

# ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y VARIABILIDAD DEL BOSQUE SUBANDINO XÉRICO EN UN SECTOR DEL VALLE DEL RÍO TUICHI, ANMI MADIDI, LA PAZ (BOLIVIA)

Alfredo Fuentes Claros<sup>1</sup> Alejandro Araujo Murakami<sup>1</sup>, Héctor Cabrera Condarco<sup>2</sup>, Freddy Canqui<sup>1</sup>, Leslie Cayola<sup>2</sup>, Carla Maldonado<sup>3</sup> y Narel Paniagua<sup>3</sup>

## RESUMEN

Se evaluaron 1.3 has. de bosque subandino xérico en el valle del Tuichi donde se midieron todas las leñosas con  $DAP \geq 2.5$  cm en parcelas de 0.1 has. Se registraron 4709 tallos en total, con un promedio de  $362.2 \pm 132.3/0.1$  ha. El promedio del área basal fue de  $2.9 \pm 1.1$  m<sup>2</sup>/0.1 ha. Se encontraron 171 especies y 50 familias, con promedios de  $48 \pm 7.5$  especies y  $24.8 \pm 3.8$  familias por parcela. Las especies de mayor importancia ecológica (IVI) fueron *Phyllostylon rhamnoides*, *Anadenanthera colubrina* y *Trichilia catigua*; las familias con mayor IVIF fueron Fabaceae, Meliaceae y Ulmaceae. El Análisis de Componentes Principales diferenció dos grupos de parcelas o comunidades: una comunidad de cimas y laderas caracterizada por *Zanthoxylum fagara*, *Astronium urundeuva* y *Erythrina amazonica*; y otra comunidad de fondos de valle y terrazas caracterizada por *Chrysophyllum gonocarpum*, *Randia armata* y *Gallesia integrifolia*. Biogeográficamente predominan especies de bosques estacionalmente secos del arco pleistocénico, reforzando la teoría de la existencia durante el Pleistoceno de una formación de bosques secos mucho más extensa que la actual; le siguen en orden de importancia elementos de bosques húmedos de tierras bajas y por último elementos andinos que concentran los endemismos y caracterizan a esta formación.

**Palabras claves:** Bosque seco subandino Madidi, estructura, composición, variabilidad, biogeografía.

## ABSTRACT

We present detailed information on structure and floristic composition of the xeric subandean forest in a sector of the Tuichi valley, in the Madidi Natural Area of Integrated Management, La Paz-Bolivia. We evaluated 1.3 has. of forest where we measured all the woody plants with  $DBH \geq 2.5$  cm, in plots of 0.1 ha. A total of 4709 stems with means of  $362.2 \pm 132.3/0.1$  ha were recorded. The total basal area was of 37.7 m<sup>2</sup> with means of  $2.9 \pm 1.1$  m<sup>2</sup>/0.1 ha (S.D.). We recorded 171 species in 50 families, with means of  $48 \pm 7.5$  species and  $24.8 \pm 3.8$  families per plot. The species of greatest ecological importance (IVI) were *Phyllostylon rhamnoides*, *Anadenanthera colubrina* and *Trichilia catigua*; the families with greatest IVIF were Fabaceae, Meliaceae and Ulmaceae. A Principal Component Analysis distinguished two groups of plots or plant communities: a community found on top and slopes of ridges characterized by *Zanthoxylum fagara*, *Astronium urundeuva* and *Erythrina amazonica*; and the other a community found in the valley bottoms and terraces was characterized by *Chrysophyllum gonocarpum*, *Randia armata* and *Gallesia integrifolia*. Biogeographically predominates species of seasonally dry forests of the pleistocenic arc, reinforcing the theory of the existence during the Pleistocene of one formation of dry forests much more extensive than in the present; they follow in importance order elements of humid lowland forests and finally Andean elements that concentrate the endemism and characterize this formation.

**Key words:** Madidi subandean dry forest, structure, composition, variability, biogeography.

<sup>1</sup>Missouri Botanical Garden, Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado y Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077. La Paz, Bolivia, [lpb.madidi@accelerate.com](mailto:lpb.madidi@accelerate.com)

<sup>2</sup>Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077. La Paz, Bolivia, [lpb.madidi@accelerate.com](mailto:lpb.madidi@accelerate.com)

<sup>3</sup>Missouri Botanical Garden y Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077. La Paz, Bolivia; dirección actual: Department of Systematic Botany, Aarhus University, Nordlandsvej 68. DK-8240 Risskov, Denmark.

## INTRODUCCIÓN

La ecoregión de Bosques Secos Interandinos de Bolivia, ubicada entre las sierras subandinas y la cordillera oriental, se extiende en una diagonal desde el N de La Paz hasta el SO de Tarija. Es una ecoregión naturalmente muy fragmentada y heterogénea con distintas afinidades biogeográficas y elevado grado de endemismos. Tradicionalmente ha soportado una fuerte presión antropogénica por lo que en la actualidad se encuentra bastante alterada (IBISCH *et al.*, 2003).

Para el departamento de La Paz, se han reportado bosques secos interandinos en las cuencas altas de los ríos Cotacajes (en el límite con el departamento de Cochabamba), Boopi, Coroico, Consata, Camata y Tuichi (PARKER y BAILEY, 1991; BECK *et al.*, 1993; KESSLER y HELME, 1998; BACH *et al.*, 1999; NAVARRO, 2002).

Según NAVARRO (2002), los bosques de los valles secos interandinos septentrionales en los departamentos de La Paz y noroeste de Cochabamba pertenecen a distintas series de vegetación ubicadas en los pisos subandino (500–600 a 1800–2000 msm) y montano (1800–2000 a 3100 msm), cuya flora representa relictos de otras unidades biogeográficas y se incluirían en la provincia de los Yungas; mientras que los bosques secos de los valles interandinos del centro y sur de Bolivia pertenecen a la provincia Boliviano Tucumana.

Del conjunto de bosques secos de La Paz el mejor conservado y más extenso es el de los valles del alto Tuichi. KESSLER y HELME (1998) y NAVARRO (2002) mencionan que este y otros valles secos aislados son ricos en endemismos con bastantes especies sin describir, discuten sus relaciones biogeográficas concordando que la flora tiene una fuerte influencia de los bosques secos del Brasil central pertenecientes a la región biogeográfica Brasileño-Paranense.

Recién en los últimos años se ha prestado mayor atención a la formación de bosques secos considerando su dramática y acelerada conversión a tierras agrícolas por presentar suelos ricos en nutrientes (MOONEY *et al.*, 1995). Se ha discutido su relación fitogeográfica con otras formaciones vegetales, generándose cierta controversia respecto a su papel en el último periodo frío y seco del Pleistoceno, durante el cual pudo haber constituido una formación mucho más extensa y continua que la actual (PRADO & GIBBS, 1993), proponiéndose un modelo en el cual los bosques húmedos de la amazonía en el pleistoceno transicionaban gradualmente con bosques secos, antes que contactar abruptamente con formaciones de sabana (PENNINGTON *et al.*, 2000).

Al presente los bosques del Tuichi se incluyen en un área de manejo según la propuesta de zonificación del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi (SERNAP *et al.*, 2003), donde las comunidades próximas están evaluando la posibilidad de realizar actividades de extracción forestal en pequeña escala para la fabricación de muebles y satisfacer las necesidades internas de poblaciones más grandes como Apolo (L. PAINTER, com. pers.). Además, el proyecto de construcción de la carretera Apolo – Ixiamas es un tema recurrente en la política de las autoridades regionales, de hecho ya se ha construido el tramo Apolo–Asariamas atravesando estos bosques secos. Las amenazas latentes y reales repercuten en la prácticamente última oportunidad de conservar muestras bien conservadas de esta peculiar formación.

A pesar de que los bosques secos del sector son los que cuentan con más estudios, estos tratan principalmente aspectos sobre diversidad y biogeografía, careciendo a la fecha de información detallada sobre su estructura, composición y variabilidad.

En este sentido la presente contribución es la primera en presentar resultados cuantitativos detallados del componente leñoso del área, que esperamos sean un aporte para el manejo de los mismos por las comunidades aledañas para su aprovechamiento sostenible.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Las evaluaciones se efectuaron en el valle del río Machariapo perteneciente a la cuenca del alto Tuichi, en las proximidades de los arroyos Pintata y Asilla, al interior de un área cuyo límite se enmarca por las coordenadas 14°27'52" a 14°28'38"S y 68°32'07" a 68°32'56"W. Este sector se encuentra en la provincia Franz Tamayo del departamento de La Paz, dentro del Área Natural de Manejo Integrado Madidi, en una zona de uso extensivo no extractivo (SERNAP *et al.*, 2003). El rango altitudinal en que se trabajó fue de 818–1015 m. La población principal más cercana es Apolo situada a aproximadamente 30 Km en línea recta al SE.

Geomorfológicamente el sector es parte de la cordillera oriental con paisajes de serranías bajas y colinas. Las litologías predominantes son areniscas lutitas y limolitas del Devónico (SUÁREZ, 2001).

La estación meteorológica más próxima es la de Apolo, que tiene una precipitación promedio anual de 1558 mm, una

temperatura media anual de 20.5°C, un índice ombrotérmico de 6.3 y un índice ombrotérmico de los dos meses seguidos más secos de 1.95 (NAVARRO, 2002). Con los anteriores parámetros y siguiendo el modelo bioclimático de RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* (1999) la diagnosis bioclimática para el área de Apolo revela un bioclima termotropical superior, pluviestacional, húmedo inferior, con tres meses secos entre

junio y agosto. Sin embargo el mapa de precipitación de MÜLLER *et al.* (2002), indica 1200 mm promedio anuales, con 3.5 meses áridos, aunque dadas las características de los bosques presentes (bajos y espinosos con bastantes cactáceas) hacia las partes inferiores de los valles, podrían indicar una menor precipitación y consecuentemente un bioclima xérico (NAVARRO, 2002).

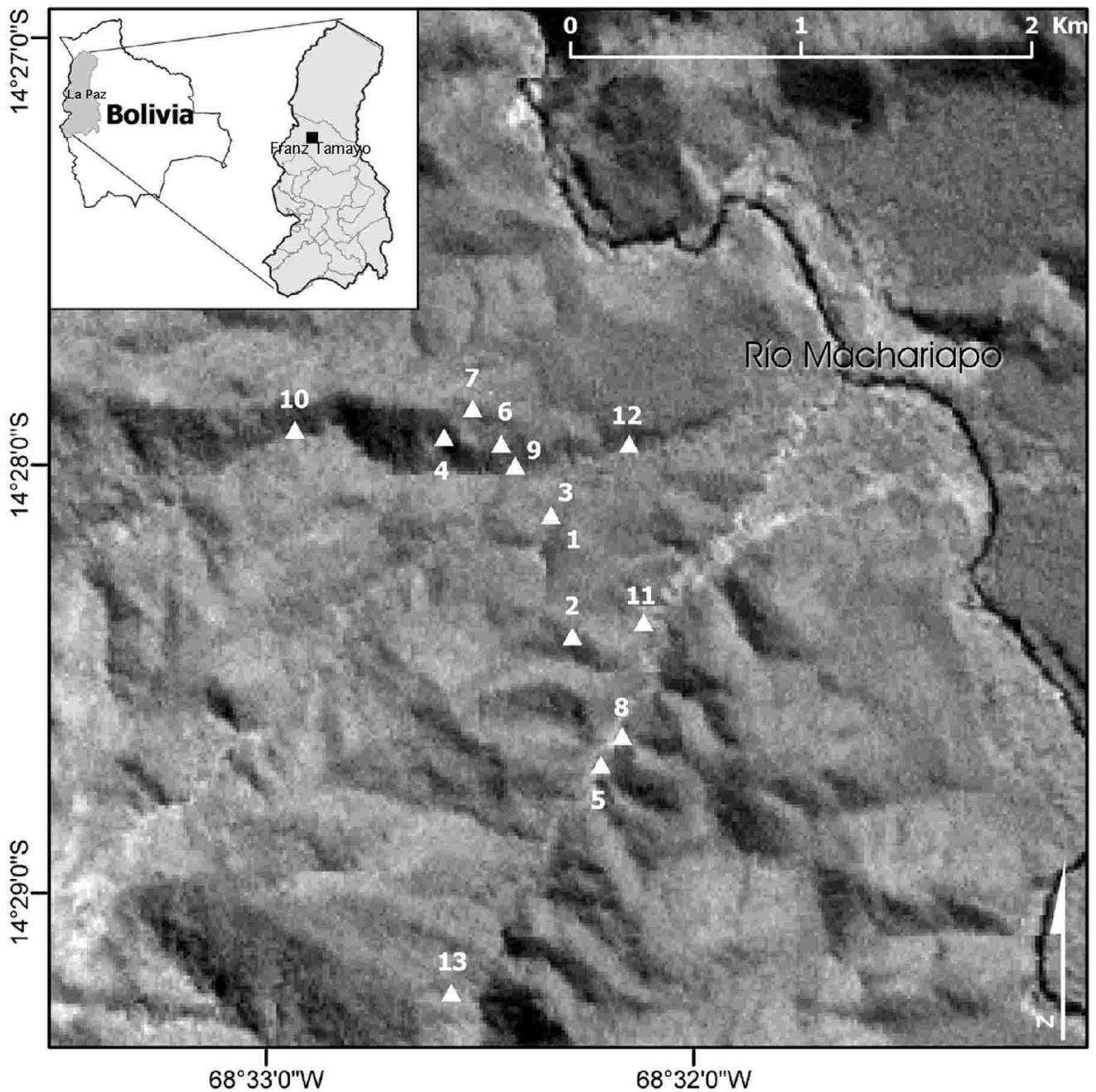


Figura 1. Mapa de localización de las parcelas evaluadas (los números representan el número de orden correspondiente en el cuadro 1).

