

Estructura de las comunidades de árboles en el límite sur de la Amazonía occidental: Manu y Madidi

Miles R. Silman¹, Alejandro Araujo-Murakami², Dunia H. Urrego³,
Mark B. Bush³ & Honorio Pariamo⁴

¹Department of Biology, Box 7325 Reynolda Station, Wake Forest University,
Winston-Salem NC 27109-7325, USA, silmanmr@wfu.edu

²Missouri Botanical Garden y Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología,
Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077, La Paz, Bolivia,
araujomurakami@hotmail.com, lpb.madidi@accelerate.com

³Department of Biological Sciences, Florida Institute of Technology,
150 West University Boulevard. Melbourne, FL 32901-6975 USA

⁴San José de Uchupiamonas, Provincia Iturrealde, La Paz – Bolivia.

Resumen

Los patrones de distribución de árboles en la Amazonía occidental aun continúan en una controversial discusión. Las comunidades boscosas ¿son ampliamente similares a lo largo de la Amazonía o están marcadas por una alta diversidad beta cambiante de sitio a sitio? ¿Cómo disminuye la diversidad a lo largo de un gradiente latitudinal y cómo varía la composición de especies a lo largo del gradiente de diversidad? En este estudio se comparó una red de parcelas o inventarios de árboles bien caracterizados e instalados en el Parque Nacional Manu (Perú) con una parcela de una hectárea instalada en Chalalan, próxima al Río Tuichi en el Parque Nacional Madidi (Bolivia). La diversidad disminuyó en un 32 % por encima de los 4° de latitud de separación entre las áreas de estudio, similar al cambio registrado en la diversidad de árboles en las parcelas de la Amazonía occidental a los 12° S del ecuador, pero en un tercio de distancia. La composición de especies y familias en ambos sitios resultó similar, pero en Chalalan - siendo un sitio de tierra firme - mostró una mezcla de las especies de tierra firme e inundable encontradas en el Manu. Asimismo especies consideradas comunes en Manu registraron un aumento en abundancia desproporcional en Chalalan, lo que genera una exclusión de las especies más raras en el sitio.

Palabras clave: Madidi (Bolivia), Manu (Peru), SW Amazonía, Distribución de árboles, Estructura y composición.

Abstract

Patterns of tree distribution in the western Amazon remain controversial. Are forest communities broadly similar across vast expanses of the Amazon, or are they marked by high beta diversity and changeable from site to site? What is the pattern of diversity decrease with latitude, and how does species composition change across the diversity gradient? Here we compare a well-characterized network of tree plots—those of Manu National Park—with a hectare at Chalalan on the Rio Tuichi in Madidi National Park. Diversity decreased 32% over the ~4 degrees of latitude separating the plots, similar to the change in diversity among western Amazonian tree plots from the equator to

12 degrees S, but in 1/3 the distance. Both species and familial composition at the two sites was similar, but the Chalalan terra firme site showed a mix of species found in terra firme and floodplain forest in Manu. Species considered common at Manu took up a disproportionate number of stems in the Chalalan hectare to the exclusion of rarer species. Results show that diversity decreases rapidly south of ~12 degrees in the SW Amazon, and that the decrease in diversity falls disproportionately on the rarer species.

Key words: Madidi (Bolivia), Manu (Peru), SW Amazonia, Tree distribution, Structure and composition.

Introducción

La disminución de la diversidad de especies en relación al incremento de la latitud es uno de los modelos o patrones de diversidad más fuertes y conocidos. Aun cuando los cambios en la diversidad de especies en relación a la latitud están relativamente bien caracterizados (Gentry 1988 a, b), los cambios en la composición de especies son muy poco conocidos (Duivenvoorden 1996, Duivenvoorden & Lips 1998). Sin embargo, la diversidad de especies es el simple resultado de la superposición de rangos de distribución y de abundancias relativas de las especies. ¿Se reduce la diversidad porque los árboles de todas las clases de abundancia desaparecen de igual forma, resultando en que la composición no cambia mucho? O ¿será porque las especies con elevada abundancia y amplia distribución-oligárquicas *sensu* Pitman *et al.* (1999) – persisten, mientras que las especies raras se pierden de la matriz de las especies comunes?

