

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS

FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES

CARRERA DE BIOLOGÍA



INFLUENCIA DE FACTORES FÍSICOS SOBRE LA ESTRUCTURA COMUNITARIA DEL BOSQUE MONTANO HÚMEDO EN FUERTECILLO, PARQUE NACIONAL MADIDI, LA PAZ–BOLIVIA

**Tesis de grado para optar al título de
Licenciatura en Biología**

Presentado por: Richard Villegas Huanca

Tutora: Lic. Emilia García Estigarribia

Asesor científico: Lic. Maritza Cornejo Mejía

La Paz – Bolivia

2013

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS

FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES

CARRERA DE BIOLOGÍA

TESIS DE GRADO:

**INFLUENCIA DE FACTORES FÍSICOS SOBRE LA ESTRUCTURA
COMUNITARIA DEL BOSQUE MONTANO HÚMEDO EN FUERTECILLO,
PARQUE NACIONAL MADIDI, LA PAZ-BOLIVIA**

Por:

Richard Villegas Huanca

Tutora:

Lic. Emilia García Estigarribia

Asesor Científico:

Lic. Maritza Cornejo Mejía

Tribunales:

Dr. Abul Kalam Kurban

Ing. Leslie Eugenia Cayola Pérez

Jefe de carrera:

a.i Lic. Maria Cristina Ruiz

La Paz – Bolivia

2013

AGRADECIMIENTOS

Doy gracias primeramente a Dios y a todas aquellas personas e instituciones que me brindaron su amistad, conocimiento, apoyo y cooperación incondicional, ya que por este menester pude elaborar y culminar este trabajo de investigación denominado tesis de grado, aquellos que con empeño y decisión ilimitada pudieron formar a una persona con nociones integrales de lo que es hacer ciencia y son estos a quienes les debo mucho:

Al proyecto “Inventario Florístico Madidi”, promisorio de nuevos investigadores y por haber creído en mí, apoyándome logística y financieramente, sin su apoyo no hubiera sido posible la realización de esta investigación.

Al Herbario Nacional de Bolivia, por el respaldo institucional, la amistad de todos sus integrantes y sobre todo el conocimiento brindado a mi persona en nociones de flora y vegetación como Mónica Zevallos, Edgar Mayta, Gisela entre otros.

Al Instituto de Ecología, que sin su apoyo financiero muchas limitantes hubieran sido presentadas en mi trabajo.

A la comunidad de Mojos, quienes nos permitieron el acceso a estos bosques tan hermosos colaborados por los comunarios: Modesto Chambi, Teodocio Álvarez y Roberto Condori. A los jóvenes de Virgen del Rosario por el apoyo humano que me brindaron: Federico Laura C., Juan Mamani, Víctor Apaza Apaza, Jorge Laura Condori y Marco Antonio Román Cuevas. A la comunidad de Santa Cruz de Valle Ameno en especial al Sr. Leandro Álvarez Surco e hijos.

A un gran amigo Romeo Villanueva que de forma altruista me brindó su colaboración, amistad y apoyo en campo de forma incondicional, muchas gracias. A la Lic. Emilia García E. quien diligentemente corrigió y evaluó este trabajo y que sin su colaboración, paciencia, comprensión y una gran tolerancia, no se hubiera podido completar con mis expectativas trazadas. Al Lic. Alfredo Fuentes C., que con su conocimiento y asesoramiento durante el desarrollo de mi tesis, no tendría nociones sustentables de la flora y vegetación y aún más de investigaciones realizadas recientemente.

A la Lic. Maritza Cornejo M. quien me brindo primeramente su amistad y su conocimiento idóneo en este vasto espacio de la ecología pura y aplicada, las perspectivas y tendencias actuales del tema propuesto en esta tesis y sobre todo las críticas constructivas que conjuntamente comenzamos a diseñarlas, dando propuestas lógicas y evaluaciones que pudieron satisfacer al trabajo de esta investigación.

Y finalmente a mi queridísima familia: Constantino Villegas, Eugenia Huanca de Villegas, Edgar Villegas, Claudia Mamani, Josué Daniel Villegas y muy especialmente a quien extraño mucho mi hermano Freddy Villegas, que sin el apoyo que me brindaron, creyendo y confiando en mí en poder lograr metas que tengo trazadas, siendo una de ellas ya culminada.

A todas y todos mis amigos mil gracias por su apoyo, ojala siempre estemos en unión y mucha paz, con alegría y esperanza, teniendo siempre sueños e ilusiones convencidos de que todo es posible en esta vida que tenemos prestada. Y solo me queda ahora decir, Gracias.....

ÍNDICE

RESUMEN	ix
ABSTRACT	x
INTRODUCCIÓN	1
MARCO CONCEPTUAL	3
OBJETIVOS	6
CARACTERÍSTICAS DEL BOSQUE YUNGUEÑO MONTANO PLUVIAL	9
ÁREA DE ESTUDIO	11
MÉTODOS	14
Sistematización y análisis de datos.....	14
Registro de datos.....	15
Método de medición de la diversidad biológica.....	18
Análisis de datos.....	18
Identificación de grupos de parcelas relacionados.....	18
Evaluación de la composición florística.....	19
Evaluación de la importancia ecológica de las familias y especies.....	21
Análisis de diversidad.....	22
Análisis de los datos de suelos.....	27
Estructura.....	28
Evaluación de algunas características topográficas.....	29
Métodos de ordenación.....	32
RESULTADOS	34
Generalidades.....	34
Diversidad beta.....	35
Diversidad alfa en los grupos identificados.....	42
Importancia ecológico de las familias y especies.....	52
Estructura diamétrica y altimétrica.....	55
Identificación de variables ambientales no correlacionadas.....	59
Análisis multivariado: Factores ambientales.....	59
Análisis de factores ambientales frente a la estructura altimétrica y diamétrica.....	63

DISCUSIÓN.....	75
La elevada diversidad del bosque montano pluvial de Fuertecillo.....	75
Comparaciones de otros estudios y cuestionamiento respecto a los métodos empleados.....	76
Formas de vida y su implicancia en las formaciones vegetacionales.....	76
Diversidad beta alta en relación a los cuatros grupos identificados.....	77
Familias y especies que caracterizan a la formación de grupos frente a la altitud.....	78
Diferencias florísticas, generalistas y posibles especialistas.....	79
Especies frente a factores ambientales estudiados.....	81
Grupos de parcelas identificados frente a factores ambientales.....	81
Estructura y topografía local.....	82
CONCLUSIONES.....	82
RECOMENDACIONES.....	86
BIBLIOGRAFÍA.....	87
ANEXOS.....	103

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Perfil fito topográfico desde la cordillera de La Paz hasta la localidad de Yucumo.....	9
Figura 2. Mapa de ubicación especial reflejando la cobertura vegetal y los sitios de monitoreo de la localidad de fuertecillo.....	12
Figura 3. Área de estudio de la localidad de Fuertecillo.....	13
Figura 4. Características de la zona de estudio.....	14
Figura 5. Esquema de la instalación de la parcela temporal de muestreo.....	15
Figura 6. Métodos para medir el DAP.....	17
Figura 7. Esquema de la toma de datos de orientación, exposición y la forma de medir la exposición en una superficie.....	31
Figura 8. Forma de medir la pendiente en una superficie de pendiente heterogénea y Esquema de los parámetros considerados para la medición del grado de pendiente tomados en campo.....	32

INDICE DE GRÁFICOS

Gráfico 1. Diagrama de ordenación en DCA de 14 parcelas (0.1 ha) en bosque yungueño montano pluvial de Fuertecillo.....	34
Gráfico 2. Diagrama de ordenación en NMDS de 14 parcelas (0.1 ha) en bosque yungueño montano pluvial de Fuertecillo.....	35
Gráfico 3. Clasificación a través de análisis de conglomeración (cluster).....	36
Gráfico 4. Ordenación de las 14 parcelas por el método de DCA para dos componentes (DCA1 y DCA2).....	38
Gráfico 5. Ordenación de las 14 parcelas por el método de NMDS para dos componentes (Dim1 y Dim2).....	39
Gráfico 6. Muestra las 20 familias más ricas en especies en relación a los 4 grupos conformados.....	45
Gráfico 7. Curvas de rarefacción (con 100 aleatorizaciones).....	46

Gráfico 8. Distribución de rango-abundancia ilustrando parte de la diversidad de plantas leñosas registradas.....	47
Gráfico 9. Las 10 familias con mayor índice de valor de importancia (IVIf) de cada grupo identificado.....	51
Gráfico 10. Las 10 especies con mayor índice de valor de importancia (IVIs) de cada grupo identificado.....	52
Gráfico 11. Número de individuos por clase diamétricas de cuatro grupos identificados....	54
Gráfico 12. Número de individuos por clases altimétricas, de cuatro grupos del bosque montano pluvial.....	56
Gráfico 13. Especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales.....	59
Gráfico 14. Análisis multivariado según la clase altimétrica a nivel de especie,.....	62
Gráfico 15. Análisis multivariado según la clase altimétrica a nivel de especie, según la categoría “B” por Bray curtis.....	63
Gráfico 16. Análisis multivariado según la clase diamétrica a nivel de especies, de la categoría “A” por Bray curtis.....	63
Gráfico 17. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos, de acuerdo a la categoría de la clase altimétrica A.....	126
Gráfico 19. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría B.....	126
Gráfico 21. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría C.....	127
Gráfico 22. Análisis de correspondencia canónico según la clase altimétrica de las especies ecológicamente más importantes, de la categoría C.....	127
Gráfico 23. Análisis de correspondencia canónica de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría D.....	128

Gráfico 24. Análisis de correspondencia canónica (CCA) de las especies ecológicamente más importantes según la clase altimétrica, de la categoría D.....	128
Gráfico 25. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría E.....	129
Gráfico 26. Análisis de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de la categoría E.....	129
Gráfico 27. Análisis de correspondencia canónico de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de la categoría F.....	130
Gráfico 28. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría L = lianas.....	130
Gráfico 29. Análisis de correspondencia canónico de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de la categoría L.....	131
Gráfico 30. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría A.....	131
Gráfico 32. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría B.....	132
Gráfico 33. Análisis de correspondencia canónico de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de la categoría B.....	132
Gráfico 34. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría C.....	133
Gráfico 35. Análisis de correspondencia canónico de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de la categoría C.....	133
Gráfico 36. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría D.....	134

Gráfico 37. Análisis de correspondencia canónico de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de la categoría D.....	134
Gráfico 38. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría E.....	135
Gráfico 39. Análisis de correspondencia canónico de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de la categoría E.....	135

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Pisos de formaciones vegetales con sus equivalentes aproximados de los bosques montanos.....	8
Tabla 2. Característica de los hábitos o formas biológicas analizados.....	16
Tabla 3. Formas de colectas de especímenes en PTM (protocolo establecido por el proyecto Madidi).....	17
Tabla 4. Descripción de la fenología de los árboles, palmeras y lianas presentes en las parcela temporales de muestreo (PTM).....	17
Tabla 5. Índice de disimilitud de Jaccard (A), Sorensen (B), entre las 14 parcelas de muestreo.....	36
Tabla 6. Índice de disimilitud de Bray Curtis (A) y Morisita Horn (B), entre las 14 parcelas de muestreo.....	37
Tabla 7. Tablas comparativas en base a la matriz de índice de disimilitud de Morisita simplificado, Morisita Horn y Bray Curtis para los datos agrupados (G1, G2, G3 y G4) formados por localidades (A). Se muestra además una tabla diferencial de los grupos conformados acorde a las disimilaridades que presentan las localidades (B).....	40

Tabla 8. Número de individuos, especies y familias encontradas en 14 parcelas de 0.1 ha, distribuidas según los grupos conformados acorde a los resultados anteriores (G1, G2, G3 y G4) en relación a las formas de vida presentes.....	41
Tabla 9. Índice de diversidad alfa, basado en la riqueza y abundancia de las especies.....	49
Tabla 10. Tabla comparativa de los resultados por CCA, de las clases alimétricas (A) y diamétricas (B), en relación a las especies y los grupos más importantes.....	64

INDICE DE ANEXOS

ANEXO 1: Tabla de correlación de Pearson
ANEXO 2: Abundancia, riqueza, proporción y frecuencia de las especies de los cuatro grupos determinados.
ANEXO 3: Índice de valores de importancia a nivel de especies en relación a los cuatro grupos determinados.
ANEXO4: Índice de valores de importancia a nivel de especies en relación a los cuatro grupos determinados.
ANEXO 5: Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica.
ANEXO 6: Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
ANEXO 7: Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
ANEXO 8: Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
ANEXO 9: Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
ANEXO 10: Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.

- ANEXO 11:** Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
- ANEXO 12:** Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
- ANEXO 13:** Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
- ANEXO 14:** Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
- ANEXO 15:** Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
- ANEXO 16:** Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
- ANEXO 17:** Valores de los componentes por Análisis de Correspondencia Canonica, mas valores de los dos primeros componentes a nivel de especie.
- ANEXO 18:** Comparación de valores de riqueza y densidad de individuos con otros estudios realizados dentro de la región del Madidi a altitudes similares
- ANEXO 19:** Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos, de acuerdo a la categoría de la clase altimétrica y diamétrica.
- ANEXO 20:** Tabla comparativa de la clase diamétrica y altimétrica según sus categorías y grupos.

**INFLUENCIA DE FACTORES FÍSICOS SOBRE LA ESTRUCTURA
COMUNITARIA DEL BOSQUE MONTANO HÚMEDO EN FUERTECILLO,
PARQUE NACIONAL MADIDI, LA PAZ – BOLIVIA**

Richard Villegas Huanca

Universidad Mayor de San Andrés, Carrera de Biología

Herbario Nacional de Bolivia (LPB)

Proyecto: Inventario Florístico Madidi, villegasrich@yahoo.com

RESUMEN

Los bosques montanos neotropicales mantienen una alta diversidad gracias a su heterogeneidad espacial y factores físicos. El objetivo del trabajo es evaluar las influencias de algunos factores físicos en la diversidad, estructura y composición florística del bosque yungueño montano pluvial húmedo (1701-2222 m) en la localidad de Fuertecillo-Madidi. Se usó datos proporcionados por el proyecto “Inventario florístico de la Región Madidi”, de individuos con DAP ≥ 2.5 cm en 14 parcelas temporales (20x50 m), considerando ocho factores físicos no correlacionados (altitud, pH, nitrógeno total, materia orgánica, textura, pendiente y exposición). Los análisis fueron realizados por métodos de ordenación multivariada a través de índices de diversidad, considerando evaluaciones para la estructura comunitaria. En total se registraron 5540 individuos de plantas leñosas de 73 familias, 156 géneros y 375 especies, de las cuales el 92.2% son especies arbóreas, 2.6% helechos arbóreos, 0.2% hemiepipítas, 3.5% lianas y 1.6% palmeras. A través de ordenaciones DCA (análisis de correspondencia rectificado), NMS (escala multidimensional no métrica) e índices de disimilitud, se identificaron 4 grupos con diferencias significativas ($\lambda=0.8$) en la comunidad. Siendo *Beilschmiedia towarensis*, *Protium* aff. *montanum*, *Graffenrieda emarginata* e *Ilex hippocrateoides* las especies con mayor importancia ecológica. Las ordenaciones por CCA (análisis de correspondencia canónico) muestran influencias con factores físicos como: textura ($\lambda=0.6$), altitud ($\lambda=0.75$) y pH ($\lambda=0.68$) a nivel de comunidad. A nivel de población la exposición tanto en su nortitud como su estitud (+0.77 a -0.996), presenta efectos positivos frente al nitrógeno, textura, altitud, conductividad eléctrica y pendiente (+0.83 a +0.86). Esto sugiere que existen tendencias marcadas de factores ambientales que influyen en la comunidad y poblaciones vegetales, aunque no se debe descartar el hecho de existir otros factores ambientales no considerados en este estudio.

**Physics factors' influence over the community of the Fuertecillo montane humid forest,
Madidi National Park, La Paz- Bolivia**

Richard Villegas Huanca

Universidad Mayor de San Andrés, Carrera de Biología

Herbario Nacional de Bolivia (LPB)

Project: Inventario Florístico Madidi, villegasrich@yahoo.com

ABSTRACT

The Neotropic montane forest support a high diversity thanks to Its spacial heterogeneity and an extense physics factors variety. This work objective is to evaluate the influences of some physics factors over diversity, structure and floristic composition of yungas montane moist pluvial forest (1701-2222 m) on the Fuertecillo-Madidi locality. It was used data-sets proportioned by the "Madidi region floristic inventory" Project, specifically 14 temporal plots (20x50 m) with individuals with $DBH \geq 2.5$ cm, considering eight physics factors no correlated between themselves (elevation, pH, total soil nitrogen, organic soil matter, soil texture, slope and exposition). The analyses were made using multivariate statistics ordination methods, through calculus of different diversity indexes, considering the community structure evaluation. A total of 5540 individuals of woody plants were registered, representing 73 families, 156 genera and 375 species, of these 92.2% are arboreal species, 2.6% are arboreal ferns, 0.2% are hemiepiphytes, 3.5% are lianas and 1.6% are palms. By means of the use of DCA (Detrended correspondence analysis), NMS (Non-Metrical Multidimensional Scaling) and dissimilute indexes, four groups with significant differences ($\lambda=0.8$) were found in the community. *Beilschmiedia towarensis*, *Protium* aff. *montanum*, *Graffenrieda emarginata* and *Ilex hippocrateoides* were found to be the most ecological important species. The ordinations made via CCA (canonical correspondence analysis) show the influences of the physics factors as soil texture ($\lambda=0.6$), elevation ($\lambda=0.75$) and pH ($\lambda=0.68$) at a community level. At a population level, the northness and eastness exposition (+0.77 a -0.996, respectively), has positive effects versus nitrogen, texture, altitude, electrical conductivity and slope (+0.83 a +0.86). This suggests that there are marked trends of environmental factors that influence community and plant populations, although one must not dismiss the fact that there are other environmental factors not considered in this study.

INTRODUCCIÓN

En América del Sur, la mayoría de los bosques montanos están ubicados en la cordillera montañosa de los Andes tropicales, distribuidos entre 22°N y 18°S en el trópico Americano, con rangos altitudinales de 800–2.500 m y 1.800–3.200 m en altitudes altas cerca del Ecuador (Debouck & Libreros 1995, Churchill *et al.* 1995), son considerados uno de los principales centros de diversidad y especiación en el mundo (Kessler 2000, Hamilton 2001). Su fisonomía y composición florística es heterogénea en relación con los pisos altitudinales, presenta altas tasas de endemismo y diversidad (Young & León 2001).

En Bolivia los bosques montanos húmedos están presentes en la vertiente oriental de los Andes y son denominados bosques montanos de Yungas (Kappelle 2001). Se distribuyen a manera de una franja casi continua de serranías subandinas caracterizadas por sus cursos paralelos al rumbo cordillerano, formando estrechos valles, además de conjuntos de colinas disectadas (Ribera 2008) distribuidos en los departamentos de La Paz, Cochabamba y Santa Cruz, ocupando grandes superficies y mostrando similitudes en su aspecto pero diferencias en la composición florística (Beck & García 1991, Killeen *et al.* 1993, Kappelle 2001).

La Paz, Cochabamba y Santa Cruz, poseen áreas protegidas con el objetivo de conservar la cobertura arbórea representativa de los bosques de montaña, la diversidad biológica y los muchos servicios ambientales (Boissieu *et al.* 2005). En Santa Cruz el bosque montano está representado en el Parque Nacional Amboró, en Cochabamba en el parque nacional Carrasco y en La Paz en los parques nacionales ANMI Apolobamba, Cotapata y Madidi (Boissieu 2004, Boissieu *et al.* 2005, Pauquet 2005). Esta última se ubica en el norte de La Paz, y es considerada una zona mega diversa incluyendo tanto especies endémicas como nuevas para la ciencia (Fuentes *et al.* 2004, Antezana 2007, Navarro 2011).

Según Kappelle & Brown (2001), los bosques montanos se han desarrollado a lo largo de cientos de años principalmente durante el Mioceno tardío y el Plioceno, se crearon extensas áreas con clima montano, que fueron pobladas por la flora montañosa baja, debido a la radiación evolutiva (especiación), cuya geomorfología presenta cadenas montañosas con

lomas y laderas anchas hasta quebradas y valles estrechos, en su mayoría las rocas son sedimentaria y metamórficas, la altitud varía desde los 500 m hasta los 2800 m (Beck *et al.* 1993). Esto se combina con la formación de sustratos rocosos y suelos poco profundos del tipo entisol siendo susceptibles a erosiones (Buckman & Brady 1966, Serrano 2003, Loza 2008). Debido al aumento de la población e incremento de los asentamientos humanos presenta una disminución continua de la calidad, estabilidad de los suelos, topografía, estructura de los bosques y dinamismo poblacional y comunitario (Steinfeld *et al.* 1996, Hamilton 2001, Murgueitio 2003, Ibrahim *et al.* 2005, OEI 2007).

Para referirse a la vegetación de forma general se establecieron tres subunidades: bosque altimontano, bosque montano medio y bosque montano inferior (Bruijnzeel & Hamilton 2000, Kessler & Beck 2001), influenciadas por su posición geográfica, el gradiente altitudinal y por un alto número de factores físicos, presentando fuertes pendientes (Young & León 2001, Bachet *et al.* 2003, García *et al.* 2004, Ohl & Bussmann 2004, Lozano *et al.* 2007, Escalante 2009). Varios estudios muestran que factores físicos como los topográficos, altitud, pendiente y exposición definen las formaciones vegetales existentes en un lugar (Christopher *et al.* 2001, Cortez & Islebe 2005, Loza 2008, Cornejo 2008, Escalante 2009).

En los últimos años, dentro de la ecología de poblaciones se menciona que la estructura comunitaria consiste en redes biológicas que presentan una serie de características diferentes dentro de la estructura, composición y diversidad, frecuentemente bajo cuatro procesos principales: **Selección**, que es la diferencia en la aptitud de distintas especies. **Deriva**, que son cambios aleatorios en composición de especies. **Especiación**, creación de nuevas especies. **Dispersión**, movimiento de organismos en el espacio (Audrey *et al.* 2006). Estos principios generales pueden ser producidos por "atributos de las especies", cuyos rasgos de los individuos pueden ser funcionalmente vinculados a las relaciones interespecíficas y ambientales, esto proporcionaría un enfoque mecanicista de la estructura de la comunidad (www.icb.uncu.edu.ar, Aguirre *et al.* 2003).

Considerando escalas tanto regionales como locales, se presentan muchas interrogantes en relación a cuáles factores ambientales pueden ser de influencia en la estructura comunitaria

(Basnet 1990, Bellingham & Tanner 2000, Clark 2002, Coblenz & Keating 2008), actualmente se cree que la topografía, el clima, la altitud, las condiciones edáficas entre otros son factores importantes para el establecimiento poblacional y la dinámica estructural (Stadmüller 1987, Vásquez 1998, Thiers 2007, Weaver 2010).

Es el caso por ejemplo de los bosques pluvioestacionales húmedos, aparentemente están influenciados por factores físico-ambientales como: el **pH** en la distribución de las especies vegetales (Loza 2008) modificando el grado de solubilidad de los minerales y su disponibilidad para las plantas (Basnet 1992, Clark *et al.* 1999); la **textura** del suelo determinando la capacidad de retención del agua y permeabilidad (Clark *et al.* 1995); el contenido de **materia orgánica** como efecto selectivo sobre las especies y sus características de crecimiento (Jha & Singh 1990); la mineralización como medio para la **conductividad**, estrechamente relacionada con las características del crecimiento vegetal (Thiers & Gerding 2007); el **intercambio iónico** que influye en la agregación de partículas del estrato en aglomerados más grandes (Tórrez 2008); La **pendiente** que tiene su efecto sobre la biomasa, composición y estructura (Takyu *et al.* 2002, Escalante 2009); la **altitud** como gradiente en la riqueza y endemismo (Beck *et al.* 1993, Kessler 2000, 2001), lo cual conjuntamente con otros factores ambientales repercuten en la estructura, composición y patrones de diversidad (**estructura comunitaria**) (Audrey *et al.* 2006, Weaver 2010, Jones *et al.* 2010).

En la actualidad estas interacciones complejas pueden ser reflejadas a través de cálculos matriciales y geometrías no euclidianas, proporcionadas por conceptos de análisis multivariado, cuya técnica organiza los objetos a lo largo de ejes (gradientes) según características de los objetos (Carrasco & Hernán 1993, Terrádez 2009), el desarrollo de estos modelos de ordenación dió origen a diferentes técnicas estandarizadas como los Análisis de Correspondencia Canónico (CCA), Análisis de Correspondencia (CA), Análisis de correspondencia rectificado (DCA), Escala multidimensional no-paramétrico (NMDS) entre otros que representan herramientas de gran ayuda, para poder comprender las relaciones que puede existir en una comunidad a lo largo de un gradiente ambiental desconocido y de esta manera con ayuda de herramientas estadísticas poder establecer parámetros que puedan

explicar comportamientos de la vegetación dentro de la estructura comunitaria (Galán *et al.* 1995, Melina *et al.* 2003, Adriyanov 2010).

MARCO CONCEPTUAL

En este estudio se analizaron la **composición, diversidad y estructura** de plantas leñosas, adoptando como nombre genérico “**estructura comunitaria**” (Audrey *et al.* 2006, Rondon & Petreire 2007, Coblenz & Keating 2008, Weaver 2010, Jones *et al.* 2010), identificándose componentes como ser: riqueza de especies (número de especies), equitatividad (describiendo la abundancia y variabilidad de especies) y estructura (definida por clases alométricas y diamétricas) y como escala espacial: diversidad alfa (α) o diversidad intra-habitat, entendiendo que los hábitats se identifican por sus características físicas y generalmente con límites reconocibles (Vásquez *et al.* 1998, Magurran 2004, Miranda 2005). La diversidad beta (β) que describe cómo la composición de especies que varía de un área a otra, es decir el cambio de especies que se da entre hábitats (Feinsinger 2003, Halffter & Moreno 2005, Miranda 2005).

La riqueza de especies en un espacio determinado, puede considerarse como un parámetro para estudiar las comunidades (Morín 1999, Halffter & Moreno 2005, Rockwood 2006); definiendo la comunidad vegetal como el conjunto de plantas de un área, que interactúan entre sí y con el espacio físico, logrando una estructura y funcionamiento característico (Christopher *et al.* 2001, Halffter & Moreno 2005, Rockwood 2006). De ahí, el interés por los índices que reflejan las abundancias ya que no todas son igualmente importantes (Vandermeer & Goldberg 2003, Verhoef & Morín 2010).

La **estructura** del bosque es la disposición de los individuos en el espacio, que en la mayoría de los casos, ha sido descrita como la distribución de la biomasa en un área, es decir un arreglo espacial vertical y horizontal de las especies o de la distribución de edades (Zenner & Hibbs 2000). Su complejidad dependerá: de la distribución de los individuos entre la composición de especies, las formas de vida presentes, factores abióticos entre otros (Richards 1998, Vandermeer & Godberg 2003). Este conjunto de factores causa que los bosques tropicales a pesar de tener una estructura básicamente similar, puedan presentar una variación considerable

entre ellos (Richards 1998, Rockwood 2006) con una distribución tridimensional confusa y complicada (Carrasco & Hernán 1993, Jongman *et al.* 1995, Zenner & Hibbs 2000)

Debido a que los datos son insuficientes, los análisis estructurales en sus componentes vertical (altura) y horizontal (diámetro) solo se reflejan en una dimensión, proporcionando algunos patrones generales del desarrollo del bosque y la diferenciación de estratos o clases de cobertura válidos para este estudio; ya que para poder concluir sobre su complejidad, sería necesario analizar de manera conjunta sus tres dimensiones: altura, diámetro y patrón de distribución de los árboles (Zenner & Hibbs 2000, Rockwood 2006).