La vegetación preponderante es el bosque semideciduo montano bajo (MÜLLER *et al.*, 2003) o más precisamente, el bosque xérico seco subandino yungueño, que contacta hacia los fondos de valle con bosques higrófilos donde incursionan especies de los bosques húmedos de tierras bajas o con vegetación riparia; mientras que por sobre los 1200 m contacta con el bosque subhúmedo pluviestacional subandino superior yungueño (NAVARRO, 2002). Más o menos a estas altitudes y saliendo de la influencia climática de los valles, hacia zonas con ombroclimas húmedos se presentan los característicos bosques estacionales con nogal (*Juglans boliviana*), en su mayor parte transformados en sabanas antropogénicas como las de Apolo.

El Bosque seco del valle del Tuichi cubre un área aproximada de 1200 km<sup>2</sup> de los cuales como 700 km<sup>2</sup> se encuentran en muy buen estado de conservación (KESSLER y HELME 1999), probablemente la mayor extensión de bosque seco bien conservado en los andes (PARKER y BAYLEY, 1991).

## Métodos

Para la evaluación del bosque se utilizaron transectos o parcelas GENTRY de 0.1 ha (GENTRY, 1982; PHILLIPS y MILLER, 2002), modificando la forma original de 500 x 2 m

dividida en subtransectos de 50 x 2 m que pueden ser continuos o separados, a parcelas de 100 x 10 m en submuestras de 10 x 10 m todas continuas. De esta manera se evita incluir distintos microambientes de la misma formación boscosa y se asegura evaluar bosques más homogéneos.

El trabajo de campo se realizó entre febrero y marzo del 2003. Seleccionamos áreas poco o nada intervenidas del bosque seco, homogéneas desde el punto de vista fisonómico y ecológico, para la instalación y evaluación de cada parcela. Evaluamos 13 parcelas de 0.1 ha, las cuales se ubicaron en distintas situaciones topográficas: terraza o fondo de valle (6 parcelas), ladera (4 parcelas) y cima (3 parcelas) (cuadro 1), para determinar las diferencias en composición y estructura según la topografía.

Se midieron los tallos individuales de árboles arbustos y lianas con Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) mayor o igual a 2.5 cm., se estimó la altura total, se anotó la familia, el nombre científico y el nombre común asignado por los guías de campo. Se coleccionó la casi totalidad de morfoespecies diferenciadas en campo.

**Cuadro 1. Resumen con datos físicos y biológicos de las parcelas evaluadas. D.E. es la desviación estándar**

Número de orden	Situación topográfica	Altitud (m)	Nº tallos	Nº lianas	Área basal (m <sup>2</sup> )	Especies	Familias
1	Ladera	940	418	12	2.4	45	24
2	Cima	893	406	16	2	44	21
3	Cima	1011	274	11	1.8	36	21
4	Cima	1015	450	16	2.2	41	23
5	Ladera	923	686	102	1.8	46	25
6	Ladera	940	372	17	2.6	50	28
7	Ladera	987	474	11	2.6	49	25
8	Terraza	915	314	56	5.5	55	30
9	Terraza	843	278	37	2.9	55	27
10	Terraza	938	340	60	3.8	64	32
11	Terraza	818	183	28	2.9	52	24
12	Terraza	860	194	18	2.9	39	18
13	Terraza	874	320	34	4.3	48	24
<b>Promedio</b>		919.8	362.2	31.5	2.9	48	24.8
<b>Mínimo</b>		818	183	6	1.8	36	18
<b>Máximo</b>		1015	686	102	5.5	64	32
<b>D.E.</b>		±61.7	±132.3	±26.6	±1.1	±7.5	±3.8
<b>Totales</b>			4709	418	37.7	171	50

Las colecciones completas se encuentran depositadas en el Herbario Nacional de Bolivia (LPB). Juegos de duplicados se enviaron al herbario del Jardín Botánico de Missouri (MO), a los herbarios de Santa Cruz (USZ), Cochabamba (BOLV) y al herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA), en orden de prioridad. Se consultaron los herbarios y las bibliotecas de las dos primeras instituciones así como a sus especialistas para ayudar en la identificación de los especímenes.

Seis individuos no se coleccionaron por su inaccesibilidad y no fueron incluidos en los análisis de diversidad pero sí en los de estructura. Nueve morfoespecies no pudieron ser identificadas ni siquiera hasta familia y en los análisis se consideraron sólo como una familia diferente.

Las siglas que figuran en las referencias de colecciones testigo pertenecen a los siguientes colectores: AM = A. Araujo, FCM = F. Canqui, HCC = H. Cabrera, LC = L. Cayola, NPZ = N. Paniagua.

La información de los especímenes de las parcelas y colecciones generales se incluyó en las bases de datos del Jardín Botánico de Missouri accesible vía Internet (<http://mobot.mobot.org/w3t/search/vas.html>, <http://mobot.mobot.org/w3t/search/madidi/>), y en la del Herbario Nacional de Bolivia. Las planillas electrónicas estandarizadas y corregidas, así como los datos geográficos y físicos de las parcelas se incluyeron en la base de datos de la red de investigación de patrones de diversidad de plantas a gran escala, SALVIAS, de la Universidad de Arizona. (<http://eeb37.biosci.arizona.edu/~salvias/main.html>).

### Análisis de datos

Los datos de campo transcritos a planillas electrónicas fueron uniformizados y analizados utilizando parámetros y fórmulas de amplio uso en ciencias biológicas. Con esta información se obtuvieron la abundancia, frecuencia y dominancia (expresada por el área basal) absolutas y relativas, con las cuales se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) porcentual para las especies y familias presentes, este índice sintetiza la importancia ecológica de las especies o familias en la muestra pues representa la suma de sus abundancias, dominancias y frecuencias relativas (Curtis & McIntosh 1951).

Con los datos de altura total y DAPs de los individuos se elaboraron histogramas que muestran la estructura de la formación boscosa.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con los valores de abundancia de las especies y morfoespecies para determinar las similitudes florísticas o variabilidad entre las parcelas, señalando posibles gradientes ecológicos que condicionan la formación característica en grupos de especies o comunidades. Para esto se siguieron las opciones

automáticas del paquete informático Syn-Tax 5.0 (PODANI, 1993).

Se efectuó un análisis fitogeográfico general tomando en cuenta solamente las especies con determinación completa (género y especie), a las cuales se asignó uno de los siguientes areales corológicos:

1. Bosques secos semidecíduos de la región Brasileño-Paranense (o del Arco Pleistocénico).
2. Bosques húmedos de tierras bajas.
3. Bosques andinos.

Los valores precedidos por el símbolo  $\pm$  que figuran en los resultados representan la desviación estándar.

## RESULTADOS

### Estructura

En las 13 parcelas evaluadas se midieron un total de 4709 tallos con DAP  $\geq 2.5$  cm, de estos, 4291 (91%) son árboles y arbustos, y 418 (9%) son lianas. El promedio de tallos por parcela fue de  $362.2 \pm 132.3$  con extremos de 183 y 686. El promedio de lianas fue de  $31.5 \pm 26.6/0.1$  ha con extremos de 11 y 102. (Cuadro 1).

El área basal para las 1.3 has. evaluadas es de  $37.7 \text{ m}^2$  con un promedio de  $2.9 \pm 1.1 \text{ m}^2/0.1$  ha.

En la figura 1 se muestra la distribución de individuos por clases de altura. La mayor proporción de individuos se concentra en la clase 5–10 m (41.9%) que correspondería al dosel o nivel de copas, seguido muy de cerca por la clase  $< 5$  m (40.2%) equivalente a un sotobosque arbustivo arbóreo bastante denso, el resto de las clases apenas acumulan el 17.8% de individuos, representando el nivel de emergentes de altitud variable entre 10 y 30 m, y relativamente escasos.

En cuanto a las clases diamétricas, la figura 2 representa la estructura horizontal del bosque evaluado, muestra la característica estructura en jota invertida de los bosques tropicales. La mayor parte de los tallos (83.9%) se concentra en la clase  $< 10$  cm, de los cuales más de la mitad (65.1%) tiene menos de 5 cm de DAP; el resto de las clases diamétricas acumulan tan solo el 16% del total de individuos.

Existe una elevada desproporción entre el número de individuos y el área basal para las dos primeras clases de altura, que suman el 82.2% de los tallos pero equivalen sólo al 35.1% del área basal, esta relación es similar para las lianas pero es inversa para el resto de las clases diamétricas (figura 3).

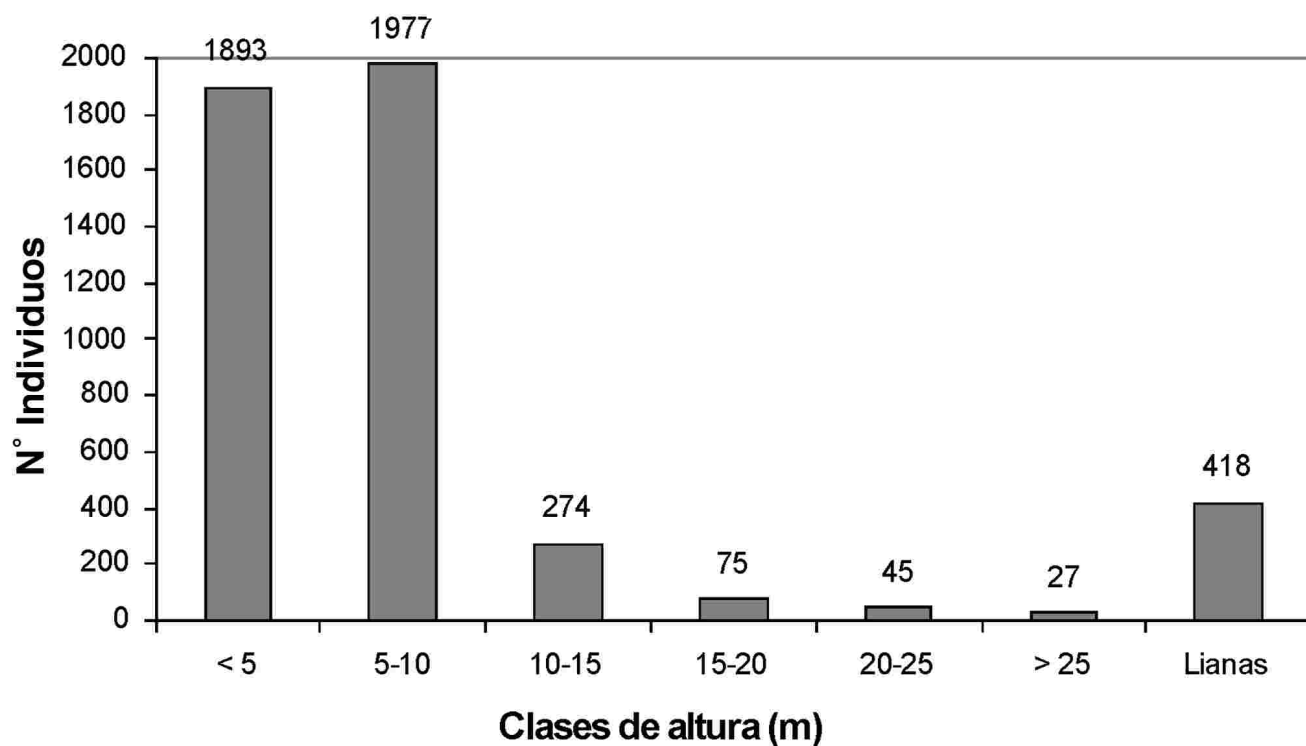


Figura 1. Estructura altimétrica del total de parcelas evaluadas.