El bosque de la Amazonía occidental está caracterizado por tener una amplia similitud en especies arbóreas dominantes en una hectárea, inclusive si la diversidad es reducida aproximadamente en un 30% (Pitman *et al.* 2001, 2002). La hipótesis de la disminución de la diversidad de especies incluye explicaciones históricas (Mayle *et al.* 2000), ecológicas (Clinebell *et al.* 1995, ter Steege *et al.* 2000, 2003) y artefactos (ter Steege *et al.* 2003). Los cambios en la diversidad alfa pueden ser el resultado de la disminución de especies en una región o el

simple incremento de la abundancia de las especies comunes, lo que puede disminuir dentro de la parcela o incrementarse a través de la misma (Condit *et al.* 1996).

Aquí comparamos la diversidad de especies y la estructura del bosque en el límite sur de la Amazonía occidental. Consideramos una red de parcelas del Parque Nacional Manu (Perú) y una parcela instalada en Chalalán en el Parque Nacional Madidi (Bolivia), que comparamos en términos de diversidad y abundancia relativa de especies. Nos preguntamos si el patrón de disminución de especies entre Manu y Chalalan está determinado por pérdidas imprevisibles en la abundancia de todas las especies o estas pérdidas de diversidad se concentran simplemente en la disminución de las especies raras.

Área de estudio

Ambos inventarios fueron realizados dentro de los 100 km de la base de los Andes entre 11°-16° S en Perú y Bolivia. Los datos del Manu fueron obtenidos de parcelas permanentes de muestreo localizadas en dos grandes formaciones geomorfológicas. Las parcelas de tierra firme han sido ubicadas en terrenos no inundables, que se encuentran fuera del cinturón meándrico del Holoceno Tardío del río Manu y cuyos suelos son derivados de los depósitos aluviales del Pleistoceno y presentan un pH ~4 (Mazer 1996). Las parcelas del plano inundable fueron instaladas en terrazas elevadas del meandro del cinturón holocénico

tardío del Río Manu, inundándose solamente en períodos de 1-3 días cada pocas décadas. Estas comunidades de bosques están en el aluvión neutral, los estudios de ^{14}C han mostrado que la zona excede a los 400 años de antigüedad (Silman datos no publicados). La red de inventarios del Manu consiste en nueve parcelas de tierra firme que totalizan 8.875 ha y seis parcelas en tierras inundables en un total de 12.4 ha, que han sido instaladas con anterioridad por J. Terborgh y P. Núñez (ver Terborgh *et al.* 1996 y Pitman *et al.* 1999).

El inventario del Parque Nacional Madidi fue realizado en elevadas terrazas aluviales del Pleistoceno tardío en el margen derecho del Río Tuichi (afluente del Beni). Los datos del análisis de radiocarbono mostraron que la Laguna Chalalan adyacente se formó hace 15.000 años, lo que apoya la idea de que las terrazas aluviales han sido formadas durante la interglaciación de los Andes, hacia el final del Pleistoceno.

Los suelos de la parcela de Chalalan tienen un pH de 5.9-6.9 con una textura que va de franco a franco limoso. Este sector tiene una precipitación estimada de 2.000 mm y presenta temperaturas promedio que oscilan entre 22-26°C hasta con dos meses de aridez (Ribera *et al.* 1996, Mueller *et al.* 2002).

Metodología

Los inventarios en todos los sitios consisten en parcelas de 1-2.25 ha, donde se han evaluados todos los individuos con diámetro a la altura del pecho medida a 1.3 m desde el suelo (DAP) e \bullet 10 cm. Asimismo cada individuo ha sido codificado, medido e identificado hasta el nivel de especie en la medida de lo posible. En cada parcela se han colectado especímenes testigo de todas las especies presentes. Los especímenes del Manu han sido depositados en el Herbario de Cuzco (CUZ) y los de Chalalan (Madidi) han sido depositados en el Herbario Nacional de Bolivia (LPB). En Chalalan se ha instalado una parcela de 1 ha (100 x 100 m) seleccionando

el sitio al azar, aproximadamente a 0.5 km al NO de la Laguna Chalalan. El sitio de la parcela incluía una ladera moderada y una terraza amplia.