El conocimiento de la **composición florística** y estructura de un bosque constituye el primer paso hacia el entendimiento de la dinámica ecológica, lo que a su vez es fundamental para comprender aspectos biológicos y productivos, incluyendo el manejo sostenible de los bosques tropicales (Araujo-Murakami & Seidel 2003).

De acuerdo a la topografía del lugar la composición florística puede cambiar, de ser siempre verde a seco o a semidecíduo (Beck *et al.* 1993), con una reducida superficie (Brown & Kappelle 2001, Kessler 2002), presentando un alto endemismo y diversidad, otorgando una alta heterogeneidad de hábitat, promoviendo de esta manera el mantenimiento de la diversidad de especies (Young & León 2001). No obstante hace vulnerable a una erosión acelerada bajo condiciones de intensas lluvias y cuando la cobertura vegetal ha sido removida (Bussmann 2005).

Los bosques montanos son un complejo de comunidades biológicas poco documentadas (Fuentes 2005). Esta complejidad es también reflejada en una fragmentación natural debido a la topografía, donde los sitios con condiciones ambientales similares y separadas por una distancia relativamente corta, pueden estar efectivamente aislados debido a factores topográficos (Killeen *et al.* 2005). Algunos trabajos de investigación nos permiten evidenciar que son muy dinámicos, debido a la orografía, las variaciones altitudinales y topográficas (Takyu *et al.* 2002, Thiers & Gerding 2007, Coblentz & Keating 2008).

En los últimos años el estudio sobre la flora y vegetación tuvo un incremento notorio, un claro ejemplo son los estudios realizados en la Región Madidi en Bolivia, por el proyecto Inventario Florístico de la Región Madidi. El cual se a documentando investigaciones sobre los bosques montanos de esta región considerandolos como refugios de una gran diversidad de especies vegetales, así también de especies nuevas y endémicas en el territorio, reportando como una de las regiones más diversas del país que alberga potenciales recursos maderables como no maderables no evaluados en algunos casos (Fuentes 2005, Canqui 2006, Antezana 2007).

De modo general los estudios realizados en bosques montanos húmedos estacionales y pluviestacionales, han reflejado una alta diversidad y fragilidad en su ecosistema, ya que existen relaciones con los factores físicos que en la actualidad no han sido totalmente estudiados, generando así un campo abierto a nuevas investigaciones (Young & León 2001, Clark 2002, Kerstin *et al.* 2003, Cortez & Islebe 2005). Es por estas razones que me he formulado la siguiente pregunta: ¿Cómo influyen los factores físicos (edáficos, exposición, altitud y pendiente) en la composición, estructura y diversidad (es decir, la estructura comunitaria) del bosque montano húmedo, en la localidad de Fuertecillo del Parque Nacional Madidi?

OBJETIVOS

General

Generar información cuantitativa y cualitativa sobre la estructura, diversidad y composición florística de un bosque montano húmedo, tomando en cuenta la influencia de factores físicos seleccionados.

Específicos

- Determinar la diversidad alfa, beta, estructura y composición florística de un bosque montano húmedo en la localidad de Fuertecillo
- Analizar la influencia de factores edáficos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo de Fuertecillo

- Analizar las variaciones de exposición y pendiente frente a cambios estructurales en la localidad de Fuertecillo

BOSQUES MONTANOS EN BOLIVIA

Los bosques montanos cubren un área aproximada de 150.000 km², equivalente a una séptima parte del territorio Boliviano, son propios de zonas con neblina, sobre todo entre 1.500 y 3.500 m, (Kessler & Beck 2001). Se caracterizan por ser reguladores hídricos, térmicos, de protección de cuencas y laderas, albergando una gran riqueza de especies endémicas y únicas (Beck *et al.* 2003).

Se encuentran situados en laderas fuertemente inclinadas con suelos poco profundos y pedregosos, característico de las faldas orientales de los Andes, por lo general son siempre verdes, densos con diferenciación entre pisos altitudinales en cuanto al tipo de vegetación y la fisonomía (Beck *et al.* 1993, Killeen *et al.* 1993, Navarro 2002).

La estructura del bosque montano es tan compleja como la de los bosques de tierras bajas, tienen tres o más estratos, el dosel varía entre 15 y 25 m, debido a la erosión hídrica y a la alta frecuencia de derrumbes naturales, está compuesto de diferentes comunidades en diferentes etapas de sucesión, su fisonomía y composición florística varían de acuerdo a los diferentes pisos altitudinales, por lo general el bosque es siempre verde y con alta diversidad (Killeen *et al.* 1993, Navarro 2011).

A diferencia de otros países andinos, nuestro país aún cuenta con extensas áreas de bosque montano con gran potencial biológico y ecológico cuyo uso racional es un desafío, a fin de evitar pérdida de tales recursos (Kessler & Beck 2001). Los riesgos presentes en estos bosques son: pérdida de cobertura boscosa por la habilitación de cultivos, colonización y habilitación de áreas destinadas al pastoreo (Beck *et al.* 2003). Deforestar en estas laderas y cambiar el uso de la tierra puede causar consecuencias severas para el régimen hídrico y desencadenar graves procesos de erosión (Stadmüller 1987).

CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN DEL PISO MONTANO

La vegetación del piso montano se encuentran entre las menos conocidas y más amenazadas de todas las formaciones vegetales, siendo problemática su clasificación y delimitación altitudinal (Brown & Kappelle 2001). Están influenciadas por variables como: el tipo de vegetación, las variaciones producidas por la altitud, altas pendientes y efectos de la temperatura entre otros (Gentry 1995).

El piso montano incluye la vegetación yungueña del piso bioclimático mesotropical, distribuida en la franja altitudinal desde 1.700-1.900 a 2.900-3.100 m en promedio, en lugares con bioclimas pluviales, pluviestacionales y localmente también xéricos, identificándose una serie de sistemas ecológicos y vegetaciones (Navarro 2011).

Se han registrado aproximadamente 7.000 especies de plantas vasculares, con un estimado de hasta 10.000 especies para estos hábitats, valor que correspondería al 50% del total de la flora boliviana (estimada en 20.000 especies vegetales). Las familias más diversas son: Orchidaceae, Asteraceae, Melastomataceae, Piperaceae, Rubiaceae y Solanaceae; los géneros más diversos son: *Elaphoglossum* (Lomariopsidaceae), *Miconia*, *Epidendrum* y *Pleurothallis*, *Anthurium*, *Mikania*, *Senecio*, *Tillandsia*, *Peperomia*, *Piper* y *Solanum* (Kessler & Beck 2001).

La forma de vida característica de los bosques montanos pluviales son los helechos arbóreos (Lehnert 2001) como las del género *Cyathea* considerados “planta típica” principalmente en los bosques nublados (Gentry 1995, Stadtmüller 1997), que se hallan entre los 2.000 y 2.800 m (Hueck 1978).

CLASIFICACIÓN DE LOS BOSQUES MONTANOS EN BOLIVIA

Existen diferentes propuestas para la clasificación de los bosques montanos, sin embargo aun se están ajustando a todas las particularidades de estos bosques (Kessler & Beck 2001, Navarro 2011). Trabajos de diferentes autores establecen pisos altitudinales con ciertas diferencias de acuerdo al análisis de vegetación realizada por cada uno de ellos (Tabla 1).

Tabla 1. Pisos de formaciones vegetales con sus equivalentes aproximados de los bosques montanos.

Ribera <i>et al.1996</i>	Müller <i>et al. 2002</i>	Beck <i>et al. 2003</i>	Navarro 2002	Navarro & Ferreira 2007	Navarro 2011
Piso	Piso	Piso	Piso	Piso	Piso
Altitud (m)	Altitud (m)	Altitud (m)	Altitud (m)	Altitud (m)	Altitud (m)
		Montano			
Yungas inferior 400 – 700	Montano bajo 750 – 1.750	inferior 500 – 1.500	Subandino 500 – 800 1.800 – 2.000	Basimontano < 1.900 – 2.100	Basimontano 800 – 900 1700 – 2000
Yungas medio 700 – 2.800	Montano 1.750 – 2.750	Montano medio 1.500 – 2.000	Montano 1.800 – 2.000 2.800 – 3.100	Montano 1.900 – 2.100 3.000 – 3.100	Montano 1700-1900 2900 – 3100
		Montano			Alto andino y
Yungas superior 2.800 – 3.000	Altimontano 2.750 – 3.500	superior 2.000 – 3.000 Ceja de monte 2.500 – 3.500	Ceja de monte inferior 2.800 – 3.000 3.600 – 3.700	Altimontano > 3.100	altimontano 2900 – 3100 4000 – 4200

Fuente: Adaptado de Fuentes (2005).

Según Navarro (2002), es posible elaborar un perfil fito-topográfico desde la Cordillera Real de La Paz hasta la localidad de Yucumo, mostrando las principales formaciones vegetales climáticas potenciales existentes (Fig. 1).

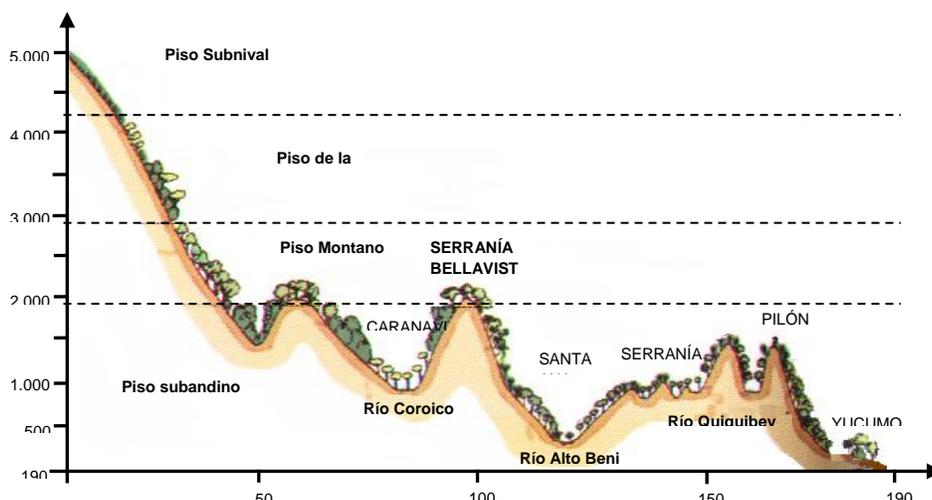


Figura 1. Perfil fito-topográfico desde la cordillera de La Paz hasta la localidad de Yucumo (Beni). Fuente: Navarro (2002).

El presente estudio utilizó la propuesta de clasificación de bosques montanos realizada por Navarro (2002, 2011), por su clasificación de forma sistemática y metodológica-consistente,

que conceptualmente refleja las diversas unidades de vegetación a varias escalas de estudio, basadas en la dominancia de algunas especies de árboles, considerando variables altitudinales, bioclimáticas, geomorfológicas y edáficas correlacionadas con la composición florística.

CARACTERÍSTICAS DEL BOSQUE YUNGUEÑO MONTANO PLUVIAL

Se agrupa a un conjunto de series de vegetaciones, cuya vegetación climática potencial zonal son bosques lauroides siempre verdes, con altura promedio del dosel entre 20-25 m. A menudo son diferentes especies de pinos de monte (*Podocarpus* y *Prumnopitys*) que aparentemente encuentran en estos lugares una de sus principales y óptimas zonas de desarrollo (Muller *et al.* 2002). Según Navarro (2011), la diversidad de especies es alta y existe una notable complejidad estructural, el sotobosque tiene varios estratos, son característicos los frecuentes helechos arborescentes (Cyatheaceae) y los bambúes arbustivos apoyantes o escandentes, principalmente del género *Chusquea*, que tienden a ser más frecuentes en los claros y márgenes u orlas del bosque. Los epífitos son muy abundantes y diversos y constituyen comunidades densas que cubren ramas y partes de los troncos. Los briófitos (musgos y hepáticas), los helechos mesomórficos e higromórficos, las aráceas y orquídeas son los epífitos más representados en estas zonas (Müller 2002, Fuentes 2005, Navarro 2011).

BOSQUE YUNGUEÑO MONTANO – INFERIOR PLUVIAL DE LOS YUNGAS

De acuerdo a Navarro (2011), el intervalo altitudinal es de 1.900-2.400 m corresponde al piso ecológico montano inferior, dentro el cual estaría comprendido el límite entre los bosques amazónicos y los andinos yungueños, donde aún se tendría la influencia de elementos amazónicos hasta los 1.200 m. Mientras en el trabajo de Kessler & Beck (2001) y Müller *et al.* (2002) este rango altitudinal corresponde al piso ecológico: montano inferior (500-1.500 m), medio (1.500 – 2.500 m) o montano bajo (750-1.750 m) respectivamente.

Tomando como parámetros las características bioclimáticas y edáficas que se presentan dentro el piso ecológico montano inferior, se puede distinguir el tipo de bosque como “yungueño montano inferior pluvial de los Yungas” (Navarro 2011). El clima se caracteriza por presentar

una alta humedad atmosférica y precipitaciones elevadas regularmente distribuidas durante todo el año (Josse *et al.* 2007). Los bosques presentan mayor homogeneidad florística y mayor densidad de árboles, en comparación con los bosques de las tierras bajas, siendo las lauráceas y las mirtáceas especialmente abundantes (Lamprecht 1990).

El número de especies de epífitas se incrementa (Miranda 2005, Cornejo 2008, Moya 2011) y en el estrato inferior son típicos los helechos arbóreos que pueden alcanzar diez metros de altura o más, mientras que la presencia de raíces tabulares es menos común y la caulifloria casi no se observa (Beck 1993, Moya 2011). Con frecuencia se observan coníferas como especies del género *Podocarpus*, así como géneros y familias típicas de latitudes extra tropicales como *Ilex* (Lamprecht 1990).

Estructuralmente son meso bosques y macro bosques siempre verdes (Navarro 2002, 2011). El dosel es de denso a muy denso y generalmente se puede distinguir tres a cuatro estratos en la estructura vertical (Antezana 2007). La altura del dosel varía entre 15 y 25 m, pero los árboles pueden llegar a medir 30 a 35 m e incluso los emergentes pueden llegar a los 40 m (Beck *et al.* 1993, Antezana 2007).

Para Navarro (2011) este tipo de bosque está tipificado como Bosque yungueño montano-inferior pluvial de los Yungas de Apolobamba; rango dentro del cual se encuentra el área de estudio del presente trabajo. Se caracterizaría sobre todo por la presencia de la palma *Dyctyocaryum lamarckianum* que le confiere una fisonomía particular (Muller *et al.* 2002, Beck 2002, Beck *et al.* 2003, Fuentes 2005).

A estas altitudes la diversidad es alta y la influencia de la flora basimontana y amazónica todavía es considerable (Gentry 1995, Navarro 2011), está considerado dentro de los bosques inferiores pluviales húmedos, con especies como: *Alchornea triplinervia* var. *boliviana*, *Chaetocarpus myrsinites* var. *stipularis*, *Clethra elongata*, *Hedyosmum racemosum*, *Hieronyma moritziana*, *Ilex goudotii*, *Miconia brittonii*, *Myrsine coriacea*, *Podocarpus ingensis*, *Tapirira guianensis* subsp. *subandina* y *Weinmannia ovata* (Navarro 2011).

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional y Área de Manejo Integrado Madidi comprende parte de la Región Madidi, esta pertenece a la provincia Franz Tamayo ubicada en la parte norte del departamento de La Paz, abarcando 18.854 km² (Fuentes 2005) (Fig. 2). El área tiene una amplitud de relieve entre 200 a 6.000 m y presenta una gran diversidad de ecosistemas (Beck *et al.* 2003).

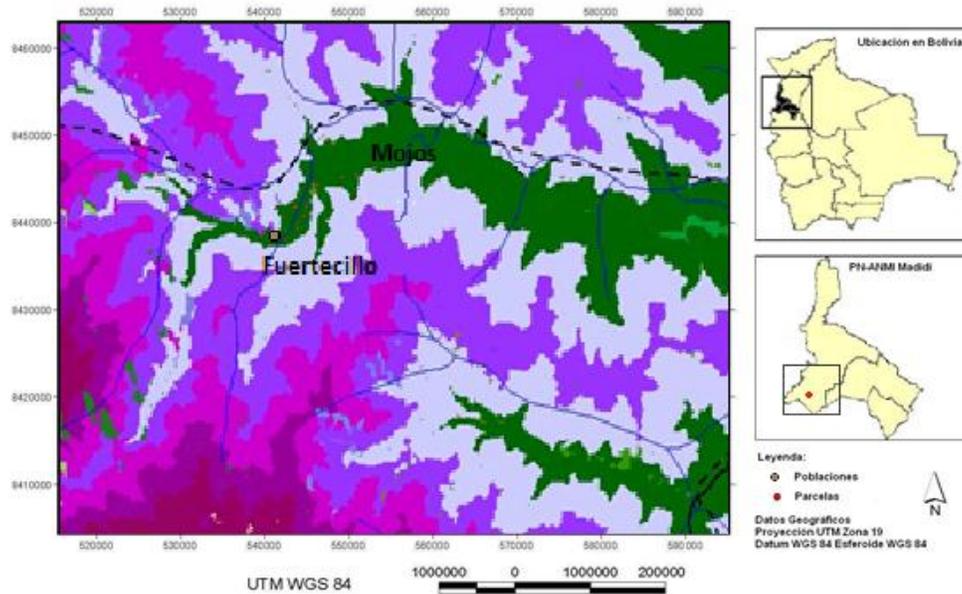


Figura 2. Mapa de ubicación espacial reflejando la cobertura vegetal y los sitios de muestreo de la localidad de Fuertecillo

El estudio se realizó próximo a la localidad de Fuertecillo, ubicada entre la senda que pasa por el campamento de Tocoaque y la comunidad de Mojos, situada en un rango altitudinal de 1701 a 2222 m, a 14°36' latitud sur y 68°56' longitud oeste (CPTEC 2012, PACSONET 2012).

Existen dos formas para llegar a la zona de estudio: la primera por la comunidad de Apolo en dirección hacia el campamento minero de Virgen del Rosario, pasando por el río Tuichi y las localidades de Sumpulo y el pueblo de Mojos, próxima a la localidad de Tocoaque. La segunda forma es ingresando por la comunidad de Pelechuco en dirección hacia el pueblo de Queara, pasando por las localidades de Chaquimayu, Mosquito, Ichocorpa, Chuncani y Tocoaque atravesando por los paramos yungueños y los bosques altimontanos, llegando a

Fuertecillo, siendo la población más próxima al campamento la comunidad de Mojos, aproximadamente a 11 km en línea recta al NE. Fuertecillo se encuentra sobre una antigua senda incaica y que parte de la misma esta desapareciendo por la falta de uso (TROPICOS 2010) (Fig. 2 y 3).

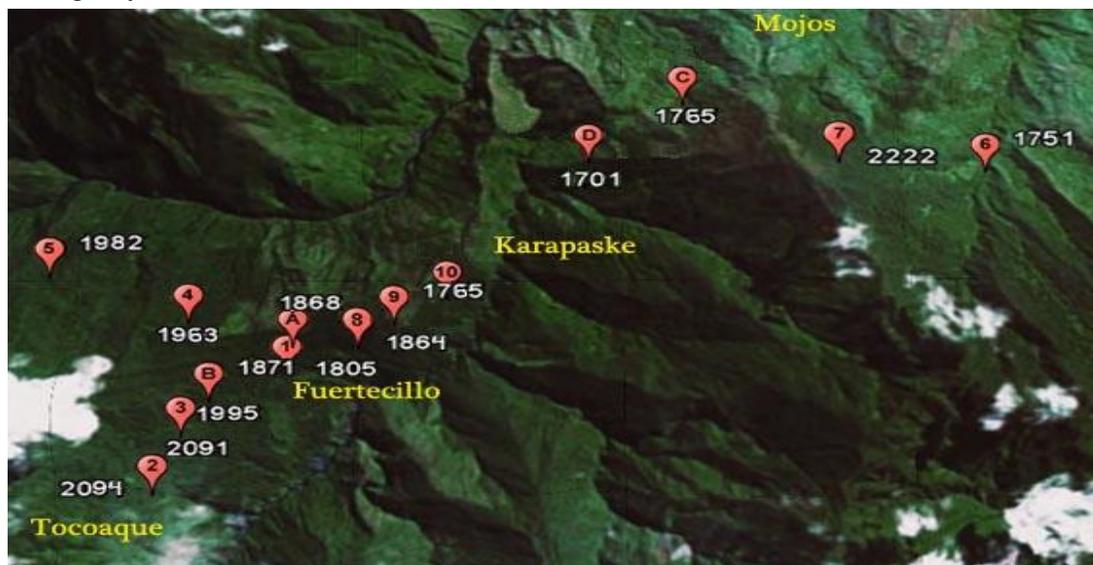


Figura 3. Área de estudio, localidad Fuertecillo, los números indican la altitud a la cual se encuentran los puntos muestreados (PTM). 1=Fuertecillo1, 2=Zanjon, 3=Pino, 4=Sector_Linter, 5=Inciensal linter, 6=Toma_Mojos, 7=Tunkulo, 8=Fuertecillo8, 9=Fuertecillo9, 10=Karapaske, A=Fuertecillo 11, B=Fuertecillo 12, C=Carjata y D=Copalujniu

La precipitación anual fluctúa alrededor de los 700 mm en las zonas altas y valles secos y de los 1.800 mm en la llanura estacional, alcanzando niveles extraordinariamente pluviestacionales en las serranías pluviales del subandino con un promedio anual de 2.500 mm (MDSP-SNAP 2001, Navarro 2011), presentando una eco-región en su mayoría de bosque yungueño pluviestacional subandino superior (Killeen 1993, Navarro 2002).

En la actualidad estos bosques son ocasionalmente perturbados por los comunarios para extraer la resina del copal (*Protium montanum*) y el incienso (*Clusia pachamamae*) con fines de comercialización, pero a una escala reducida. Consecuentemente se observa apertura de senderos con presencia de *Chusquea* en estas áreas, que tienden a ser más frecuentes en los claros y márgenes del bosque (Navarro 2011) (Fig. 4a y 4b).

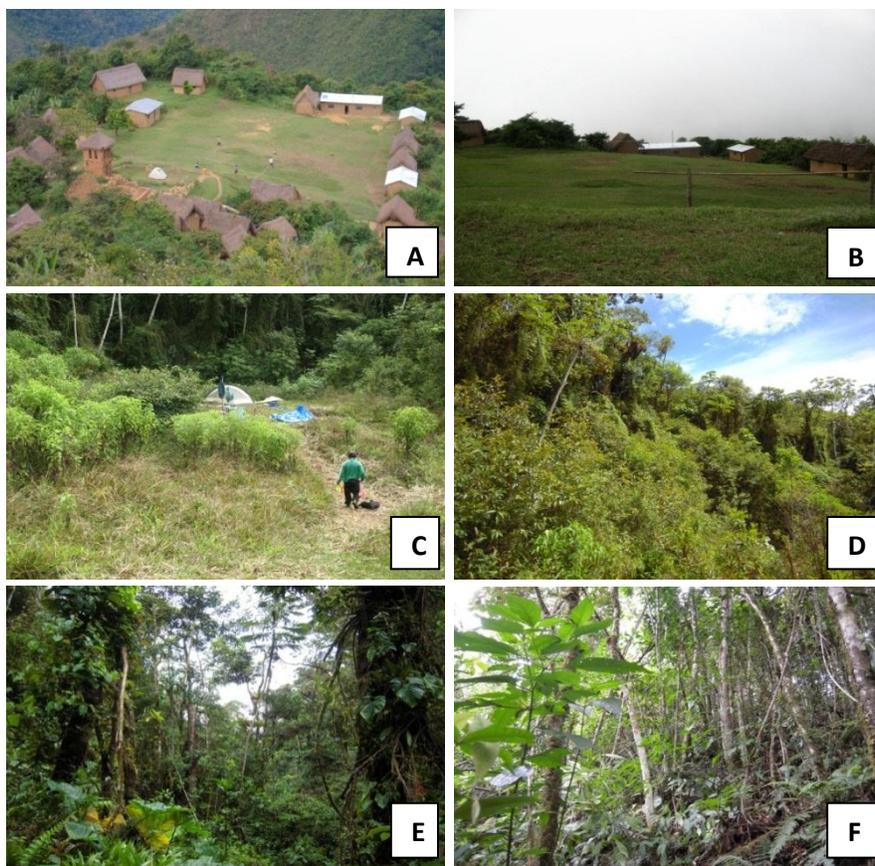


Figura 4. Características de la zona de estudio; A y B: Vista panorámica de la comunidad de Mojos, C: Campamento en la localidad de Fuertecillo, D: Fisonomía del bosque yungueño montano inferior pluvial de los yungas, E y F: vista interior del bosque (Mayo de 2012)

Geológicamente las sierras subandinas muestran una faja tectónico-estructural compleja y variada desde el punto de vista de su litología y estratigrafía, incluyendo rocas pertenecientes al Devoniano, Carbonífero, Pérmico, Jurásico, Cretácico y Neógeno (Navarro 2002). Son ampliamente predominantes varios tipos de areniscas con intercalaciones de conglomerado y lutitas (Navarro 2011).

Las texturas en su mayoría son francas a franco-arcillosas medianas, con importante cantidad de gravillas finas derivadas de la meteorización de las lutitas (Ribera 2008). Los suelos son los condicionantes o factores de control de la variación de la cubierta vegetal (Navarro 2002, 2011). En relación a estos factores el relieve del área presenta zonas montañosas de serranías altas, con laderas abruptas, altas pendientes, medianamente hasta algo mal drenados, ácidos

con pH de 3.6–4.7, textura franco arcillo limoso, la capa de materia orgánica llega a medir 30 cm de profundidad, la coloración de la misma es negra (Base de datos, Proyecto Madidi).

En esta región se pueden encontrar familias representativas como Moráceas, Lauráceas, Apocináceas y abundantes helechos arbóreos, estas parcelas se instalaron tomando en cuenta los cambios de la composición florística y fisonomía de la vegetación (Cayola com. pers. 2011).

MÉTODOS

Sistematización y análisis de datos

Con la finalidad de estudiar los bosques montanos, del set de datos del Proyecto Inventario Florístico de la Región Madidi, se seleccionaron las parcelas temporales (14) instaladas en cercanías a la localidad de Fuertecillo. Estas 14 parcelas se encuentran en un rango altitudinal de 1701 a 2222 m, la flora y vegetación y algunos factores ambientales como el pH, conductividad eléctrica, nitrógeno total, carbón orgánico, materia orgánica, fósforo disponible, sodio intercambiable, potasio intercambiable, calcio intercambiable, magnesio intercambiable, acidez intercambiable y textura, fueron evaluados entre los meses de abril y mayo de 2007.

