

Densidad y distribución espacial de palmeras arborescentes en un bosque preandino-amazónico de Bolivia

Density and spatial distribution of arborescent palms in an Amazon forest of Bolivia

W. Héctor Cabrera^{1,2} & Robert Wallace^{2,3}

¹Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla Postal 10077 – Correo Central, La Paz, Bolivia;

Correo electrónico: whcabrera@yahoo.es Autor de correspondencia

²Wildlife Conservation Society – Programa de Conservación del Gran Paisaje Madidi, Casilla 3-35181, San Miguel, La Paz Bolivia

³Wildlife Conservation Society, 185th Street and Southern Boulevard, Bronx, New York, 10460, USA.

Resumen

Presentamos datos sobre la densidad y patrón de distribución espacial de palmeras arborescentes de un bosque tropical amazónico de Madidi. Se muestrearon 10 transectos tipo Gentry modificados (2 a km de longitud y 4 m de ancho), divididos en parcelas de 50 × 4 m, que incluyeron tres tipos de bosque: planos inundables (210 parcelas), no inundables (210 parcelas) y laderas (94 parcelas). En cada parcela se cuantificó el número de especies, número de individuos por especie, estado fenológico y altura de todas las palmeras con DAP \geq 10 cm. El patrón de distribución fue analizado mediante el índice de Morisita. Un total de 1.728 palmeras fue encontrado en 10.28 ha evaluadas, que incluyeron nueve especies: *Bactris gasipaes*, *Astrocaryum murumuru*, *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatoria*, *Iriarte deltoidea*, *Oenocarpus mapora*, *O. bataua*, *Attalea phalerata* y *Mauritia flexuosa*. La densidad total fue de 168 palmeras/ha. *Socratea exorrhiza* (47.1 individuos/ha) e *Iriarte deltoidea* (45.8 individuos/ha) fueron las especies que presentaron mayor densidad. Los planos inundables mostraron la mayor densidad y área basal. Nueve especies ocurrieron en ambientes de planos inundables y no inundables, sólo cuatro especies (*Oenocarpus bataua*, *Iriarte deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Euterpe precatoria*) ascendieron a los bosques en ladera. Los valores de distribución espacial de las especies de palmeras encontradas mostraron patrones agregados.

Palabras claves: Bolivia, Madidi, Bosque amazónico, Palmeras, Patrón de distribución espacial.

Abstract

We present data on the abundance, composition and spatial distribution patterns of palm trees in an Amazonian tropical forest in the Madidi protected area, Bolivia. Ten modified Gentry transects (2 to 4 km long and 4 m of wide) were sampled, divided into quadrants of 50 × 4 m that included tree topographical situations: flooded (210 quadrants), not flooded (210 quadrants) and hillsides (94 quadrants). In each quadrant we quantified the number of palm species, the number of individuals for each palm species, and the height of all palms with DBH \geq 10 cm. The distribution pattern was analyzed using Morisita's index. A total of 1,728 palms were registered in the 10.28 ha evaluated, including nine species: *Bactris gasipaes*, *Astrocaryum murumuru*, *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatoria*,

Iriartea deltoidea, *Oenocarpus mapora*, *O. bataua*, and *Attalea phalerata* y *Mauritia flexuosa*. The total palm density for the area was 168 palm/ha. *Socratea exorrhiza* (47.1 individuals/ha) and *Iriartea deltoidea* (45.8 individuals/ha) were the species with highest densities. Floodplains showed the highest densities and diversity with nine species present. Only four species (*Oenocarpus bataua*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* and *Euterpe precatoria*) ascend to the hillsides. Distributional patterns for most palm species were aggregated.

Key words: Bolivia, Madidi, Amazon forest, Palms, Spatial Distribution.

Introducción

Las palmeras forman una gran familia de plantas con más de 3.000 especies, ordenadas en unos 189 géneros. Ocurren en diferentes ambientes, desde bosques pluviales hiperhúmedos a desiertos, y desde los manglares encharcados a los matorrales de alta montaña. Asimismo, es una de las familias de plantas más abundantes, diversas y económicamente importantes, principalmente en zonas tropicales y subtropicales (Tomlinson 1979, Moraes 1996, Balslev *et al.* 1997, Henderson 2002).

En los bosques tropicales de tierras bajas las palmas son abundantes en términos de número de especies e individuos y forman una parte importante de los ecosistemas (Henderson 2002, Vormisto *et al.* 2004a, b). Este hecho, sumado a la gran producción de frutos, incluso en periodos de escasez (Terborgh 1983, de Steven *et al.* 1987, Gentry & Terborgh 1990, Peres 1994a, Henderson 2002, Wallace & Painter 2002) hace que las palmeras sean consideradas como recursos clave para animales frugívoros (ungulados, primates y roedores) puesto que las poblaciones de animales están influenciadas por la densidad de recursos (plantas) y la disponibilidad de alimentos (frutos) (Gentry & Terborgh 1990, Peres 1994b, Wallace *et al.* 2000, Wallace & Painter 2002, 2003). Algunos frugívoros, como los chanchos troperos (*Tayassu pecari*) también juegan un papel ecológico crucial al mantener la diversidad del bosque, controlando el tamaño y la dominancia de palmeras (Painter 1998).

Los estudios sobre comunidades de palmeras han sido realizados en diferentes

lugares, principalmente en bosques de tierra firme (Kahn 1987, Kahn & Mejia 1991, Khan & de Granville 1992, Peres 1994b, Vormisto *et al.* 2004a, b). Tales comunidades alcanzan niveles altos de densidad y diversidad en esos bosques, mientras que en bosques inundados la diversidad de especies suele ser menor (Kahn & de Granville 1992). Algunas especies como *Astrocaryum murumuru* y *Phytelephas macrocarpa* son restringidos a suelos fértiles (Vormisto *et al.* 2004a) y no muestran claros patrones de distribución.

El presente estudio, describe la densidad y los patrones de distribución espacial de la comunidad de palmeras en un bosque preandino amazónico de Bolivia presente en los alrededores del Río Hondo dentro el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi.