En cada parcela se ha registrado el número de individuos, número de especies y se ha calculado la diversidad alfa de Fisher (medida de diversidad independiente del número de individuos), que permite una fácil comparación entre muestras o parcelas. Luego usamos un resumen de datos de las parcelas para comparar la diversidad y la estructura de la comunidad entre la red de parcelas instaladas en el Manu y la parcela de Chalalan. Para las comparaciones cuantitativas solo los taxa con sinonimia definida han sido incluidos, asimismo 30 taxa representadas por 64 individuos no han sido correlacionadas entre sitios, principalmente de especies de la familia Lauraceae por su difícil identificación.

Resultados y discusión

En la parcela (1 ha) inventariada en Chalalan se registraron 702 individuos pertenecientes a 118 especies y 43 familias (ver apéndice 1), totalizando un área basal de 38.8 m²/ha. La diversidad alfa medida por el índice de Fisher fue de 40.6. La especie *Iriartea deltoidea* (Arecaceae) fue dominante en la mayoría de las parcelas del bosque amazónico occidental, siendo ésta en Chalalan la especie más numerosa con 265 individuos, seguida por *Otoba parvifolia* (Myristicaceae; 34 individuos), *Quararibea wittii* (Bombacaceae s.l.; con 20), *Pachira cf. insignis* (Bombacaceae s.l.; con 19), y *Celtis schippii* (Ulmaceae; con 18). Todas estas especies, excepto *Pachira cf. insignis*, fueron dominantes en rangos similares, tanto en los bosques de tierra firme como en las tierras del plano inundable del Manu, (tabla 1). De hecho, incluso los números actuales por hectárea son casi iguales, a excepción del número inusualmente alto para *Iriartea deltoidea* en Chalalan. Las colectas realizadas de la especie boliviana *Pachira cf. insignis* son similares a los árboles identificados

provisionalmente como *Bombacopsis* PN16027 en la tierra firme del Manu, siendo que probablemente se trate de la misma especie.

Excepcionalmente diez taxa bien identificados en Chalalan, pero ausentes en las parcelas de tierra firme del Manu han sido registrados en otras parcelas de la red instalada en el Manu. Con excepción de *Pentaplaris davidsmithii* (Tiliaceae) una especie endémica para Bolivia, que es común en la parcela de Chalalan (nueve individuos).

Generalmente los taxa registrados en ambos sitios (Manu y Chalalan) presentaron densidades mucho más altas en Chalalan (Figuras 1 y 2), lo que puede estar principalmente asociado a la relativa baja diversidad de especies. Las especies que se encuentran por debajo de la curva - aquellas que fueron mucho más abundantes en Chalalan que en el bosque de tierra firme de Manu - fueron igualmente abundantes en los bosques del plano inundable de Manu, siendo la abundancia no muy alta de estas especies en la tierra firme. De hecho, la composición de

Chalalan fue una mezcla de las especies dominantes en el bosque del plano inundable con las especies presentes en el bosque de tierra firme del Manu (Tabla 1).

Las familias dominantes en las parcelas fueron *Arecaceae* (310 individuos), *Bombacaceae sensu lato* (41), *Myristicaceae* (40), *Moraceae* (37) y *Flacourtiaceae* (33). Las familias con más especies fueron *Moraceae* (10 especies), *Lauraceae* (10), *Arecaceae* (7), *Euphorbiaceae* (7), y *Fabaceae* (7).

Comparaciones de la diversidad

La diversidad en términos del número absoluto de especies y según el índice de la diversidad alfa de Fisher ha sido más baja en la parcela de Chalalan, que las registradas tanto en las parcelas de tierra firme como de tierras inundables del Manu (figura 3). Con excepción de una parcela en tierras inundables del Manu (Otorongo), que estuvo representada por una densidad excepcional de *Iriartea deltoidea*. Cuando comparamos con una muestra más