En una segunda expedición en mayo de 2011 se evaluaron otros factores ambientales como: la pendiente por sub parcelas en su proyección horizontal y vertical, exposición, orientación, altitud y registros fotográficos, reinstalándose las 14 parcelas temporales de muestreo (PTM) de 0.1 ha (20 x 50 m). Las parcelas fueron ubicadas con ayuda de un GPS, cargado con las coordenadas de los 14 sitios de muestreo, adicionalmente se utilizaron cartas topográficas y se contrato a los mismos guías de campo que participaron en la primera expedición a Fuertecillo.

La metodología usada fue la de PTM de 0.1 ha, en las que se evaluaron individuos leñosos con DAP (diámetro a la altura del pecho estandarizado a 1.30 m del suelo) mayor o igual a 2.5cm (=7.8cm de perímetro), la distancia entre parcelas es de 500 m como mínimo, y cada parcela se divide en subparcelas de 10 x 10 m.. Los datos considerados para cada parcela fueron: nombre del inventario, número de inventario, número de placa, número de individuo, número

de sub parcela, número de colecta revisada, y para cada individuo: la descripción, el área basal, altura máxima y forma de vida, se contó con el registró de las familias, especies o el nombre común si lo tenía, en algunos casos asignados con nombres de referencia para las especies sin nombre vernacular, que indicaba alguna característica llamativa de la especie y las particularidades que pudieron facilitar el reconocimiento en campo de la misma (Tropicos® 2010).

Los especímenes que no pudieron ser identificados hasta especie, se mantuvieron como morfoespecies. Las familias y especies se organizaron taxonómicamente en función a lo publicado en la base de datos Tropicos® perteneciente al Jardín Botánico de Missouri.

El análisis de identificación y verificación de los datos obtenidos en el 2007 de las muestras a nivel de especie, se reidentificaron y reverificaron según el sistema APG (.....) el año 2011, con ayuda de claves dicotómicas y comparación con ejemplares de la colección científica del Herbario Nacional de Bolivia (LPB). En los casos en que no ha sido posible la identificación completa se trabajó con morfo especies.

Registro de datos

La figura 3 muestra el esquema de instalación de la PTM para cada una, con el uso de jalones (palos de ubicación puestos en cada vértices de cada parcela y sub parcelas), un GPS, cinta métrica y una brújula, donde se tomaron las coordenadas geográficas, altitud y condición topográfica (Fig. 5).

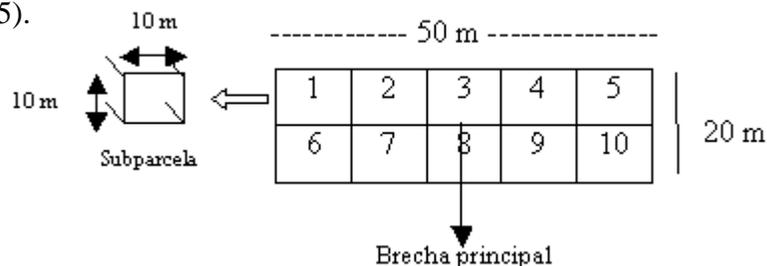


Figura 5. Esquema de la instalación de la parcela temporal de muestreo.

La altura total y la altura del fuste fueron estimadas visualmente, ya que algunos autores comprobaron que pruebas correlacionadas entre estimaciones visuales y mediciones con

instrumentos para estos casos no existe diferencia importante entre estas, aunque eso no niega el hecho de sobreestimar las alturas principalmente (Fonseca *et al.* 2009).

Se consideró como individuo a aquel con sistema propio de raíces, cuyo cuerpo puede estar formado por uno o varios tallos. Individuos multicaulinales por debajo del suelo, se consideraron como un individuo, en los árboles con aletones, raíces tabulares o fulcreas la medición se efectuó unos centímetros más arriba de 1.30 m donde el tronco se tornaba regular, como se observa en la figura 6. Para definir las formas de vida que se consideraron en este estudio según Cornejo (2008), se tipificaron hábitos de vida observados en la tabla 2.

Tabla 2. Característica de los hábitos o formas biológicas analizados.

Hábito	Definición
Árbol	Planta leñosa, perenne, ramificada sobre la base, con fuste y copa diferenciadas. Alcanza alturas de más de 10m.
Liana (trepadoras o bejucos)	Planta leñosa que germina en el suelo y trepa hasta el dosel o subdosel, mediante diferentes estructuras de soporte mecánico, utilizando a los árboles como soporte. Comprende formas arbóreas y trepadoras presentes en bosques montanos y tierras bajas.
Palmera	Grupo de helechos neotropicales denominado helechos arbóreos, pertenecientes a las familias: Cyatheaceae, Dicksoniaceae, Lophosoriaceae y Metaxyaceae, cuyos tallos son aéreos y tienen varios metros de altura.
Helecho arbóreo	Planta leñosa que germina sobre otra planta hospedera y durante su desarrollo las raíces llegan a fijarse en el suelo.
Hemiepífito	

Tabla diseñada según: Lawrence 2003, Romero-Saltos 2001, Cornejo 2008, Moran 2009

En el caso de los individuos cuya base se encontraban en el límite de la parcela fueron tomados en cuenta en la medición, cuando más de la mitad de la base se encontraba dentro de la parcela. En los casos donde el tronco presentaba ciertas irregularidades o se tenía dificultades por la situación topográfica; para efectuar la medición del DAP se procedió según los métodos establecidos (Fig.6)

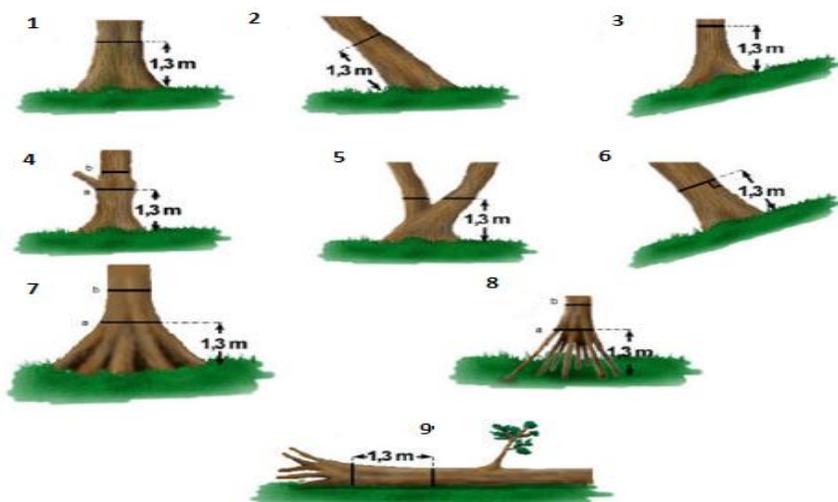


Figura 6. Métodos para medir el DAP; (1, 7 y 8) Tronco abombado o aletones; (5) Tallo múltiple o bifurcado; (2, 3, 6) Tronco inclinado; (4) tronco con deformación, (9) tronco agachado (tomado de Schlegel *et al.* 2001).

La colecta de los especímenes se realizó de acuerdo a protocolos del proyecto “Inventario Florístico de la región del Madidi” según la tabla 3. A cada colecta se le asignó un número único antecedido por el código del colector. Para la herborización se realizó el prensado, alcoholizado (en solución al 70%) y secado en instalaciones del Herbario Nacional de Bolivia.

Tabla 3. Formas de colectas de especímenes en PTM (protocolo establecido por el proyecto Madidi).

Tipo de colecta	Número de colectas a realizarse
Plantas estériles	Entre cuatro o más muestras botánicas.
Plantas fértiles	Hasta ocho muestras botánicas.
Lianas	En caso de no poder colectar hojas y/o flores se debe colectar fragmentos del tallo.

Fenología

Para la fenología de las especies leñosas inventariadas se consideró los siguientes aspectos según la tabla 4.

Tabla 4. Descripción de la fenología de los árboles, palmeras y lianas presentes en las parcela temporales de muestreo (PTM).

Nombre	Valor Categorico	Descripción
--------	---------------------	-------------

Estéril	1	Sin presencia de órganos reproductivos
Botón floral	2	Flor en proceso de formación
Flores	3	Estructura reproductiva de una planta
Fruto inmaduro	4	Fruto en proceso de formación
Fruto maduro	5	Fruto consistente
Fruto viejo	6	Fruto en proceso de descomposición
Semillas	7	Es cada uno de los cuerpos que forma el fruto
Sin hojas	8	Sin presencia de hojas
Agallas o enfermo	9	Mal formaciones en hojas, ramas o frutos. Presencia de hongos o parásitos que dañen al individuo.

Fuente: Adaptado de Escalante (2009)

Método de medición de la diversidad biológica

El presente estudio se basó de acuerdo a Whittaker (1972) siendo que la diversidad biológica es la variabilidad genética y taxonómica que presentan los seres vivos, así como la variedad de ecosistemas de los que forma parte en un área o ambiente particular o en todo el planeta. Una unidad geográfica (paisaje) posee un número variable de comunidades, para comprender los cambios de la biodiversidad con relación a la estructura del paisaje, la separación de los componentes alfa, beta y gamma, es de gran utilidad para medir y monitorear los efectos de la actividad humana (Halffter & Ezcurra 1992).

Análisis de datos

Los análisis se realizaron en los programas PC-Ord 5 para Windows 7 versión 4 y los parámetros que se utilizaron fueron los definidos por defecto en el programa (niveles de corte 0, 2, 5, 10 y 20, número máximo de indicadores por división 5, máximo nivel de división 5, mínimo tamaño de grupo por división 4, máximo número de especies en el final de la tabla 299) (McCune & Mefford 1999, McCune & Grace 2002), programa R versión 2.11.1 y versión 2.15.1 con la extensión R Commander para Windows 7, Sigma Plot11 para Windows 7.

Identificación de grupos de parcelas relacionados

Con el uso de análisis multivariado en DCA (Análisis de correspondencia rectificado) y NMS (Escala Multidimensional No-métrico), por análisis de cluster y por análisis de disimilitud a través de los índices de Bray Curtis y Morisita Horn, en base a datos de abundancia relativa, es posible encontrar conjuntos de parcelas estrechamente relacionados, conformando así grupos que pueden ser comparados entre sí (Mc Cune & Grace 2002), para otros análisis estadísticos fue usado el programa SPSS versión 16.0 para Windows 7.

Evaluación de la composición florística

El análisis de la composición florística es presentada en función a la frecuencia, abundancia y dominancia relativa de las especies y familias, de forma general y las correspondientes a cada parcela

a) Densidad

Permite conocer el número de individuos por unidad de área de una especie, familia o clase de plantas, se estima a partir del conteo de individuos de una especie o familia en un área dada (Matteucci & Colma 1982).

La densidad relativa, realiza una relación entre el número de individuos de una especie con el número total de individuos muestreados, realizando una proporción la densidad relativa es multiplicada por cien (Matteucci & Colma 1982).

$$Ar = \left(\frac{Ai}{\sum A} \right) * 100$$

Dónde:
Ar = Abundancia relativa de la especie i.
Ai = Número de individuos por unidad de área de la especie i.
 $\sum A$ = Sumatoria total de individuos en la parcela.

b) Frecuencia

Frecuencia mide la dispersión de las especies dentro del hábitat, es decir que la frecuencia es una expresión de regularidad de la distribución de cada especie o familia en un área muestreada (Matteucci & Colma 1982).

La frecuencia relativa es el porcentaje de la suma de todas las frecuencias absolutas de una especie respecto a la sumatoria de las frecuencias de todas las especies de la misma comunidad o parcela (Matteucci & Colma 1982).

$$Fr = \left(\frac{Fi}{\sum F} \right) * 100$$

Dónde:
Fr = Frecuencia relativa de la especie i
Fi = Número de ocurrencias de la especie i por ha.
 $\sum F$ = Sumatoria total en la parcela.

Según Lamprecht (1990) las relaciones de frecuencias se pueden representar en cinco clases:

Clase de Frecuencia	Frecuencia Absoluta
I	1 – 20%
II	21 – 40%
III	41 – 60%
IV	61 – 80%
V	81 – 100%

Las frecuencias dan una primera idea aproximada de la homogeneidad de un bosque. Diagramas con valores altos en las clases de frecuencias IV – V y valores bajos en I – II, indican la existencia de una composición florística homogénea o parecida. Altos valores en clases I – II significan una heterogeneidad florística acentuada (Lamprecht 1990).

c) **Dominancia según el área basal**

El área basal es la suma de las proyecciones horizontales de los árboles sobre el suelo (1.3 m); se expresa en m², de material vegetal por unidad de superficie de terreno (Matteucci & Colma 1982).

$$AB_{abs} = \frac{\pi}{4} * (D)^2$$

Dónde:
 AB_{abs} = Área basal absoluta.
D = Diámetro a la altura pecho (DAP).
 $\pi = 3.1416$

La dominancia es una indicación de la abundancia relativa de una especie, considerando dominante aquella categoría vegetal que es más notable en la comunidad, por su altura, cobertura o densidad, expresándose en valores absolutos por unidad de superficie, o en

valores relativos, en las ciencias forestales la dominancia se mide en función del área basal de la especie (Matteucci & Colma 1982).

La dominancia relativa es la relación porcentual entre el área basal total de una determinada especie o familia y la sumatoria del área basal de todas las especies o familias de la muestra.

Dónde:

$$Dr = \left(\frac{AB}{AB_t} \right) * 100$$

Dr = Dominancia relativa de la especie.
 AB = Área basal de la especie o familia.
 AB_t = Área basal total.

Evaluación de la importancia ecológica

Índice de valor de importancia (IVI)

Es un parámetro que mide el valor de las especies, en base a tres parámetros principales dominancia, densidad y frecuencia los cuales dan a conocer la importancia ecológica e cada especie en el área muestreada, interpretando a las especies mejor adaptadas. El IVI de cada especie, se calcula para cada especie a partir de la suma de la abundancia relativa, la frecuencia relativa y la dominancia relativa formulado por Mostacedo & Fredericksen (2000). Con éste sistema es posible comparar el peso ecológico de cada especie dentro del ecosistema (Lamprecht 1990).

Dónde:

$$IVI = \frac{Dr + Ar + Fr}{3}$$

Ar = Abundancia relativa de la especie i.
 Dr = Dominancia relativa de la especie i.
 Fr = Frecuencia relativa de la especie i.

Índice de valor de importancia por familia (IVIF)

Índice de valor de importancia por familia (IVIF) es la suma de la abundancia relativa, diversidad relativa y dominancia relativa para una familia (Matteucci & Colma, 1982), este último parámetro es calculado con la siguiente formula.

Dónde:

$$DivR = \left(\frac{N^{\circ}sp}{\sum sp} \right) * 100$$

DivR = Diversidad relativa por familia.

N°sp = Número de especies en una familia.

$\sum sp$ = Sumatoria de todas las especies en la parcela.

Con los valores de Diversidad relativa de cada familia se realiza el cálculo del Índice de Valor de Importancia por Familia (IVIf).

$$IVIf = \frac{DrF + ArF + DivR}{3}$$

La suma total de los valores relativos de cada parámetro debe ser igual a 100. Por lo tanto la suma total de los valores del IVI e IVIf debe ser igual a 300 (Mostacedo & Fredericksen 2000).

Análisis de la diversidad

La diversidad o heterogeneidad requiere una estimación de importancia de cada especie en la comunidad, mide la **riqueza** de las especies que es el número de especies en la comunidad y su **equitatividad** que mide la igualdad de importancia de cada especie, todo esto en un área determinada (Magurran 2004, Halffter *et al.* 2005, K. Naoki ecólogo, *com. pers.* 2011). Los patrones geográficos que determinan la biodiversidad están relacionados con el área, heterogeneidad de hábitats, número de individuos (Sugg 1996). Asimismo, la diversidad dependerá, si la presencia de una especie en particular en un determinado hábitat independientemente tiene una distribución amplia o restringida, es abundante cuando el número de individuos que la componen es elevado (Moraes & Beck 1992).

La clasificación de la vegetación y ecosistemas en los bosques montanos demuestran una marcada consistencia en la diversidad florística (Kessler & Beck 2001, Navarro 2002, Müller *et al.* 2002, Ibisch & Mérida 2003, Fuentes 2005, Halffter & Moreno 2005, Navarro & Ferreira 2007). La recolección de especímenes realizados en la región del Madidi dan a conocer que los bosques montanos están compuestos de distintos grupos de taxones que se parecen poco al bosque tropical de tierras bajas (Chapi 2008, Ticona 2008), a altitudes 1.100-2.023 m, las familias florísticamente más diversas son Lauraceae, Rubiaceae, Melastomataceae y Euphorbiaceae (Bascopé 2004, Cabrera 2004, Chapi 2008, Ticona 2008).

Diversidad alfa

La diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que consideramos homogénea, la gran mayoría de los métodos propuestos para evaluar la diversidad de especies se refieren a la diversidad dentro de las comunidades (entre poblaciones) (Vásquez 2008). Para diferenciar los distintos métodos en función de las variables se pueden presentar en dos grandes grupos: Métodos basados en la cuantificación del número de especies presentes (riqueza); Métodos basados en la estructura de la comunidad, es decir, la distribución proporcional del valor de importancia de cada especie (abundancia relativa de los individuos, su biomasa, cobertura, productividad, etc.), pudiendo clasificarse según se basen en la dominancia o en la equidad de la comunidad (Whittaker 1972, Vásquez 2008).

Así también la diversidad alfa es la riqueza de especies adaptadas a un mismo hábitat, refiriéndose a la diversidad dentro de un área o de un hábitat que se considera homogénea y es expresada generalmente por el número de especies por la relación área-especies, a mayor área mayor cantidad de especies (Moreno 2001, Halffter & Ezcurra 1992), se halla asociada con factores ambientales-locales y con las interacciones entre poblaciones (Moreno 2001).

Riqueza de especies (S)

La riqueza específica es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, permitiendo conocer el número total de especies obtenido por un inventario, realizado en la comunidad sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas, reflejando de esta forma distintos aspectos de la biodiversidad (Moreno 2001). La riqueza de especies es un parámetro usado para estudiar las comunidades, la cual se organiza en el tiempo y en el espacio, estas nos explican de la estructura y función de cada comunidad (Halffter & Moreno 2005).

Rareza

Las especies raras son aquellas que viviendo y reproduciéndose en un lugar, están representadas por poblaciones con muy pocos individuos, siendo propensas a la extinción (Halffter & Ezcurra 1992, Beck *et al.* 2003). Está basado en la abundancia y áreas restringidas

de la especie, estrechamente relacionadas con la especificidad de hábitat, probabilidad de amenaza (extinción), flujo de genes, diversidad genética y distinción taxonómica (Gaston 1994). La abundancia de especies raras parece mayor en los bosques tropicales (Rabinowitz *et al.* 1986), posiblemente asociada a la mayor complejidad estructural de estas comunidades, (Halffter & Moreno 2005). Rabinowitz *et al.* (1986) da énfasis al comportamiento biológico donde encontraron que las causas de la rareza ecológica de las especies se dan en función a las siguientes escalas:

- a) **Rareza biogeográfica.**- Especies que solo crecen en regiones muy específicas y forman endemismos biogeográficos muy particulares, dando a entender de esta forma que solo ocurren en un lugar restringido o crecen en esa región, aunque sus poblaciones muestren densidades realmente altas, relacionada con la distribución de las especies.

- b) **Rareza de hábitat.**-Especies muy específicas en cuanto al hábitat pero no son endémicas a nivel biogeográfico, conformado por especies de hábitat restringido, en contraste con las especies de distribución amplia, la distribución biogeográfica puede ser amplia pero su hábitat es muy específico, relacionada con el grado de restricción de hábitat de las especies.

- c) **Rareza demográfica.**- Especies que presentan densidades bajas en toda el área de distribución, aunque esta sea amplia y aunque no estén asociadas a hábitats muy específicos, no radica ni en su distribución biogeográfica ni en su preferencia de hábitat que son amplias, sino en el hecho de que sus poblaciones habitualmente “ralas”, y que en ninguna parte llega a ser un componente importante de la comunidad, relacionada con la abundancia de las especies.

Curva rango abundancia

Muestran la distribución de las especies más abundantes siendo una alternativa a los índices de diversidad, permite describir en forma cuantitativa y resumida la composición de las comunidades, realizando comparaciones objetivas entre diferentes comunidades o para una misma comunidad en diferentes tiempos (Magurran 1988). Las curvas con pendiente marcada

muestran comunidades con alta dominancia, mientras que las curvas más aplanadas muestran comunidades con alta equidad (Magurran 2004).

La curva de especies indica si el muestreo es o no suficiente para representar el área de estudio, nos da una idea del área mínima necesaria a muestrear para registrar el número de especies presentes en el lugar, el número de especies alcanzará un máximo y se estabilizará en una asíntota lo cual significa que la mayoría de las especies fueron encontradas y a partir de la misma la probabilidad de encontrar especies nuevas para el inventario es mínima (Lamprecht 1990).

Índice Shannon-Wiener (H')

Expresa la diversidad de especies en un determinado hábitat mostrando sensibilidad al cambio en el número de especies (Feisinger 2003). Estudios analizados con este índice presentan valores entre 1,5 y 3,5 (Magurran 2004). Gentry (1995) en los trabajos que realizó analizó sus datos con log2, actualmente se usa ln. Condit *et al.*(1996) señala que este índice de diversidad captura las diferencias de diversidad en muestras pequeñas de mejor manera la riqueza de especies, pese a ser dependiente del tamaño de la muestra.

Dónde:

H' = Índice de Shannon – Wiener.

pi = Abundancia relativa de cada especie.

ln = Logaritmo natural o neperiano.

$$H' = -\sum p_i * \ln p_i$$

Estimador de diversidad Chao 1

Es un estimador relacionado con la distribución proporcional de cada especie, permitiendo medir el valor de importancia dentro la comunidad (Magurran 2004). Este valor está en función de las especies representadas por una sola muestra en relación con las representadas por dos muestras, y excede la riqueza observada en relación con el aumento de especies raras (Magurran 2004). Identifica un cambio en la diversidad, ya sea en el número de las especies o en la dominancia (Moreno 2001). Los datos de abundancia y riqueza se sometieron al análisis estadístico de Chao1 dentro del programa R Commander Ver. 2.11.1. En el presente trabajo se

uso el estimador Chao 1 para tratar de inferir el número de especies en cada parcela, suponiendo su homogeneidad ecológica.

Donde:

$$Chao1 = S_{obs} + \frac{F_1^2}{2F_2}$$

Chao 1 = Estimador de Riqueza Chao 1
 S_{obs} = Número de especies en la muestra
 F_1 = Número de especies observadas representadas por un solo individuo
 F_2 = Número de especies observadas representadas por dos individuos

Diversidad beta

Mide las diferencias entre las especies de dos puntos, dos comunidades y entre muestreos, estas diferencias pueden ocurrir en el espacio, cuando las mediciones se las realiza en sitios distintos en un mismo tiempo (Halffter & Ezcurra 1992, Whittaker 1972, Halffter & Moreno 2005). Siendo la cuenta del número total de las especies que son únicas a cada uno de los ecosistemas que son comparados, usualmente se mide como la magnitud del cambio de especies (Moreno 2001). Su medición está basada en proporciones o diferencias que pueden ser evaluadas por medio de índices o coeficientes de similitud (Magurran 1988, Moreno 2001).

Índice de Sørensen (Ss)

Índice basado en datos cualitativos, el coeficiente de similitud de Sørensen (1948), permite identificar las semejanzas existentes entre las unidades de muestreo, a partir de datos cualitativos (presencia ausencia de especies) (Moreno 2001). Relaciona la similitud en la composición de especies de dos comunidades o muestras, cuyos valores se encuentran entre 0 cuando las especies no son compartidas entre ambos sitios, y 1 si el sitio de estudio tiene la misma composición (Magurran 2004), para tener mejores interpretaciones los datos fueron transformados a porcentajes.

Dónde:

$$IS = \left(\frac{2C}{A + B} \right) * 100$$

A = Número de especies en el muestreo A.
B = Número de especies en el muestreo B.
C = Número de especies comunes en ambos muestreos.

Morisita-Horn (CMH)

Índice cuantitativo de similitud, fuertemente influido por la riqueza de especies y el tamaño de las muestras, y tiene la desventaja que es sensible a la presencia de las especies más abundantes (Magurran 1988).

$$I_{M-H} = \frac{2 \sum (a_n \times b_n)}{(d_a + d_b) aN \times bN}$$

Dónde:

aN= Número total de individuos en el sitio A

bN= Número total de individuos en el sitio B

a_n= Número de individuos de la i-esima especie en el sitio A

b_n= Número de individuos de la i-esima especie en el sitio B

$$d_a = \sum a_n^2 / aN^2$$

$$d_b = \sum b_n^2 / bN^2$$

Análisis de los datos de suelos

Fueron proporcionados por el proyecto Madidi, evaluados en laboratorios de calidad ambiental (LCA) de la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA), se consideraron los análisis de las catorce muestras de PTM de la localidad de Fuertecillo con suelos colectados según el método de suelo mixto, consistente en colectas de tres sub unidades de forma aleatoria por cada PTM, considerando los siguientes parámetros: textura, pH, conductividad eléctrica, nitrógeno total, carbono orgánico, materia orgánica, capacidad de intercambio iónico (Thiers & Gerding 2007, Loza 2008).

De acuerdo a estos resultados se hizo una correlación de Pearson y Spearman, para lograr determinar las variables relacionadas y de acuerdo al valor de correlación de cada variable ambiental discriminar y validar las variables menos correlacionadas y con estas hacer las relaciones multivariadas con la estructura comunitaria.

Rarefacción

Calcula el número de especies esperadas en el caso de que todas las muestras tuviesen el mismo número de individuos capturados, presentando los promedios de re-muestreos repetidos de un grupo de individuos, a partir de un grupo grande de N individuos, representando la esperanza estadística de las correspondientes curvas de acumulación de especies (Gotelli & Colwell 2001).

Los bosques montanos se caracterizan por tener una gran diversidad, por lo tanto el esfuerzo de muestreo no ha sido suficiente para registrar todas las especies presentes en la comunidad, por ello se usó este método. Este estimador fue calculado usando el programa R Commander versión 2.11.1 con 100 repeticiones, de tal manera que se graficaron las curvas con los valores de las medias de las repeticiones, para cada muestreo.

Dónde:

$E(S)$ = Número esperado de especies.

N = Número total de individuos en la muestra.

N_i = Número de individuos de la i ésima especie.

n = Tamaño de la muestra estandarizado.

$$E(S) = \sum 1 - \frac{(N-N_i)/n}{N/n}$$

Estructura

La estructura tiene la propiedad de contemplar la organización física o el patrón de un sistema, abarcado desde la complejidad del hábitat como medida dentro de una comunidad, hasta los patrones y parches en la escala de paisaje (Vallejo-Joyas *et al.* 2005). Su descripción se refiere a la disposición de las plantas según sus formas de vida en los diferentes estratos de la comunidad vegetal, las cuales pueden ser analizadas desde un enfoque de comunidad, sin tener en cuenta las especies o bien se la analiza por especie (Rollet 1980, Vallejos *et al.* 2005).

a) Estructura horizontal

La estructura horizontal es determinada por el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el área basal, este último importante en la organización horizontal, pudiendo representar un índice del grado de desarrollo del bosque, tanto como el nivel de competencia entre árboles en un rodal (Finegan 1992). Se distribuye y ordena en clases diamétricas en relación al tipo de regeneración, permite inferir la dinámica poblacional, reflejando el estado de conservación del bosque (Rollet 1980), el cual es representado por una curva decreciente en forma de L o J invertida, dando a conocer que el bosque tiene un patrón de regeneración continuo (Veblen 1986).