Área de estudio

El trabajo de campo tuvo lugar en el campamento Erasama situado en los alrededores del Río Hondo (14°37'21"S 67°43'54"W), dentro el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi, ubicado en la Provincia Iturrealde, al norte del departamento de La Paz. El ingreso a Río Hondo es por la población de Rurrenabaque, aproximadamente a 4 horas de viaje en bote durante época de aguas altas. El área de estudio comprende un sistema de sendas entre 2 y 4 km de longitud, establecido de forma aleatoria estratificada (Figura 1). Cubre aproximadamente 40 km² en que se encuentran representadas las distintas unidades de vegetación. Presenta una altitud de 200 a 350 m, el clima es tropical húmedo

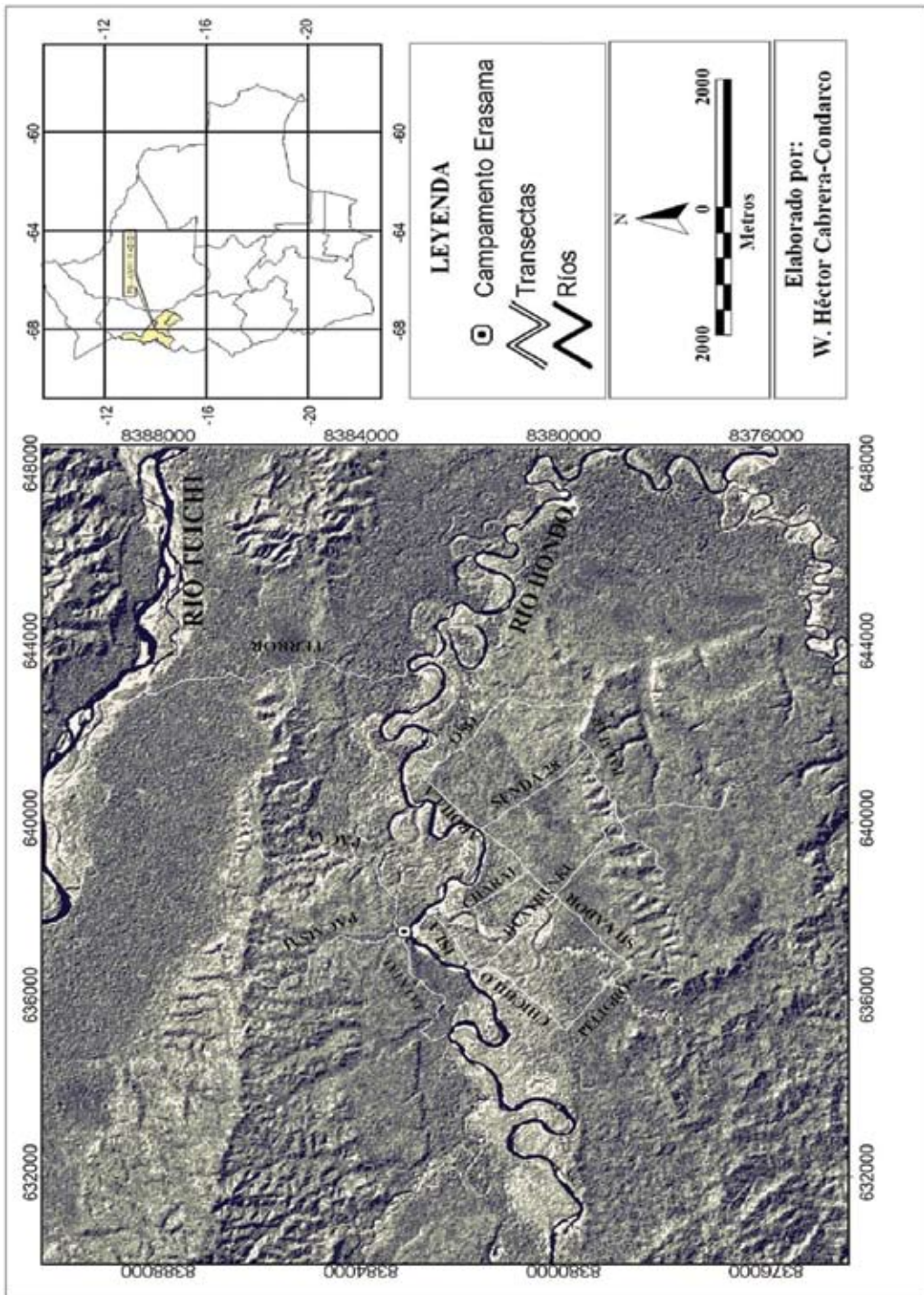


Fig. 1: Sendas utilizadas para la evaluación de la densidad de palmeras, en el Río Hondo, Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi.

con temperatura media anual entre 21 y 23°C y una precipitación anual promedio de 3.000 mm (Müller *et al.* 2002).

La vegetación se encuentra dentro el sector biogeográfico amazónico de pie de monte preandino (Navarro 2002), el bosque es siempreverde con familias ricas en especies como Moraceae, Melastomataceae, Lauraceae, Fabaceae y Arecaceae. Florísticamente se compone de especies típicas como: *Spondias mombin*, *Sapium marmieri*, *Celtis schippii*, *Gallesia integrifolia*, *Terminalia oblonga*, *Clarisia racemosa*, *Ficus oblongifolia*, *F. insipida*, *Sorocea briquetii*, *Pseudolmedia laevis*, *Poulsenia armata*, *Pouroma minor*, *Inga chartacea*, *I. tomentosa* y *Tetragastris altissima* (Cabrera, no publicado, Araujo-Murakami *et al.* 2005a, De la Quintana 2005).

Métodos

Toma de datos

La evaluación se realizó en diciembre de 2004, enero y febrero de 2005 (época húmeda) utilizando transectos en banda tipo Gentry (modificado de Gentry & Terborgh 1990) de 2.000 x 4 m (8.000 m²) (6 transectos) y 3.000 x 4 m (12.000 m²) (4 transectos). Se evaluó un total de 10 transectos distribuidos aleatoriamente en un ambiente estratificado, cada uno fue dividido en parcelas pequeñas contiguas de 50 x 4 m, que fueron diferenciados en tres ambientes identificados para este estudio como bosques en 1) planos inundables (210 parcelas), 2) planos no inundables (210 parcelas) y 3) y laderas (94 parcelas). En cada parcela se midieron la altura total, el estado fenológico y los troncos de todas las palmeras con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm, medida que fue tomada por referencia de estudios anteriores en palmeras (Peres 1994b).

Análisis de datos

Se calculó la densidad total de palmeras, por tipo de ambiente (bosques en planos inundables,

planos no inundables y ladera) y de cada especie por hectárea. A partir del DAP se calculó el área basal por tipo de ambiente y por especie como indicador de la oferta alimenticia. Los valores de área basal y número de individuos fueron comparados entre niveles del factor (tipos de ambiente) mediante un análisis de varianza no paramétrico de una vía con la prueba de Kruskal-Wallis (Zar 1999, Field 2000), utilizando el paquete estadístico SPSS 12.0 para Windows (SPSS 2003).

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA en inglés) con los valores de abundancia elaborada en una matriz (objetos-parcelas en filas y variables-especies en columnas) para determinar la asociación de palmeras a determinadas situaciones topográficas (Podani 1994).