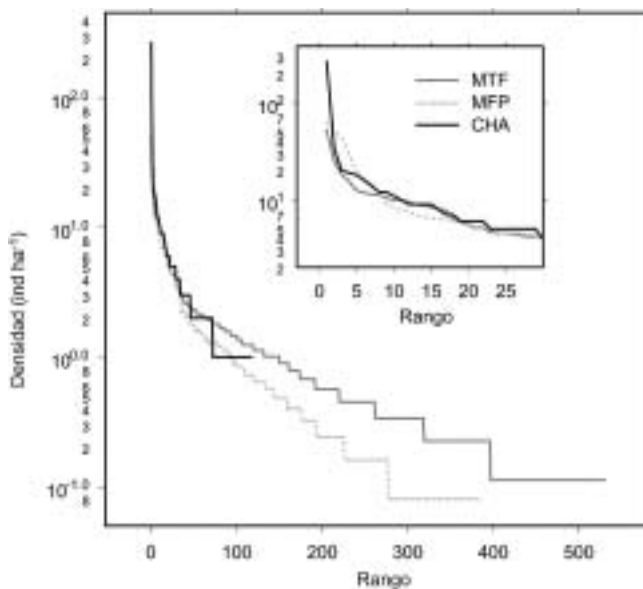


Fig. 1: Curva de dominancia-diversidad para Chalalan, plano inundable de Manu y tierra firme de Manu. El recuadro muestra patrones para las especies más comunes.

amplia de las parcelas del Madre de Dios (Perú), la parcela de Chalalan todavía presenta la diversidad más baja, pero ha sido similar a las parcelas cercanas a la frontera boliviana a lo largo del Río Acre y del Río Madre de Dios en cuanto al número de especies (J. Terborgh, O. Phillips datos no publicados).

Comparación de la composición comunitaria

Mientras que la hectárea de Chalalan tenía en promedio solamente 2/3 del número de especies presentes en los bosques de tierra firme del Manu (176 spp. contra. 118 spp.), las abundancias relativas de especies en la parcela de Chalalan fueron ampliamente similares a las del Manu (Figura 2). Las diferencias visibles fueron las siguientes: ausencia en la red de parcelas del Manu de la especie arbórea boliviana *Pentaplaris davidsmithii* (Tiliaceae s.l.) muy común en el pie de monte andino y presente en la parcela de Chalalan. La otra diferencia fue la baja abundancia de árboles de

los géneros *Rinorea* y *Leonia* (Violaceae) y de la especie *Theobroma cacao* (Sterculiaceae s.l.), en Chalalan, que a su vez fueron abundantes en el Manu y comunes en los bosques occidentales de la Amazonía. Los diez taxa bien identificados presentes en Chalalan y que no se han registrado en las parcelas de tierra firme del Manu, han sido registrados en otras parcelas de la red del Manu, con excepción de *Pentaplaris davidsmithii*.

Generalmente, los taxa compartidos entre Manu y Chalalan tenían densidades mucho más altas en la parcela de Chalalan (Figura 2), asociado principalmente a la baja diversidad de especies en la zona. Las diferencias encontradas dentro de la tendencia general fueron determinadas por aquellos taxa que resultaron muy abundantes en el bosque de tierras inundables del Manu, pero que no eran abundantes en el bosque de tierra firme del Manu. De hecho, la composición de Chalalan ha sido una mezcla de las especies dominantes de los bosques del plano inundable con las especies presentes en los bosques de tierra firme del Manu.

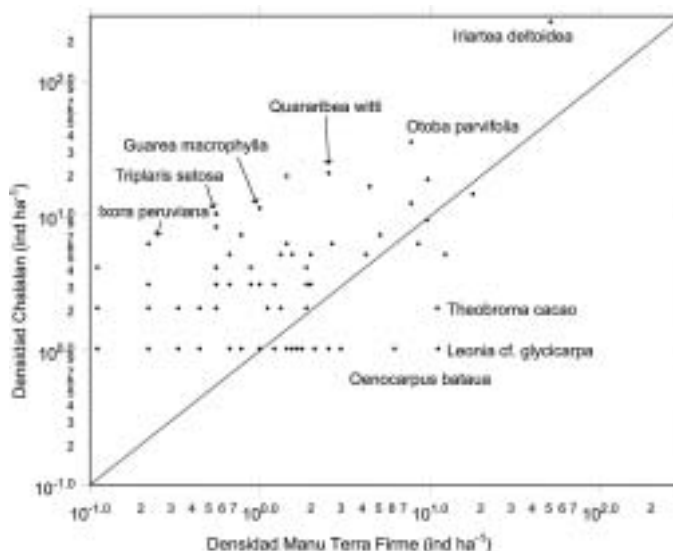


Fig. 2: Densidad paisajística para especies en tierra firme de Chalalan y Manu. La línea representa las densidades iguales en ambos sitios. Las especies que muestran preferencias significativas están mencionadas en la figura.