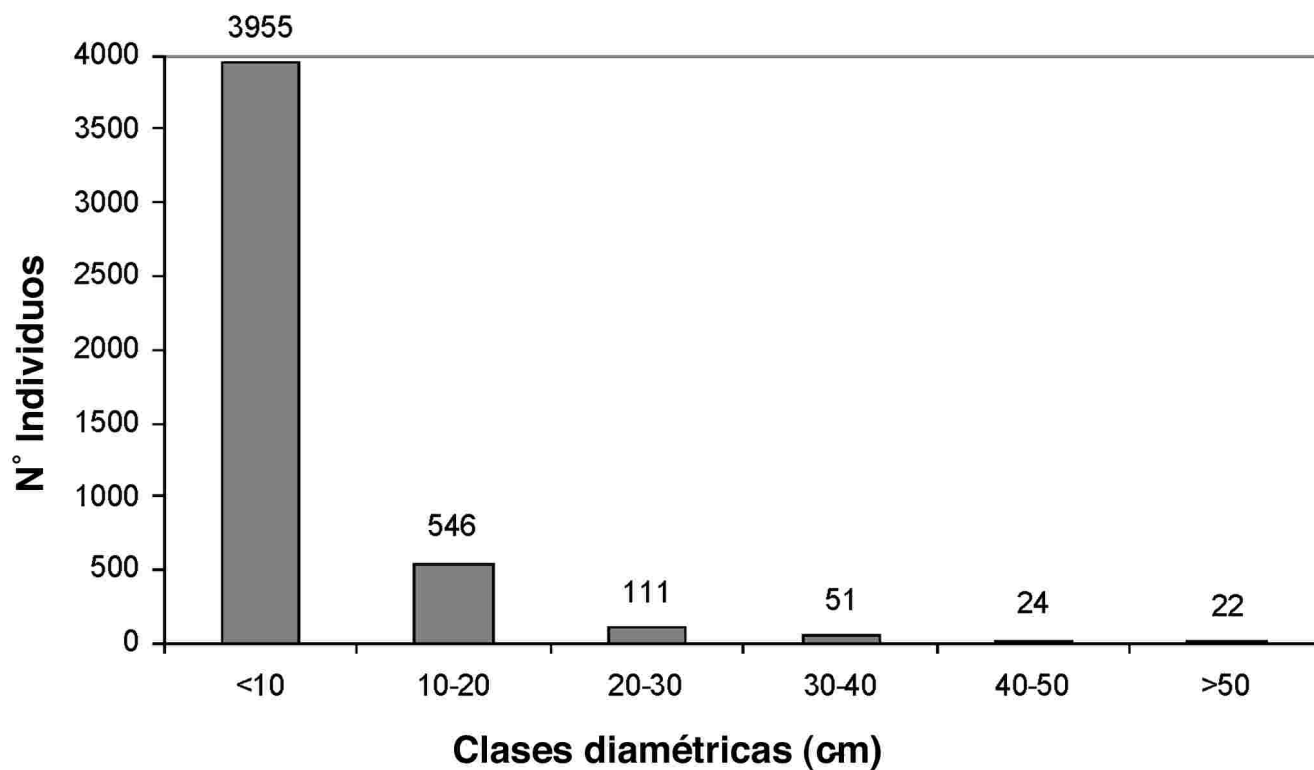


Figura 2. Estructura diamétrica del total de parcelas evaluadas.

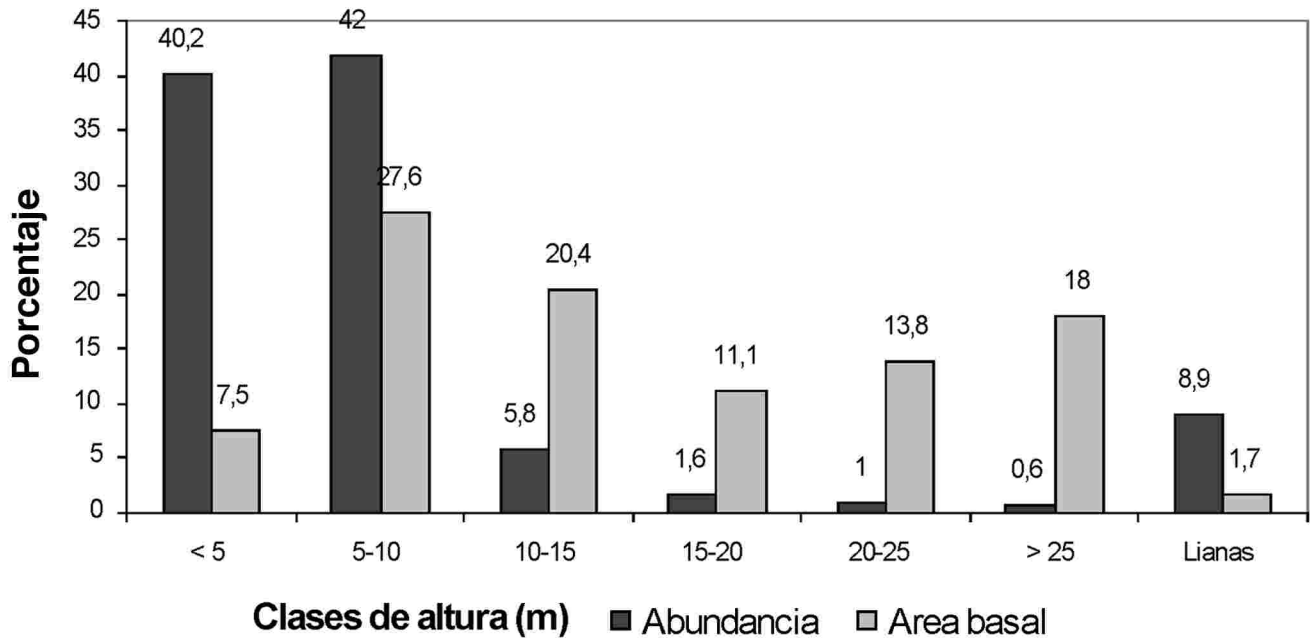


Figura 3. Relación porcentual entre la abundancia y el área basal por clases de altura.

La presencia de suculentas de la familia Cactaceae es apreciable, con un 5.6% de tallos que representan el 4.2% del IVI total

#### Composición florística y diversidad

Se registraron un total de 171 especies y morfoespecies pertenecientes a 50 familias y al menos 110 géneros. El promedio de especies y familias por parcela es de de  $48 \pm 7.5$  y  $24.8 \pm 3.8$  respectivamente (cuadro 1).

Las especies más frecuentes son *Opuntia brasiliensis* (100%), *Phyllostylon rhamnoides* (92.3%), *Allophylus edulis* (92.3%), *Trichilia catigua* (84.6%) y *Anadenanthera colubrina* (84.6%); mientras que las de mayor abundancia resultan ser *Phyllostylon rhamnoides* (5.7%), *Atrocasia jacobinensis* (4.1%), *Allophylus edulis* (3.9%), *Trichilia catigua* (3.9%) y *Trichilia elegans* (3.8%) (figura 4). Poco más del 17% de las especies se encuentran en al menos 50% de las parcelas.

Por su parte las familias más abundantes son Fabaceae (13.7%), Meliaceae (10.3%), Ulmaceae (6.9%), Polygonaceae (6.5%), Cactaceae y Sapindaceae (5.6%) (figura 5). Las especies mas importantes son las detalladas en la figura 6, las cuales acumulan el 42.3% del IVI total.

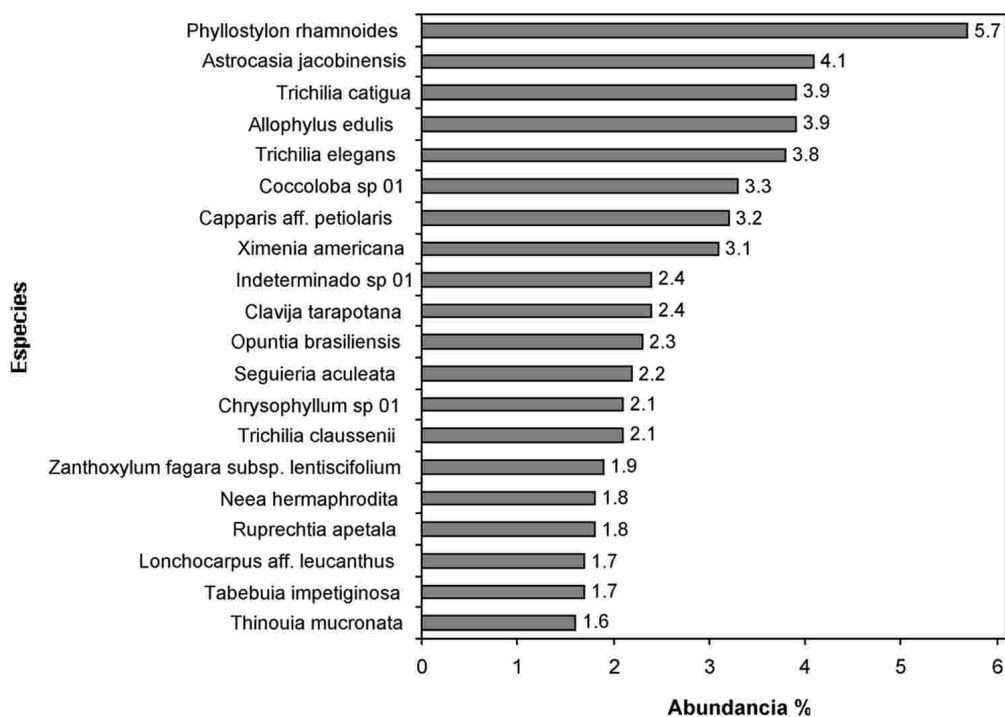


Figura 4. Las 20 especies más abundantes en las parcelas evaluadas.

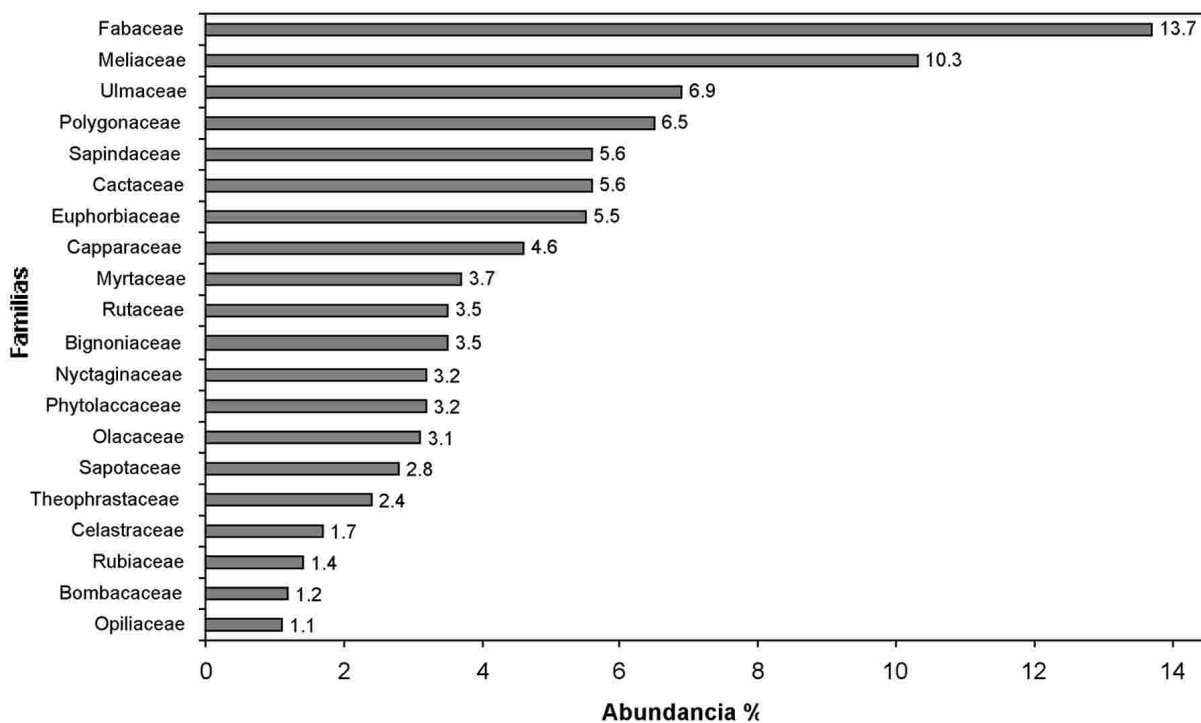


Figura 5. Las 20 familias más abundantes en las parcelas evaluadas.