A partir de los datos de altura, DAP y estado fenológico se realizaron análisis estructurales de la posición de especies en diferentes estratos de la estructura boscosa por tipo de bosque y las proporciones de individuos con estructuras reproductivas por clases de alturas y diámetros. Para determinar la relación existente entre altura *vs.* DAP, realizamos regresiones lineales (Zar 1999, SPSS 2003) entre ambas variables para cada una de las especies de palmeras.

El patrón de distribución de las especies fueron calculados a partir de índice de dispersión de Morisita (I_d) según la siguiente fórmula:

$$I_d = n \left[\frac{\sum x^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x} \right]$$

Donde, n es el número de cuadrantes, x es el número de especie *i* en el cuadrante *i* y x^2 es el número de especie *i* en el cuadrante *i* elevado al cuadrado.

También se calcularon los dos valores críticos (M_w , M_c) para el índice de Morisita y finalmente se calculó el índice de estandarización de Morisita (I_p) con valores entre rangos de -1 a + 1 (con 95% de límites de confianza), donde un $I_p = 0$ muestra distribución aleatoria, $I_p > 0$

distribución agregada e $I_p < 0$ una distribución uniforme (Krebs 1998).

Resultados

Densidad y riqueza

En total se encontraron 1.728 palmeras arborescentes con DAP ≥ 10 cm en 10.28 ha evaluadas distribuidas en ocho géneros y nueve especies (Tabla 1). El área muestreada en Río Hondo presentó una densidad de 168 palmeras/ha. Las especies con mayor densidad promedio fueron: *Socratea exorrhiza* (47.1 individuos/ha) e *Iriartea deltoidea* (45.8 individuos/ha), seguidas por *Euterpe precatoria* (32.3 individuos/ha) y *Astrocaryum murumuru* (22.3 individuos/ha). El conjunto de las demás especies de palmeras presentaron una densidad promedio menor a 11 individuos/ha (Tabla 1).

La densidad en los planos inundables (208.3 ind/ha) fue significativamente mayor a la de planos no inundables (153.3 ind/ha) y laderas (111.2 ind/ha) ($H = 24.342$, $df = 2$, $P = 0.000$; Tabla 1). El área basal de las palmeras en ladera

fue significativamente menor a los planos inundables y no inundables ($H=25.041$, $d.f=2$, $P=0.000$; Tabla 1). Sin embargo, el área basal de palmeras en planos inundables (226.5 m²) y no inundables (217.5 m²) no mostraron diferencias significativas ($H = 0.345$, $df = 1$, $P > 0.05$; Tabla 1). *Iriartea deltoidea* fue la especie con mayor área basal promedio (13.5 m²/ha), seguida por *Socratea exorrhiza* (8.4 m²/ha), *Attalea phalerata* (7.4 m²/ha), *Euterpe precatoria* (6.9 m²/ha) y *Astrocaryum murumuru* con 6.1 m²/ha; el resto de las especies presentaron áreas basales promedio menores a 4 m²/ha.

La mayor riqueza de palmeras (9 especies, 100%) se presentó en ambientes de planos inundables y no inundables, sólo *Oenocarpus bataua*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Euterpe precatoria* estuvieron en ambientes de ladera. De igual manera, el análisis de ordenación de las especies mostró que los planos inundables obtuvieron la mayoría de las especies (*I. deltoidea*, *S. exorrhiza*, *E. precatoria*, *M. flexuosa*, *B. gasipaes*, *O. bataua* y *O. mapora*) y en los no inundables sólo se relacionaron dos especies (Fig. 2).

Tabla 1: Número de individuos, superficie muestreada, densidad, área basal y número de especies por transecto evaluado en tres ambientes de la región del Río Hondo. Abreviaciones: D = densidad (palmeras/ha), AB = Área basal, ER = Estructuras reproductivas.

Tipo de ambiente	Ladera			Plano inundable			Plano no inundable			Valores totales				
	Taxón	Nº ind.	D	AB (m ²)	Nº ind.	D	AB (m ²)	Nº ind.	D	AB (m ²)	Nº ind.	D	AB (m ²)	ER (%)
<i>Oenocarpus mapora</i>	1	0.5	0.01	2	0.5	0.02	3	0.7	0.04	6	0.6	0.08	16.7	
<i>Mauritia flexuosa</i>	1	0.5	0.1	14	3.3	1.1	5	1.2	0.5	20	1.9	1.7	60	
<i>Oenocarpus bataua</i>	18	9.6	0.7	69	16.4	2.5	27	6.4	1.0	114	11.1	4.2	36.8	
<i>Euterpe precatoria</i>	51	27.1	1.1	186	44.3	4.0	95	22.6	2.1	332	32.3	7.1	46.4	
<i>Socratea exorrhiza</i>	66	35.1	1.2	305	72.6	5.5	113	26.9	1.9	484	47.1	8.6	46.5	
<i>Iriartea deltoidea</i>	72	38.3	2.2	172	41	4.3	227	54	7.4	471	45.8	13.9	39.9	
<i>Bactris gasipaes</i>	–	–	–	6	1.4	0.1	–	–	–	6	0.6	0.1	16.7	
<i>Astrocaryum murumuru</i>	–	–	–	96	22.9	2.3	133	31.7	4.0	229	22.3	6.3	56.8	
<i>Attalea phalerata</i>	–	–	–	25	6	2.8	41	9.8	4.8	66	6.4	7.6	9.1	
Total	209	111.2	5.2	875	208.3	22.6	644	153.3	21.7	1.728	168.1	49.6	–	

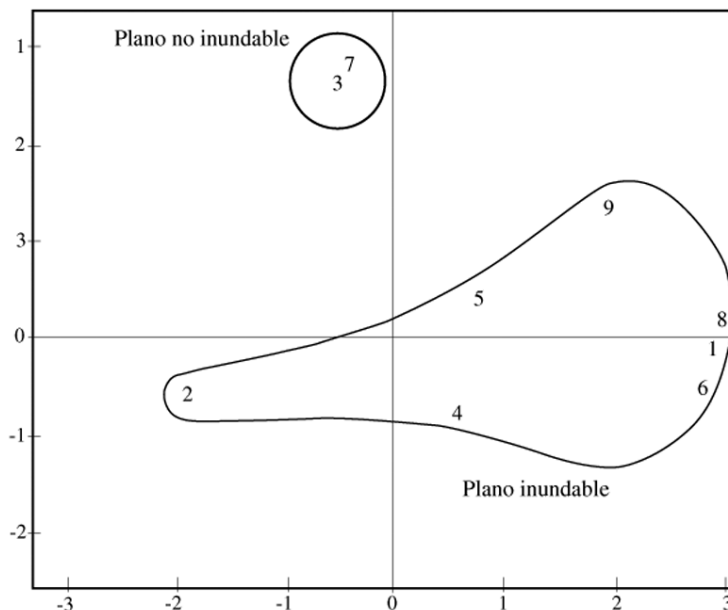


Fig. 2: Análisis de componentes principales de las nueve especies de palmas. 1=*Euterpe precatoria*, 2=*Bactris gasipaes*, 3=*Astrocaryum murumuru*, 4=*Iriartea deltoidea*, 5=*Oenocarpus mapora*, 6=*Oenocarpus bataua*, 7=*Attalea phalerata*, 8=*Socratea exorrhiza*, 9=*Mauritia flexuosa*.