Tabla 1: Veinte especies más abundantes en términos de densidad de paisaje en Manu y Chalalán.

Manu Tierra Firme (8.875 ha)			Manu Plano Inundable (12.4 ha)			Chalalán Alto Plano Inundable (1 ha)		
Familia	Especies	Familia	Especies	Familia	Especies			
Arecaceae	<i>Iriartea deltoidea</i>	Arecaceae	<i>Iriartea deltoidea</i>	Arecaceae	<i>Iriartea deltoidea</i>			
Violaceae	<i>Rinorea guianensis</i>	Arecaceae	<i>Astrocaryum murumuru</i>	Myristicaceae	<i>Otoba parvifolia</i>			
Arecaceae	<i>Astrocaryum murumuru</i>	Myristicaceae	<i>Otoba parvifolia</i>	Bombacaceae	<i>Quararibea wittii</i>			
Moraceae	<i>Pseudolmedia laevis</i>	Bombacaceae	<i>Quararibea wittii</i>	Bombacaceae	<i>Pachira cf insignis</i>			
Euphorbeaceae	<i>Pausandra trianae</i>	Arecaceae	<i>Attalea butyracea</i>	Ulmaceae	<i>Celtis schippii</i>			
Violaceae	<i>Leonia glycyarpa</i>	Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i>	Flacourtiaceae	<i>Lunania parviflora</i>			
Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i>	Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i>	Arecaceae	<i>Astrocaryum murumuru</i>			
Fabaceae	<i>Tachigali polyphylla</i>	Moraceae	<i>Pseudolmedia laevis</i>	Arecaceae	<i>Socratea exorrhiza</i>			
Ulmaceae	<i>Celtis schippii</i>	Fabaceae	<i>Lonchocarpus spiciflorus</i>	Flacourtiaceae	<i>Hasseltia floribunda</i>			
Arecaceae	<i>Attalea butyracea</i>	Euphorbeaceae	<i>Drypetes amazonica</i>	Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i>			
Moraceae	<i>Pseudolmedia laevigata</i>	Annonaceae	<i>Oxandra acuminata</i>	Polygonaceae	<i>Triplaris setosa</i>			
Moraceae	<i>Pseudolmedia macrophylla</i>	Ulmaceae	<i>Celtis schippii</i>	Arecaceae	<i>Attalea phalerata</i>			
Arecaceae	<i>Euterpe precatoria</i>	Sapotaceae	<i>Pouteria ephedrantha</i>	Chrysobalanaceae	<i>Licania oblongifolia</i>			
Myristicaceae	<i>Viola calophylla</i>	Annonaceae	<i>Pseudomalmea dichina</i>	Sapindaceae	<i>Allophylus punctatus</i>			
Myristicaceae	<i>Otoba parvifolia</i>	Annonaceae	<i>Ruizodendron ovale</i>	Tiliaceae	<i>Pentaplaris davidsmithii</i>			
Arecaceae	<i>Socratea exorrhiza</i>	Violaceae	<i>Leonia glycyarpa</i>	Lecythidaceae	<i>Eschweilera andina</i>			
Arecaceae	<i>Oenocarpus bataua</i>	Bombacaceae	<i>Matisia cordata</i>	Annonaceae	<i>Unonopsis floribunda</i>			
Monimiaceae	<i>Siparuna decipiens</i>	Moraceae	<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	<i>Sorocea briquetii</i>			
Euphorbeaceae	<i>Mabea maynensis</i>	Iacinaceae	<i>Catalpa venezuelana</i>	Arecaceae	<i>Euterpe precatoria</i>			
Tiliaceae	<i>Apeiba aspera</i>	Flacourtiaceae	<i>Lunania parviflora</i>	Bursaceae	<i>Tetragastris altissima</i>			