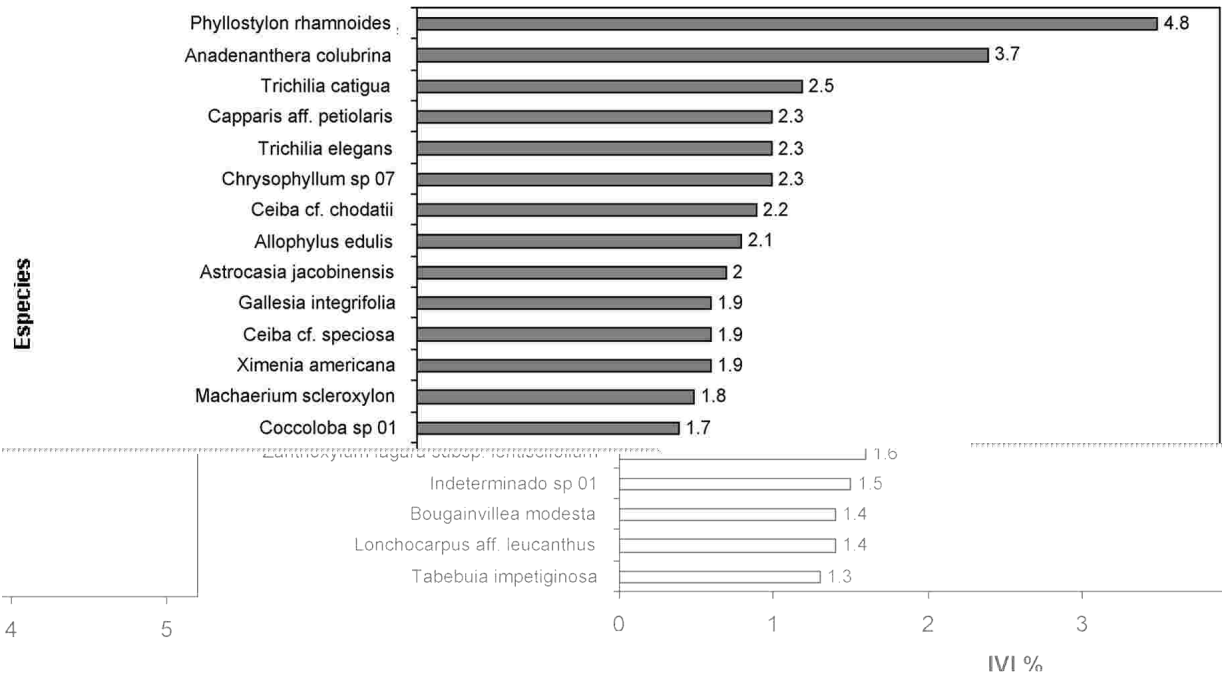


Figura 6. Las 20 especies más importantes tomando en cuenta el IVI.

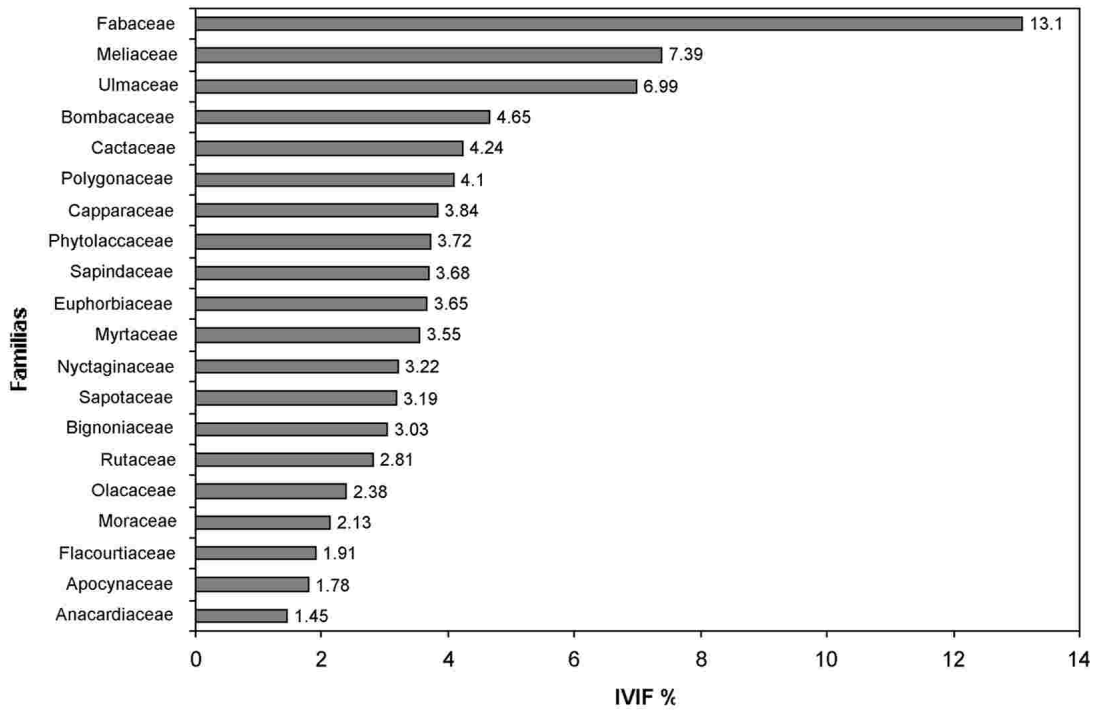


Figura 7. Las 20 familias más importantes tomando en cuenta el IVIF.

Cuadro 3. Las especies más importantes para cada clase de altura con su área basal (AB) y abundancia absoluta (AA).

< 5 m			5–10 m			10–15 m			> 15 m		
Especie	AB	AA	Especie	AB	AA	Especie	AB	AA	Especie	AB	AA
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	0.19	94	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	0.95	136	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	1.11	33	<i>Ceiba cf. speciosa</i>	1.71	5
<i>Capparis aff. petiolaris</i>	0.15	87	<i>Trichilia catigua</i>	0.54	112	<i>Anadenanthera colubrina</i>	0.95	15	<i>Anadenanthera colubrina</i>	1.49	13
<i>Opuntia brasiliensis</i>	0.15	81	<i>Zanthoxylum fagara</i>	0.54	68	<i>Chrysophyllum sp 01</i>	0.66	20	<i>Ceiba cf. chodatii</i>	1.2	3
<i>Coccoloba sp 01</i>	0.12	70	Indet. sp 01	0.49	75	<i>Machaerium scleroxylon</i>	0.5	17	<i>Ficus maxima</i>	1.19	5
<i>Ximenia americana</i>	0.11	70	<i>Machaerium scleroxylon</i>	0.48	34	<i>Gallesia integrifolia</i>	0.43	8	<i>Cariniana estrellensis</i>	1.13	4
<i>Allophylus edulis</i>	0.11	128	<i>Trichilia elegans</i>	0.47	123	<i>Eugenia sp 04</i>	0.41	11	<i>Gallesia integrifolia</i>	0.99	12
<i>Maytenus cf. cardenasii</i>	0.1	58	<i>Anadenanthera colubrina</i>	0.47	38	<i>Capparis aff. petiolaris</i>	0.34	18	<i>Swietenia macrophylla</i>	0.76	3
<i>Clavija tarapotana</i>	0.1	99	<i>Tabebuia impetiginosa</i>	0.43	52	<i>Cereus sp 02</i>	0.31	2	<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i>	0.74	7
Indet. sp 01	0.1	37	<i>Ximenia americana</i>	0.34	77	<i>Astronium urundeuva</i>	0.28	6	<i>Cedrella fissilis</i>	0.68	1
<i>Cleistocactus sp 01</i>	0.1	51	<i>Chrysophyllum sp 01</i>	0.31	51	<i>Bougainvillea modesta</i>	0.21	7	<i>Celtis cf. loxensis</i>	0.63	4

Las familias más importantes son las representadas en la figura 7 que en conjunto acumulan un 80.8% del IVIF. En el cuadro 3 se muestran las especies dominantes para cada estrato o clase de altura. *Phyllostylon rhamnoides* es la especie más importante en las tres primeras clases de altura, pero no en el nivel de emergentes. En el estrato o nivel de emergentes (> 15 m) hay un predominio de especies de bosques húmedos de tierras bajas como *Ficus maxima*, *Cariniana estrellensis* y

*Gallesia integrifolia*. Entre las especies que tienen preferencia neta por el sotobosque (clase < 5), considerando su área basal y abundancia, se encuentran *Opuntia brasiliensis*, *Allophylus edulis*, *Maytenus cf. cardenasii* y *Clavija tarapotana*.

Las familias más diversas en especies son Fabaceae (con 31 especies), Bignoniaceae (10) y Malpighiaceae (10), las dos primeras son frecuentemente las más diversas en bosques

secos neotropicales de tierras bajas (GENTRY, 1995), les siguen Flacourtiaceae (8), Cactaceae y Myrtaceae (7) (figura 8). Los géneros más diversos son *Acacia* (6 spp), *Eugenia* (6 spp), *Machaerium* (5 spp), *Trichilia* (4 spp) y *Casearia* (4 spp).

**Variabilidad**

El análisis de componentes principales separa claramente las parcelas de ladera y cima (grupo A), de las de terraza y fondo de valle (grupo B). Dada la similitud de las parcelas de ladera y cima las consideramos como un solo grupo en las discusiones, las parcelas de terraza y fondo de valle muestran por su parte

una mayor variabilidad probablemente debida a su situación azonal y al consecuente ingreso de especies de otras formaciones boscosas con las que contacta el bosque seco.

Esta separación es un claro reflejo de la diferencia florística, estructural y ecológica existente entre ambas situaciones (laderas y cimas bien drenadas vs. terrazas y fondos de valle mal drenados). Observando el gráfico generado se deduce que el eje 1 muestra una fuerte correlación con el drenaje (figura 9), que vendría a ser la principal condicionante para la distribución de especies leñosas en estos bosques.