Se distribuyó a los individuos en clases diamétricas, en 5 clases de acuerdo a su DAP (diámetro a la altura del pecho) tanto para individuos unicaulinales como multicaulinales en cm de: 13-25.9, 26-38.9, 39-51.9, 52-64.9, 65-85.3, considerando la riqueza total de

cada grupo de parcelas que presentan una estrecha similitud, determinando así la media y su error (Perea 2005, Escalante 2009).

b) Estructura vertical

Se distribuyó a los individuos en clases altimétricas, de 7 clases de acuerdo a su altura máxima alcanzada en m de 1.4-5.9, 6-11.9, 12-17.9, 18-23.9, 24-29.9, 30-35 y la séptima clase corresponde a individuos trepadoras hasta dosel o subdosel como es el caso de las lianas, también en este caso se consideró la riqueza total de cada grupo de parcelas que presentan una estrecha similitud, determinando así la media y su error (Peñas-Claros 2003, Perea 2005, Escalante 2009, Cornejo 2008).

Evaluación de la Pendiente topográfica

Análisis de los datos de exposición y pendiente

Para la evaluación de la pendiente (horizontal - vertical), exposición, orientación, altitud, registro fotográfico, se realizó un segundo viaje al lugar en el mes de mayo de 2011 instalándose en ambos casos (2007 y 2011) un total de 14 PTM de 0.1 ha (20 x 50 m), respetando la ubicación de las parcelas del primer viaje, ubicadas por medio de GPSs, cartas topográficas y guías que participaron en la primera expedición. La determinación del tamaño de las parcelas viene de una modificación de los transectos Gentry, que es uno de los métodos más utilizados en la investigación básica de la diversidad de las plantas en el Neotropico; debido a la rapidez con que se obtiene datos de diversidad, composición y estructura de un sitio (Phillips & Miller 2002).

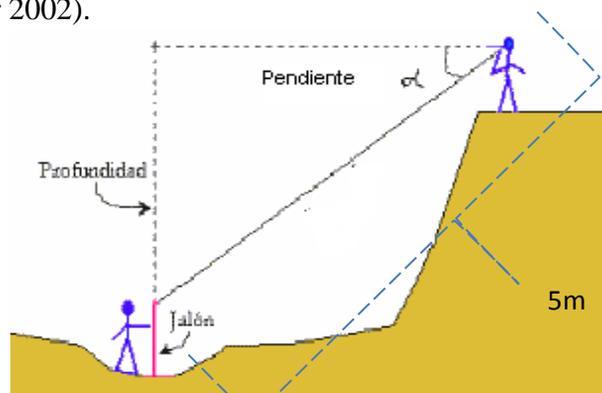


Figura 7. Forma de medir la pendiente en una superficie de pendiente heterogénea (tomado de Escalante 2011).

Se obtuvo los datos de la pendiente con ayuda de un clinómetro en porcentaje (%) cada 5 y 10m de distancia. Para lo cual se utilizó una vara recta de madera (jalón) marcada con una cinta flagging a la altura de los ojos de la persona que realizó la medición, ubicándose en el punto 0 de cada sub parcela (10 x10m) para luego realizar la medición de un punto dado al otro con ayuda de una segunda persona ubicado a 5 metros de distancia (Fig.7).

Evaluación del efecto de la pendiente en la estructura

a) Composición de especies y pendiente

Para este caso se evaluaron las 10 sub parcelas de cada parcela, considerando el valor relativo en porcentaje de los datos tomados por clinómetro en campo. Se determinó dos perspectivas de pendiente: porcentaje de pendiente horizontal promediado de las 10 sub parcelas de forma horizontal y el porcentaje de pendiente vertical promediado de las 10 sub parcelas de forma vertical, de estos datos se realizó un promedio total para la obtención de la pendiente de la parcela denominando “aspecto”. Por ser datos circulares (Roberts 1986) y obtener variables cuantitativas, es necesario transformar por funciones trigonométricas del coseno del aspecto denominado “nortitud” donde los valores cercanos a 1 reflejan al aspecto con un valor alto de pendiente y cerca de 0 si el aspecto es de valores con poca pendiente, los valores están dados en radianes, este proceso se evaluó para las 13 parcelas en estudio ([www. Fordiantion.okstate.edu](http://www.Fordiantion.okstate.edu)).

Para evaluar la relación de composición de especies con la pendiente se utilizó análisis multivariado CCA (Análisis de Correspondencia Canónico), mostrando la tendencia entre las especies frente a los valores de aspecto obtenidos anteriormente ([www. Fordiantion.okstate.edu](http://www.Fordiantion.okstate.edu)), los valores generados gráficamente serán observados por la categoría de pendiente para este caso

b) Estructura vertical y pendiente

Para analizar la relación entre la estructura vertical y la pendiente topográfica se realizó la selección de clases altimétricas de las muestras de cada parcela relacionada con los valores de aspecto obtenidos, la cual fue llevada a un programa informático R (Versión

2.11.1), donde se obtuvo un biplot en CCA y RDA (Análisis de redundancia) para valores cualitativos y cuantitativos.

c) Estructura horizontal y pendiente

De la misma manera para determinar la relación de diámetro y pendiente se utilizó los mismos análisis multivariados como en la estructura vertical, lo que nos permite observar la tendencia que existe entre el diámetro y la pendiente topográfica.

Método de ordenación

Es una técnica multivariada que organiza los objetos a lo largo de los ejes (gradientes) según características de los objetos y clasificación, ordena las comunidades por sitios según la composición de especies de cada comunidad, los resultados de ordenación reflejan un diagrama (triplot) que representa las comunidades en espacio de bi-o multi dimensión de acuerdo a las variables a comparar, las comunidades con composición similar aparecen cercanas en el diagrama (Carrasco & Hernán 1993)

a) Análisis de correspondencia rectificado (DCA)

Es un método indirecto con datos unimodales rectificadas, siendo considerado un método más o menos paramétrico por lo que los datos pueden estar en función a proporción o porcentaje, esta ordenación indirecta es más popular en ecología de comunidades. Es un método de ordenación desarrollada para corregir dos “artefactos” del CA (Análisis de correspondencia) que son: corregir el efecto de arco en la ordenación y corregir la compresión en los ejes finales de los ejes (Carrasco & Hernán 1993).

b) Escala Multidimensional No-métrico (NMS)

Es una técnica de coordinación que difiere en varios aspectos de casi todos los otros métodos de ordenación. En la mayoría se calculan muchos ejes, pero sólo unos pocos son vistos, debido a la limitación gráfica. En NMS, un pequeño número de ejes son seleccionados explícitamente antes del análisis de datos y se ajustan a las dimensiones, no habiendo ejes ocultos de variación. En segundo lugar, la mayoría de otros métodos de ordenación son analíticos y por lo tanto resulta en una única solución para un conjunto de datos. En contraste, NMS es una técnica numérica que interactúa buscando una solución

deteniendo el cálculo en una solución aceptable o deteniéndose después de algún pre-especificado número de intentos (McCune & Grace 2002). Como resultado, una ordenación NMS no es una solución única, pero constituye una metodología que probablemente resulte con una ordenación algo diferente. En tercer lugar NMS no es un valor con vectores propios, como es el caso de los análisis de componentes principales o correspondencia que coordina datos de tal manera que el eje 1 explica la mayor cantidad de varianza, el eje 2 explica la mayor siguiente cantidad de varianza, y así sucesivamente. Como resultado, una ordenación NMS se puede girar, invertir o centrar a cualquier configuración deseada (Holland 2008).

c) CCA (Análisis de correspondencia canónico)

Es un método directo con relaciones unimodales entre variables y ambiente (medido), debe tener dos matrices: por sitios (comunidades por frecuencia) y ambientales (datos ambientales importantes que afectan la composición de comunidades). Su objetivo es relacionar entre distribución de cada especie con el gradiente ambiental (no entre especies con sitios), también es un análisis de correspondencia “restringido” ya que la ordenación de sitios (comunidades) está restringida a la combinación lineal de las variables ambientales medidas, idealmente debe tener solo las variables ambientales importantes no correlacionadas que generan el gradiente correcto (Carrasco & Hernán 1993, Jongman 1995).

d) Análisis de Redundancia (RDA)

El análisis de redundancia (RDA) fue desarrollado por Van den Wollenberg (1977) como alternativa al análisis de correlación canónico o análisis de correspondencia canónico (CCA). El RDA permite estudiar la relación entre dos tablas de variables Y y X. Mientras que CCA es un método simétrico, el RDA es asimétrico. En CCA, los componentes extraídos de ambas tablas están tales que sus correlaciones están maximizadas. En el RDA, los componentes extraídos de X están tales que están correlacionados con las variables del Y tanto cuanto sea posible. Entonces, los componentes de Y se extraen para correlacionarlos con los componentes extraídos de X tanto cuanto sea posible (www.xlstat.com).

e) Análisis de clúster

Con el Clúster de la matriz se buscó resumir y representar la información y agrupar las parcelas. Este análisis representa las diferencias entre muestras y comunidades, usando medidas de similitud entre todos los pares de sitios, admitiendo datos de incidencia y cuantitativos, para tener una combinación y formar un clúster los sitios con mayor similitud son combinados formando un dendrograma completo (Jongman 1995, Morín 1999, Escalante 2009).

f) Análisis e índices de disimilitud

Son usados cuando los objetos a comparar son modalidades de variables cualitativas, el análisis de Correspondencias puede aplicarse, siendo la comparación de los perfiles en una tabla de contingencia. En este caso resulta fácil relacionar Análisis de Correspondencia y Clasificación (Defives 2010).

RESULTADOS

En la evaluación de 14 parcelas temporales (PTM), se registraron 5540 individuos de plantas leñosas, de estos se colectaron 737 ejemplares. En total se tiene 73 familias, 156 géneros y 377 especies/morfoespecies, de las cuales 332 (88.5%) fueron asignadas con su epíteto específico, 41 (10.9%) hasta género y 2 (0.5%) hasta familia. De los individuos identificados hasta género los primeros diez con un alto contenido de especímenes son: *Miconia* con 427 individuos (7.71%), *Hedyosmum* con 331 (5.97%), *Myrcia* con 254 (4.58%), *Alchornea* con 247 (4.46%), *Ocotea* con 223 (4.03%), *Myrsine* con 210 (3.79%), *Piper* con 209 (3.77%), *Clusia* con 177 (3.19%), *Ilex* con 170 (3.07%) y *Coussarea* 167 (3.01%).

Las familias con mayor número de especies en las 14 parcelas fueron: Lauraceae (52 especies), Melastomataceae (43 especies), Rubiaceae (29 especies), Mytaceae (25 especies) y Moraceae (16 especies), mientras que las restantes 68 familias tienen menos de doce especies por familia.

Diversidad beta

En base a datos normalizados a través de PcORD, por análisis de ordenación NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling) y DCA (Detrended Correspondence Analysis) para la vegetación, se pudo observar la relación parcelas-especies más importantes de cada una de ellas, organizando las comunidades (parcelas) según la composición de especies de cada comunidad. La ordenación resultante es un diagrama que representa las comunidades en un espacio multidimensional, mostrando la variación de la matriz de correlaciones en base a componentes con valores propios denominados eigenvalues (λ) y estrés (S^*), mostrando $\lambda=0.67$ y $S^*=6.91$, estas ordenaciones están representadas en diagramas de ordenación de dos ejes, cuya correlación entre las distancias del espacio original n-dimensional y la distancia de ordenación del espacio, en total explican 67% de la variación acumulada de los dos primeros componente en DCA y el 69.1 % de la variación de los datos en NMS (Gráfico 1 y Gráfico 2).

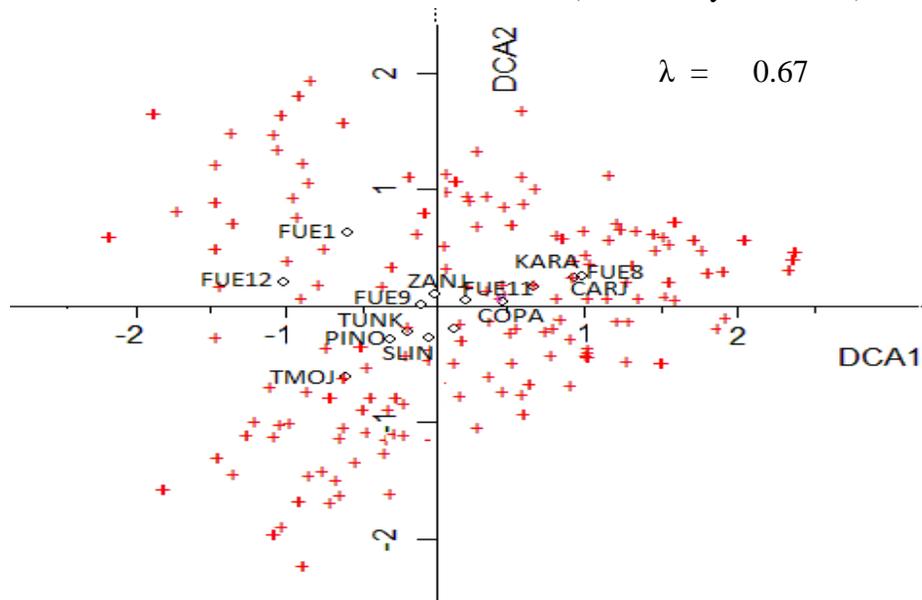


Gráfico 1. Diagrama de ordenación en DCA de 14 parcelas (0.1 ha) en bosque yungueño montano pluvial de Fuertecillo, en base a la matriz de abundancia absoluta normalizada. En el diagrama también se puede apreciar una alta correlación principalmente del grupo 4. En total ambos ejes explican un 67 % de la varianza entre parcelas. Las parcelas son los círculos. Las especies representadas por cruces.

La tendencia de organización de las 14 comunidades, da como origen a cuatro grupos, conformados: Grupo 1= Fuertecillo1 (FUE1) y Fuertecillo12 (FUE12); Grupo2 = Karapaske (KARA), Carjata (CARJ) y Fuertecillo8 (FUE8); Grupo 3 = Toma Mojos (TMOJ), Pino

(PINO) y Sector Linter (SLIN); Grupo 4 = Zanjon (ZANJ), Fuertecillo9 (FUE9), Fuertecillo11 (FUE11), Copalujniu (COPA), Inciensal Linter (ILIN) y Tunkulo (TUNK). En general el grupo 1 como el grupo 2 presentan mejor ordenamiento entre comunidades, mayor reducción de dimensiones y una menor relación a comparación de los grupos 3 y 4 (Gráfico 1).

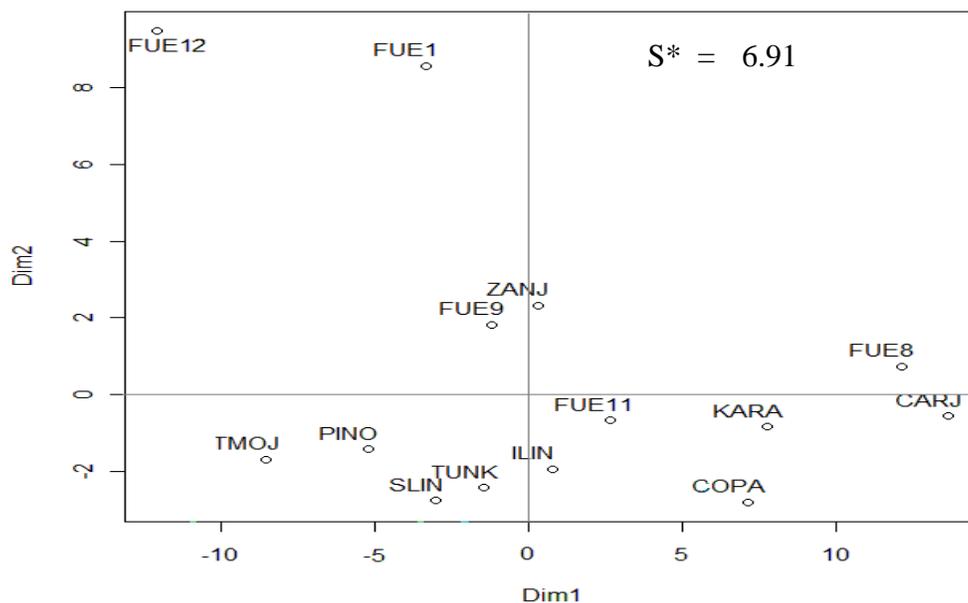


Gráfico 2.Diagrama de ordenación en NMDS de 14 parcelas (0.1 ha) en bosque yungueño montano pluvial de Fuertecillo, en base a la matriz de abundancia absoluta normalizada. En el diagrama también se puede apreciar una alta correlación principalmente del grupo 1. En total ambos ejes explican el 93 % de la varianza entre las parcelas. Los círculos representan a cada una de las parcelas.

Este análisis estadístico se basó en una matriz de abundancia relativa, esto para poder realizar la clasificación de objetos (comunidades) en diferentes grupos (clados) según las características de objetos (composición de especies de cada comunidad), reflejando ciertos patrones entre la distancia de muestras para un clado, proporcionando grupos representativos (Gráfico. 3). El uso del análisis de cluster con vinculación media (linkage), fue usado para evitar extremos introducidos en vinculación más cercana y vinculación más lejana, conformando grupos exentos de ruidos, presentando para el primer nivel de división dos grupos: en el primer grupo Fuertecillo1 y Fuertecillo 12 y para el segundo grupo las restantes 12 parcelas. El segundo nivel de división diferenció a las parcelas: Fuertecillo8, Carjata y Karapaske frente a las restantes 9 parcelas. El tercer nivel están representados por dos grupos:

Pino, Toma Mojos y Sector Linter, frente a Tunkulo, Fuertecillo9, InciensalLinter, Copalujniu, Zanjon y Fuertecillo11. Conformando cuatro clados de notoria similitud de grupos, cuya clasificación de comunidades entre ambos casos (Gráfico. 3a y 3b) no difieren más que en la media de distancia entre todos los miembros de un clado y todos los miembros del otro clado (distancia entre clados).

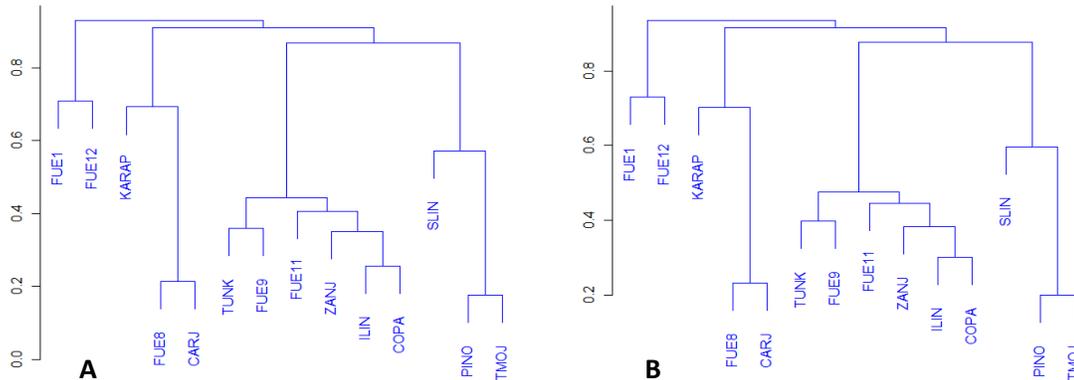


Gráfico 3. Clasificación a través de análisis de conglomeración (cluster), con vinculación media según Morisita rectificado usando matriz de abundancia absoluta (A) y Morisita simplificado usando matriz de abundancia relativa (B).

Realizando diversos análisis de grados de disimilitud entre las 14 parcelas, con diseños matriciales de presencia-ausencia y abundancia absoluta, podemos observar que calculando las distancias matriciales según Jaccard, se tiene como muestra la tabla 5.

Tabla 5. Índice de disimilitud de Jaccard (A), Sorensen (B), entre las 14 parcelas de muestreo. Los cálculos se realizaron a partir de una matriz de presencia y ausencia. Los colores representan a los cuatro grupos conformados. Los resultados de color rojo muestran la máxima similitud entre dos parcelas en comparación con las demás.

A	FUE1	CARJ	FUE8	PINO	SLIN	COPA	FUE11	FUE9	ILIN	TUNK
FUE12	0.73									
FUE8	0.96	0.55	0							
KARAP	0.89	0.72	0.68							
SLIN	0.89	0.98	0.96	0.73	0					
TMOJ	0.86	0.98	0.98	0.71	0.72					
FUE11	0.85	0.83	0.81	0.72	0.83	0.71	0			
ILIN	0.91	0.91	0.91	0.79	0.78	0.76	0.74	0.85	0	
TUNK	0.9	0.96	0.93	0.79	0.72	0.86	0.83	0.75	0.72	0
ZANJ	0.84	0.91	0.91	0.89	0.82	0.87	0.81	0.77	0.78	0.75

B										
FUE12	0.61									
FUE8	0.93	0.38	0							
KARAP	0.81	0.56	0.52							
SLIN	0.8	0.95	0.93	0.6	0					
TMOJ	0.76	0.96	0.95	0.55	0.60					
FUE11	0.74	0.71	0.69	0.56	0.7	0.58	0			
FUE9	0.77	0.81	0.87	0.78	0.71	0.79	0.61	0		
ILIN	0.83	0.83	0.83	0.65	0.64	0.61	0.58	0.74	0	
TUNK	0.82	0.92	0.87	0.66	0.56	0.75	0.71	0.60	0.56	0
ZANJ	0.8	0.84	0.84	0.8	0.79	0.77	0.68	0.61	0.60	0.60

En forma general la tabla 5 refleja similitudes entre algunas parcelas, mostrando un patrón entre ambas tablas, cuyos comportamientos también se observa en las relaciones multivariadas presentes en el gráfico 1 y gráfico 2. Cabe resaltar que la diversidad entre parcelas es diferente significativamente con un valor promedio mínimo de ambas tablas de 0.65 en disimilitud, lo que significa que la máxima similitud radica en un 33%, dado a este resultado se puede apreciar diferencias en la composición florística a nivel de comunidad. En relación a los valores de disimilitud, existen algunas parcelas cuyas diferencias en sus valores presentan rangos muy cortos, lo que da a entender que entre algunas parcelas comparten similitudes significativamente representadas.

Tabla 6. Índice de disimilitud de Bray Curtis (A) y Morisita Horn (B), entre las 14 parcelas de muestreo. Los cálculos se realizaron a partir de una matriz de abundancia absoluta. Los colores representan a los cuatro grupos identificados por otros análisis. Los resultados de color rojo muestran la distancia calculada más próxima entre dos parcelas a comparación con las demás.

A	FUE1	CARJ	FUE8	PINO	SLIN	COPA	FUE11	FUE9	ILIN	TUNK
FUE12	0.68									
FUE8	0.88	0.34	0							
KARAP	0.8	0.62	0.63							
SLIN	0.82	0.89	0.88	0.56	0					
TMOJ	0.79	0.89	0.89	0.44	0.68					
FUE11	0.71	0.79	0.81	0.67	0.7	0.52	0			
FUE9	0.78	0.86	0.87	0.78	0.72	0.65	0.63	0		
ILIN	0.8	0.83	0.85	0.7	0.72	0.44	0.52	0.6	0	
TUNK	0.79	0.87	0.88	0.69	0.54	0.64	0.64	0.56	0.51	0

ZANJ	0.72	0.86	0.82	0.79	0.74	0.64	0.63	0.47	0.56	0.59
B										
FUE12	0.63									
FUE8	0.88	0.13	0							
KARAP	0.82	0.59	0.61							
SLIN	0.84	0.9	0.9	0.42	0					
TMOJ	0.87	0.9	0.9	0.1	0.57					
FUE11	0.67	0.82	0.86	0.74	0.75	0.35	0			
FUE9	0.73	0.86	0.89	0.81	0.76	0.43	0.37	0		
ILIN	0.81	0.83	0.88	0.76	0.66	0.2	0.3	0.3	0	
TUNK	0.8	0.87	0.89	0.72	0.44	0.45	0.46	0.3	0.3	0
ZANJ	0.7	0.85	0.86	0.83	0.8	0.34	0.38	0.3	0.22	0.41

Realizando un análisis del grado de disimilitud según los índices de Bray Curtis y Morisita Horn (Tabla 6.) a través de una matriz de abundancia absoluta, presentan resultados similares a los obtenidos en la gráfico 1 y gráfico 2 multivariada, resultados que demuestran la conformación de grupos con valores significativos, cuyo valor máximo promedio de disimilitud es de 0.58, lo que representaría al 42% de máxima similitud de las parcelas, este valor demuestra una probabilidad de conformar grupos, cuya similitud están dispuestas en un cierto patrón que se puede apreciar a través de la comparación de ambas tablas, cuyo valor en color rojo refleja la máxima similitud presente entre parcelas (Tabla 6).

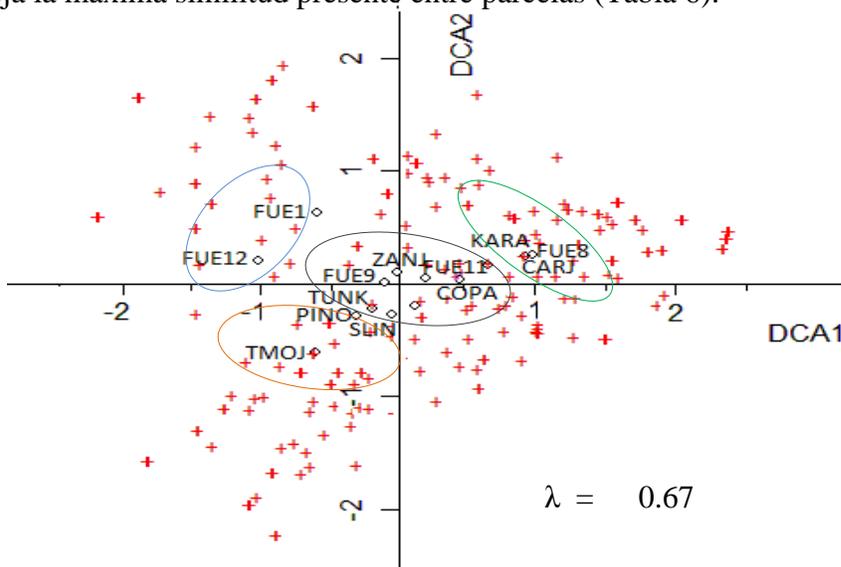


Gráfico 4. Ordenación de las 14 parcelas por el método de DCA para dos componentes (DCA1 y DCA2), según análisis por índice de Morisita Horn, correlacionados

de acuerdo a índices de similitud y clasificación de comunidades para diferentes clados (clúster).