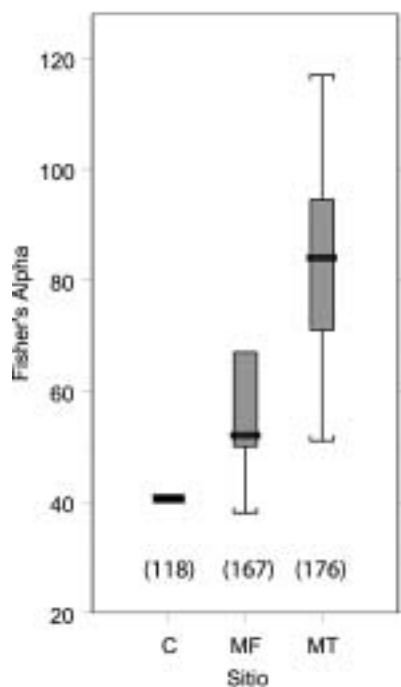


Fig. 3: Estimaciones de alfa (Fisher) para Chalalan, plano inundable de Manu y tierra firme de Manu. Los números en paréntesis son promedios de diversidad por hectárea.

A nivel de familia y en términos del número relativo de especies y del número relativo de individuos por familia, las parcelas de Chalalan han sido muy similares a la red de parcelas del Manu (Figura 4). El patrón del número de especies por familia no muestra diferencias significativas entre la hectárea de Chalalan y las parcelas de tierra firme e inundable en el Manu (L.R. $\chi^2_{63, 584 \text{ d.f.}} = 69.9$, $p = 0.26$ para la comparación con tierra firme; L.R. $\chi^2_{60, 439 \text{ d.f.}} = 77.3$, $p = 0.07$ para la comparación con tierra inundable). Sorprende de forma particular la ausencia de diferencia entre las muestras, considerando el poder que tiene esta prueba para mostrar diferencias insignificantes en procesos biológicos.

La diferencia en individuos por familia entre Chalalan y Manu fue altamente significativa

(L.R. $\chi^2_{63, 6000 \text{ d.f.}} = 535$, $p < 0.001$; tabla 2). La diferencia más visible se basa en la abundancia de los individuos de *Arecaceae* que presentaron el 44% de todos los tallos en Chalalan, particularmente *Iriartea deltoidea*, la cual corresponde al 37% de los fustes presentes en la parcela. La familia *Sabiaceae*, alcanza su diversidad más alta en bosques montanos y es particularmente abundante en Chalalan, junto *Dichapetalaceae* (*Tapura juruana*) y *Polygonaceae* (*Triplaris americana*, la planta de las hormigas), siendo comunes en el Manu, son sin embargo muy abundantes en Chalalan.

Además de la abundancia menor de lo esperado para las *Violaceae*, las *Fabaceae* han sido menos abundantes de lo previsto para Chalalan, principalmente debido al déficit de individuos y especies del género *Inga*, de amplia distribución amazónica, la cual presento solamente diez individuos en cuatro especies en Chalalan, comparado a los 74 individuos de 11 especies en Manu. *Euphorbiaceae* y *Bombacaceae* s.l. han sido también menos abundantes que lo esperado, aunque en menor grado.

Sin embargo, algo más llamativo que las diferencias encontradas entre ambos sitios estudiados ha sido la similitud en la abundancia a nivel de familias. Las *Annonaceae* y las otras 60 familias raras presentes en Chalalan registraron abundancias similares a las esperadas, según las predicciones realizadas a 500 km al norte en la comunidad del Manu (ver también Smith & Killeen 1994).

Se observa una fuerte correlación entre la abundancia de individuos en diferentes familias entre el bosque de tierra firme del Manu y Chalalan ($r_{\text{spearman}} = 0.71$, $p < 0.0001$), esta correlación ha sido tan alta como la encontrada entre los muestreo en bosques inundables y zonas adyacentes a pocos kilómetros de tierra firme dentro del Parque Nacional de Manu ($r_{\text{spearman}} = 0.78$, $p < 0.0001$). De hecho, se observa una correlación mucho menor entre cada una de las hectáreas analizadas en el bosque de tierra firme del Parque Nacional de Manu con

el resto de tierra firme muestreada, que la encontrada entre la abundancia a nivel de las familias presentes en la parcela analizada de Chalalan. Ahora si analizamos el número de especies por familia, de nuevo Chalalan está fuertemente correlacionada con Manu ($r_{\text{spearman}}=0.68$, $p<0.0001$), pero las tierras inundables y el bosque de tierra firme del Manu están altamente correlacionados ($r_{\text{spearman}}=0.89$, $p<0.0001$), reflejando principalmente su elevada diversidad de especies.