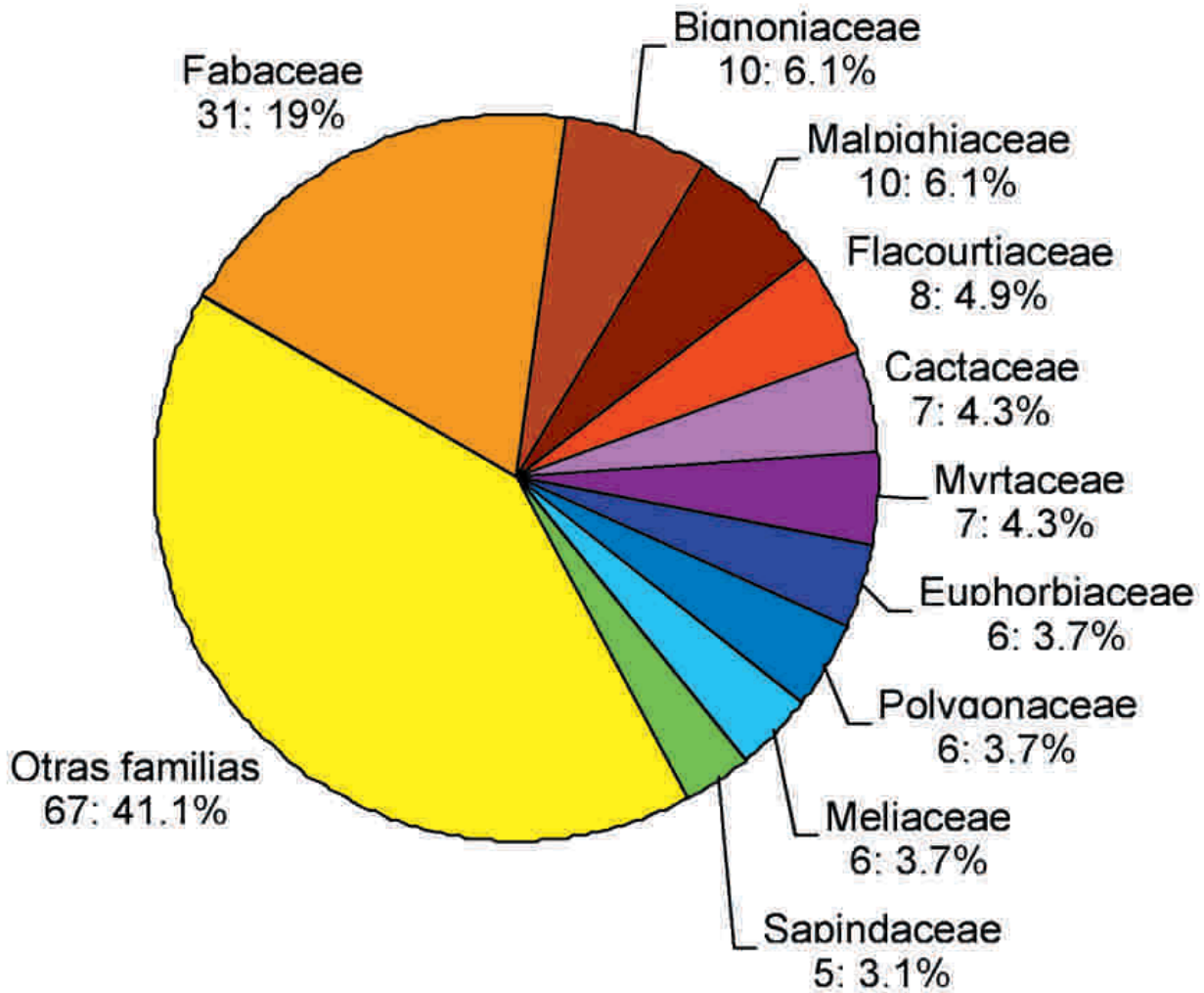


Figura 8. Diversidad absoluta y relativa de las familias más importantes.

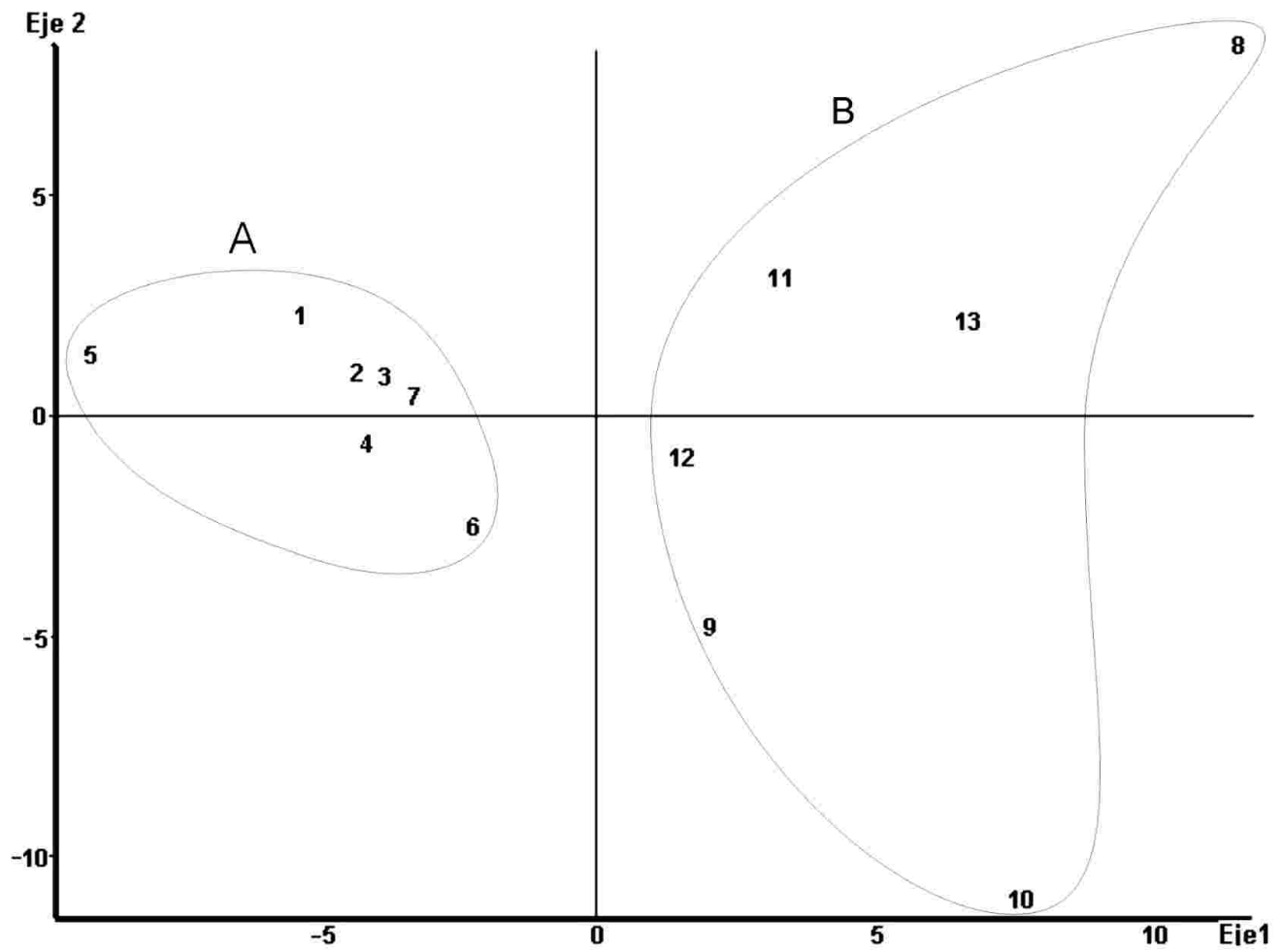


Figura 9. Análisis de Componentes Principales de las parcelas. Los números corresponden al número de orden del cuadro 1. El grupo A incluye a las parcelas de ladera y cima, el grupo B a las de terraza y fondo de valle.

Las diferencias estructurales y florísticas entre ambos grupos son:

- El área basal promedio para las parcelas de ladera y cima es inferior ( $2.2 \pm 0.4$  m<sup>2</sup>/0.1 ha) que las de terraza ( $3.7 \pm 1.1$  m<sup>2</sup>/0.1 ha).
- El número de tallos promedio para las parcelas de ladera y cima es mayor ( $440 \pm 126.2$ /0.1 ha) que las de terraza ( $271.5 \pm 67.4$ /0.1 ha).
- El número de lianas es en promedio mayor en las parcelas de terraza ( $38.8 \pm 16.3$ /0.1 ha) que en las de ladera y cima ( $24.6 \pm 33.4$ /0.1 ha).
- La altura promedio es mayor en las parcelas de terraza (6.8 vs. 4.9 m).
- La diversidad específica promedio en laderas y cimas es menor ( $44.3 \pm 4.8$  spp/0.1 ha) que en terrazas y fondos de valle ( $52.2 \pm 7.6$  spp/0.1 ha).

Entre las especies más frecuentes de las parcelas de ladera y cima que están ausentes de las de terraza se encuentran *Zanthoxylum fagara* subsp. *lentiscifolium*, *Astronium urundeuva*, *Erythrina amazonica*, *Calliandra chulumania*, *Coccoloba* sp 01, *Tabebuia impetiginosa* y *Triplaris vestita*. Por el contrario las especies más frecuentes restringidas a las terrazas y fondos de valle son *Chrysophyllum gonocarpum*, *Randia armata*, *Gallesia integrifolia*, *Clavija tarapotana* y *Acacia lorentensis*. Las especies presentes en ambos hábitats son *Opuntia brasiliensis*, *Allophylus edulis*, *Phyllostylon rhamnoides*, *Anadenanthera colubrina*, *Trichillia catigua* y *Trichillia elegans* entre las más frecuentes.

## Fitogeografía

Analizando la distribución de 108 especies con identificación completa (género y especie), registradas en las parcelas, 53 (49.1%) son de bosques estacionalmente secos del arco pleistocénico o más propiamente de la región biogeográfica Brasileño–Paranense, 40 (37%) son de bosques húmedos de tierras bajas y 15 (13.9%) son especies andinas.

Dentro del grupo de especies de bosques semidecíduos la mayor parte son de distribución amplia en el llamado arco pleistocénico de bosques secos de PRADO y GIBBS (1993) como *Astronium urundeuva*, *Anadenanthera colubrina*, *Opuntia brasiliensis*, etc. Sorprendentemente existen también especies típicas del núcleo de bosques secos de Misiones, entre estas *Holocalyx balansae*, *Rollinia emarginata* y *Banara tomentosa*, la primera especie prácticamente disyunta, se la conocía en Bolivia de la serranía de Sunsás en el extremo suroriental del departamento de Santa Cruz (FUENTES, 1998; JARDIM *et al.*, 2003), la última especie representa el primer registro para Bolivia.

El elemento de bosques húmedos consta de especies ampliamente distribuidas en el neotrópico pero con óptimo en zonas con bioclima estacional húmedo a subhúmedo, tal es el caso de *Gallesia integrifolia*, *Swietenia macrophylla*, *Cariniana estrellensis* y *Cedrela fissilis*. Sin embargo estas se restringen a situaciones azonales como los fondos de valle y terrazas, donde se encuentran por compensación edáfica, al igual que *Juglans boliviana* característica de bosques más húmedos en pisos de vegetación superiores.

El componente andino, si bien es el que se presenta en menor proporción, posiblemente por la relativamente baja altitud del sector, es el que concentra los endemismos. Se han registrado especies de los valles secos interandinos del centro y sur de Bolivia como *Ruprechtia apetala* y *Capparis polyantha*, y de la formación de bosques subhúmedos boliviano tucumanos como *Pisonia ambigua*, *Stillingia peruviana* y *Schaefferia argentinensis*.

Entre los endemismos encontrados, restringidos a los valles secos de La Paz están *Pereskia weberiana*, *Triplaris vestita* y *Calliandra chulumania*; a estos habría que añadir probables especies nuevas como *Chrysophyllum* sp 01, *Bauhinia* sp 01 y *Amyris* sp 01 (Rutaceae), primer registro del género para Bolivia, así como *Cleistocactus* sp 01 que debe corresponder a una de las cactáceas endémicas reportadas para los valles secos del norte de La Paz (NAVARRO, 1996a).

## DISCUSIÓN

### Estructura

En el cuadro 2 se muestran los valores promedio tanto de estructura como de diversidad comparados con los de otras localidades en las que se utilizó la misma metodología. Los valores del número de individuos son similares en las localidades con bosque seco (subandino y chiquitano), pero son menores que los de bosques montanos y mayores que los de bosques amazónicos, a excepción del bosque amazónico del alto Madidi que muestra un valor elevado. En cuanto al área basal la cifra obtenida por nosotros es algo menor que la del resto de estudios donde los valores se muestran uniformes y no reflejan algún posible patrón entre el área basal y la altitud.

Llaman la atención los valores elevados obtenidos en los transectos por GENTRY tanto para estructura como para diversidad, la razón podría deberse a la forma de la parcela o transecto (500 x 2 m), también empleada por KESSLER y HELME (1999), al hecho de que GENTRY incluía en sus mediciones a hemiepífitas herbáceas (helechos, aráceas) acaules, y a algún artefacto causado por la selección “dirigida” de los sitios a ser evaluados (cf. PHILLIPS y MILLER, 2002).