Frecuencia

La mayor frecuencia en Río Hondo estuvo claramente dada por dos de las nueve especies de palmeras encontradas, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*; que fueron registradas en los tres tipos de ambientes, distribuyéndose en un 45.3% (233 de 514 parcelas) y 42.6% (219 de 514 parcelas), respectivamente. Algunas especies menos frecuentes fueron *Euterpe precatoria*, *Astrocaryum murumuru* y *Oenocarpus bataua* con 37.2% (191 parcelas), 27.8% (143 parcelas) y 15.8% (81 parcelas), respectivamente. Las especies más pobremente distribuidas fueron *Bactris gasipaes*, *Mauritia flexuosa* y *Oenocarpus mapora*.

Estructura vertical, horizontal y estado reproductivo

En los tres tipos de ambientes, la mayoría de las especies reunió un alto número de individuos en el intervalo de 10–15 m que corresponde al

estrato del dosel y subdosel, solo *M. flexuosa* presentó un mayor número de individuos en el intervalo 15–20 m (dosel y emergentes) en los planos inundables (Tabla 2). Pocos individuos de casi todas las especies llegaron al intervalo de 15–20 m y sólo algunos individuos de *M. flexuosa* y *E. precatoria* llegaron a alturas mayores a 20 m. Los individuos de *B. gasipaes* y *O. mapora* alcanzaron como altura máxima 13 y 12 m respectivamente y no sobrepasaron el intervalo de 10–15 m.

La relación del diámetro y altura de las palmeras mostró que todas las especies presentaron fuerte relación, principalmente entre 5–15 m de altura y 10–25 cm de DAP. No obstante, las relaciones significativas mostraron diferentes niveles, *B. gasipaes* ($R^2=0.79$; $p<0.001$) mostró una relación significativa fuerte; *S. exorrhiza* ($R^2=0.39$; $p<0.001$), *I. deltoidea* ($R^2=0.33$; $p<0.001$) y *E. precatoria* ($R^2=0.32$; $p<0.001$) relaciones significativas medias; *A. murumuru* ($R^2=0.19$; $p<0.001$) y *O. bataua* ($R^2=0.18$; $p<0.001$)

Tabla 2: Distribución porcentual del número de individuos por tipo de ambientes y clase de altura de las nueve especies.

Especie	Tipo de bosque											
	Ladera			Plano Inundable				Plano no inundable				
	Clases de alturas (m)											
	5-10	10-15	15-20	5-10	10-15	15-20	20-25	5-10	10-15	15-20	20-25	
<i>Bactris gasipaes</i>	0	0	0	16.7	83.3	0	0	0	0	0	0	
<i>Oenocarpus mapora</i>	0	100	0	50.0	50	0	0	0	100	0	0	
<i>Attalea phalerata</i>	0	0	0	20	80	0	0	24.4	70.7	4.9	0	
<i>Astrocaryum murumuru</i>	0	0	0	30.2	65.6	4.2	0	16.5	74.4	9	0	
<i>Iriartea deltoidea</i>	11.1	69.4	19.4	18.6	73.3	8.1	0	14.5	66.5	18.9	0	
<i>Socratea exorrhiza</i>	12.1	75.8	12.1	7.5	80.7	11.8	0	11.5	76.1	12.4	0	
<i>Euterpe precatoria</i>	3.9	78.4	17.6	3.2	68.3	28.5	0	7.4	73.7	17.9	1.1	
<i>Oenocarpus bataua</i>	0	66.7	33.3	14.5	55.1	30.4	0	7.4	66.7	25.9	0	
<i>Mauritia flexuosa</i>	0	0	100	14.3	21.4	57.1	7.1	0	20	80	0	

relaciones significativas débiles y *M. flexuosa* ($R^2=0.45$; $p=0.369$), *O. mapora* ($R^2=0.02$; $p=0.756$) y *A. phalerata* ($R^2=0.007$; $p=0.517$) no mostraron relaciones significativas entre la altura y el grosor de los troncos (Fig.3).

La mayoría de las especies presentó un mayor número de individuos con estructuras reproductivas (botón floral, flores o frutos) en el intervalo de 10–15 m de altura y 10–20 cm DAP, lo que disminuyó a 15–20 m de altura y 20–30 cm DAP (Tabla 3). En todas las especies el intervalo 10–15 m de altura sobrepasó el 60% de individuos con estructuras reproductivas, también disminuyó el porcentaje de individuos con flor/fruto en el intervalo de 15–20 m, observándose ausencia de individuos en el intervalo de 20–25 m, al respecto, *Mauritia flexuosa* fue la única especie que presentó un individuo en este intervalo. *Astrocaryum murumuru*, *S. exorrhiza*, *I. deltoidea* y *A. phalerata* presentaron individuos con estructuras reproductivas en alturas menores a 10 m; *M. flexuosa* y *A. phalerata* presentaron estructuras reproductivas en individuos con DAP mayores a 30 cm.

Patrón de distribución

Según el índice de dispersión de Morisita, ocho de las especies mostraron patrones agregados de distribución espacial ($I_p > 0$; entre 0.50–0.59). Solo *O. mapora* presentó un patrón de distribución espacial uniforme ($I_p = -0.04$) (Tabla 4).