En el diagrama de ordenación del análisis de correspondencia rectificado (DCA) con un eigenvalue de 0.67 (Gráfico 4), fue interpolado con dos análisis estadísticos (índices de disimilitud y cluster), evidenciando una segregación entre grupos, conformando así cuatro grupos representativos, aunque según datos obtenidos por índices de disimilitud existen marcadas relaciones entre parcelas como es el caso de Karapaske, Tunkulo y Sector linter, cuyos valores de similitud muestran diferencias sustanciales para poder separar a diferentes grupos cuyas relaciones son más estrechas que otras. Sin embargo la estrecha relación que comparten en su composición de especies, reflejan algunos grupos tendencia un tanto generalistas como es el caso de los grupos 3 y 4 (Tabla 7)

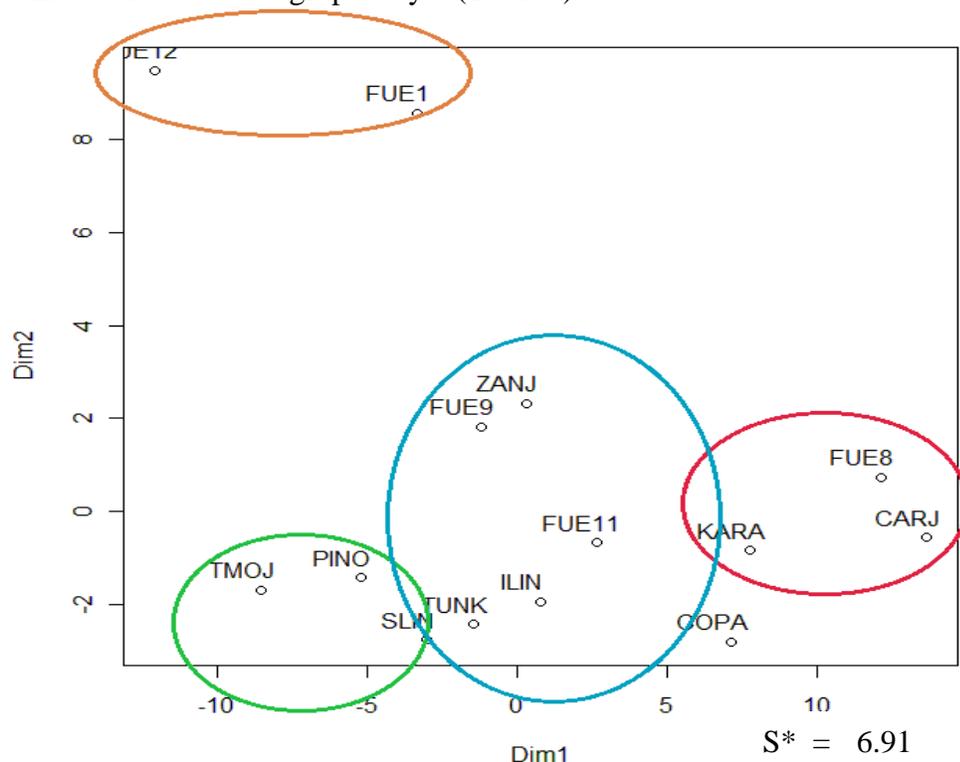


Gráfico 5. Ordenación de las 14 parcelas por el método de NMDS para dos componentes (Dim1 y Dim2), según análisis por índice de MorisitaHorn, correlacionados de acuerdo a índices de disimilitud y clasificación de comunidades para diferentes clados (clusters).

El método indirecto con datos no normales (NMDS) con un estrés de 6.91 interpolado con resultados obtenidos de los análisis de índices de disimilitud y clusters (Gráfico. 3 y Tabla 5), muestra un cierto patrón reflejado en el gráfico 5, donde se aprecia cuatro grupos, cuyas separaciones indicarían una mayor similitud florística de cada grupo y una menor similitud entre localidades (parcelas), lo cual podría estar determinado por varios factores. Así mismo las separación no son claramente diferenciadas con excepción de Fuertecillo1 y Fuertecillo 12, sin embargo a pesar de presentar una estrecha relación entre localidades y/o grupos, los resultados estadísticos mencionados anteriormente reflejan una separación débil, que a pesar de presentar valores muy bajos no está exento de ser menospreciado, pues posee valores estadísticos representativos para cada grupo (Gráfico 4, Gráfico 5 y Tabla 7)

Bajo los resultados anteriormente mencionados es posible diferenciar grupos cuyas similitudes florísticas puedan explicar los comportamientos ecológicos diferenciados unos entre otros.

Tabla 7. Tablas comparativas en base a la matriz de índice de disimilitud de Morisita simplificado, Morisita Horn y Bray Curtis para los datos agrupados (G1, G2, G3 y G4) formados por localidades (A). Se muestra además una tabla diferencial de los grupos conformados acorde a las disimilaridades que presentan las localidades (B).

LOCALIDAD	GRUPOS
FUE1	G1
FUE12	
CARJ	G2
FUE8	
KARA	
PINO	G3
SELI	
TMOJ	
COPA	G4
FUE11	
FUE9	
INLI	
TUNK	
ZANJ	

MORISITA SIMPLIFICADO			
	G1	G2	G3
G2	0.26		
G3	0.67	0.73	
G4	0.61	0.7	0.54

MORISITA RECTIFICADO			
	G2	G3	G4
G2	0.23		
G3	0.65	0.72	
G4	0.6	0.69	0.53

Los resultados obtenidos en la tabla 7 reflejan un patrón similar en los tres casos, donde el grupo 1 y grupo 2 (G1 y G2) presentan una disimilitud entre 0.26 (74% de similitud entres estos dos grupos) y 0.23 (77% de similitud). De igual manera para los grupos 3 y 4 (G3 y G4) reflejan comportamientos similares a los anteriores. En el caso de Morisita simplificado con una disimilitud de 0.54 lo que representa a un 46% de similitud entre los dos grupos; para Morisita rectificado presenta un valor de disimilitud de 0.53, representando al 47% de similitud entre los dos grupos.

Diversidad alfa en los grupos identificados

De acuerdo a las cuatro categorías se registraron 605 individuos de plantas leñosas para el grupo 1 con 143 especies, del grupo 2 con 1201 individuos lo que representa a 218 especies, para el grupo 3 comprende a 1430 individuos con 264 especies y finalmente para el grupo 4 representa con 2304 individuos con 361 especies (Tabla 8)

Tabla 8. Número de individuos, especies y familias encontradas en 14 parcelas de 0.1 ha, distribuidas según los grupos conformados acorde a los resultados anteriores (G1, G2, G3 y G4) en relación a las formas de vida presentes. Se muestra los promedios con sus desviaciones estándar para 0.1 ha, el rango de variación entre paréntesis y los totales

Grupos	Número /0.1 ha			Totales		
	Individuos	Especies	Familias	Individuos	Especies	Familias
Arboles						
G1	278 ± 91 (214-342)	63 ± 25 (45-81)	26 ± 7 (21-31)	555	102	35
G2	375 ± 20 (356-395)	64 ± 8 (57-62)	29 ± 2 (27-30)	1126	147	45
G3	432 ± 109 (336-551)	77 ± 10 (69-88)	32 ± 3 (29-34)	1295	172	51
G4	355 ± 149 (199-550)	53 ± 21 (41-61)	24 ± 2 (20-26)	2072	182	44
TOTALES	365 ± 115 (214-551)	62 ± 13 (41-88)	27 ± 4 (20-34)	5048	334	65
Helechosarbóreos						
G1	12 ± 15	2 ± 1	1 ± 0	24	5	2

	(1-22)	(1-3)	(1-1)			
G2	2 ± 1	1 ± 0.7	0.7 ± 0.6	6	3	1
	(0-4)	(0-2)	(0-1)			
G3	7 ± 6	2 ± 0.7	0.7 ± 0.6	22	5	1
	(0-15)	(0-3)	(0-1)			
G4	15 ± 13	1 ± 0.8	0.8 ± 0.8	150	6	2
	(0-41)	(0-3)	(0-2)			
TOTALES	18 ± 12	3 ± 0.8	2 ± 0	202	8	2
	(1-45)	(1-3)	(1-2)			
Hemiepífitas						
G1	1 ± 0.7	1 ± 0.7	0.5 ± 0.7	1	1	1
	(0-1)	(0-1)	(0-1)			
G2	1 ± 0.7	1 ± 0.7	1 ± 1	3	3	2
	(0-2)	(0-2)	(0-2)			
G3	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0	0	0
	(0-0)	(0-0)	(0-0)			
G4	1 ± 0.6	1 ± 0.6	0.7 ± 0.8	5	4	3
	(0-2)	(0-2)	(0-2)			
TOTALES	2 ± 0.5	2 ± 0.5	2 ± 0.5	9	8	5
	(1-2)	(1-2)	(1-2)			
Liana						
G1	12 ± 2.8	6 ± 3.5	5.5 ± 3.5	24	9	9
	(10-14)	(3-8)	(3-8)			
G2	12 ± 6	5 ± 4	5 ± 3	35	15	12
	(7-19)	(2-10)	(2-8)			
G3	32 ± 29	9 ± 9	8 ± 7	97	25	19
	(7-64)	(4-20)	(3-16)			
G4	6 ± 3	4 ± 2	2.7 ± 1.6	36	17	8
	(1-2)	(1-2)	(1-5)			
TOTALES	46 ± 34	18 ± 7	5 ± 3.9	192	45	24
	(1-11)	(1-7)	(1-16)			
Palmeras						
G1	1 ± 0.7	1 ± 0.7	0.5 ± 0.7	1	1	1
	(0-1)	(0-1)	(0-1)			

G2	10 ± 6.8 (5-18)	1 ± 0.6 (1-2)	1 ± 0 (1-1)	31	4	1
G3	5 ± 5 (0-16)	0.3 ± 0.3 (0-1)	0.3 ± 0.6 (0-1)	16	1	1
G4	7 ± 7 (0-23)	1 ± 1 (0-3)	0.7 ± 0.5 (0-1)	41	4	1
TOTALES	10 ± 7.6 (1-23)	3 ± 3 (1-3)	1 ± 0 (1-1)	89	5	1
Total Plantas leñosas y arborecentes (DAP≥2,5 cm)						
G1	303 ± 243 (1-556)	72 ± 55 (1-126)	32 ± 8 (26-38)	605	117	44
G2	400 ± 495 (3-1126)	73 ± 83 (3-192)	33 ± 2 (31-35)	1201	166	53
G3	477 ± 565 (0-1295)	88 ± 100 (0-230)	36 ± 3 (33-39)	1430	193	60
G4	464 ± 934 (5-2131)	60 ± 138 (5-319)	27 ± 4 (20-30)	2304	207	51
TOTALES	411 ± 285 (9-5108)	73 ± 35 (9-867)	31 ± 5 (20-39)	5540	377	73

De las 14 parcelas evaluadas, el grupo 3(G3) acumuló el 26% del total de individuos y en promedio tiene la mayor densidad (477 versus a los demás promedios), representando el 27% del total de especies. Del mismo modo al considerar la forma de vida en árboles, es mayor en el grupo 3 con una densidad en promedio de 432 individuos (25%) lo que equivale a 77 especies (27%); en helechos arbóreos la máxima representatividad está dada por el grupo 4 con un promedio de 15 individuos (64%), lo que representa al 40% de especies entre esta forma de vida; para el caso de hemiepífitas no existe una clara representatividad de los grupos, lo que sí se puede establecer que el grupo 3 no presenta formas de vida hemiepífitas; para el caso de lianas el grupo 3 comprende el máximo valor con 32 individuos (51%) lo que representa el 37% de especies de lianas y finalmente para el caso de las palmeras el grupo 2 presenta un valor mayor a los otros grupos de 10 individuos (35%), lo que representa entre especies al 31% del total de palmeras presentes entre los grupos.

Presenta valores mayores en el grupo 4, sin embargo, en promedio tanto el número de especies como el número de individuos es mayor en el grupo 3 y en promedio total el número de especies que se encontró es diferente con excepción de los grupos uno y dos que no muestran diferencias significativas (Tabla 8)

Las 126 especies de árboles del grupo 1 (G1) se concentraron en 36 familias; en el grupo 2 (G2) 192 especies en 45 familias; en el grupo 3 (G3) con 230 especies en 51 familias y finalmente en el grupo 4 (G4) con 319 especies en 45 familias. Para el caso de los helechos arbóreos G1 presenta 4 especies en una sola familia; al igual que G2 con 3 especies, G3 con 5 especies solo pertenece a una familia, sin embargo para el caso de G4 presenta 8 especies en 2 familias. En Hemiepífitas G1 solo comprende de una especie de una familia; G2 a 3 especies de 2 familias y G4 cinco especies en 3 familias. Para el caso de las lianas G1 presenta 11 especies en 9 familias; G2 a 16 especies en 12 familias; G3 a 28 especies en 19 familias y G4 a 22 especies en 8 familias. Finalmente el caso de las palmeras G1 comprende a una especies en una sola familia; G2 cuatro especies en una familia; G3 una especie en una familia y G4 siete especies en una familia (Tabla 8).

La densidad de especies por forma de vida, siguió un patrón contrario al de individuos, presentándose valores mayores en parcelas de G3 que en los demás grupos, sin embargo cabe recalcar que los márgenes de error son de manera representativos para la evaluación, es el caso de las especies con un error de ± 35 de 73 especies (Tabla 8).

En general G1 presentan 117 especies en 44 familias; G2 166 especies en 53 familias; en G3 con 193 especies en 60 familias y G4 con 207 especies en 51 familias, siendo que G4 comprende una densidad amplia en individuos y no así en familias en comparación con G2 y G3 (Tabla 8).

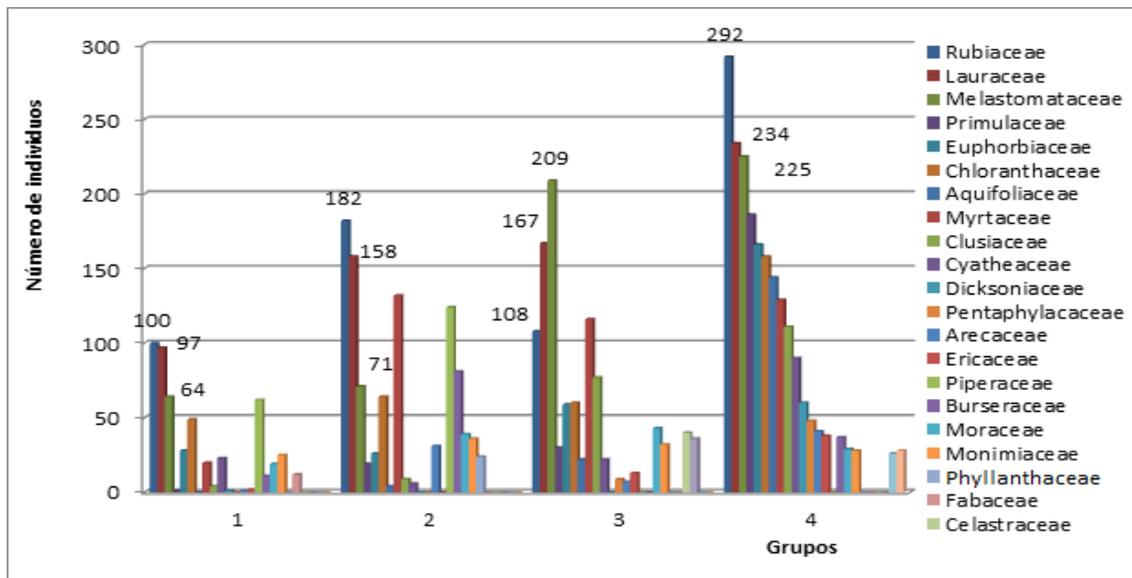
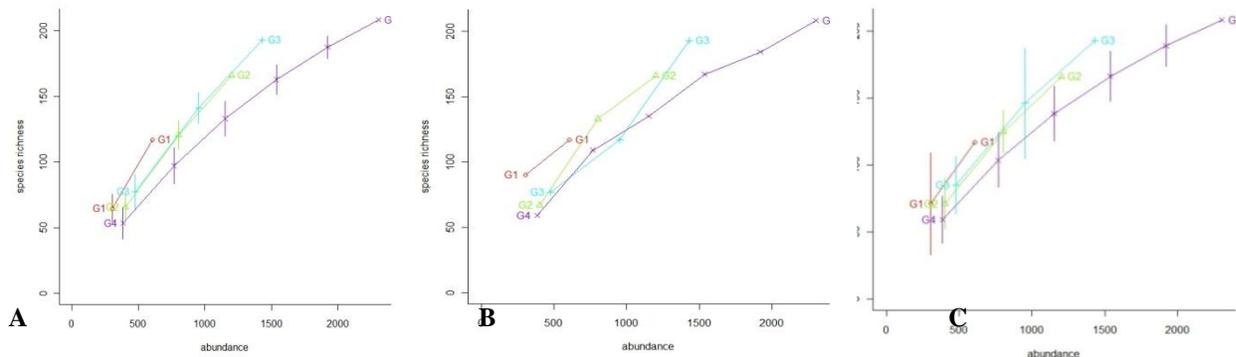


Gráfico 6. Muestra las 20 familias más ricas en especies en relación a los 4 grupos conformados: Grupo 1 (Fuertecillo 1 y Fuertecillo 12), grupo 2 (Karapaske, Carjata y Fuertecillo 8), Grupo 3 (Toma Mojos, Pino, Sector linter), y grupo 4 (Zanjon, Fuertecillo 9, Fuertecillo 11, Copalujniu, Inciensal linter y Tunkulo). Los números encima de las barras representan el número de individuos presente en la familia entre los tres más numerosos de cada grupo.

En relación al número de individuos a nivel de familias, de acuerdo a los 4 grupos identificados (Gráfico. 6), predomina Rubiaceae en los grupos 1 con 100 individuos, grupo 2 con 182 individuos y Grupo 4 con 292 individuos, sin embargo no sucede así en el grupo 3 con 108 individuos con predominancia de la familia Melastomataceae con 209 individuos, siendo que en el grupo 1 corresponde a la tercera familia (con 64 individuos) más abundante, al igual que el grupo 2 (71 individuos) y grupo 4 (225 individuos). Como segunda familia con mayor número de individuos está Lauraceae. Las demás familias poseen individuos en menor número.

Rarefacción



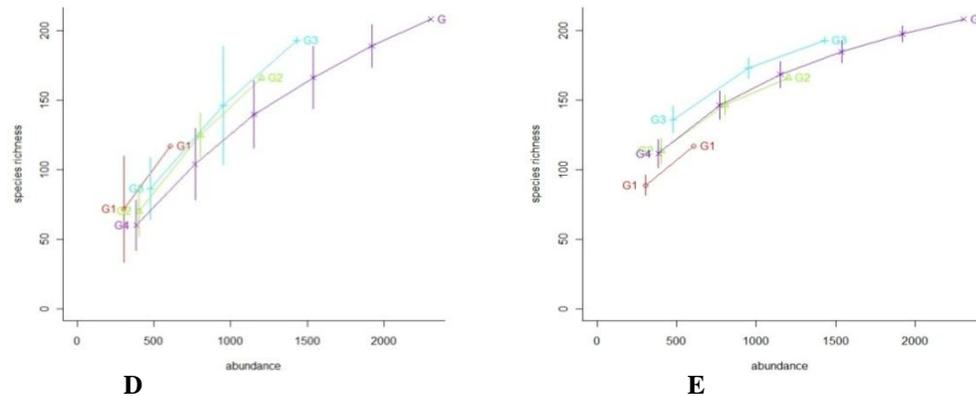


Gráfico 7. Curvas de rarefacción (con 100 aleatorizaciones) basadas en el número de muestras con escala del eje x en proporción a la abundancia por muestreo, comparando la riqueza de especies entre los cuatro grupos identificados. Las barras muestran los límites inferiores y superiores del intervalo de confianza. El inciso A: Gráfica de Coleman, B: Collector, C: Exact, D: Random y E: Rarefacción, estimando la media a nivel de individuos en lugar de sitios.

En las curvas de rarefacción de especies para cada grupo, se puede observar que a medida que aumenta el número de muestras, para un número igual de individuos, en el caso de los incisos A, C y D (Gráfico 7), el grupo 1 alberga una mayor cantidad de especies y consecuentemente las líneas de intervalos de confianza aparentemente tienden a alejarse, siendo que si incrementamos el “n muestral”, posiblemente lleguemos a que no se superpongan, esta tendencia también se refleja en los demás grupos, excepto por el grupo 3 que aparentemente refleja tendencias de crecimiento poblacional a medida que la relación riqueza-abundancia se incrementa, aunque en promedio al igual que los demás grupos no muestran diferencias estadísticamente significativas.

Según la gráfica 7 el inciso A nos indica que el grupo 1 aparentemente presenta una alta riqueza de especies (Coleman *et al.* 1982), el inciso B muestra una representación gráfica agregando sitios según el mismo orden de datos, mostrando que el grupo 3 bajo esta condición incrementa el número de especies a medida que se aumente la abundancia, para el inciso C al estimar la media de la riqueza de especies el grupo 1 presenta una alta riqueza de especies, el inciso D es una representación gráfica agregando sitios en orden aleatorio, siendo en este caso que el grupo 1 presenta un valor alto en riqueza de especies, con un margen de error mucho mayor que el grupo 2. Al estimar la media a nivel de individuos en lugar de sitios, el inciso E

nos muestra un patrón muy distinto siendo que el grupo 3 presenta una riqueza de especies muy alta a comparación de los demás grupos, con un intervalo de confianza no muy grandes esto significa bajo error que aparentemente se disgrera por ensima de los grupos cuatro y dos.

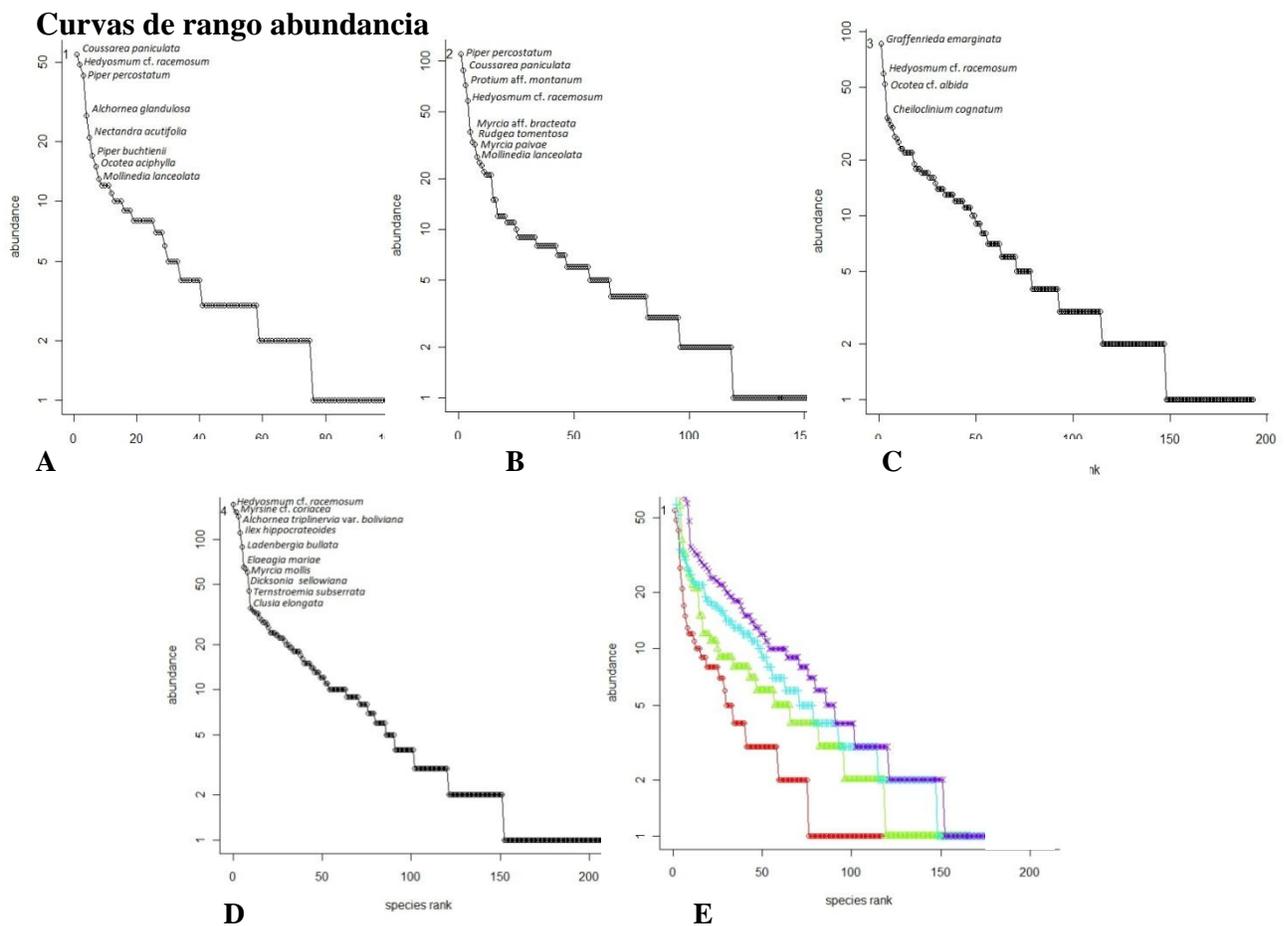


Gráfico 8. Distribución de rango-abundancia ilustrando parte de la diversidad de plantas leñosas registradas: **A)** grupo 1, **B)** grupo 2, **C)** grupo 3, **D)** grupo 4 y **E)** muestra la distribución de rango-abundancia de los 4 grupos identificados de las 14 parcelas temporales de muestreo en Fuertecillo, el color rojo representa al grupo 1, color verde al grupo 2, color celeste al grupo 3 y azul al grupo 4. Reflejan las especies más abundantes de los incisos A hasta D.

Las curvas rango-abundancia de los grupos identificados (Gráfico 8) según análisis multivariado (Gráfico 4, Gráfico 5, Tabla 7), son parecidas lo que significaría que presentan una distribución de abundancia entre especies similares pero su posición jerárquica es diferente. Presenta pocas especies abundantes (Gráfico 8 C), tal es el caso de árboles como:

Hedyosmum cf. *racemosum*, que es muy abundante en todos los grupos, sin embargo cada grupo presenta especies abundantes distintas: El grupo 1 tiene a *Coussarea paniculata* (91%), el grupo 2 a *Piper percostatum* (92%), el grupo 3 a *Graffenrieda emarginata* (60%), el grupo 4a *Hedyosmum* cf. *racemosum* (67%), no se debe negar el hecho que especies abundantes como *Alchornea glandulosa*, *Protium* aff. *montanum*, *Ocotea* cf. *albida*, *Alchornea triplinervia* var. *boliviana* representan un rol importante en esta comunidad, contribuyendo a definir más claramente los límites entre grupos y dentro de cada grupo.

Del resto de las especies, para todos los grupos presentan abundancias intermedias a moderadamente altas (> 10 y < 100 individuos) es el caso de: *Alchornea glandulosa* (45%), *Nectanda acutifolia* (35%), *Piper buchtienii* (28%), *Ocotea aciphylla* (25%) y *Mollinedia lanceolata* (21%) para el Grupo 1, para el Grupo 2 *Myrcia* aff. *bracteata* (32%), *Rudgea tomentosa* (27%), *Myrcia paivae* (27%), *Mollinedia lanceolata* (22%) y *Ocotea aciphylla* (21%), en el grupo 3 con predominancia significativa a comparación de las demás especies *Cheiloclinium cognatum* (24%), *Rudgea tomentosa* (23%), *Miconia elongata* (22%) y *Souroubea fragilis* (21%), en el caso del grupo 4 *Ilex hipocrateoides* (48%), *Ladenbergia bullata* (39%), *Elaeagia mariae* (28%), *Myrcia mollis* (28%), *Dicsonia sellowiana* (26%), *Ternstroemia subserrata* (21%), *Clusia elongata* (15%) y *Clusia pachamamae* (15%) (Gráfico 8, Anexo 2).