**Cuadro 2. Comparación en estructura y diversidad entre el presente estudio y otros que utilizaron la misma metodología. Los datos de localidades con asterisco son valores promedio de entre 8 y 25 parcelas. AB es el área basal**

Localidad	Altitud	Tipo de bosque	Nº indiv.	AB	Nº spp	Nº fam.	Fuente
Sacramento	2380–2450	Montano superior	550	3.31	98	33	PHILLIPS y MILLER, 2002
Chiriuno*	1700–2200	Montano medio	413.75	3.82	60.88	28.63	CANQUI <i>et al.</i> , en prep.
Incahuara	1520–1560	Montano inferior	514	3.29	159	44	PHILLIPS y MILLER, 2002
<b>Tuichi, Pintata*</b>	<b>818–1015</b>	<b>Seco subandino</b>	<b>362.23</b>	<b>2.9</b>	<b>48</b>	<b>24.8</b>	<b>Presente estudio</b>
Chaquimayo	1000	Seco subandino	463	4.71	81	29	PHILLIPS y MILLER, 2002
Yanomayo	1020–1200	Seco subandino	339	–	80	28	KESSLER y HELME, 1999
Quiapacá	300	Seco chiquitano	395	3.25	83	28	PHILLIPS y MILLER, 2002
Arroyo Negro*	230–390	Amazónico	228.2	3.42	76.27	35.18	ARAUJO <i>et al.</i> , 2004
Quendeque*	300–600	Amazónico	213.5	3.28	68	33	ARAUJO <i>et al.</i> , 2004
Alto Madidi	280	Amazónico	413	4.72	197	63	PHILLIPS y MILLER, 2002
Yasuni (Ecuador)*	175–400	Amazónico	276.2	–	122.92	39.08	ROMERO-SALTOS <i>et al.</i> , 2001
Ampiyacu (Perú)*	–	Amazónico	361.3	–	149.6	–	GRANDEZ, 2001

### Composición florística y diversidad

El número promedio de especies encontrado por nosotros, es significativamente menor que el registrado en sitios próximos y otras localidades de bosque seco similares (cuadro 2), suponemos que la causa de esto es la misma que señalamos para las diferencias en estructura. A nuestro entender una mayor longitud de muestreo incluye más microambientes y consecuentemente tiende a incluir más especies.

Solamente 3 de las especies más abundantes reseñadas por GENTRY (PHILLIPS y MILLER, 2002), para una localidad cercana de bosque seco subandino figuran entre las 20 más abundantes encontradas por nosotros. En otra localidad próxima, KESSLER y HELME (1999) refieren en su transecto como especies más abundantes a *Prunus aff. tucumanensis*, *Margaritaria nobilis*, *Eugenia* sp. 3 y *Opuntia brasiliensis*, las dos primeras especies no fueron registradas por nosotros ni siquiera en las colecciones generales y probablemente se traten de identificaciones erróneas. En todo caso estas diferencias refuerzan observaciones sobre la elevada heterogeneidad subyacente en esta formación causada probablemente por la topografía accidentada, la variación microclimática inherente y la historia de uso del territorio (KESSLER y HELME, 1999).

### Variabilidad

La diferenciación resultante entre las parcelas de cima-ladera y terraza-fondo de valle encontrada aquí, concuerda con

observaciones y resultados obtenidos para estos bosques (KESSLER y HELME, 1999; NAVARRO, 2002) y los bosques semidecuidos de la Chiquitanía (NAVARRO, 1996b; KILLEEN *et al.*, 1998; FUENTES y NAVARRO, 1999; JARDIM *et al.*, 2003). Esta diferencia es muy marcada en los bosques secos, mientras que en bosques húmedos como los de la Amazonía es poco perceptible, a menos que el gradiente sea extremo, con presencia de suelos pantanosos con avanzados procesos de hidromorfización (ROMERO-SALTOS *et al.* 2001).

### Fitogeografía

La elevada proporción de especies de bosques semidecuidos presentes es una muestra de la filiación de esta formación con los bosques semidecuidos de la Chiquitanía y los del piedemonte andino Boliviano-Argentino (KESSLER y HELME, 1999; NAVARRO, 2002; LINARES-PALOMINO *et al.*, 2003), que finalmente forman parte de una unidad o formación biogeográfica con clima predominantemente estacional subhúmedo reconocida por autores antiguos (ENGLER, 1919; GOOD, 1974; TAKHTAJAN, 1986) y recientes (PRADO 2000; RIVAS-MARTINEZ y NAVARRO, 2000), cuyo principal núcleo se encuentra en el Brasil central y centro oriental, este de Bolivia y Paraguay, y norte de Argentina, intercalada con vegetación de Cerrado, presentando una flora bastante distinta a la de los bosques húmedos de la Amazonía, con los cuales ha sido emparentado (CABRERA & WILLINK 1980).

Esta hipótesis es concordante con el modelo propuesto por BUSH (2002), según el cual el flanco oriental de los Andes formaría parte una de las zonas aledañas a la Amazonía más vulnerables a cambios durante las oscilaciones climáticas del Cuaternario.

La ausencia de especies características de los bosques secos de valles interandinos de la vertiente Pacífica del Ecuador y Perú en nuestros inventarios, a pesar de la relativa proximidad geográfica, respalda la diferenciación de estos de los bosques secos del arco pleistocénico encontrada por LINARES-PALOMINO *et al.* (2003).

## CONCLUSIONES

Estructural y florísticamente los bosques subandinos secos del alto y medio Tuichi son más próximos a los bosques de la Chiquitanía y representan un intermedio estructural entre los bosques montañosos y los bosques amazónicos.

Si bien los bosques secos del valle del Tuichi tienen su mayor similitud florística con el bosque semidecíduo chiquitano y los bosques semidecíduos del piedemonte andino Boliviano-Argentino, presentan también relaciones biogeográficas y flujo de especies con los bosques tucumano-bolivianos, los valles secos interandinos de Bolivia y Argentina, los bosques húmedos de tierras bajas y en menor medida con los bosques secos del norte de Perú y sur de Ecuador, todo este conjunto de relaciones a los que hay que añadir la presencia de endemismos locales marcan la originalidad de esta formación.

La elevada proporción de especies del “arco pleistocénico” presentes en los bosques secos del Tuichi refuerza la hipótesis de la existencia de una formación más extensa de bosques secos durante el Pleistoceno (PRADO & GIBBS, 1993), que por el posterior advenimiento de un período más húmedo y cálido a quedado fragmentado en la actualidad.

## Agradecimientos

El trabajo fue apoyado económicamente por la Fundación Nacional de Ciencias de Estados Unidos (National Science Foundation grant no. DEB0101775) y por el Missouri Botanical Garden (MO) a través del Fondo Taylor para Investigación Ecológica. A P. M. Jørgensen, al Jardín Botánico de Missouri y al Herbario Nacional de Bolivia financiadores y auspiciadores de la presente investigación. Al personal del proyecto Madidi que participó en todas las fases del presente trabajo. A Liliana Soria por la elaboración del mapa.

## BIBLIOGRAFÍA

- ARAUJO, A., D. DE LA QUINTANA, A. FUENTES, C. MALDONADO, T. MIRANDA, N. PANIAGUA, R. SEIDEL y P. M. JØRGENSEN. En prensa. Estructura y diversidad de las leñosas en la zona del río Quendeque, Parque Nacional Madidi (La Paz, Bolivia). *Ecología en Bolivia*.
- ARAUJO, A., F. BASCOPÉ, V. CARDONA, D. DE LA QUINTANA, A. FUENTES, C. MALDONADO, T. MIRANDA, N. PANIAGUA, R. SEIDEL y P. M. JØRGENSEN. En prensa. Composición florística y estructura del bosque amazónico preandino en el sector del río Hondo, Parque Nacional Madidi (La Paz, Bolivia). *Ecología en Bolivia*.
- BACH, K., M. KESSLER y J. GONZÁLES. 1999. Caracterización Preliminar de los bosques deciduos andinos de Bolivia en base a grupos indicadores botánicos. *Ecología en Bolivia* 32:7–22.
- BECK, S. G., T. J. KILLEEN y E. GARCIA. 1993. Vegetación. Pp. 6–24. En: T.J. Killeen, S.G. Beck, y E. García (editores). *Guía de Árboles de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia y Missouri Botanical Garden, La Paz.
- BUSH, M.B. 2002. Distributional change and conservation on the andean flank: a palaeoecological perspective. *Global Ecology & Biogeography* 11: 463-473.
- CABRERA, A. & WILLINK, A. 1980. Biogeografía de América Latina. Serie de biología. Monografía N° 13. Secretaría general de la OEA. Washington DC.
- CANQUI, F. A. ARAUJO, P.M. JORGENSEN & A. FUENTES. En preparación. Relaciones entre la composición florística y el suelo en un sector de bosques montañosos en el Parque Nacional Madidi.
- CAYOLA, L., P. M. JØRGENSEN y A. FUENTES. En prensa. Estructura y composición florística del bosque seco semidecíduo andino en el Parque Nacional y Área natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz–Bolivia. *Ecología en Bolivia*.
- CURTIS, J. T. & R. P. MCINTOSH. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border Region of Wisconsin. *Ecology* 32: 3.
- ENGLER, A. 1919. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. Pp. 352-364. In: Engler, A. & Gilg, E. (eds.), *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- FUENTES, A. 1998. Contribución a la flora leñosa de los bosques de tierras bajas del este de Santa Cruz; adiciones a la guía de árboles de Bolivia. *Revista Boliviana de Botánica* 2(1): 46–59.
- FUENTES, A. y G. NAVARRO. 2001. Estudio de vegetación una zona de contacto Chaco-Cerrado en Santa Cruz (Bolivia). *Lazaroa* 21: 73–109

- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1–84.
- GENTRY, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146–194. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney, y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GOOD, R. 1947. *The geography of the flowering plants*. London.
- GRANDEZ, C., A. GARCÍA, A. DUQUE y J. F. DUIVENVOORDEN. 2001. La composición florística de los bosques de las cuencas de los ríos Ampiyacu y Yaguasyacu (Amazonía peruana). Pp 163–176. En: J. F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto y R. Valencia (eds.). *Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental*. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- IBISCH, P. L., S. G. BECK, B. GERKMANN y A. CARRETERO. 2003. Ecoregiones y ecosistemas. Pp 47–88. En: P. Ibisch y G. Mérida (eds.). *Biodiversidad: La riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación*. Fundación Amigos de la Naturaleza. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- JARDIM, A., T. J. KILLEEN y A. FUENTES. 2003. *Guía de los árboles y arbustos del bosque seco chiquitano, Bolivia*. Fundación Amigos de la Naturaleza. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- KESSLER, M. y N. HELME. 1999. Floristic diversity and phytogeography of the central Tuichi valley, an isolated dry forest locality in the Bolivian Andes. *Candollea* 54: 341–366.
- KILLEEN, T. J., A. JARDIM, F. MAMANI, N. ROJAS, y P. SARAVIA. 1998. Diversity, composition, and structure of a tropical semideciduous forest in the region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803–827.
- LINARES-PALOMINO, R., R. T. PENNINGTON y S. BRIDGEWATER. 2003. The phytogeography of seasonally dry tropical forests in Equatorial Pacific South America. *Candollea* 58: 473–499.
- MOONEY, H.A., S.H. BULLOCK & E. MEDINA. 1995. Introduction. Pp. 1-8. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (editores). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. Cambridge.
- MÜLLER, R., S. G. BECK y R. LARA. 2002. Vegetación potencial de los bosques de Yungas en Bolivia, basado en datos climáticos. *Ecología en Bolivia* 37(2): 5–14.
- NAVARRO, G. 1996a. Catálogo ecológico preliminar de las cactáceas de Bolivia. *Lazaroa* 17: 33–84.
- NAVARRO, G. 1996b. La vegetación de Lomerío. pp 57–88. En: T. Centurión e I. Kraljevic (eds.), *Las Plantas útiles de Lomerío*. BOLFOR, Herbario del Oriente y CICOL, Santa Cruz.
- NAVARRO, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas de Bolivia. Pp. 1–500. En: G. Navarro y M. Maldonado. *Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y acuáticos*. Centro de Ecología Simón I. Patiño—Departamento de difusión. Cochabamba.
- PARKER III, T. A. y BAILEY, B. 1991. A biological assessment of the Alto Madidi region. *Conservation International, RAP Working Papers* 1: 1–108.
- PHILLIPS, O. y J. S. 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: 1-319, vii-xv.
- PRADO, D. E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57(3): 437–461.
- PRADO, D. E. y GIBBS, P. E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927.
- 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.
- RIVAS-MARTINEZ, S., D. SANCHEZ-MATA y M. COSTA. 1999. North American new phytosociological classes. *Itinera Geobotánica* 13: 349–352.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. y G. NAVARRO. 2000. Mapa biogeográfico de América del Sur. Pp. 42–43. En: G. Navarro y M. Maldonado. *Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos*. Centro de Ecología I. Patiño-Departamento de difusión. Cochabamba.
- ROMERO-SALTOS, H., R. VALENCIA y M. J. MACÍA. 2001. Patrones de diversidad, distribución y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonía ecuatoriana. Pp 131–162. En: J. F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto y R. Valencia (eds.). *Evaluación de recursos vegetales no maderables en Amazonía noroccidental*. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- SERNAP, WCS-BOLIVIA y CARE-BOLIVIA. 2003. Propuesta de zonificación –PN– ANMI Madidi. En: CARE-Bolivia (editor). *Madidi de Bolivia, mágico, único y nuestro*. CD Rom. CARE–Bolivia. La Paz.
- SUAREZ, R. (coordinador). 2001. *Mapa geológico de Bolivia. Nacional de Geología y Minería y Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*. La Paz, Bolivia
- TAKHTAJAN, A. 1986. *Floristic regions of the world*. University of California Press. Berkeley.