Discusión

Densidad y Riqueza

La riqueza de especies de palmeras registrada en este estudio fue mayor a la registrada para otros sectores del Río Hondo (Araujo-Murakami *et al.* 2005a, De la Quintana 2005), pero fue similar a la registrada por Calzadilla (2004) en el Río Tuichi y Peres (1994b) en la Amazonía de Brasil y menor a la riqueza de especies en la Amazonía peruana (Vormisto *et al.* 2004 a, b). Las variaciones de especies en diferentes lugares pueden estar influenciadas por la heterogeneidad de hábitats, que pueden ser ocasionados por cauces actuales y antiguos de ríos meándricos que determinan las características de los suelos. Otros factores

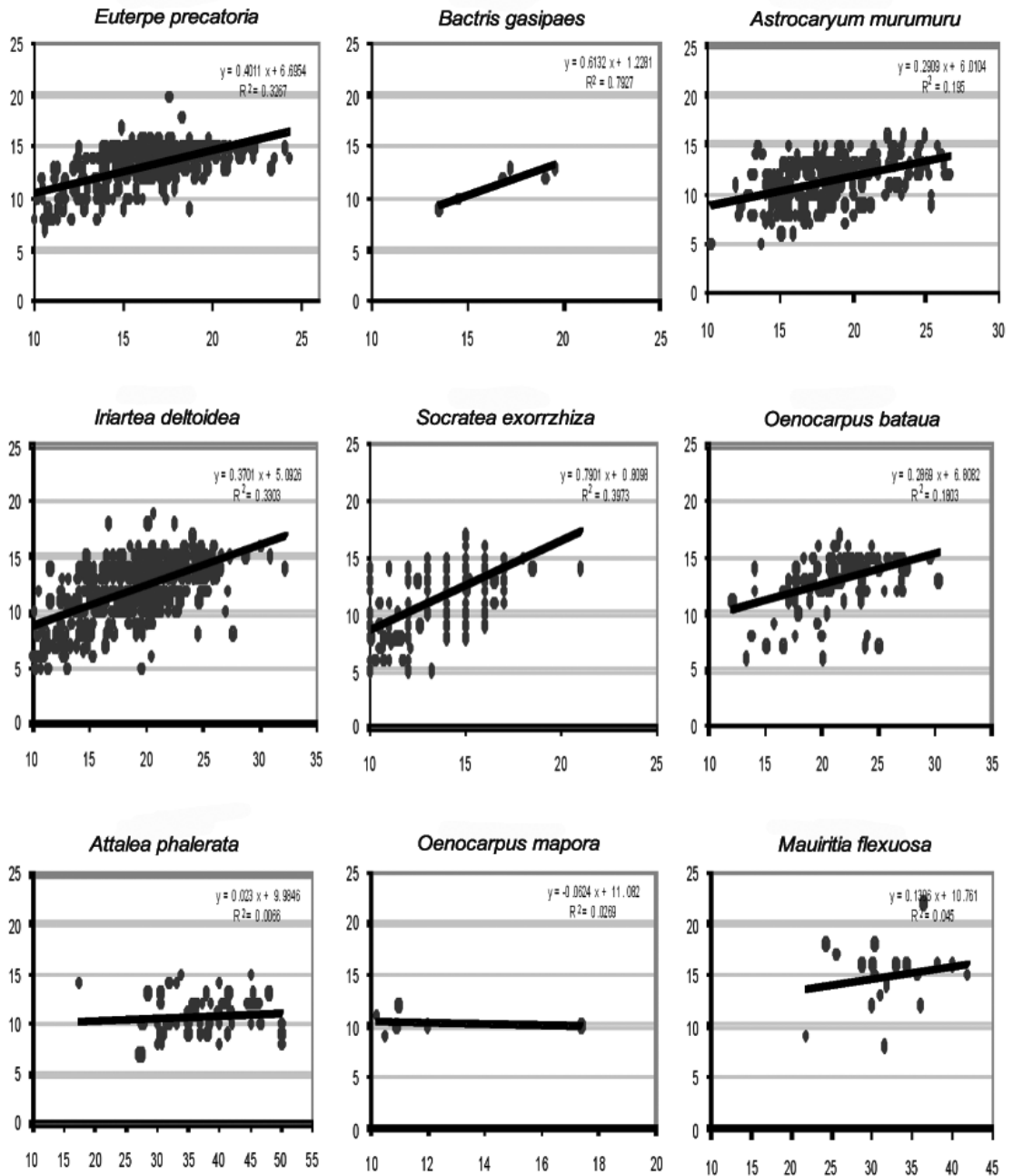


Fig. 3: Relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y altura de palmeras (considerando los tres ambientes) en el bosque de río Hondo. El eje vertical representa la altura en metros y el eje horizontal representa el DAP en centímetros.

Tabla 3: Distribución porcentual del número de individuos con estructuras reproductivas (botón floral, flor o fruto) por clase de altura y de diámetro.

Especie	Clases de altura (m)			
	5 - 10	10 - 15	15 - 20	20 - 25
<i>Astrocaryum murumuru</i>	13.1	79.2	7.7	-
<i>Attalea phalerata</i>	33.3	66.7	-	-
<i>Bactris gasipaes</i>	-	100.0	-	-
<i>Euterpe precatoria</i>	-	66.9	33.1	-
<i>Iriartea deltoidea</i>	0.5	73.4	26.1	-
<i>Mauritia flexuosa</i>	-	8.3	83.3	8.3
<i>Oenocarpus bataua</i>	-	59.5	40.5	-
<i>Oenocarpus mapora</i>	-	100.0	-	-
<i>Socratea exorrhiza</i>	0.4	80.9	18.7	-

Especie	Clases de diámetro (cm)			
	10-20	20-30	30-40	40-50
<i>Astrocaryum murumuru</i>	70.8	29.2	-	-
<i>Attalea phalerata</i>	-	-	66.7	33.3
<i>Bactris gasipaes</i>	100.0	-	-	-
<i>Euterpe precatoria</i>	88.3	11.7	-	-
<i>Iriartea deltoidea</i>	40.4	58.5	1.1	-
<i>Mauritia flexuosa</i>	-	16.7	66.7	16.7
<i>Oenocarpus bataua</i>	21.4	78.6	-	-
<i>Oenocarpus mapora</i>	100.0	-	-	-
<i>Socratea exorrhiza</i>	99.6	0.4	-	-

Tabla 4: Valores del índice de Morisita, valores críticos y estandarización de Morisita utilizados para analizar la distribución espacial de las especies de palmeras. $I_p=0$ aleatoria, $I_p>0$ agregada e $I_p<0$ uniforme. Datos ordenados por el índice de estandarización de Morisita (IP). Símbolos: * muestra el valor de la especie con distribución espacial uniforme.