Para el caso del grupo 3 presenta un amplio rango para el eje x, lo que representa que a comparación de los demás grupos este contiene la mayor cantidad de especies (194 especies, aunque es evidente que el grupo cuatro presenta una representatividad considerable en comparación con el anterior grupo (152 especies) sin embargo cabe recalcar que este grupo está representado por 6 parcelas a comparación del grupo 3 que solo está representado por tres parcelas. Para el caso del grupo uno esta muestra una mayor tendencia a comprender especies únicas con un $n_i = 1$. Para todos los grupos en general presentan una alta equitatividad que en mayor proporción lo lleva el grupo uno (Gráfico 8E, Anexo 2).

En la tabla 9 se presenta los valores de los índices de diversidad *alfa* para cada grupo en estudio. El índice de Shannon indica que se trataría de un bosque de alta diversidad. Considerando la inversa de Simpson nos indica que la distribución de individuos entre

especies es casi tan diversa como si hubiera unas 32 especies igualmente comunes en el grupo 1, 36 especies en el grupo 2, 65 especies en el grupo 3 y 42 especies igualmente comunes en el grupo 4.

Tabla 9. Índice de diversidad alfa, basado en la riqueza y abundancia de las especies.

GRUPOS	Nº Parcelas	Richness	Shannon	Inverse Simpson	Chao1	(%) Estimado	(%) Esperado	Nº sp. única
GP1	2	117 ± 11	4.07 ± 0.74	32.30 ± 4	126	17.1	17.2	42
GP2	3	166 ± 14	4.29 ± 1.2	36.20 ± 6	178	24.3	24.3	48
GP3	3	193 ± 10	4.64 ± 1.6	64.80 ± 5	205	28.2	28.0	46
GP4	6	208 ± 17	4.40 ± 1.9	42.40 ± 7	224	30.4	30.6	57

En concordancia todos los índices muestran que el grupo 3 es más diverso. En promedio según el índice de Shannon, la diversidad de los grupos es significativamente diferente y tanto para la inversa de Simpson el grupo 3 mostró valores más altos.

El número de especies que se encontró en el grupo 1, es de 117 especies en 2 parcelas, según Chao 1 se debería registrar 126 especies, lo que representa al 92.9 a nivel de grupo, se presentaron 42 especies únicas, con una disminución del número estimado a nivel de comunidad del 17.1%, este grupo presenta la menor cantidad de especies en comparación con los demás grupos (Tabla 8; Tabla 9).

En el grupo 2 que corresponde a tres parcelas, según Chao 1 debería registrarse 178 especies para completar el inventario de estas parcelas, registrándose sólo 166 especies que comprenden al 93.3% de especies encontradas y a nivel de comunidad representa al 24.3%, en donde este grupo presentó 48 especies únicas (Tabla 9).

Este estimador no paramétrico (Chao1) nos da a conocer que en el Grupo 3, debería registrarse 205 especies pero se inventariaron 193, encontrándose 46 especies únicas, lo que representa al 94.15% de especies encontradas, que representa un estimado a nivel de comunidad de 28.2%, reflejando que la diferencia entre el número estimado con el esperado sólo está entre el 0.2 % (Tabla 9).

El Grupo 4 presentó un número de especies encontradas de 208, pero debería registrarse 224 especies, lo que refleja a nivel de grupo el 92.9% de especies alladas. En relación a la proporción estimada a nivel de comunidad, esta refleja un 30.4%, siendo que la proporción esperada es de 30.6%, cabe decir el 0.2% de diferencia. Este grupo al comprender 6 parcelas, presenta el máximo valor entre los grupos de especies únicas con 57 especies (Tabla 9).

En general, con el esfuerzo de muestreo se habría encontrado más del 93 % de las especies que se esperaba estén presentes en el bosque montano pluvial (Tabla 9).

Importancia ecológica de las familias y especies

Considerando los parámetros de densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia relativa, sumados a la riqueza de especies por familia, se encontró que las familias: Lauraceae, Rubiaceae, Melastomataceae y Myrtaceae, están presentes en los cuatro grupos dentro de las 10 familias más importantes y que en general albergan especies de hábito arbóreo, salvo cuatro especies de Rubiaceae, Melastomataceae y Myrtaceae que son lianas. Se debe recalcar que Lauraceae presenta una alta dominancia en los cuatro grupos, en relación a su peso ecológico Rubiaceae es importante para el grupo 1, grupo 2 y grupo 4, sin embargo el grupo 3 presenta un peso ecológico mayor por la familia Melastomataceae (Gráfico. 9).

Las familias más abundantes en el grupo 1, grupo 2 y grupo 4 es Rubiaceae seguido de Lauraceae a pesar de que el grupo 4 presenta valores casi similares con Melastomataceae, para el grupo 3 las familias más abundantes son Melastomataceae y Lauraceae.

Para los cuatro grupos los valores de frecuencia son muy bajos, si bien los grupos 3 y 4 presentan valores más altos. Se debe considerar además que estos valores son relativamente constantes entre las 10 familias en estudio (Gráfico 9, Anexo 3).

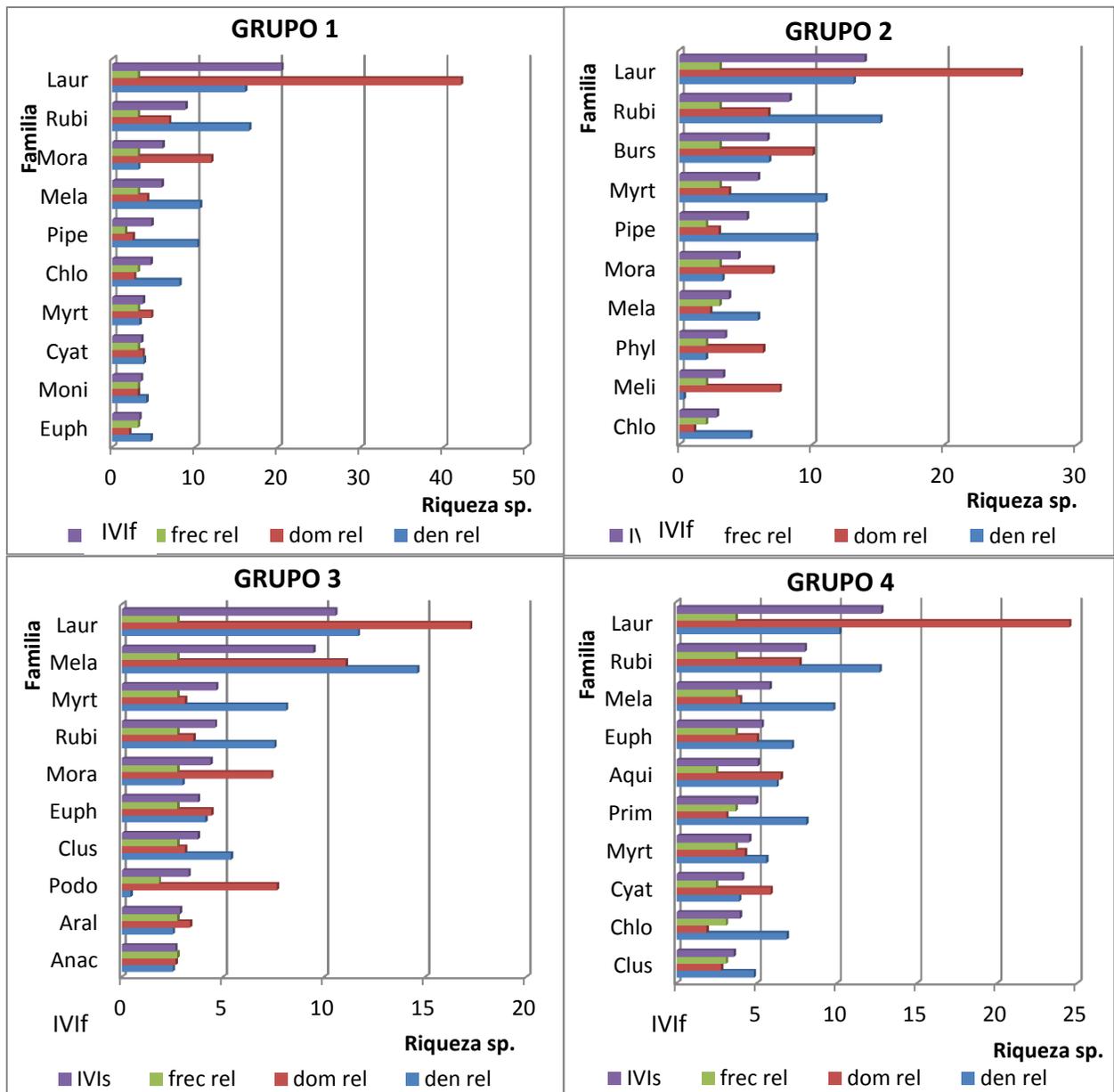


Gráfico 9. Las 10 familias con mayor índice de valor de importancia (IVIf) de cada grupo identificado.

Se puede apreciar en el gráfico 9 que árboles con mayor dominancia están representados por la familia Lauraceae para los cuatro grupos. Sin embargo se puede ver que en el caso del grupo 1 están presentes árboles de dominancia mucho menor considerando el área basal, aunque sean frecuentes para el caso de las 9 familias restantes. Para el caso del grupo 2: Burseraceae, Rubiaceae, Moraceae, Meliaceae y Phyllanthaceae son familias con una dominancia intermedia pero con un número mayoría de especies, tal es el caso de la familia Rubiaceae. En el caso del grupo tres son dominantes las familias Melastomataceae, Podocarpaceae, Moraceae

y Euphorbiaceae; para el caso del grupo 4 Rubiaceae, Aquifoliaceae, Cyatheaceae y Euphorbiaceae presentan valores altos a comparación de las restantes familias en relación a su dominancia (Gráfico. 9, anexo 3).

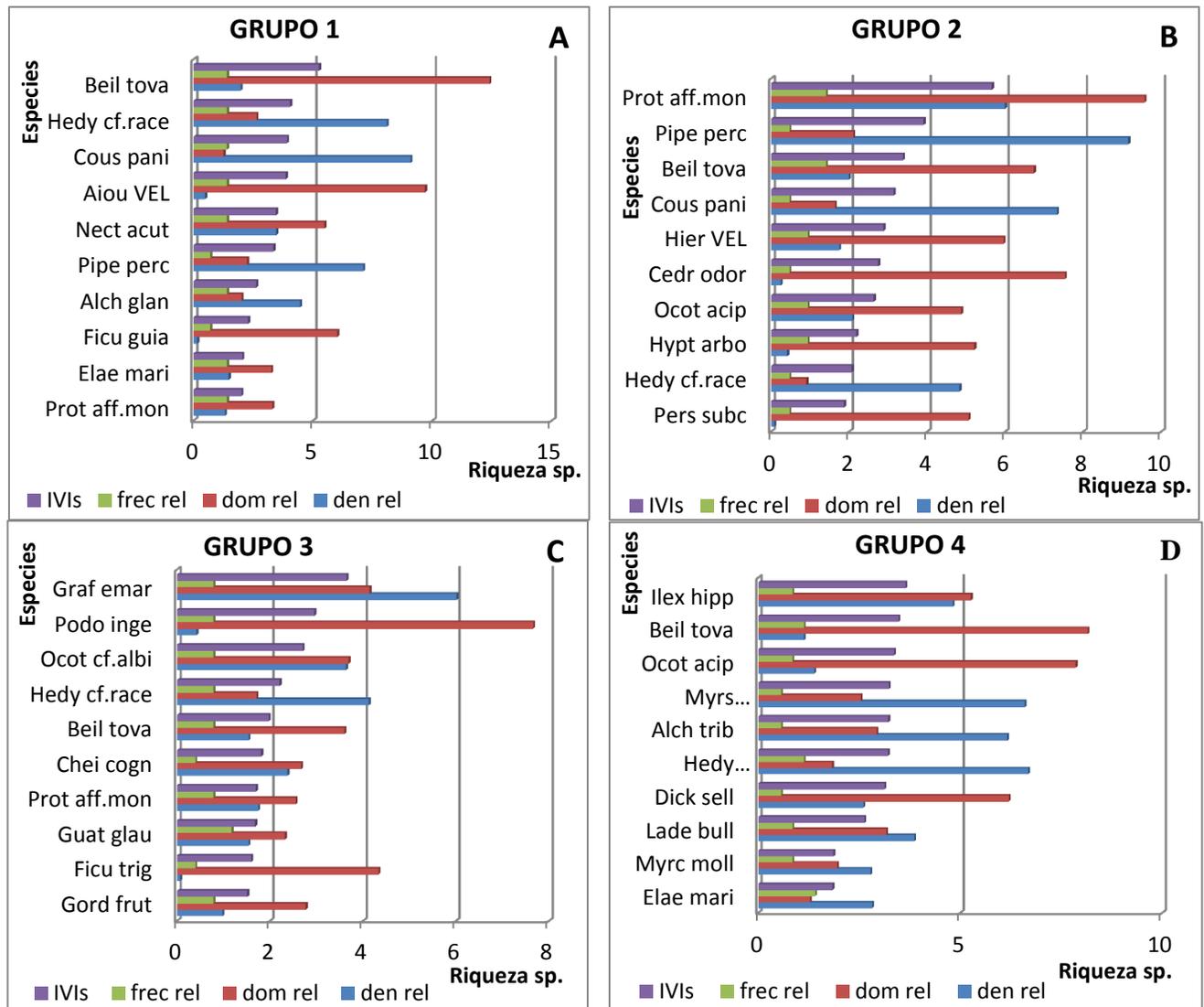


Gráfico 10. Las 10 especies con mayor índice de valor de importancia (IVIs) de cada grupo identificado.

En la gráfica 10 del inciso A representa las 10 especies de mayor peso ecológico para el grupo1, juntas constituyen el 52.6% del total de especies, *Beilschmiedia towarensis* es la especie con mayor peso ecológico, siendo la cuarta más abundante y la primera dominante; esta especie está presente en los cuatro grupos en estudio; *Hedyosmum cf. racemosum* es la segunda en importancia ecológica, segunda en la más abundante, pero presenta una

dominancia baja, seguida de *Coussarea paniculata* la misma presenta la mayor abundancia, pero su dominancia es menor (Anexo 4).

Las 10 especies de mayor peso ecológico del grupo 2 representan 56.6% del IVIs acumulado (Fig. 10b), *Protium* aff. *montanum*, es la tercera más abundante y primera más frecuente juntamente con *Beilschmiedia towarensis*, *Piper percostatum*es la segunda más importante ecológicamente y la primera más abundante aunque menos dominante. No se debe negar el hecho de que existen muchas especies dominantes como ser: *Cedrela odorata*, *Hieronyma* vel sp. nov., *Hyptidendron arboreum*, *Persea subcordata* y *Ocotea aciphylla* siendo las más dominante; *Piper percostatum*, *Coussarea paniculata*, *Protium* aff. *montanum* y *Hedyosmum* cf. *racemosum*, se caracterizaron por estar entre las más abundantes (Gráfico. 10b, Anexo 4).

En el grupo 3 de las 10 especies más importantes, *Graffenrieda emarginata* constituye el 36.47% (Anexo 4) de importancia ecológica para el total de especies, es la tercera más dominante y la primera más abundante, seguida de *Podocarpus ingensis* la cual presenta menor abundancia, es la primera más dominante por su área basal (Anexo 4).

Los valores de IVIs para el grupo 4 de las 10 especies más importantes constituyen el 36.42% del total de especies *Ilex hippocrateoides* es la especie con mayor peso ecológico, siendo la cuarta más abundante y dominante, *Beilschmiedia towarensis* la segunda en importancia ecológica (34.71%) siendo la dominante seguida de *Ocotea aciphylla* con uno de los valores más bajos en abundancia, pero por su dominancia viene a ser la segunda especie en el grupo.

Aparentemente el grupo 2 (Gráfico. 10 B) presenta características de conformar árboles de mayor envergadura que en los grupos 1, 3 y 4, sin embargo la proporción en su frecuencia es irregular, como lo que sucede en los demás grupos (Gráfico. 10 D, Anexo 4).

Estructura de la vegetación

Estructura horizontal

La estructura horizontal de los cuatro grupos tiene una distribución de clases diamétricas con un mismo patrón, mayor cantidad de diámetros menores y menor abundancia de diámetros

mayores, donde al analizar la distribución de esta clase, muestra curvas en forma de J invertida, dando a conocer que el bosque tiene un patrón de regeneración continuo (Gráfico. 11).

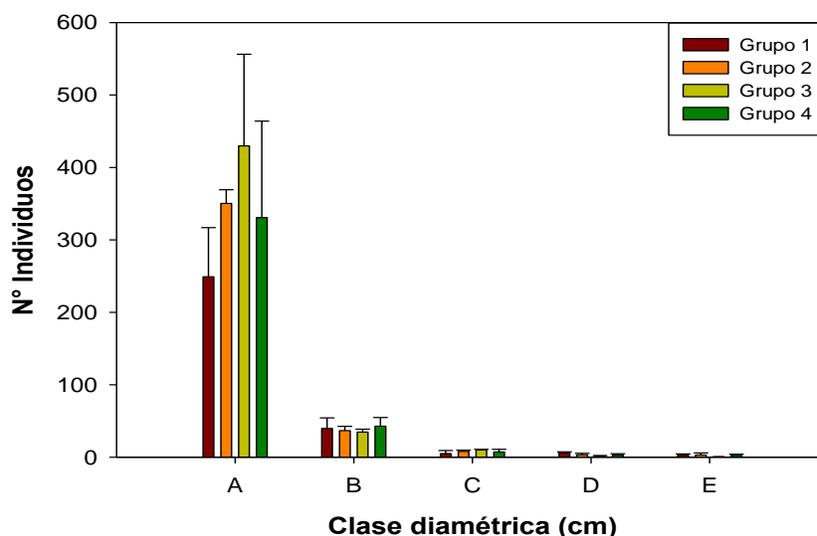


Gráfico 11. Número de individuos por clase diamétrica de cuatro grupos identificados. Los valores del eje “x” corresponden a clases diamétricas obtenidas a partir del DAP y los valores del eje “y” al número de individuos presente con su respectivo error.

En el grupo 1 las especies con mayores DAP en la clase A de 13-25.9 cm de DAP fueron *Piper percostatum* (12.96 cm), *Miconia cf. undata* (12.89 cm), *Elaeagia mariae* (12.73 cm) y *Hedyosmum cf. racemosum* (12.73 cm); en la clase B (26-38.9 cm) las especies con mayores DAP fueron: *Mollinedia repanda* (25.53 cm), *Nectandra acutifolia* (25.53 cm), *Beilschmiedia towarensis* (24.83 cm) y *Protium aff. montanum* (24.13 cm); para la clase C (39-51.9 cm) *Gomidesia fenzliana* (35.01 cm), *Ocotea aciphylla* (34.19 cm) y *Sloanea cf. eichleri* (32.47 cm); en la clase D (52-64.9), *Beilschmiedia towarensis* (48.06 cm), *Aiouea vel sp. nov.* (47.11 cm) y *Helicostylis towarensis* (46.41 cm); y finalmente para la clase E (65-85.3 cm) las especies con mayores DAP son: *Ficus guianensis* (77.65 cm), *Aiouea vel sp. nov.* (62.80 cm) y *Persea subcordata* (59.84 cm) (Gráfico. 11).

Para la Grupo 2 *Protium aff. montanum* y *Endlicheria canescens* fueron las especies con mayores DAP en la clase A; la clase B *Ocotea aciphylla*, *Ladenbergia oblongifolia* y *Clarisia biflora*; clase C: *Podocarpus ingensis* (35.01 cm), *Beilschmiedia towarensis* (34.79 cm) y *Coccoloba mollis* (34.44 cm); clase D: *Beilschmiedia towarensis* (51.88 cm), *Protium aff.*

Montanum (19.87 cm); clase E: *Persea subcordata* (85.30 cm), *Cedrela odorata* (76.39 cm) y *Hyptidendron arboreum* (60.48 cm) (Gráfico 11).

En el Grupo 3 la clase A; está presente *Miconia* sp.4 (12.89 cm), *Persea* vel sp. nov.(12.76 cm) y *Myrsine pellucida?* (12.57 cm); clase B: *Protium* aff. *montanum* (25.85 cm), *Gordonia fruticosa* (25.78 cm) y *Myroxylon balsamum* (25.40 cm); clase C: *Topobea multiflora* (38.90 cm), *Meriania brittoniana* (36.61 cm), *Ocotea* cf. *albida* (35.33 cm); clase D: *Podocarpus ingensis* (50.93 cm), *Oreopanax* vel sp. nov. (50.93 cm), *Clethra elongata* (50.07 cm) y *Persea caerulea* (44.72 cm); y la clase E: *Podocarpus ingensis* (63.03 cm) y *Ficus trigona* (73.85 cm) (Gráfico 11).

En el Grupo 4: en la clase A esta presente *Ilex hippocrateoides* (12.99 cm), *Graffenrieda emarginata* (12.99 cm), *Dicksonia sellowiana* (12.89 cm) y *Cyathea delgadii* (12.89 cm); clase B: *Dicksonia sellowiana* (25.85 cm); clase C: *Protium* aff. *montanum* (38.20 cm), *Calypttranthes* aff. *bipennis* (38.20 cm), *Ilex hippocrateoides* (37.31 cm) y *Weinmannia lechleriana* (37.21 cm); clase D: *Alchornea glandulosa* (50.93 cm), *Ocotea aciphylla* (50.93 cm) y *Ficus americana* (45.52 cm); y la clase E: *Beilschmiedia towarensis* (66.85 cm), *Ocotea aciphylla* (60.86 cm) y *Ficus guianensis* (58.89 cm) (Gráfico 11).

Estructura vertical

La estructura vertical de los cuatro grupos en el bosque montano pluvial, tiene distribución de clases altimétricas, con patrones irregulares, con cantidades de árboles pequeños menores a la siguiente clase, (salvo la clase B) y menor abundancia de clases altimétricas mayores (Gráfico 12).

En el grupo 1, las especies más abundantes en la clase A < 5.9 m fueron: *Alchornea glandulosa* (5.8 m), *Cyathea caracasana?* (5.8 m), *Hedyosmum* cf. *racemosum* (5.8 m), *Mollinedia lanceolata* (5.7 m) y *Miconia dichotoma* (5.6 m); en la clase B (6-11.9 m): *Persea pseudofasciculata* (11.8 m), *Rollinia boliviana* (11.5 m), *Ocotea corymbosa* (11.5 m), *Prunus pleiantha* (11.5 m) y *Elaeagia mariae* (11.4 m); la clase C (12-17.9 m): *Helicostylis towarensis* (17.2 m), *Beilschmiedia towarensis* (17 m), *Clarisia biflora* (17 m), *Gomidesia fenzliana* (17

m), *Weinmannia lechleriana* (16 m), *Ficus subandina* (16 m), *Hyptidendron arboreum* (16 m), *Nectandra acutifolia* (16 m) y *Rhodostemonodaphne kunthiana* (16 m); la clase D (18-23.9 m): *Endlicheria canescens* (23 m), *Ficus guianensis* (22 m), *Pleurothyrium cf. trianae* (22 m), *Aiouea vel sp. nov.* (22 m), *Beilschmiedia towarensis* (21 m), *Elaeagia mariae* (21 m), *Weinmannia lechleriana* (21 m); la clase E (24-29.9 m): *Beilschmiedia towarensis* (25 m), *Persea subcordata* (25 m), *Aiouea vel sp. nov.* (25 m), *Protium aff. montanum* (24 m); la clase F (30-35 m) con la única especie *Aiouea vel sp. nov.* con una altura de 30 m.

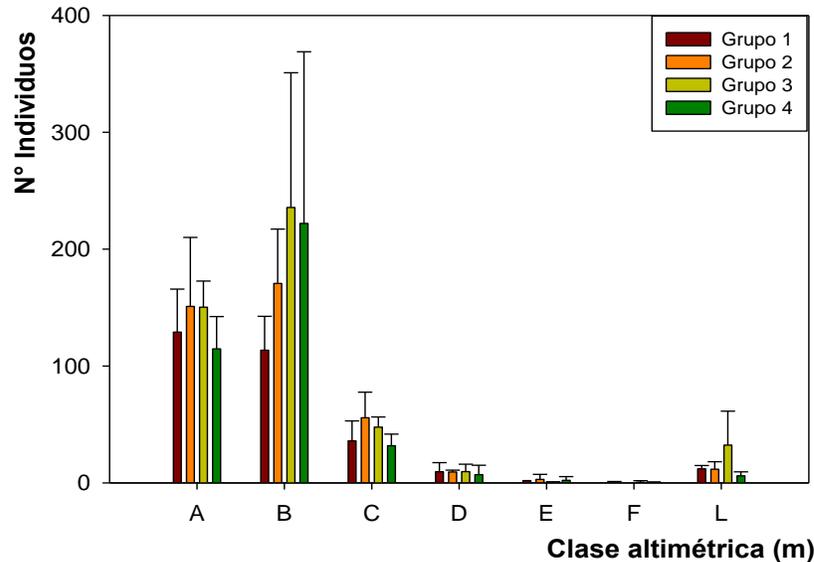


Gráfico 12. Número de individuos por clases altimétricas, de cuatro grupos del bosque montano pluvial. Los valores del eje “x” corresponden a las 7 clases altimétricas obtenidas a partir de las alturas presentes en la comunidad de Fuertecillo.

Finalmente la última clase que pertenece al grupo de las lianas (L) que por su grado de abundancia e importancia de acuerdo a su forma de vida están presentes dentro de la clase altimétrica como ser: *Celastrus cf. Liebmannii* (Celast.), *Souroubea fragilis* (Marcgrav.), *Arrabidaea pearcei* (Bign.), *Dalbergia frutescens* (Fabac.) entre otras(Gráfico12).

Para el grupo 2 de la clase A: *Sorocea guilleminiana* (5.8 m), *Hedyosmum cf. racemosum* (5.8 m), *Protium aff. montanum* (5.7 m), *Coussarea paniculata* (5.7 m), *Miconia centrodesma* (5.6 m), *Mollinedia ovata* (5.6 m), *Piper percostatum* (5.6 m); clase B: *Miconia cf. dichotoma* (11.5 m), *Miconia dodecandra* (11.5 m), *Euterpe sp.1* (11.5 m); clase C: *Pleurothyrium cf.*

triana (17.5 m), *Persea subcordata* (17.5 m), *Cedrela odorata* (17 m), *Protium* aff. *montanum* (17 m), *Ocotea aciphylla* (17 m), *Hieronyma* vel sp. nov. (17 m); clase D: *Ladenbergia oblongifolia* (22 m), *Aiouea* vel sp. nov. (22 m), *Pseudolmedia laevis* (20 m), *Euterpe* sp1 (20 m), *Ficus mathewsii* (20 m), *Ladenbergia oblongifolia* (20 m), *Ocotea aciphylla* (19 m) y *Beilschmiedia towarensis* (19 m); clase E: *Ampelocera ruizii* (27 m), *Beilschmiedia towarensis* (27 m), *Cedrela odorata* (24 m), *Clarisia biflora* (24 m) y *Pseudolmedia laevis* (24 m); y la clase L (lianas) como ser *Souroubea fragilis*, *Tetrapterysstyloptera*, entre otras.