Conclusiones

Aún cuando disminuya de forma importante la diversidad entre Manu y Chalalan, sigue siendo similar la estructura de las comunidades boscosas, tanto a nivel de especie como de familia. A pesar que la disminución proporcional en la diversidad de especies sobre los 3° de latitud que separan a las parcelas de Chalalan y las del Manu es mayor que la

determinada sobre los 12° de latitud que separaban a Yasuni (Ecuador) de Manu (Perú).

El número absoluto de las especies perdidas por hectárea entre Manu y Chalalan fue de 58, valor muy cercano a las 63 perdidas entre Yasuni y Manu, pero sobre sí de la distancia. Esto indica una acelerada tasa absoluta de pérdida de especies, que oscila alrededor a las 30 especies por grado de latitud. Se esperaría entonces que los bosques amazónicos alcanzarán diversidades asociadas a los bosques templados en la latitudes cercanas a los 20°S en la región occidental de Sur América.

En términos de riqueza de especies, las parcelas de los bosques de tierra firme del Manu son en promedio 1.49 veces más diversas que el bosque de Chalalan. Esta disminución de riqueza de especies de Manu a Chalalan es levemente mayor que la diferencia encontrada en riqueza de especies en los bosques neotropicales más diversos del Ecuador y del Manu (1.37x, Pitman *et al.* 2001), presentándose esta reducción de especies de Manu a Chalalan sobre los ~ 3° de latitud en vez de los ~12° de

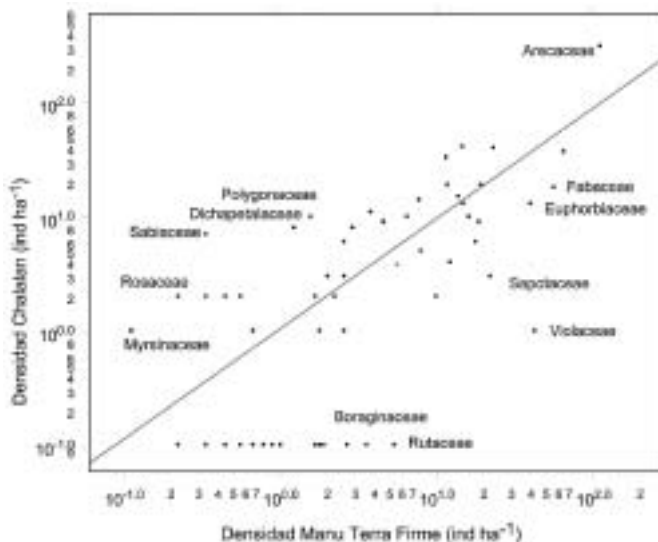


Fig. 4: Densidad paisajística para individuos en familias de tierra firme de Chalalan y Manu. La línea representa densidades iguales en ambos sitios. Las familias con preferencias significativas están mencionadas en la figura.

Tabla 2: Tendencia del número de individuos según las expectativas generadas en las familias presentes en Chalalan según los datos de las parcelas del Manu. El número de especies por familia en Chalalan no presenta diferencias significativas a las esperadas, basándose en los patrones de diversidad de la red de parcelas del Manu.

Número de individuos	Chalalan vs. tierra firme - Manu	Chalalan vs. tierras inundables- Manu
Numerosos	Arecaceae Dichapetalaceae Polygonaceae Sabiaceae	Arecaceae Dichapetalaceae Flacourteaceae Lecythidaceae
Pocos	Bombacaceae Euphorbiaceae Fabaceae Violaceae	Annonaceae Sapotaceae

latitud de Yasuni a Manu, sugiriendo un descenso rápido de diversidad empezando en algún lugar de la Amazonía cercana al arco de Fitzcarraldo. Los resultados encontrados en esta comparación son semejantes a los hallados en el análisis realizado con registros de la base de datos del Missouri Botanical Garden's W³Tropicos database (Silman, Jorgensen *et al.*, datos no publicados).