**ANEXO 1. Lista de especies de plantas registradas en las parcelas evaluadas en el presente estudio, donde IVI es el Índice de Valor de Importancia y AB el área basal.**

Taxon	Colección testigo	Abundancia		Frecuencia		AB (m2)		IVI
		Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	
<b>Acanthaceae</b>								
<i>Aphelandra glabrata</i> Willd. ex Nees	FCM 204	4	0.08	1	0.16	0.003	0.008	0.1
<b>Achatocarpaceae</b>								
<i>Achatocarpus praecox</i> Griseb.	FCM 151	10	0.21	1	0.16	0.072	0.192	0.2
<b>Amaranthaceae</b>								
<i>Hebanthe occidentalis</i> (R.E. Fr.) Borsch & Pedersen	FCM 211	3	0.06	2	0.32	0.002	0.005	0.1
<b>Anacardiaceae</b>								
<i>Astronium urundeuva</i> (Allemao) Engl.	LC 22	19	0.4	6	0.96	0.524	1.39	0.9
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	FCM 95	4	0.08	4	0.64	0.117	0.31	0.3
<b>Annonaceae</b>								
<i>Oxandra espintana</i> (Spruce) Baill.	LC 157	31	0.66	6	0.96	0.089	0.237	0.6
<i>Rollinia cf. emarginata</i> Schldl.	FCM 119	7	0.15	3	0.48	0.026	0.07	0.2
<b>Apocynaceae</b>								
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll. Arg.	FCM 193	19	0.4	6	0.96	0.879	2.332	1.2
<i>Forsteronia pubescens</i> A. DC.	FCM 147	5	0.11	2	0.32	0.006	0.015	0.1
<b>Araliaceae</b>								
<i>Aralia soratensis</i> Marchal	FCM 187	2	0.04	1	0.16	0.034	0.09	0.1
<b>Arecaceae</b>								
<i>Chamaedorea angustisecta</i> Burret	-	6	0.13	1	0.16	0.003	0.008	0.1
<b>Aristolochiaceae</b>								
<i>Aristolochia cf. hoehneana</i> O.C. Schmidt	LC 240	4	0.08	2	0.32	0.006	0.017	0.1
<b>Asclepiadaceae</b>								
<i>Marsdenia macrophylla</i> (Humb. & Bonpl. ex Schult.) E. Fourn.	LC 243	3	0.06	3	0.48	0.004	0.01	0.2
<b>Asteraceae</b>								
sp 01	NPZ 5637	1	0.02	1	0.16	0.002	0.005	0.1
<b>Bignoniaceae</b>								
<i>Adenocalymma bracteolatum</i> A. DC.	FCM 203	5	0.11	2	0.32	0.005	0.014	0.1
<i>Arrabidaea selloi</i> (Spreng.) Sandwith	FCM 112	7	0.15	4	0.64	0.012	0.032	0.3
<i>Clytostoma uleanum</i> Kraenzl.	FCM 135	21	0.45	5	0.8	0.036	0.095	0.4
<i>Macfadyena uncata</i> (Andrews) Sprague & Sandwith	FCM 232	4	0.08	4	0.64	0.003	0.008	0.2
<i>Mansoa alliacea</i> (Lam.) A.H. Gentry	LC 238	20	0.42	2	0.32	0.023	0.062	0.3
<i>Mansoa difficilis</i> (Cham.) Bureau & K. Schum.	FCM 128	7	0.15	2	0.32	0.009	0.024	0.2
<i>Melloa quadrivalvis</i> (Jacq.) A.H. Gentry	LC 247	10	0.21	4	0.64	0.012	0.033	0.3
<i>Spathicalyx xanthophylla</i> (A. DC.) A.H. Gentry	LC 241	4	0.08	1	0.16	0.012	0.032	0.1
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl.	LC 20	79	1.68	5	0.8	0.59	1.565	1.3
<i>Tynanthus schumannianus</i> (Kuntze) A.H. Gentry	LC 109	7	0.15	3	0.48	0.013	0.034	0.2

## Continuación. ANEXO 1

Taxon	Colección testigo	Abundancia		Frecuencia		AB (m2)		IVI
		Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	
<b>Bombacaceae</b>								
<i>Ceiba cf. chodatii</i> (Hassl.) Ravenna	LC 62	44	0.93	9	1.44	1.572	4.172	2.2
<i>Ceiba cf. speciosa</i> (A. St.-Hil.) Ravenna	LC 225	10	0.21	4	0.64	1.829	4.854	1.9
<i>Pseudobombax septenatum</i> (Jacq.) Dugand	LC 58	4	0.08	1	0.16	0.106	0.283	0.2
<b>Boraginaceae</b>								
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	FCM 231	1	0.02	1	0.16	0.001	0.003	0.1
<b>Cactaceae</b>								
<i>Cereus</i> sp 01	FCM 162	3	0.06	1	0.16	0.04	0.106	0.1
<i>Cereus</i> sp 02	LC 198	12	0.25	3	0.48	0.516	1.37	0.7
<i>Cleistocactus</i> sp 01	NPZ 5647	51	1.08	1	0.16	0.096	0.255	0.5
<i>Opuntia brasiliensis</i> (Willd.) Haw.	AM 442	108	2.29	13	2.08	0.308	0.818	1.7
<i>Pereskia weberiana</i> K. Schum.	FCM 160	17	0.36	3	0.48	0.029	0.078	0.3
<i>Praecereus euchlorus</i> (Weber) N.P. Taylor	FCM 90	71	1.51	4	0.64	0.154	0.408	0.9
<i>Selenicereus setaceus</i> (Salm-Dyck) A. Berger ex Werderm.	LC 124A	4	0.08	1	0.16	0.005	0.015	0.1
<b>Capparaceae</b>								
<i>Capparis aff. petiolaris</i> Kunth	FCM 106	153	3.25	9	1.44	0.784	2.081	2.3
<i>Capparis polyantha</i> Triana & Planch.	LC 40	65	1.38	8	1.28	0.3	0.797	1.2
<b>Celastraceae</b>								
<i>Maytenus cf. cardenasii</i> Rusby	NPZ 5653	73	1.55	6	0.96	0.15	0.397	1
<i>Schaefferia argentinensis</i> Speg.	FCM 163	8	0.17	4	0.64	0.013	0.035	0.3
<b>Cochlospermaceae</b>								
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	LC 67	1	0.02	1	0.16	0.016	0.043	0.1
<b>Combretaceae</b>								
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	LC 133	40	0.85	8	1.28	0.276	0.733	1
<b>Cucurbitaceae</b>								
<i>Fevillea cordifolia</i> L.	LC 244	3	0.06	2	0.32	0.007	0.018	0.1
<i>Siolmatra brasiliensis</i> (Cogniaux) Baill.	FCM 110	6	0.13	4	0.64	0.006	0.015	0.3
<b>Erythroxylaceae</b>								
<i>Erythroxylum subrotundum</i> A. St.-Hil.	LC 39	28	0.59	3	0.48	0.056	0.15	0.4
<b>Euphorbiaceae</b>								
<i>Astrocasia jacobinensis</i>	FCM 170	195	4.14	7	1.12	0.277	0.736	2
<i>Manihot anomala</i> Pohl	AM 408	15	0.32	6	0.96	0.024	0.064	0.4
<i>Manihot brachyloba</i> Müll. Arg.	NPZ 5652	1	0.02	1	0.16	0.001	0.003	0.1
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	FCM 137	11	0.23	2	0.32	0.043	0.115	0.2
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	FCM 108	19	0.4	2	0.32	0.174	0.462	0.4
<i>Stillingia peruviana</i> D.J. Rogers	LC 60	16	0.34	3	0.48	0.036	0.096	0.3
<b>Fabaceae</b>								
<i>Acacia cf. tenuifolia</i> (L.) Willd.	FCM 206	8	0.17	3	0.48	0.008	0.022	0.2
<i>Acacia</i> sp 01	LC 118	12	0.25	4	0.64	0.012	0.032	0.3
<i>Acacia</i> sp 02	LC 4	45	0.96	6	0.96	0.4	1.06	1
<i>Acacia?</i> sp 03	NPZ 5620	1	0.02	1	0.16	0.001	0.003	0.1
<i>Acacia loretensis</i> J.F. Macbr.	LC 229	35	0.74	5	0.8	0.567	1.506	1
<i>Acacia polyphylla</i> DC.	FCM 131	2	0.04	1	0.16	0.001	0.004	0.1
<i>Amburana cearensis</i> (Allemao) A.C. Sm.	LC 69	7	0.15	5	0.8	0.129	0.342	0.4
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	FCM 89	75	1.59	11	1.76	2.932	7.782	3.7
<i>Bauhinia</i> sp 01	NPZ 5619	39	0.83	8	1.28	0.105	0.279	0.8

