	0.17	0.42
<i>Ocotea</i> sp(5) Aubl.	1	1	0.02	0.14
<i>Ocotea</i> sp(6) Aubl.	1	1	0.02	0.15
<i>Ocotea</i> sp(7) Aubl.	2	1	0.19	0.34
<i>Pleurothyrium cuneifolium</i> Nees	1	1	0.08	0.20
MAGNOLIACEAE				
<i>Talauma boliviana</i> M. Nee	1	1	0.04	0.17
MELASTOMATACEAE				
<i>Miconia bangii</i> Cogn.	1	1	0.01	0.14
<i>Miconia centrodesma</i> Naudin	18	12	0.21	1.97
<i>Miconia punctata</i> (Desr.) D. Don ex DC.	1	1	0.01	0.14
<i>Miconia splendens</i> (Sw.) Griseb.	7	5	0.08	0.80
<i>Topobea multiflora</i> (D. Don) Triana	3	3	0.23	0.60
MELIACEAE				
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	12	6	1.76	2.65
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	1	1	0.04	0.17
<i>Trichilia inaequilatera</i> T.D. Penn.	1	1	0.03	0.16
MONINMIACEAE				
<i>Mollinedia caloneura</i> Perkins	3	3	0.04	0.43
MORACEAE				
<i>Brosimum</i> sp(1) Sw.	2	2	0.12	0.37
<i>Ficus cuatrecasana</i> Dugand	2	2	0.07	0.32
<i>Ficus guianensis</i> Desv. ex Ham.	1	1	0.52	0.61
<i>Ficus mathewsii</i> (Miq.) Miq.	1	1	0.09	0.22
<i>Ficus maxima</i> Mill.	1	1	0.01	0.14
<i>Ficus subandina</i> Dugand	2	2	0.61	0.82
<i>Ficus trigona</i> L. f.	2	2	0.31	0.55
<i>Ficus</i> sp(1) L.	1	1	0.01	0.14
<i>Helicostylis towarensis</i> (Klotzsch & H. Karst.) C.C. Berg	22	15	0.60	2.76
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Tre 4cul	1	1	0.02	0.15
MYRTACEAE				
<i>Calyptantes lanceolata</i> O.Berg.	1	1	0.05	0.17
<i>Myrcia</i> sp(1) DC. ex Guill.	1	1	0.03	0.16
<i>Myrcia</i> sp(2) DC. ex Guill.	1	1	0.03	0.16
<i>Siphoneugena occidentalis</i> D. Legrand	1	1	0.12	0.24
PODOCARPACEAE				
<i>Podocarpus oleifolius</i> D. Don ex Lamb.	6	5	0.97	1.59

Taxon	Abundancia absoluta	Frecuencia absoluta (m2)	Área Basal de Importancia IVI (%)	Indice de Valor
ROSACEAE				
<i>Prunus integrifolia</i> (C. Presl) Walp.	3	3	0.16	0.54
RUBIACEAE				
<i>Elaeagia</i> sp(1) Wedd.	22	16	0.67	2.92
<i>Faramea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	1	1	0.02	0.14
<i>Ladenbergia oblongifolia</i> (Humb. ex Mutis) L. Andersson	2	1	0.10	0.27
<i>Psychotria capitata</i> Ruiz & Pav.	1	1	0.02	0.15
<i>Palicourea flavifolia</i> (Rusby) Standl.	1	1	0.01	0.14
<i>Psychotria</i> sp(1) L.	1	1	0.01	0.14
<i>Warscewiczia</i> sp(1) Klotzsch	1	1	0.02	0.15
SABIACEAE				
<i>Meliosma frondosa</i> Cuatrec. & Idrobo	1	1	0.04	0.17
SAPINDACEAE				
<i>Talisia</i> sp(1) Aubl.	1	1	0.05	0.18
<i>Toulicia</i> sp(1) Aubl.	1	1	0.04	0.16
<i>Toulicia</i> sp(2) Aubl.	1	1	0.01	0.14
SAPOTACEAE				
<i>Ecclinusa</i> sp(1) Mart.	2	2	0.05	0.31
<i>Pouteria hispida</i> Eyma	3	3	0.10	0.48
<i>Pouteria</i> sp(1) Aubl.	2	2	0.03	0.29
<i>Pouteria</i> sp(2) Aubl.	1	1	0.08	0.20
THEACEAE				
<i>Gordonia</i> aff. <i>fruticosa</i> (Schrad.) H. Keng	20	14	2.66	4.53
VOCHYSIACEAE				
<i>Vochysia haenkeana</i> Mart.	1	1	0.05	0.18