En el grupo 3 de la clase A están: *Beilschmiedia towarensis*, *Clusia elongata*, *Cupania* vel sp. nov., *Elaeagia mariae*, *Gordonia fruticosa*, *Graffenrieda emarginata*, *Hedyosmum* cf. *racemosum*, *Helicostylis towarensis*, *Ilex hippocrateoides*, *Ladenbergia bullata*, *Myrcia mollis*, *Ocotea* cf. *albida*, *Psychotria reticulata*, *Stylogyne ambigua*, *Tapirira guianensis*, *Weinmannia ovata*, *Alchornea glandulosa*, *Hedyosmum* cf. *racemosum*, *Helicostylis tomentosa*, *Miconia undata*, *Mollinedia ovata*, *Ocotea* sp5, *Acalypha stenoloba*, *Geissanthus bangii*, *Cheiloclinium cognatum*, *Dendropanax arboreus*, *Eugenia* cf. *biflora*, *Eugenia feijoi*, *Faramea* cf. *occidentalis*, *Gutteria glauca*, *Oreopanax membranaceus*, *Rollinia mucosa*, todos estos de 5.5 metros, *Myrcia fallax* de 5.3 m y *Myrciaria floribunda* de 5.2 m; clase B: *Anthurium grande* (11.7 m), *Graffenrieda emarginata* (11.5 m), *Alchornea triplinervia* var. *boliviana* (11 m), *Clusia trochiformis* (11 m), *Cyathea caracasana?* (11 m), *Agonandra peruviana* (11), entre otros; clase C: *Alchornea triplinervia* var. *boliviana* (17 m), *Gordonia fruticosa* (17 m), *Ilex aggregata* (16 m), *Clusia* sp1 (16 m), *Alchornea glandulosa* (15 m), *Lacistema aggregatum* (15 m), entre otros; Clase D: *Clusia elongata* (23 m), *Ficus guianensis* (22 m), *Clethra elongata* (22 m), *Beilschmiedia towarensis* (22 m), *Podocarpus ingensis* (22 m) y *Ocotea* cf. *albida* (21 m); clase E: el único representante en esta clase es *Protium* aff. *montanum* (25 m); clase F: *Meriania brittoniana* (30 m) y *Ternstroemia asymmetrica* (30 m); clase L: *Pseudolmedia laevigata*, *Souroubea fragilis*, entre otros.

El grupo 4 presenta en la clase A: *Cyathea lasiosora?*, *Dicksonia sellowiana*, *Elaeagiaklotzsch?*, *Gomidesia fenzliana*, *Hedyosmum* cf. *racemosum*, *Miconia centrodesma*, *Miconia* sp5, *Coussarea paniculata*, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Psychotria* sp1, todas estas

de 5.8 metros, *Protium montanum* (5.7 m) y *Geonoma* sp1 (5.7 m); clase B: *Beilschmiedia towarensis* (11.8 m), *Cyathea caracasana* (11.5 m), *Alchornea triplinervia* var. *boliviana* (11.5 m), *Ladenbergia bullata* (11.5 m), *Gordonia fruticosa* (11.5 m), *Ilex hippocrateoides* (11.5 m), entre otros; clase C: *Myrcia mollis* (17.5 m), *Beilschmiedia towarensis* (17 m), *Cecropia angustifolia* (17 m), *Dictyocaryum lamarckianum* (17 m), *Myrsine* cf. *resinosa* (16 m) y *Pouteria hispida* (16 m); clase D: *Ocotea aciphylla* (23 m), *Sloanea eichleri* (22 m), *Pouteria hispida* (20m), *Cedrela odorata* (20 m), entre otros; clase E: *Clarisia biflora* (28 m), *Protium* aff. *montanum* (28 m), *Dictyocaryum lamarckianum* (25 m), entre otros; Clase F: *Myrsine* cf. *coriacea* (35 m) y *Ocotea aciphylla* (30 m); y en la clase L: *Psammisia coarctata*, *Diogenesia boliviana*, *Dalbergia frutescens*, entre otros.

Identificación de variables ambientales no correlacionadas

Haciendo análisis por correlaciones de Pearson y Spearman de 19 variables ambientales (pH, conductividad eléctrica, Nitrógeno total, Carbón orgánico, Materia orgánica, Fósforo, Sodio, Potasio, Calcio, Magnesio, Ácidos intercambiables, CIC, Arena, Limo, Arcilla, Altura, pendiente, exposición y textura, se logró identificar variables con menor grado de correlación como son la Altitud, pH, Conductividad eléctrica, Nitrógeno total, Materia orgánica, Arena, Limo, Arcilla, Pendiente (Nortitud pendiente), Exposición (Nortitud exposición y Estitud exposición) y Textura (Anexo 1)), se obtuvo como resultados a 12 variables con correlaciones menores que son: altitud, pH, conductivida eléctrica, nitrógeno total, materia orgánica, arena, limo, arcilla, nortitud pendiente, nortitud exposición, estitud exposición y textura.

ANALISIS MULTIVARIADO: Factores ambientales

En el gráfico 13, el modelo entero de ordenación del análisis de correspondencia canónica explicó el 60% de la variación total en la composición de especies. El primer eje obtuvo el 34.46% de la variación. El segundo eje aportó con el 22.20% de la variación total.

Para el grupo 1 (Fuertecillo 1 y Fuertecillo 12), presenta un efecto positivo frente a: *Ilex aggregata*, *Serjania lethalis*, *Sloanea eichleri*, *Souroubea fragilis*, *Ocotea floribunda* en su nortitud de 0.77, presenta una estitud con valor de -0.64 que corresponde a las especies de

Psychotria argentinensis, *Schefflera herzogii* y en menor influencia *Podocarpus ingensis* y *Tapirira guianensis*; para el caso de plantas con efectos positivos frente a la arcilla son: *Myrcia fallax* y *Persea* vel sp. nov. (Gráfico 13; Anexo 17b).

El caso del grupo 3 (Toma Mojos, Pino y Sector linter) muestra en la gráfica 13, influencia de forma positiva frente a la pendiente en su nortitud (entre un rango desde los 0.8300 hasta 0.8590) las especies *Acalypha macrostachya*, *Cedrela odorata*, *Ficus trigona*, *Miconia minutiflora*, *Pleurothyrium* cf. *trianaey* en menor influencia *Inga marginata* y *Sorocea guilleminiana*; Matéria orgánica: *Croton rusbyi*, *Rudgea tomentosa*, *Sloanea* sp. y en menor influencia *Cecropia tacuna* y *Pleurothyrium* cf. *trianae*; especies con influencia positiva frente al nitrógeno total y la altitud son: *Miconia* cf. *cyanocarpa* y *Myrcia sylvatica*, sin embargo se puede también apreciar que *Mendoncia* cf. *glabra* presenta una alta tendencia de forma positiva frente a la altitud; factores ambientales como la altitud y suelos franco arcilloso y/o arenosos influyen de forma positiva a las especies: *Vismia pozuzoensis*, *Urera baccifera*, *Rollinia boliviana*, *Prestonia leco*, *Ocotea corymbosa*, *Besleria* sp. y en menor grado: *Allophylus* cf. *floribundus*, *Celtis iguanaea*, *Dendropanax membranaceus*, *Endlicheria* vel sp. nov., *Ficus citrifolia*, *Forsteronia australis*, *Inga* sp., *Nectandra* sp., *Nectandra* cf. *acutifolia*, *Nectandra cuneatocordata*, *Neea* aff. *mapirensis*, *Persea* aff. *subcordata*, *Piper* cf. *aduncum*, *Piper* cf. *pilirameum*, *Psychotria buchtienii*, *Tassadia grazielae* y *Virola duckei* (Gráfico 13 y Anexo 17b).

Considerando al grupo 4 (Copalujniu, Fuertecillo 11, Fuertecillo 9, Zanjon, Tunkulo y Inciensal linter), como una entidad de agregados de comunidades, pues refleja en gran parte a especies que aparentemente son generalistas, sin embargo se puede apreciar algunas especies (Gráfica 13) que comparten particularidades frente a los factores físicos, es el caso de: especies que presentan influencia de forma positiva frente a suelos franco arcillosos que son: *Alchornea anamariae*, *Gomidesia lindeniana*, *Hedyosmum* cf. *racemosum*, *Helicostylis tomentosa*, *Miconia* cf. *pilgeriana*, *Miconia cordata*, *Nectandra*? y en menor grado *Miconia ruizii*; en relación a la conductividad eléctrica están más influenciadas de forma positiva por: *Elaeagia mariae*, *Faramea bangii*, *Celastrus* cf. *liebmannii*, *Nectandra acutifolia*, *Ocotea* sp.5, *Prunus integrifolia* y *Rauwolfia sprucei*; especies que presentan influencias positivas frente al pH son:

Hebanthe occidentalis y *Miconia* cf. *dichotoma*; especies como *Cecropia angustifolia*, *Cyathea* cf. *caracasana* y *Euterpe* sp. presentan un efecto positivo frente a suelos arenosos y a partir de éstas sigue en menor grado *Miconia* cf. *barbeyana* y finalmente especies que contemplan influencias positivas de suelos franco arcillosos y/o arenosos como *Alsophila erinacea*, *Begonia parviflora*, *Coussarea paniculata*, *Ficus subandina*, *Miconia cyanocarpa* y *Piper percostatum* (Gráfica 13 y Anexo 17b).

Cabe mencionar que aparentemente existen grupos que no presentan una afinidad clara entre sí frente a los factores físicos estudiados en esta investigación. Es el caso de: *Acalypha stenoloba*, *Agonandra peruviana*, *Arrabidaea pearcei*, *Baccharis* sp.1, *Banisteriopsis* sp., *Bunchosia* vel sp. nov., *Calyptanthes* aff. *simulata*, *Cariniana estrellensis*, *Chionanthus pubescens*, *Cinchona pubescens*, *Clarisia racemosa*, *Croton pilulifer*, *Cupania cinerea*, *Dasyphyllum brasiliense*, *Endlicheria paniculata*, *Eugenia* cf. *biflora*, *Eugenia* cf. *sericea*, *Eugenia ligustrina*, *Eugenia tapacumensis*, *Faramea* cf. *occidentalis*, *Geissanthus bangii*, *Hasseltia floribunda*, *Inga* cf. *macrophylla*, *Machaerium acutifolium*, *Machaerium pilosum*, *Mauria heterophylla*, *Maytenus cardenasii*, *Myrcia* sp., *Myrciaria floribunda*, *Myriocarpa longipes*, *Myroxylon balsamum*, *Nectandra laurel*, *Neea* aff. *divaricata*, *Ocotea* sp.2, *Palicourea* cf. *flavifolia*, *Piper heterophyllum*, *Pseudolmedia laevis*, *Rollinia mucosa*, *Styrax* cf. *subargenteus*, *Ternstroemia* vel sp. nov., *Thinouia mucronata*, *Trichilia claussenii*, *Trichiliapallida*, *Zanthoxylum acuminatum*, como un grupo. Se muestra que aparentemente está presente de forma particular *Persea caerulea*, aclarando que no necesariamente sea la única especie que tenga ese comportamiento pues hay que considerar el hecho de que al combinar variables ambientales pueden existir otras relaciones ambientales que no se han considerado en este estudio y también la posibilidad de contar con otras especies que no se hallaron en ese momento o no estaba dentro de las condiciones requeridas para su colecta. Otro grupo aparente está dado por *Cinnamomum triplinerve*, *Dendropanax arboreus*, *Prunus* vel sp. nov., *Siphoneugena occidentalis* y *Trichilia elegans*. Especies con una relativa influencia podrían para formar otro grupo con *Ampelocera ruizii*, *Baccharis* sp.3, *Casearia arborea*, *Dalbergia frutescens*, *Eugenia feijoi*, *Myrcia subglabra*, *Myrsine latifolia*, *Persea peruviana*, *Pseudolmedia laevis*, *Psychotria carthagenensis*, *Securidaca diversifolia*, *Siparuna aspera*, *Tetrapterys styloptera* y *Tournefortia bicolor*. Un tercer grupo está dado por *Alchornea*

triplinervia var. *boliviana*, *Endlicheria* sp., *Ladenbergia bullata*, *Meliosma* cf. *solomonii*, *Miconia* sp.2, *Miconia micropetala*, *Panopsis pearcei*, *Ternstroemia subserrata* y *Weinmannia ovata*.

Finalmente, parece existir un grupo que reúne a *Bejaria aestuans*, *Cavendishia pubescens*, *Clethra cuneata*, *Clusia lechleri*, *Clusia pachamamae*, *Diogenesia boliviana*, *Disterigma ovatum*, *Freziera lanata*, *Hieronyma* cf. *oblonga*, *Ilex* aff. *goudotii*, *Ilex nervosa*, *Ladenbergia* cf. *carua*, *Macrocarpaea bangiana*, *Miconia* cf. *cordata*, *Myrsine* cf. *coriacea*, *Ocotea* aff. *mandonii*, *Persea haenkeana*, *Symplocos bogotensis* y *Weinmannia sorbifolia* (Gráfica 13 y Anexo 17b).

Las especies restantes (anexo 17b) presentan comportamientos mucho más generalistas frente a los factores físicos en estudio.

Análisis de factores ambientales frente a la estructura altimétrica y diamétrica

Se muestran algunos resultados a modo de ejemplo del análisis de correspondencia canónica por razones de espacio se incluyen los demás en Anexos.

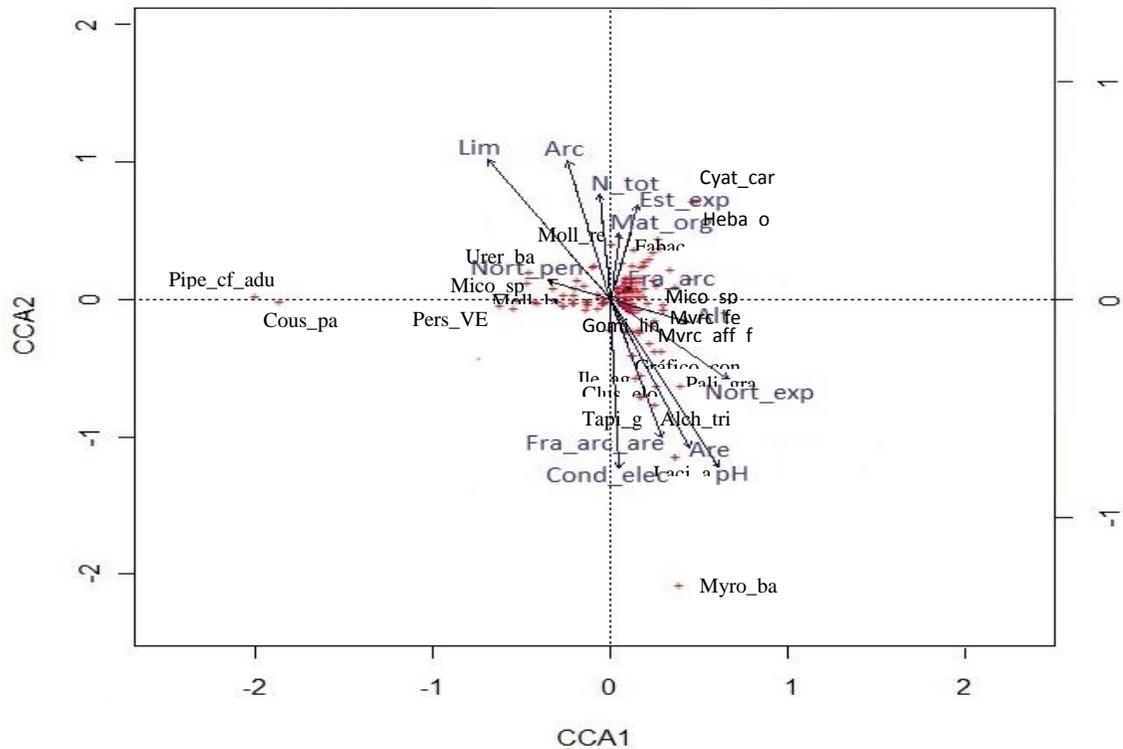


Gráfico 14. Análisis multivariado según la clase altimétrica a nivel de especie, por Bray curtis de acuerdo a la categoría “A”.

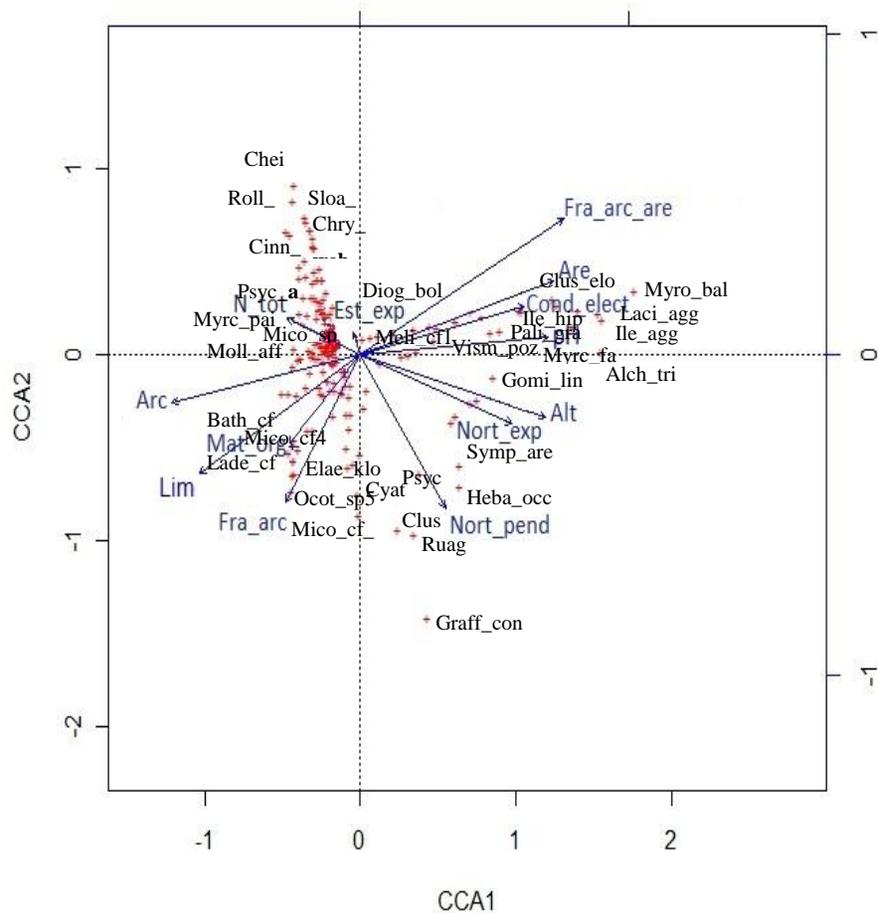


Gráfico 15. Análisis multivariado según la clase altimétrica a nivel de especie, según la categoría “B” por Bray curtis.

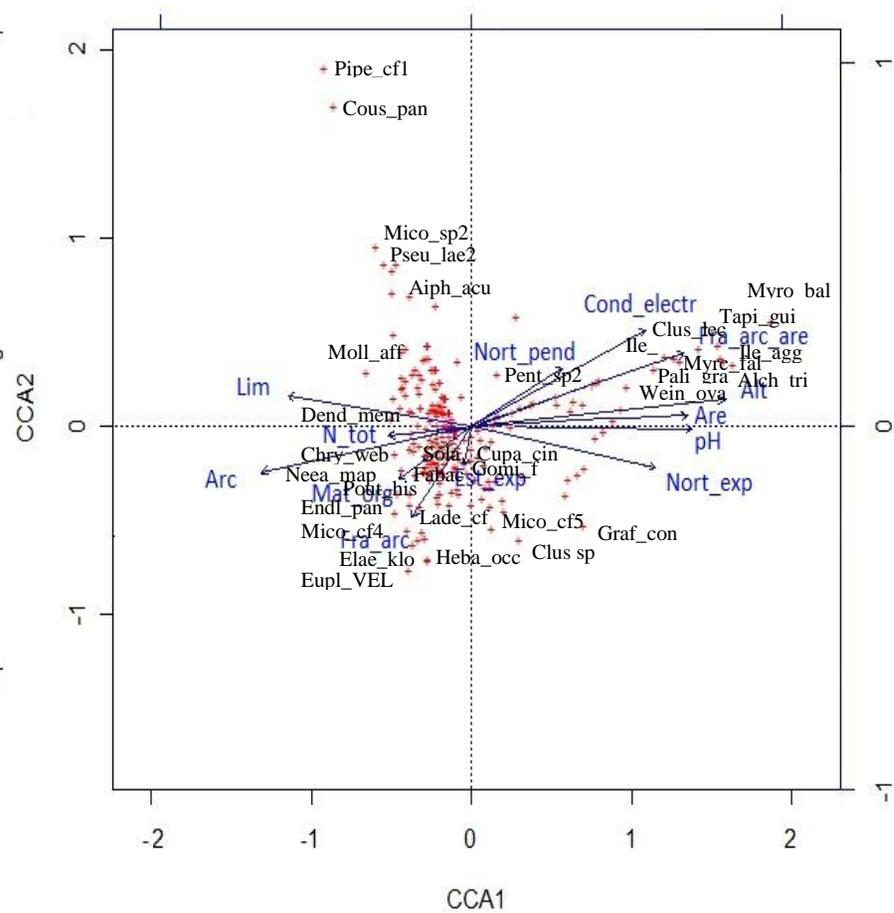


Gráfico 16. Análisis multivariado según la clase diamétrica a nivel de especies, de la categoría “A” por Bray curtis

A continuación se presenta la Tabla 10 en la cual se muestran los resultados del análisis de correspondencia canónica..... que repercuten frente a algunos factores ambientales, interpolados de acuerdo a las categorías designadas.

Tabla 10. Tabla comparativa de los resultados por CCA, de las clases altimétricas (A) y diamétricas (B), en relación a las especies y los grupos más importantes. Los colores y negrillas representan a grupos que muestran influencias de forma positiva con algunas variables ambientales.

A) Las letras cursivas representan a la intersección de dos o más grupos que comparten un mismo factor ambiental.

		CLASE ALTIMÉTRICA						
		CATEGORÍA	A = 1.4-5.9 m	B = 6-11.9 m	C = 12-17.9 m	D = 18-23.9 m	E = 24-29.9 m	F = 30-35 m
		GRUPOS	G4	G1 + G4	G4 + G1	G4 + G2	G3 + G4	G1+G2+ G3+G4
ESPECIES	ABREVIACIONES							
<i>Lacistema aggregatum</i>	Laci_aggr	ph + are	Cond elect + pH					
<i>Tapirira guianensis</i>	Tapi_guia	cond_elec + fra_arc_are						
<i>Myrcia fenzliana</i>	Myrc_fenz	alt						
<i>Myrcia aff. fallax</i>	Myrc_aff.fall	alt						
<i>Alchornea triplinervia</i> var. <i>boliviana</i>	Alch_trib	Are						
<i>Miconia sp2</i>	Mico_sp.2	Nort pend						
<i>Urera baccifera</i>	Urer_bacc	Nort pend						
<i>Symplocos arechea</i>	Symp_arec		Nort exp + Nort pen					
<i>Hebanthe occidentalis</i>	Heba_occ		Nort pend					
<i>Ilex hippocrateoides</i>	Ilex_hipp		Cond elect					
<i>Palicourea grandiflora</i>	Pali_gran	Nort exp	Cond elect					
<i>Clusia elongata</i>	Clus_elon		Cond elect+ are					
<i>Gomidesia lindeniana</i>	Gomi_lind		Alt					

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Vismia pozuzoensis</i>	Vism_pozu	pH				
<i>Bathysa cf. australis</i>	Bath_cf.aust	Mat org				
<i>Elaeagia klotzsch?</i>	Elae_klot?	Fra_arc				
<i>Miconia cf. pilgeriana</i>	Mico_cf.pilg	Fra_arc				
<i>Miconia sp.3</i>	Mico_sp.3	N tot				
<i>Myrcia paivae</i>	Myrc_paiv	N tot				
<i>Neea mapirensis</i>	Neea_mapi		Est exp		Fra arc	
<i>Eugenia feijoi</i>	Euge_feij		Est exp			
<i>Euplassa vel sp. nov.</i>	Eupl_VEL		Est exp			
<i>Ilex aggregata</i>	Ilex_aggr		Fra arc are			
<i>Beilschmiedia tovaensis</i>	Beil_tova			Arc+ Lim + Est exp		
<i>Vismia glabra</i>	Vism_glab			Nort pend		
<i>Weinmannia ovata</i>	Wein_ovat			pH	Alt + Cond elec	Alt
<i>Podocarpus ingensis</i>	Podo_inge				Fra arc	
<i>Pouteria hispida</i>	Pout_hisp		Est exp		Fra arc	
<i>Mendoncia cf. glabra</i>	Mend_cf.glab					Alt + Arc
<i>Myrcia fallax</i>	Myrc_fall	pH				

B)

		CLASE DIAMÉTRICA					
CATEGORÍA	A = 13 - 25.9 cm DAP	B=26-38.9 cm DAP	C = 39 - 51.9 cm DAP	D = 52 - 64.9 cm DAP	E = 65 - 85.3 cm DAP	LIANAS	
GRUPOS	G1 + G2 + G3 + G4	G1 + G3 + G4	G2 + G3 + G4	G1 + G2	G1+G2+G3+G4	G1 + G3 + G4	
ESPECIES	ABREVIACIONES						
<i>Lacistema aggregatum</i>	Laci_aggr	pH					
<i>Tapirira guianensis</i>	Tapi_guia	Fra arc are					

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Alchornea triplinervia</i> var. <i>boliviana</i>	Alch_trib	Alt			
<i>Ilex hippocrateoides</i>	Ilex_hipp	Cond elec			
<i>Gomidesia lindeniana</i>	Gomi_lind	Est exp	Fra arc are		
<i>Elaeagia klotzsch?</i>	Elae_klot?	Fra arc			
<i>Neea mapirensis</i>	Neea_mapi	Mat org	Arc		N tot
<i>Ilex aggregata</i>	Ilex_aggr	Alt +Fra arc are	Fra arc are		
<i>Beilschmiedia towarensis</i>	Beil_tova				N tot
<i>Podocarpus ingensis</i>	Podo_inge				Fra arc are
<i>Pouteria hispida</i>	Pout_hisp	Fra arc	N tot + Est exp	Arc	
<i>Clusia lechleri</i>	Clus_lech	Cond elec + Fra arc are			
<i>Cupania cinerea</i>	Cupa_cine	Est exp			
<i>Dendropanax membranaceus</i>	Dend_memb	N tot			
<i>Ladenbergia cf. carua</i>	Lade_cf.caru	Fra arc	Fra arc		
<i>Miconia cf. dichotoma</i>	Mico_cf.dich	Fra arc			
<i>Myroxylon balsamum</i>	Myro_bals	Fra arc are			
<i>Solanum roseum</i>	Sola_rose	Est exp			
<i>Bejaria aestuans</i>	Beja_aest		Cond elec		
<i>Clusia sp.1</i>	Clus_sp.1		Cond elec + pH		
<i>Cupania vel sp. nov.</i>	Cupa_VEL		Mat org		
<i>Myrcia fallax</i>	Myrc_fall		Nort exp		
<i>Hieronyma oblonga</i>	Hier_oblo			Fra arc	
<i>Coccoloba mollis</i>	Cocc_moll			Est exp	
<i>Piper cf. pilirameum</i>	Pipe_cf.pili			Est exp	
<i>Pleurothyrium poeppigii</i>	Pleu_poep			Est exp	
<i>Alchornea glandulosa</i>	Alch_glan				Nort pend
<i>Ocotea corymbosa</i>	Ocot_cory				Nort exp
<i>Prestonia leco</i>	Pres_leco				pH + limo

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

		Nort exp		
<i>Rauvolfia sprucei</i>	Rauv_spru			
<i>Vochysia gigantea</i>	Voch_giga	Nort pend		
<i>Aiouea vel sp. nov.</i>	Aiou_VEL		Fra arc are + limo	
<i>Cedrela odorata</i>	Cedr_odor		Limo	
<i>Hyptidendron arboreum</i>	Hypt_arbo		Fra arc are + limo	
<i>Persea subcordata</i>	Pers_subc		Fra arc are + limo	
<i>Arrabidaea pearcei</i>	Arra_pear			N Tot
<i>Banisteriopsis sp.1</i>	Bani			Fra arc are
<i>Dalbergia frutescens</i>	Dalb_frut			Fra arc are
<i>Diogenesia boliviana</i>	Diog_boli			Cond elect
<i>Hasseltia floribunda</i>	Hass_flor			Arcilla
<i>Mendoncia cf. aspera</i>	Mend_cf.aspe			Fra arc are
<i>Pouteria caimito</i>	Pout_caim			Arcilla
<i>Ternstroemia asymmetrica</i>	Tern_asym			N Tot
<i>Tetrapterys styloptera</i>	Tetr_styl			Fra arc are

Análisis de correspondencia canónica según la clase altimétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “A = 1.4-5.9m”.- Los análisis reflejan un comportamiento asociado más hacia el grupo cuatro entre el rango de 1.4 a 5.9 metros frente a los factores físicos (Gráfico 17, Tabla 10), lambda presenta, de los dos primeros componentes considerados un valor de 0.57, lo que significa que la gráfica explica el 57% de la varianza global de la muestra. El primer eje canónico obtuvo 32.39 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 13.54 % de la variación total (Gráfico 14, Anexo 5a, Tabla 10). Las variables ambientales en relación a la composición de especies está reflejada por *Lacistema aggregatum* que de forma positiva muestra la influencia de la presencia de arena, valores de conductividad eléctrica y ph.