## Continuación.ANEXO 1

Taxon	Colección testigo	Abundancia		Frecuencia		AB (m2)		IVI	
		Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.		
<i>Calliandra chulumania</i> Barneby	LC 25	32	0.68	5	0.8	0.051	0.136	0.5	
<i>Coursetia brachyrhachis</i> Harms	LC 43	15	0.32	3	0.48	0.01	0.026	0.3	
<i>Erythrina amazonica</i> Krukoff	AM 411	15	0.32	6	0.96	0.023	0.061	0.4	
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	FCM 125	16	0.34	3	0.48	0.157	0.416	0.4	
<i>Lonchocarpus</i> aff. <i>leucanthus</i> Burkart	NPZ 5596	81	1.72	7	1.12	0.52	1.379	1.4	
<i>Lonchocarpus</i> sp 01	LC 218	7	0.15	4	0.64	0.492	1.306	0.7	
<i>Machaerium inundatum</i> (Mart. ex Benth.) Ducke	LC 121	24	0.51	8	1.28	0.026	0.07	0.6	
<i>Machaerium punctatum</i> (Poir.) Pers.	LC 245	16	0.34	4	0.64	0.047	0.125	0.4	
<i>Machaerium</i> cf. <i>trifoliolatum</i> Ducke	LC 246	10	0.21	4	0.64	0.038	0.1	0.3	
<i>Machaerium pilosum</i> Benth.	LC 24	15	0.32	8	1.28	0.246	0.653	0.8	
<i>Machaerium scleroxylon</i> Tul.	LC 151	65	1.38	8	1.28	1.076	2.857	1.8	
<i>Myroxylon balsamum</i> (L.) Harms	LC 230	42	0.89	4	0.64	0.425	1.128	0.9	
<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.	AM 461	4	0.08	1	0.16	0.014	0.037	0.1	
<i>Piptadenia peruviana</i> (J.F. Macbr.) Barneby	FCM 145	1	0.02	1	0.16	0.006	0.015	0.1	
<i>Piptadenia viridiflora</i> (Kunth) Benth.	LC 87	29	0.62	1	0.16	0.088	0.233	0.3	
<i>Piptadenia</i> sp 01	LC 179	7	0.15	1	0.16	0.071	0.189	0.2	
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	LC 248	8	0.17	3	0.48	0.301	0.798	0.5	
<i>Platymiscium pubescens</i> subsp. <i>fragrans</i> (Rusby) Klitgaard	FCM 233	3	0.06	2	0.32	0.056	0.149	0.2	
<i>Pterocarpus</i> cf. <i>rohrii</i> Vahl	LC 261	3	0.06	2	0.32	0.019	0.05	0.1	
<i>Sweetia fruticosa</i> Spreng.	LC 119	19	0.4	7	1.12	0.277	0.736	0.8	
sp 01	LC 264	2	0.04	2	0.32	0.017	0.045	0.1	
sp 02	NPZ 5645	5	0.11	2	0.32	0.024	0.063	0.2	
<b>Flacourtiaceae</b>									
<i>Banara tomentosa</i> Clos	FCM 113	11	0.23	5	0.8	0.31	0.824	0.6	
<i>Casearia</i> cf. <i>nigricolor</i> Sleumer	FCM 201	11	0.23	2	0.32	0.214	0.569	0.4	
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	LC 260	2	0.04	2	0.32	0.005	0.014	0.1	
<i>Casearia</i> sp 01	FCM 140	1	0.02	1	0.16	0.004	0.01	0.1	
<i>Casearia</i> sp 02	HCC 190	1	0.02	1	0.16	0.001	0.002	0.1	
<i>Hasseltia floribunda</i> Kunth	FCM 138	2	0.04	2	0.32	0.049	0.131	0.2	
<i>Prockia crucis</i> P. Browne ex L.	FCM 116	1	0.02	1	0.16	0.002	0.005	0.1	
<i>Xylosma velutina</i> (Tul.) Triana & Planch.	FCM 118	5	0.11	3	0.48	0.023	0.061	0.2	
<b>Hippocrateaceae</b>									
<i>Hippocratea volubilis</i> L.	LC 258	9	0.19	2	0.32	0.023	0.06	0.2	
<b>Juglandaceae</b>									
<i>Juglans boliviana</i> (C. DC.) Dode	FCM 156	1	0.02	1	0.16	0.076	0.201	0.1	
<b>Lauraceae</b>									
<i>Ocotea</i> sp 01	LC 249	3	0.06	2	0.32	0.006	0.016	0.1	
<i>Rhodostemonodaphne</i> aff. <i>kunthiana</i> (Nees) Rohwer	LC 222	1	0.02	1	0.16	0.164	0.435	0.2	
sp 01	HCC 195	3	0.06	1	0.16	0.01	0.026	0.1	
sp 02	LC 256	2	0.04	1	0.16	0.012	0.031	0.1	
<b>Lecythidaceae</b>									
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	LC 159	5	0.11	2	0.32	1.185	3.145	1.2	
<b>Malpighiaceae</b>									
<i>Bunchosia</i> sp 01	FCM 190	1	0.02	1	0.16	0.002	0.006	0.1	
<i>Heteropterys</i> sp 01	NPZ 5650	1	0.02	1	0.16	0.001	0.004	0.1	
sp 01	FCM 153	1	0.02	1	0.16	0.002	0.005	0.1	
sp 02	FCM 188	1	0.02	1	0.16	0.001	0.002	0.1	

## Continuación. ANEXO 1

Taxon	Colección testigo	Abundancia		Frecuencia		AB (m2)		IVI
		Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	
sp 03	FCM 212	8	0.17	4	0.64	0.018	0.048	0.3
sp 04	HCC 188	5	0.11	2	0.32	0.008	0.022	0.1
sp 05	HCC 196	1	0.02	1	0.16	0.001	0.001	0.1
sp 06	LC 215	2	0.04	1	0.16	0.005	0.014	0.1
sp 07	LC 233	1	0.02	1	0.16	0.002	0.005	0.1
<b>Meliaceae</b>								
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	LC 32	8	0.17	5	0.8	0.761	2.019	1
<i>Swietenia macrophylla</i> King	LC 239	3	0.06	3	0.48	0.765	2.03	0.9
<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.	FCM 107	97	2.06	7	1.12	0.086	0.229	1.1
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	LC 214	177	3.76	10	1.6	0.587	1.558	2.3
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	LC 27	184	3.91	11	1.76	0.702	1.864	2.5
<i>Trichilia pleeana</i> (A. Juss.) C. DC.	LC 235	14	0.3	4	0.64	0.072	0.192	0.4
<b>Moraceae</b>								
<i>Batocarpus amazonicus</i> (Ducke) Fosberg	FCM 142	9	0.19	4	0.64	0.507	1.347	0.7
<i>Ficus maxima</i> Mill.	LC 213	6	0.13	2	0.32	1.293	3.432	1.3
<i>Ficus subandina</i> Dugand	LC 106	2	0.04	1	0.16	0.008	0.021	0.1
<b>Myristicaceae</b>								
<i>Virola peruviana</i> (A. DC.) Warb.	LC 216	1	0.02	1	0.16	0.001	0.002	0.1
<b>Myrtaceae</b>								
<i>Eugenia cf. florida</i> DC.	NPZ 5625	19	0.4	4	0.64	0.039	0.104	0.4
<i>Eugenia cf. uniflora</i> L.	FCM 136	16	0.34	4	0.64	0.323	0.858	0.6
<i>Eugenia</i> sp 01	FCM 289	71	1.51	1	0.16	0.168	0.445	0.7
<i>Eugenia</i> sp 02	LC 149	1	0.02	1	0.16	0.022	0.058	0.1
<i>Eugenia</i> sp 03	LC 189	13	0.28	5	0.8	0.028	0.074	0.4
<i>Eugenia</i> sp 04	NPZ 5589	43	0.91	6	0.96	0.744	1.974	1.3
<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O. Berg	FCM 111	12	0.25	2	0.32	0.011	0.03	0.2
<b>Nyctaginaceae</b>								
<i>Bougainvillea modesta</i> Heimerl	FCM 202	52	1.1	5	0.8	0.85	2.257	1.4
<i>Neea hermaphrodita</i> S. Moore	FCM 96	85	1.81	9	1.44	0.202	0.536	1.3
<i>Neea</i> sp 01	FCM 180	11	0.23	2	0.32	0.049	0.13	0.2
<i>Pisonia ambigua</i> Heimerl	FCM 196	4	0.08	3	0.48	0.039	0.104	0.2
<b>Olacaceae</b>								
<i>Ximenia americana</i> L.	LC 23	148	3.14	9	1.44	0.46	1.221	1.9
<b>Opiliaceae</b>								
<i>Agonandra excelsa</i> Griseb.	FCM 200	52	1.1	7	1.12	0.285	0.756	1
<b>Phytolaccaceae</b>								
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	FCM 124	37	0.79	5	0.8	1.514	4.018	1.9
<i>Sequoiaria aculeata</i> Jacq.	NPZ 5639	104	2.21	9	1.44	0.126	0.335	1.3
<b>Piperaceae</b>								
<i>Piper</i> sp 01	AM 460	13	0.28	4	0.64	0.02	0.052	0.3
<i>Piper</i> sp 02	LC 228	3	0.06	1	0.16	0.003	0.007	0.1
<b>Polygonaceae</b>								
<i>Coccoloba</i> sp 01	LC 130	156	3.31	5	0.8	0.362	0.96	1.7
<i>Ruprechtia apetala</i> Wedd.	FCM 158	83	1.76	8	1.28	0.304	0.807	1.3
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	FCM 127	1	0.02	1	0.16	0.002	0.005	0.1
<i>Ruprechtia obidensis</i> Huber	LC 209	15	0.32	3	0.48	0.014	0.038	0.3
<i>Triplaris americana</i> L.	LC 223	6	0.13	3	0.48	0.006	0.015	0.2
<i>Triplaris vestita</i> Rusby	LC 129	44	0.93	5	0.8	0.106	0.281	0.7
<b>Rubiaceae</b>								
<i>Coffea arabica</i> L.	LC 263	41	0.87	1	0.16	0.042	0.11	0.4

Continuación.**ANEXO 1**

Taxon	Colección testigo	Abundancia		Frecuencia		AB (m2)		IVI
		Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	
<i>Pogonopus tubulosus</i> (A. Rich.) K. Schum.	AM 451	19	0.4	3	0.48	0.044	0.118	0.3
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	LC 221	6	0.13	5	0.8	0.007	0.017	0.3
<b>Rutaceae</b>								
<i>Amyris</i> sp 01	NPZ 5588	73	1.55	9	1.44	0.1	0.266	1.1
<i>Zanthoxylum fagara</i> subsp. <i>lentiscifolium</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Reynel	FCM 98	91	1.93	7	1.12	0.603	1.6	1.6
<b>Sapindaceae</b>								
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	LC 30	182	3.86	12	1.92	0.193	0.512	2.1
<i>Paullinia</i> sp 01	FCM 144	2	0.04	1	0.16	0.006	0.017	0.1
<i>Sapindus saponaria</i> L.	LC 116	4	0.08	2	0.32	0.18	0.477	0.3
<i>Serjania nutans</i> Poepp.	FCM 146	2	0.04	1	0.16	0.003	0.009	0.1
<i>Thinouia mucronata</i> Radlk.	FCM 166	76	1.61	9	1.44	0.137	0.362	1.1
<b>Sapotaceae</b>								
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	LC 253	31	0.66	6	0.96	0.158	0.418	0.7
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	HCC 185	1	0.02	1	0.16	0.001	0.003	0.1
<i>Chrysophyllum</i> sp 01	LC 227	99	2.1	9	1.44	1.31	3.477	2.3
<i>Chrysophyllum</i> sp 02	LC 262	3	0.06	1	0.16	0.012	0.031	0.1
<b>Simaroubaceae</b>								
<i>Picramnia</i> sp 01	HCC 184	8	0.17	1	0.16	0.019	0.05	0.1
<b>Sterculiaceae</b>								
<i>Helicteres lhotzkyana</i> (Schott & Endl.) K. Schum.	LC 59	3	0.06	1	0.16	0.002	0.006	0.1
<b>Teophrastaceae</b>								
<i>Clavija tarapotana</i> Mez	LC 220	111	2.36	5	0.8	0.125	0.332	1.2
<b>Trigoniaceae</b>								
<i>Trigonia boliviana</i> Warm.	FCM 227	7	0.15	3	0.48	0.006	0.015	0.2
<b>Ulmaceae</b>								
<i>Ampelocera ruizii</i> Klotzsch	LC 231	25	0.53	4	0.64	0.584	1.55	0.9
<i>Celtis</i> cf. <i>loxensis</i> C.C. Berg	HCC 182	10	0.21	5	0.8	0.667	1.77	0.9
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	LC 128	20	0.42	6	0.96	0.024	0.064	0.5
<i>Phyllostylon rhamnoides</i> (J. Poiss.) Taub.	FCM 99	269	5.71	12	1.92	2.514	6.674	4.8
<b>Urticaceae</b>								
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.	FCM 100	36	0.76	8	1.28	0.271	0.721	0.9
<b>Vitaceae</b>								
<i>Cissus</i> cf. <i>camiriensis</i> Lombardi	LC 68	1	0.02	1	0.16	0.001	0.002	0.1
<b>Indeterminado</b>								
sp 01	LC 57	113	2.4	3	0.48	0.592	1.573	1.5
sp 02	LC 237	5	0.11	3	0.48	0.014	0.037	0.2
sp 03	LC 255	3	0.06	1	0.16	0.008	0.022	0.1
sp 04	NPZ 5603	3	0.06	1	0.16	0.004	0.011	0.1
sp 05	FCM 181	2	0.04	1	0.16	0.005	0.012	0.1
sp 06	FCM 184	1	0.02	1	0.16	0.001	0.004	0.1
sp 07	HCC 191	1	0.02	1	0.16	0.006	0.015	0.1
sp 08	LC 252	1	0.02	1	0.16	0.001	0.002	0.1
sp 09	NPZ 5635	1	0.02	1	0.16	0.001	0.002	0.1
<b>No coleccionado</b>		6	0.13	1	0.16	0.007	0.019	0.1
<b>TOTALES</b>		4709	100	625	100	37.67	100	100