Taxón	Índice Morisita (Id)	Índice de uniformidad (Mu)	Índice de agregación (Mc)	Estandarización de Morisita (IP)
<i>Oenocarpus mapora</i>	0	-11.18	13.94	-0.04*
<i>Euterpe precatoria</i>	2.09	0.82	1.19	0.5
<i>Iriartea deltoidea</i>	2.24	0.87	1.14	0.5
<i>Astrocaryum murumuru</i>	2.72	0.73	1.28	0.5
<i>Socratea exorrhiza</i>	2.79	0.87	1.13	0.5
<i>Attalea phalerata</i>	3.35	0.06	2	0.5
<i>Oenocarpus bataua</i>	3.83	0.46	1.57	0.5
<i>Mauritia flexuosa</i>	10.82	-2.21	4.41	0.51
<i>Bactris gasipaes</i>	102.8	-11.18	13.94	0.59

importantes que podrían explicar la variación en riqueza de palmeras entre sitios de estudio son el contexto biogeográfico de las localidades, la composición y densidad de la comunidad de fauna y la variación de los niveles de precipitación entre localidades.

Los altos valores de densidad de especies de palmeras arborescentes encontradas confirman que la familia Arecaceae es un componente notable dentro la comunidad vegetal del Río Hondo, al igual que para otros bosques de tierras bajas de la región de Madidi (Araujo-Murakami *et al.* 2005a, De la Quintana 2005, Paniagua-Zambrana 2005). La densidad total encontrada (168 palmeras/ha) es una de las mayores en relación a los registrados en sitios adyacentes a Río Hondo (De la Quintana 2005, Araujo-Murakami *et al.* 2005a) y los registrados en bosques amazónicos de otras regiones de Bolivia (Seidel 1995, Wallace datos no publicados, Flores *et al.* 2002, Araujo-Murakami *et al.* 2005b), pero es menor a los reportados por Calzadilla (2004) para el Río Tuichi y por Arroyo (1995) para una localidad dentro el Parque Noel Kempff Mercado. Incluso las

densidades encontradas en el Río Hondo y los registrados en diferentes regiones de Bolivia son comparativamente mayores a las encontradas en bosques amazónicos de Brasil (Prance 1990, Rankin-de-Merona *et al.* 1992, Peres 1994b), Ecuador (Palacios 1997) y Perú (Foster 1990) (Tabla 5).

Kahn & Granville (1992) afirman que la mayor densidad de especies como *M. flexuosa* y *Euterpe catinga* se encuentra en bosques no anegados con suelos arenosos pobremente drenados, donde son especies dominantes por las características de los suelos. Sin embargo, en este estudio la mayor densidad y riqueza de especies encontradas en bosques de planos inundables con suelos anegados concuerdan con resultados obtenidos por Peres (1994b) y son atribuidas a suelos con fuertes procesos de hidromorfización, donde la capacidad de intercambio catiónico es alta, lo que favorece a la abundancia de palmeras (Clark *et al.* 1995, Sollins 1998, Vormisto *et al.* 2000).

La presencia de especies entre planos inundables y no inundables es casi similar a lo registrado por Peres (1994b) en bosques

Tabla 5: Comparación de las densidades de palmeras con DAP >10 cm registradas en bosques amazónicos en diferentes regiones y países de Sudamérica.

País	Localidad	Lugar	Densidad palmeras/ha	Fuente
Bolivia	Río Hondo	Parque Madidi	168	Presente estudio
	Río Hondo	Parque Madidi	116	De la Quintana 2004
	Río Hondo	Parque Madidi	124	Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2005
	Río Tuichi	Parque Madidi	203	Calzadilla 2004
	Río Quendeque	Parque Madidi	134	Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2005
	Río Undumo	TCO-Tacana	128	Flores <i>et al.</i> 2002
	Las Gamas	Noel Kempff Mercado	11	Arroyo 1995
	La Torre	Noel Kempff Mercado	175	Arroyo 1995
	Lago Caimán	Noel Kempff Mercado	40	Wallace 1998, datos no publicados
Brasil	Sapecho	Alto Beni	70	Seidel 1995
	Itacoatriara	Manaus	8	Prance 1990
		Manaus	14	Rankin-De-Merona <i>et al.</i> 1990
	Río Urucu	Río Urucu	64	Peres 1994b
Ecuador	Noroeste Coca	Reserva El Chunchu	37	Palacios 1997
Perú	Cocha Cashu	Cocha Cashu	103	Foster 1990

amazónicos de Brasil. No obstante, el trabajo de dicho autor muestra que *A. murumuru* es una especie presente en áreas húmedas y *S. exorrhiza* está presente en bosques altos de tierra firme, casos que no sucedieron igualmente en nuestro estudio, puesto que ambas especies estuvieron presentes en los mismos ambientes, pero fueron más abundantes en planos no inundables e inundables.

Los altos valores de área basal y la mayor densidad en ambientes de planos inundables y no inundables sugieren que ambos tipos de bosques presentaron mayor oferta alimenticia de palmeras que en los bosques de ladera. Este hecho se explica por la presencia de las nueve especies de palmeras en planos inundables y no inundables con variaciones relativamente pequeñas en las abundancias y la reducción a seis especies con densidades bajas en los ambientes de ladera, lo que comparativamente genera una diferencia en la oferta alimenticia.

Frecuencia

La mayor frecuencia de *I. deltoidea* y *S. exorrhiza* es similar a la registrada para otros sectores del Río Hondo (Araujo-Murakami *et al.* 2005a, De la Quintana 2005) y para sectores adyacentes como el Río Tuichi (Calzadilla 2004) y el Río Quendeque (Araujo-Murakami *et al.* 2005b). Sin embargo, en los bosques amazónicos del Río Manu y oeste de la Amazonía del Perú y la Amazonía central de Brasil *A. murumuru* es la especie más frecuente junto a *I. deltoidea* y *S. exorrhiza* en tercer lugar de frecuencia (Foster 1990, Prance 1990, Rankin-de-Merona *et al.* 1992, Peres 1994b, Vormisto *et al.* 2004a).

Estructura vertical, horizontal y estado reproductivo

La mayor acumulación de individuos de todas las especies de palmeras en los estratos del dosel y subdosel fue similar a lo registrados para otros bosques amazónicos de la región del Madidi

(Calzadilla 2004, Araujo-Murakami *et al.* 2005, De la Quintana 2005) y otras regiones (Peres 1994b, Henderson 2002). Según Henderson (2002), las alturas máximas alcanzadas por *M. flexuosa* y *E. precatória* son atribuidas a comportamientos ecológicos estrictamente heliófilos, mientras que las alturas alcanzadas por *B. gasipaes* y otras especies del sotobosque son atribuidas a comportamientos heliófila-umbrófila, que les permite adaptarse a un amplio rango de intensidad lumínica en los diferentes estratos del bosque (Henderson *et al.* 1998, Moraes 1996).