Semejanza en la composición florística

La diferencia más importante encontrada en este estudio se debe al elevado número de una especie dominante de palmera amazónica - *Iriarteia deltoidea* - y la ausencia de elementos amazónicos comunes, tanto en número de especies como de individuos, particularmente aquellas especies de leguminosas pertenecientes al género *Inga*, a los géneros *Leonia* y *Rinorea* (Violaceae) y *Theobroma cacao* (Sterculiaceae s.l.). Así mismo, la disminución de la diversidad de especies en Chalalan es producto de la baja proporción de especies raras, comparada con la flora determinada para el Manu, además de mantener especies

oligárquicas que persisten y se incrementan en abundancia (Fig. 1).

Los resultados de este estudio completan a otros encontrados en la región occidental amazónica descritos por Pitman *et al.* (2001, 2002), con árboles de amplia distribución en la región y donde la tendencia muestra que las especies abundantes en una parcela deben ser tan abundantes en otras, incluso si éstas están separadas por miles de kilómetros.

Referencias

- Clinebell, R. R., O. L. Phillips, A. H. Gentry, N. Stark & Zuuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90.
- Condit, R., S.P. Hubbell, J. V. Lafrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster & P.S Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: A comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84: 549-562.
- Duivenvoorden, J. F. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests the middle

- Caqueta area, Colombia. NW Amazonia. *Biotropica* 28: 142-158.
- Duivenvoorden, J. F. & J.M. Lips. 1998. Mesoscale patterns of the species diversity in Colombia Amazonia. Pages 535-549. En: F. Dallmeier & J. A. Comiskey. (eds). *Forest Biodiversity in North, Central and South America, and Caribbean*. UNESCO, Paris.
- Gentry, A. H. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 1-34.
- Gentry, A. H. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85: 156-159.
- Mazer, S. 1996. Floristic composition, soil quality, litter accumulation, and decomposition in terra firme and floodplain habitats near Pakiza, Peru. Pp. 89-125. En: D. Wilson & A. Sandoval (eds.) *Manu: The Biodiversity of Southeastern Peru*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Mayle, FE, Burbridge R. & T.J.Killeen. 2000. Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science* 290: 2291-2294.
- 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.
- Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman, P. Núñez, D. A. Neill, C. E. Ceron, W. A. Palacios, & M. Auslestia. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonia terra firme forests. *Ecology* 82: 2101-2117.
- Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman, P. Núñez, D. A. Neill, C. E. Ceron, W. A. Palacios & M. Aulestia. 2002. A comparison of tree species diversity in two upper Amazonian forests. *Ecology* 83: 3210-3224.
- Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman & P. Núñez. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Ribera, M. O., M. Libermann, S. Beck & M. Moraes, 1996. Vegetación de Bolivia. En: K. Mihotek (eds.). *Comunidades, Territorios indígenas y Biodiversidad en Bolivia*. Centro de investigación y manejo de recursos naturales, Santa Cruz. 359 p.
- Smith, D. N. & T. J. Killeen. 1994. Annotated checklist of the vascular plants of the Serranía de Pilón Lajas and the adjacent piedmont, Ballivian Province, Beni, Bolivia. *Missouri Botanical Garden* (<http://www.mobot.org/MOBOT/Research/bolivia/pilonchecklist/checklist.pdf>)
- Ter Steege, H., D. Sabatier, H. Castelanos, T. Van Andel, J. Duivenvoorden, A. A. De Oliveira, R. Ek, R. Lilwah, P. Maas & S. Mori. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16: 801-828.
- Ter Steege, H., N.C. A. Pitman, D. Sabatier, H. Castellanos, P. VanDerHout, D. C. Daly, M. Silveira, O. Phillips, R. Vasquez, T. Van Andel, J. Duivenvoorden, A. A. De Oliveira, R. Ek, R. Lilwah, R. Thomas, J. Van Essen, C. Baider, P. Maas, S. Mori, J. Terborgh, P. P. Núñez Vargas, Hugo Mogollon & Wilfried Morawetz. 2003. A spatial model of tree a-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
- Terborgh, J., R. B. Foster & P. Nunez. 1996. Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. *Ecology* 77: 561-567.