En todas las especies, excepto *M. flexuosa*, el mayor número de individuos con estructuras reproductivas se concentró en un tamaño promedio de 18 cm de DAP en gran proporción de individuos con estructuras reproductivas a partir de clases diamétricas de 10-30 cm. Sin embargo, es difícil precisar la edad reproductiva de palmeras a partir de datos de DAP y más bien la altura está relacionada con la producción de frutos por ser un indicador de la edad de las palmeras (Piñero & Sarukhán 1982, Moraes 1991, Feil 1996, Henderson 2002; M. Toledo 2007, com. pers.). Algunos estudios detallados sobre este tema fueron realizados por Moraes (1991) para *Copernicia alba* y Paniagua (1998) para *A. phalerata*, quienes consideraron individuos reproductores a los 3 m altura para ambas especies.

La relación significativa entre altura y diámetro de las palmeras sugiere que entre 10-20 cm de DAP, la altura incrementó constantemente con el aumento de clase de diámetro, pero no en diámetros mayores a 20 cm la altura y más bien tendió a estabilizarse. Similares patrones fueron registrados en bosques amazónicos de Ecuador, incluso para plantas arbóreas dicotiledóneas (Valencia *et al.* 1997). Las relaciones no significativas entre altura y diámetro para *M. flexuosa*, *A. phalerata* y *O. mapora* pueden atribuirse a la forma de crecimiento de su tronco, especialmente en individuos de *A. phalerata* que tiene bases foliares remanentes, como parte de sus troncos.

No obstante estos datos deben ser tomados cautelosamente, puesto que es necesario realizar más estudios sobre la relación entre altura y diámetro *vs.* la capacidad de producción de frutos, que aportarían herramientas útiles para su manejo sostenible (Cárdenas 1989, Rojas 1992, Moraes 1996, Henderson *et al.* 1998).

Patrón de distribución

Los patrones de distribución espacial encontrados para las nueve especies de palmeras se dificultan en comparación con otros estudios, dado que la distribución espacial en palmeras no fue realizada en otros sitios de nuestro país. Si bien existen estudios que describen aspectos demográficos e impactos de extracción de algunas especies (Zuidema & Boot 2000, Zuidema & Werger 2000), otros mencionan la distribución de algunas especies de palmeras como formas de vida, basado sólo en observaciones de campo (Moraes 1996, Henderson *et al.* 1998, Henderson 2002, Moraes 2004). Sin embargo, no detallan los patrones de distribución utilizando índices de dispersión como en nuestro caso. En el área de estudio en el Río Hondo casi todas las especies tenían una distribución amplia; sin embargo, el índice de dispersión indica que la mayoría mostró patrones de distribución agregadas, donde la probabilidad de encontrar un conspecifico cerca de otra fue relativamente alta. Estudios anteriores han indicado en base a observaciones directas que *M. flexuosa*, *B. gasipaes* y *O. mapora* tienen distribución agregada (Moraes 1996, Henderson *et al.* 1998, Henderson 2002, Moraes 2004). Esto coincide con los resultados presentados aquí para las dos primeras especies, pero difiere para *O. mapora*, que según el índice presentó una distribución espacialmente uniforme en el Río Hondo.

Los patrones agregados en palmeras pueden ser atribuidos a dos aspectos: 1) Modo reproductivo predominante en la población (por ej. baja dispersión y depredación de semillas), dado que son consumidas por roedores y

ungulados (Painter 1998, Flores *et al.* 2002) quienes no dispersan las semillas muy lejos del árbol parental o más bien depredan las semillas y 2) la heterogeneidad del hábitat, principalmente factores edáficos (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1995). Sin embargo, son escasos los estudios que detallen estos aspectos. La continuidad de estos estudios es importante desde el punto de vista de la dinámica de las palmeras y de la fauna frugívora consumidora e incrementarían insumos valiosos para la interpretación de los comportamientos de la vida silvestre.

Agradecimientos

El trabajo forma parte del programa "Conservación de biodiversidad a nivel paisaje" en el gran paisaje Madidi de la Wildlife Conservation Society, financiado por USAID Global, WCS Internacional Programs y la Fundación Moore a través del Acuerdo Cooperativo LAG-A-00-99-00047-00. Las opiniones aquí expresadas son responsabilidad de los autores y no necesariamente reflejan los criterios de USAID. Agradecemos a la Dirección General de Biodiversidad (DGB) y al Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP) por los permisos de ingreso al Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Finalmente a Humberto Gómez y Guido Ayala por las sugerencias en el trabajo de campo y a Fortunato Espinosa, Arcángel Gonzáles, Víctor Hugo Cáceres, Adolfo Cárdenas y Jesús Durán por la asistencia en el trabajo de campo. Marisol Toledo, Luis Pacheco y un revisor anónimo dieron comentarios importantes para mejorar la versión preliminar del manuscrito.

Referencias

Álvarez-Buylla, E.R. & M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a Neotropical pioneer

- tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- Araujo-Murakami, A., F. Bascopé, 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 (Río Hondo), Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40: 281-303.
- Araujo-Murakami, A., V. Cardona, A. Fuentes, P. Jørgensen, C. Maldonado, N. Paniagua & R. Seidel. 2005b. Estructura y diversidad de leñosas en el bosque amazónico preandino del Sector del Río Quendeque, Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Ecología en Bolivia*. 40: 304-324.
- Arroyo, L. 1995. Estructura y composición de una isla de bosque y un bosque de galería en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. 49 p.
- Balslev, H., M. Rios, G. Quezada & B. Nantipa. 1997. Palmas útiles en la Cordillera de los Guacamayos. *Etnobotánica de palmas de la comunidad Quichuade Santa Rita, Provincia del Napo, Ecuador*. Colección Manuales de Aprovechamiento Sustentable del Bosque 1: 1-56.
- Bejarano, P. & R. Piana. 2002. Plan de manejo de los aguajales aledaños a caño Parinari. Programa integral de Desarrollo y Conservación, WWF-AIF/DK, Iquitos. 44 p.
- Cabrera, W. H. 2004. Caracterización de la vegetación e identificación de recursos arbóreos consumidos por animales frugívoros en la región del Río Hondo (PN-ANMI) Madidi, Wildlife Conservation Society. 38 p. (Manuscrito no publicado).
- Calzadilla, M. 2004. Caracterización de un bosque amazónico de pie de monte, a través de parcelas permanentes. Parque Nacional y ANMI Madidi, La Paz, Bolivia. Tesis de Ingeniería Forstal, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. 62 p.
- Cárdenas, M. 1989. Manual de plantas económicas de Bolivia. 2° Edit Ed. Los Amigos del Libro, La Paz. 333 p.
- Chapman, C. A., L.J. Chapman, R. Wrangham, K. Hunt, D. Gebo, & L. Gardner. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531.
- Clark, D. A., Clark, D.B. Sandoval, R. M. & M. C. Castro Vinicio. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- De la Quintana, D. 2005. Evaluación de la composición florística de una parcela permanente de muestreo en el sector del Río Hondo, PN-ANMI Madidi. *Ecología en Bolivia*. 40: 418-442.
- De Steven, D., D. M. Windsor, F. E. Putz & B. de Leon. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19: 342-356.
- Feil, J. P. 1996. Fruit production of *Attalea colenda* (Arecaceae) in coastal Ecuador - an alternative oil resource? *Economic Botany* 50: 300-309.
- Field, A. 2000. *Discovering statistics using SPSS for Windows*. Advanced techniques for the beginner. SAGE Publications Ltd., Londres. 240 p.
- Foster, R.B. 1990. The floristic composition of the Rio Manu floodplain forest. pp. 112-140. En: A.H. Gentry (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Flores, J. G., C. Batte & J. Dapara. 2002. Caracterización de la vegetación del Río Undumo y su importancia para la conservación de la fauna silvestre. *Ecología en Bolivia* 31: 23-48.
- Gentry, A. H. & J. Terborgh. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu

- "mature" floodplain forest. pp. 542-564. En: A.H. Gentry (Ed.). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Henderson, A., Galeano G. & R. Bernal. 1998. Palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey. 352 p.
- Henderson, A. (ed.) 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press, Nueva York. 250 p.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia* 43: 251-259.
- Kahn, F. & K. Mejia. 1991. The palm communities of two 'terra firme' forests in Peruvian Amazonia. *Principes* 35: 22-26.
- Kahn, F. & J.-J. de Granville. 1992. Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer-Verlag, Berlin. 226 p.
- Krebs, C., J. 1998. Ecological methodology. Addison Wesley, California, Nueva York. 620 p.
- Martínez-Ramos, M. & E. R. Álvarez-Buylla 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.
- Moraes R., M. 1991. Contribución al estudio del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* una estancia ganadera (Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 13: 3-19.
- Moraes R., M. 1996. Bases para el manejo sostenible de palmeras nativas de Bolivia. Ministerio Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente / Tratado de Cooperación Amazónica, La Paz. 88 p.
- Moraes R., M. 2004. Flora de palmeras de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 212 p.
- Painter, R.L.E. 1998. Gardeners of the forest: Plant-animal interactions in a Neotropical forest ungulate community. Tesis doctoral, University of Liverpool, Liverpool. 248 p.
- Paniagua, N. 1998. Estudio comparativo de la densidad y los niveles de producción de hojas, frutos y semillas en poblaciones naturales de *Attalea phalerata* (Palmae) sometidas a diferente intensidad de extracción (Riberalta, Dpto. Beni, NE Bolivia). Tesis de licenciatura en biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, 133 p.
- Peres, C.A. 1994a. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26: 98-112.
- Peres, C.A. 1994b. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26: 285-294.
- Piñero, D. & J. Sarukhán. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70: 473-481.
- Prance, G. T. 1990. The floristic composition of the forest of central Amazonian Brazil. pp. 112-140. En: A.H. Gentry (Ed.). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Podani, J. 1994. Multivariate data analysis in ecology and systematics: a methodological guide to the SYN-TAX 5.0 package. *Ecological Computations Series (ECS)* 6: 1-314.
- Rankin-de-Mérona, J.M., Prance, G.T., Hutchings, R.W., Silva, M.F. da, Rodrigues, W.A. & Uehling, M.E. 1992. Preliminary results of a large-scale tree inventory of upland rain forest in the Central Amazon. *Acta Amazonica* 22: 493-534.
- Rojas, R. 1992. Sitios forestales y usos comunales de seis palmeras nativas del trópico de Cochabamba. (*Bactris gasipaes*, *Jessenia bataua*, *Euterpe precatoria*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Astrocaryum* sp.). Informes Ecológicos. Escuela Técnica Superior Forestal, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba. 128 p.

- Seidel, R. 1995. Inventario de los árboles en tres parcelas de bosques en la Serranía de Marimonos, Alto Beni. *Ecología en Bolivia* 25: 1-35.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species compositions in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79: 23-30.
- SPPS. 2003. SPSS for Windows, Version 12.0. Chicago, Illinois.
- Terborgh, J. 1983. Five new world primates. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey. 260 p.
- Tomlinson, P.B. 1979. Systematic and ecology of the Palmae. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 85-107.
- Valencia, R., Balslev, H. & G. Paz y Miño. 1997. Tamaño y distribución vertical de los árboles en una hectárea de un bosque muy diverso de la Amazonía ecuatoriana. pp. 173-187. En: R. Valencia & H. Balslev (eds.). *Estudios sobre Diversidad y Ecología de Plantas. Memorias del II Congreso Ecuatoriano de Botánica realizado en la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.*
- Vormisto, J., O. Phillips, K. Ruokolainen, H. Tuomisto, & R. Vasquez. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography* 23: 349-359.
- Vormisto, J., T. Hanna & O. Jari. 2004a. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: what is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science* 15: 485-494.
- Vormisto, J., J. Svenning, P. Hall & H. Balslev. 2004b. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577-588.
- Wallace, R.B., L.E. Painter, D. I. Rumiz & J. C. Herrera. 2000. La estacionalidad y el manejo de vida silvestre en los bosques de producción del Oriente de Bolivia. *Rev. Bol. Ecol.* 8: 65-81.
- Wallace, R.B. & L.E. Painter. 2002. Phenological patterns in a southern Amazonian tropical forest: implication for sustainable management. *Forest Ecology and Management* 160: 19-33.
- Wallace, R.B. & L. E. Painter. 2003. Metodologías para medir la fenología de fructificación y su análisis con relación a los animales frugívoros. *Documentos de Ecología en Bolivia, Serie Metodología* 2: 1-14.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*, 4th edition, Prentice Hall, Inc., Nueva Jersey. 663 p.
- Zuidema, P.A. & R.G.A. Boot. 2000. Demographic constraints to sustainable palm heart extraction from a sub-canopy palm in Bolivia. Pp. 53-79. En: P.A. Zuidema (ed.). *Demography Exploited Tree Species in the Bolivian Amazon*. PROMAB, Riberalta.
- Zuidema, P.A. & M.J.A. Werger. 2000. Impact of artificial defoliation on ramet and genet demography in a Neotropical understory palm. Pp. 109-131. En: P.A. Zuidema (ed.). *Demography Exploited Tree Species in the Bolivian Amazon*, PROMAB, Riberalta.

Artículo recibido en: Febrero de 2007.

Manejado por: Luis F. Pacheco

Aceptado en: Junio de 2007.