Las especies *Alchornea triplinervia* var. *boliviana* y *Tapirira guianensis* presentan también este mismo comportamiento aunque en menor grado; para el caso de *Miconia* sp2 y *Urera baccifera* la pendiente es uno de los factores que ejerce una influencia positiva; *Miconia* sp1, *Myrcia fenziiana*, *Gomidesia lindeniana* y *Myrcia* aff. *fallax* está influenciada de forma positiva por la altitud; aparentemente *Piper* cf. *aduncum*, *Coussarea paniculata* y *Myroxylon balsamum* presentan un comportamiento aparentemente especialista, cabe decir que no está influenciado por las variables ambientales consideradas en este estudio (Gráfico 14 , Anexo 5b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase altimétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “B = 6-11.9 m”.- Presentan una asociación más hacia los grupos, uno, dos y cuatro, entre el rango de 6 a 11.9 metros frente a los factores físicos (Gráfico 19, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados un valor de 0.85, cabe decir al 85% de la varianza global de la muestra. El primer eje canónico de la proporción explicada obtuvo 44 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 35.1 % de la variación total (Gráfico 15, Anexo 6a, Tabla 10).

La composición de especies relacionada con las variables ambientales refleja que: *Myrcia paivae* de forma positiva presenta influencia con el nitrógeno total y en menor grado *Miconia* sp.3 y *Psychotria argentinensis*; *Diogenesia boliviana* y en menor grado *Meliosma* cf. *herbertii* presentan efectos positivos con la exposición en su estitud; para el caso de *Myrcia fallax*, *Vismia pozuzoensis* y *Palicourea grandiflora* estas reflejan un efecto positivo frente al pH; especies como *Ilex hippocrateoides* y en menor grado *Clusia lechleri* que están altamente influenciadas de forma positiva por la conductividad eléctrica; *Gomidesia lindeniana* aparentemente presenta cierta influencia por la altitud y el pH; *Symplocos arechea* y *Hebanthe occidentalis* presentan un efecto positivo principalmente a la pendiente aunque no se debe descartar que también presenta influencias por la exposición en su nortitud; *Psychotria* sp, *Clusia* sp.y *Ruagea* sp. presentan efectos positivos frente a la pendiente; *Cyathea* sp. y *Miconia* cf. *pilgeriana* presentan influencias a la pendiente y a suelos franco arcillosos; *Elaeagia klotzsch?* y *Ocotea* sp., influenciadas por suelos franco arcillosos; *Ladenbergia* cf. *carua*, *Miconia* cf. *dichotoma* y *Bathysa* cf. *australis* por materia orgánica y en menor grado por suelos franco arcillosos (Gráfico 15, Anexo 6b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase altimétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “C = 12-17.9 m”.- Los análisis de correspondencia canónica, reflejan un comportamiento asociado hacia los cuatro grupos, entre el rango de 12 a 17.9 metros frente a los factores físicos (Gráfico 21, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados un valor de 0.43, cabe decir al 43% de la varianza global de la muestra. De la proporción explicada, el primer eje canónico obtuvo 25 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 17.9 % de la variación total (Gráfico 22, Anexo 7a, Tabla 10).

La composición de especies representativas comparadas con las variables ambientales refleja que *Euplassa vel sp. nov.*, *Neea mapirensis* y *Pouteria hispidade* forma positiva presenta influencia con la exposición en estitud y en menor grado *Eugenia feijoi*; *Lacistema aggregatum* presenta efecto positivo con la conductividad eléctrica, exposición en nortitud; para el caso de *Ilex aggregata* refleja un efecto positivo frente a suelos arenosos y exposición en nortitud; y *Pleurothyrium cf. trianae* presenta cierta influencia en la exposición estitud y en menor grado en pH (Gráfico 22, Anexo 7b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase altimétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “D = 18-23.9 m”.- Reflejan un comportamiento asociado hacia los cuatro grupos, aunque en mayor grado el grupo 4 y el grupo 2, entre el rango de 18 a 23.9 metros frente a los factores físicos (Gráfico 23, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados un valor de 0.4368, cabe decir al 44% de la varianza global de la muestra. De la proporción explicada, el primer eje canónico obtuvo 25.1 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 18.6 % de la variación total (Gráfico 24, Anexo 8a, Tabla 10).

En relación a la composición de especies frente a variables ambientales, refleja que *Vismia glabra* de forma positiva presenta influencia con la pendiente; *Beilschmiedia towarensis* presenta efecto positivo con la exposición en estitud; *Elaeagia klotzsch?* refleja un comportamiento positivo frente a suelos limosos y arenosos; *Neea mapirensis*, *Euplassa vel sp. nov.*, *Pouteria hispida* y *Endlicheria paniculata* presenta cierta influencia del contenido de la materia orgánica y el suelo

franco arcilloso; *Ladenbergia cf. carua* presenta cierta influencia aparente con el tipo de suelo arenoso y franco arcilloso; finalmente para el caso de *Weinmannia ovata* presenta una relativa influencia con la conductividad eléctrica (Gráfico 24, Anexo 8b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase altimétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “E = 24-29.9 m”.- Presenta influencias hacia los cuatro grupos, aunque en mayor grado el grupo 4 y el grupo 2, entre el rango de 24 a 29.9 metros frente a los factores físicos (Gráfico 25, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados un valor de 0.6297, cabe decir el 63% de la varianza global de la muestra. De la proporción explicada, el primer eje canónico obtuvo 39.4 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 23.5 % de la variación total (Gráfico 26, Anexo 9a, Tabla 10).

La composición de especies representativas comparadas con las variables ambientales, refleja que *Weinmannia ovata* de forma positiva presenta influencia con suelos con textura franco arcillosa arenosa, conductividad eléctrica y en menor grado con el pH del suelo; *Podocarpus ingensis* presenta efecto positivo con suelos de textura franco arcilloso y aparentemente *Pouteria hispida* presenta en menor grado este mismo comportamiento (Gráfico 26, Anexo 9b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase altimétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “F = 30-35 m”.- Los análisis reflejan valores muy bajos, debido a la carencia en abundancia de especies presentes en este grupo cuyos árboles están entre un rango de 30-35 metros, a nivel de grupo es muy difícil interpretar comportamientos que pueden darse frente a los factores físicos estudiados, lambda presenta de los dos primeros componentes considerados un valor de 0.773, cabe decir el 77% de la varianza global de la muestra. De la proporción explicada, el primer eje canónico obtuvo 61.8 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 15.5 % de la variación total (Gráfico 27, Anexo 10a, Tabla 10).

Para la composición de especies frente a variables ambientales, refleja que *Weinmannia ovata* presenta influencia de los suelos con textura franco arcillosa arenosa de forma positiva y en menor grado de la conductividad eléctrica; *Mendoncia cf. glabra* y *Symplocos mapiriensis* presenta efecto

positivo respecto a la altitud y aparentemente en menor grado de los suelos arcillosos (Gráfico 27, Anexo 10b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase altimétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “L = lianas”.- Presentan comportamientos asociados hacia los cuatro grupos, estas corresponden a especies trepadoras hasta dosel o subdosel de la clase altimétrica (Gráfico 28, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados un valor de 0.7226, cabe decir el 72% de la varianza global de la muestra. De la proporción explicada, el primer eje canónico obtuvo 48.75 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 23.55 % de la variación total (Gráfico 29, Anexo 11a, Tabla 10).

En relación hacia las especies, refleja que *Hasseltia floribunda* y *Pouteria caimito* de forma positiva presenta influencia de suelos arcillosos; *Ternstroemia asymmetrica* presenta efecto positivo con el nitrógeno total; *Cyathea lasiosora?*, *Arrabidaea pearcei*, *Mendoncia cf. aspera* y *Tetrapterys styloptera* presente de forma positiva con nitrógeno total y suelos arenosos; para el caso de *Hillia parasítica*, *Dalbergia frutescens* y *Banisteriopsis* sp.1 influenciados por suelos franco arcillosos arenosos y aparentemente *Diogenesia boliviana* está influenciada por la conductividad eléctrica, si bien en menor grado. Al parecer, *Solanum aphyodendron*, *Prunus pleiantha* y *Critoniopsis boliviana* presentan efectos positivos de otras variables ambientales no consideradas en este estudio (Gráfico 29, Anexo 11b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase diamétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “A = 13-25.9 cm DAP”.- Presenta relaciones directas hacia los cuatro grupos, aunque en menor grado el grupo 3 (Gráfico 30, Tabla 10), el valor de lambda de los dos primeros componentes considerados, es de 0.55, lo que significa que la gráfica explica el 55% de la varianza global de la muestra. Según la proporción explicada el primer eje canónico obtuvo 23.8 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 15.6 % de la variación total (Gráfico 16, Anexo 12a, Tabla 10).

Las variables ambientales con la composición de especies refleja que *Chrysochlamys weberbaueri*, *Bathysa cf. australis* y *Neea mapirensis* de forma positiva presenta influencias de

materia orgánica; *Pouteria hispida*, *Ladenbergia* cf. *carua*, *Miconia* cf. *dichotoma* y *Cyathea caracasana* los suelos franco arcillosos es el factor que afecta de forma positiva; *Dendropanax membranaceus* de forma positiva por el nitrógeno total; *Clusia lechleri*, *Clusia elongata*, *Myrcia fallax*, *Ilex hippocrateoides* y *Palicourea grandiflora* presentan un comportamiento positivo frente a suelos franco arcillosos y arenosos; y de forma positiva la exposición en estitud *Solanum roseum*, *Cupania cinérea*, *Dendropanax arboreus* y *Miconia bangii* están muy relacionadas con este factor ambiental (Gráfico 16, Anexo 12b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase diamétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “B = 26 - 38.9 cm DAP”.- Según los análisis ejerce influencias frente a los grupos 1, 3 y 4 (Gráfico 32, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados un valor de 0.58, lo que significa que la gráfica explica el 58% de la varianza global de la muestra. Según la proporción explicada el primer eje canónico obtuvo 34.74% de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 23.73% de la variación total (Gráfico 33, Anexo 13a, Tabla 10).

En relación a la composición de especies *Pouteria hispida* de forma positiva presenta influencias con nitrógeno total y exposición en estitud; *Cupania* vel sp. nov. Como factor ambiental que afecta de forma positiva a ésta, es la materia orgánica; *Gomidesia lindeniana*, *Myrcia fallax* de forma positiva presenta influencias por la altitud y suelos franco arcillosos y arenosos; *Ilex aggregata* y en menor grado *Clusia* sp., presentan un comportamiento positivo frente al pH; y finalmente *Bejaria aestuans* que está muy relacionada con pH y conductividad eléctrica. Aparentemente *Lacistema aggregatum* y *Dendropanax membranaceus* presentan comportamientos que no son influenciados por las variables ambientales estudiadas (Gráfico 33, Anexo 13b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase diamétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “C = 39 - 51.9 cm DAP”.- Presentan un comportamiento frente a los factores ambientales los grupos 1, 3 y 4 (Gráfico 34, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados, un valor de 0.56, lo que significa que la gráfica explica el 56 % de la varianza global de la muestra. Según la proporción explicada el primer eje canónico

obtuvo 31.4 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 24.5 % de la variación total (Gráfico 35, Anexo 14a, Tabla 10).

Las variables ambientales con la composición de especies más representativas está reflejada por: *Beilschmiedia towarensis* de forma positiva presenta influencias con la materia orgánica y en menor proporción con suelos arenosos al igual que *Pouteria hispida*; *Ficus guianensis*, *Coccoloba mollis*, *Pleurothyrium poeppigii*, *Piper cf. pilirameum* y *Vochysia gigantea* de forma positiva estas presentan influencias con la exposición en su estitud; para *Hieronyma oblonga* aparentemente presenta ciertas tendencias a estar relacionado con la exposición en estitud y suelos franco arcillosos (Gráfico 35, Anexo 14b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase diamétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “D = 52 - 64.9 cm DAP”.- Reflejan un comportamiento asociado hacia los cuatro grupos, aunque aparénteme presenta características particulares en el grupo 3 (Gráfico 36, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados, un valor de 0.56, lo que significa que la gráfica explica el 65% de la varianza global de la muestra. Según la proporción explicada el primer eje canónico obtuvo 34.8% de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 30.3% de la variación total (Gráfico 37, Anexo 15a, Tabla 10).

Ocotea corymbosa y *Rauvolfia sprucei* de forma positiva presenta influencias con la exposición en su nortitud; *Prestonia leco* y *Vochysia gigantea* de forma positiva estas presentan influencias con el pH y la pendiente; *Neea mapirensis* en un menor grado de influencia la materia orgánica y suelos arenosos son los que están de forma positiva relacionados con esta especie (Gráfico 37, Anexo 15b, Tabla 10).

Análisis de correspondencia canónica según la clase diamétrica a nivel de grupo y especie de acuerdo a la categoría “E = 65 – 85.3 cm DAP”.- Presena comportamientos asociados hacia los cuatro grupos, aunque aparénteme muestra características particulares en el grupo 2 (Gráfico 38, Tabla 10), lambda presenta de los dos primeros componentes considerados, un valor de 0.63, lo que significa que la gráfica explica el 63 % de la varianza global de la muestra. Según la

proporción explicada el primer eje canónico obtuvo 34.24 % de la variación total en la composición de especies y el segundo eje canónico obtuvo un 28.50 % de la variación total (Gráfico 39, Anexo 16a, Tabla 10).

A nivel de especie frente a los factores ambientales en estudio refleja que *Cedrela odorata* que de forma positiva presenta influencias con suelos limosos y pendiente; *Podocarpus ingensis* aunque en un menor grado presenta influencias positivas frente a suelos arenosos y suelos cuya textura sea franco arcillosa; *Neea mapirensis* también en un menor grado presenta influencias con el nitrógeno total y la altitud; *Hyptidendron arboreum* influenciada por suelos limosos; *Persea subcordata* es un tanto generalista ya que tiene por preferencias suelos con cuya textura sea limosa, franco arcillosa y arenosa; y *Aiouea* vel sp. nov. en un menor grado por suelos franco arcillosos y/o arenosos. (Gráfico 39, Anexo 16b, Tabla 10).

DISCUSIÓN

En el inventario realizado en la comunidad de Fuertecillo, la importancia ecológica en especies difiere respecto a otros estudios realizados en el bosque montano del Madidi, sin embargo el estudio de Moya (2011) en la misma región presenta semejanzas con el presente estudio, mostrando las especies *Ocotea aciphylla* y *Protium* aff. *montanum* con igual importancia.

Comparando el promedio de número de familias y especies del presente estudio con las demás investigaciones, los datos obtenidos presentan valores más altos (Anexo 18). Esto nos sugiere al igual que en muchos estudios realizados en el pasado que la distribución de especies está influenciada por varios factores tales como topografía, exposición, clima y suelo variando de un lugar a otro (Gentry 1995, Basnet 1990, Richards 1998, Wadsworth 2000).

Según Ibisch *et al.* (2003) la riqueza de los bosques montanos se ve reflejada en que el número total estimado de árboles para los Yungas de Bolivia, que es superior a 500 especies. En el presente estudio se han registrado 377 especies de las cuales el 88 % son árboles en un área de 0.1 ha (de 14 parcelas PTM). Otros estudios indican que hasta los 1500 m (Gentry 1995) o 1200-1400 m (Navarro 2002), las especies amazónicas de llanura representan un porcentaje importante de la flora, tanto en número de especies como en abundancia y a medida que aumenta la altitud estas se

hacen menos frecuentes o desaparecen y se mezclan con las especies montanas típicas (Gentry 1995, Navarro 2002). De esta manera, aparentemente se tiene una zona de transición donde conviven especies de la región biogeográficas Andina hasta los 2222 m y Amazónica hasta los 1701 m como es el caso de este estudio.

Segun Stevens (1992), Kessler (2002) y Cornejo (2008), la riqueza local de especies en un sistema montano tropical se incrementa por la dispersión de especies desde sus zonas núcleo hacia otros hábitats, dependiendo del grupo de plantas. Estos autores proponen que las plantas de elevaciones altas muestran un efecto de masa que tiende a descender, mientras que las especies de las familias típicas de tierras bajas como *Arecaceae*, *Bignoniaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Myristicaceae*, *Sapindaceae* y *Sapotaceae* (Gentry 1988), podrían caracterizarse por un efecto de masa de tendencia ascendente. Este estudio presenta un patrón con incremento progresivo de la confluencia de especies de plantas de bosque montano y amazonico a elevaciones medias.

La riqueza de familias y especies en 0.1 ha es menor a lo encontrado por Gentry (1995) y Antezana (2007), ya que el primero emplea transectos de 2 x 500 m, es decir abarcan mayor distancia de muestreo pero mantiene una misma área muestreada (0.1 ha). En el segundo caso se usó transectos de 100 x 10 m, además que la topografía se caracterizaba por presentar laderas de pendiente media a fuerte con perturbaciones naturales como la caída de árboles, dando como resultado mosaicos de diferentes fases de sucesión y microambientes favorables para el establecimiento de especies colonizadoras (Ibisch *et al.* 2003, Stern 1995), de esta manera se puede tener sesgos cuando se comparan estudios que utilizaron diferentes métodos de muestreo. Otra perspectiva que nos refleja estos estudios, que evidentemente es importante considerar las asociaciones de comunidades relacionadas por uno o varios factores ambientales, estudios de suelo y topografía relacionados a la vegetación establecida y viceversa, éstas características aparentemente son algunas de las razones que explican la diferencia de diversidad entre sitios aunque en algunos casos se trate de la misma formación vegetal como es el caso de los grupos uno (Fuertecillo 1 y Fuertecillo 12) y dos (Carjata, Fuertecillo 8 y Karapaske) (Tabla 7).

Según la clasificación de la vegetación de Navarro (2011), el área muestreada en este estudio comprende a bosques pluviales y pluviestacionales; donde aparentemente el número de especies e

individuos en 0.1 ha es inferior al de Fuertecillo en regiones con altitudes casi similares con precipitaciones menores (Tabla 8). Una posible explicación es la fuerte correlación positiva entre la diversidad, la precipitación y condiciones topográficas, es decir, la diversidad más alta ocurre en bosques menos estacionales con lluvias anuales constantes y topografías medias a fuertes (Gentry 1982, Clinebell *et al.* 1995, Leigh *et al.* 2004, Antezana 2007, Cornejo 2008, Escalante 2009).

En relación a las cinco formas de vida, se encontró proporcionalmente el mismo patrón de número de individuos y especies, en comparación con otros estudios de Gentry (1995), Phillips & Miller (2002), Antezana (2007), Loza (2008) y Cornejo (2008); siendo que más del 75% de las especies son árboles, seguido de lianas, helechos arbóreos, hemiepipítos y muy pocas palmeras. Sin embargo, se sabe que las lianas contribuyen sustancialmente a la riqueza total de especies en los bosques lluviosos tropicales (Gentry 1982, Nabe-Nielsen 2001) e influyen en la dinámica del bosque por retardar el crecimiento de los árboles (Clark & Clark 1990). Es muy probable que se esté subestimando la cantidad de especies e individuos de lianas, debido al método de muestreo, ya que se consideraron individuos con DAP superior a los 2.5 cm lo que en general, equivaldría a los individuos maduros de lianas, sin considerar las características propias de cada especie en cuanto a su crecimiento (Gentry 1982, Cornejo 2008).

Los resultados de la Tabla 9, presentan valores significativos que aparentemente pueden llegar a ser comparables con lo real. Sin embargo se debe considerar el hecho de la heterogeneidad en el área de estudio que pueden inducir acierto margen de error, este método tiende a subestimar el número real de especies en un 10% o 20% (Colwell & Coddington, 1994), lo que indicaría un 10% a 20% de especies que no se registraron.

El análisis de los datos sugiere que en los cuatro grupos identificados por análisis multivariado, cluster y análisis de disimilitud (Gráfico 1; Gráfico 2; Gráfico 3; Tabla 5 y Tabla 6) existe una diversidad *beta* alta. A pesar de las diferencias en composición comparando entre los grupos, la mayoría de las especies estuvieron en los grupos y muchas fueron generalistas, es decir, tuvieron densidades similares. Pero sí se obtuvo una diferencia importante analizando la abundancia de algunas especies que es lo que permite diferenciar los cuatro grupos y lo que interesaría al final,

lo cual se observa también en el estudio realizado en Santo Domingo por Cornejo (2008), localidad con un bosque similar al de Fuertecillo.

Contrariamente a los estudios realizados en bosques húmedos tropicales de tierras bajas, donde existe mayor densidad de individuos existe mayor riqueza de especies (Lieberman *et al.* 1985, Denslow 1995, Romero-Saltos *et al.* 2001, Duque *et al.* 2002, Phillips & Miller 2002, Macía 2008, Cornejo 2008, Escalante 2011), en este estudio no se encontró este comportamiento y fueron las parcelas del rango altitudinal intermedio las que presentaron el mayor número de especies, comparando con las parcelas que se encontraban en altitudes altas y bajas. Cabe mencionar que comparando con los grupos identificados en este estudio, existe una alta heterogeneidad en la composición respecto al gradiente altitudinal. Existe una aparente influencia de las condiciones topográficas de pendiente en la composición florística de las parcelas, encontrándose semejanzas aún en parcelas distanciadas entre sí. Un patrón que se asemeja con el de este trabajo se observó en el bosque montano pluvial de Santo Domingo (Cornejo 2008), donde en gran parte de las parcelas la densidad de individuos se incrementó con la pendiente y la diversidad disminuyó (Takyu *et al.* 2002). El comportamiento de especies ubicadas en lugares de altitudes intermedias no ha sido muy explorado, salvo algunos datos que dan a entender el mismo comportamiento en el trabajo de Moya (2011), según los cuales a mayor pendiente existe menor densidad de individuos y mayor diversidad, esto en los grupos 1, 2 y 3, con excepción del grupo 4.

De acuerdo a lo esperado las curvas de rerefacción de las especies no llegaron a estabilizarse (Gráfico 7), este es un comportamiento propio de los bosques tropicales por la elevada riqueza (Duque *et al.* 2001, Romero-Saltos 2001), y en anteriores estudios de plantas leñosas en bosques montanos y de tierras bajas de Bolivia también se observó esta tendencia, tanto en inventarios con parcelas temporales (0.1ha) como permanentes (1ha) (Flores *et al.* 2002; Araujo-Murakami *et al.* 2005, Cabrera-Condarco 2005, Quisbert & Macia 2005, Canqui 2006, Antezana 2007, Cornejo 2008, Moya 2011). De acuerdo a los estimadores no paramétricos (Tabla 9), se encontró más del 90% de las especies esperadas, proporción que concuerda con estudios realizados en otros bosques pluviales dentro la región del Madidi (Antezana 2007).

El índice de Shannon y el inverso de Simpson indican que no hay diferencia en la diversidad de especies entre los grupos 1, 2 y 4. Aunque las curvas de acumulación de especies (Gráfico 7) y los índices (Tabla 9) muestran que el grupo 3 es el más diverso y el grupo 4 el más rico en especies, en promedio las curvas del grupo 4 no mostraron diferencia significativa, mientras que el grupo 3 mostró alguna diferencia, tal vez debido a otros factores bióticos y abióticos que no fueron incluidos en el análisis. Estos resultados nos muestran que en estos bosques la diversidad *alfa*, no se ve afectada en algunos casos por la situación topográfica, es decir, el número de individuos por especie y la riqueza de especies se mantienen de igual forma como se podría deducir de los resultados obtenidos por Cornejo (2008). Pero se puede decir que existe un recambio de especies y la abundancia de algunas especies disminuye conforme aumenta la abundancia de otras (Gráfico 8).

En el análisis de disimilitud a nivel de parcelas, se encontró que si bien hay un efecto en la composición de especies, las parcelas mostraron una moderada reducción en su similaridad, conformando grupos que tienen una estrecha relación, sin embargo el Grupo 4 presenta características generalistas, a comparación de los demás grupos (Tabla 5 y Tabla 6). Esto nos podría sugerir que la distancia entre parcelas podría también estar influyendo en algunos casos en mayor grado que otros en la composición florística (Hubbell & Foster 1983, Svenning 1999, Valencia *et al.* 2004). Condit *et al.* (2002) relaciona con la limitación en la dispersión de las especies con las distancias geográficas. En el presente trabajo existe comportamientos que se acomodan a lo aseverado como es el caso de los grupos 1, 2 y parcialmente el grupo 4, lo que lleva a concluir que las especies están más agregadas (Gráfico 3).

Con respecto a las características florísticas de toda la formación, las familias más comunes o dominantes de este bosque coinciden con lo descrito por diferentes autores para bosques montanos húmedos (Foster & Gentry 1991, Navarro 2002, Beck *et al.* 2003, Fuentes 2005), confirmándose que Melastomataceae, Lauraceae y Rubiaceae son las más ricas en especies en estos bosques (Foster & Gentry 1991, Gentry 1995, Fuentes 2005). De igual manera, las familias con mayor IVIF en este estudio, estuvieron entre las ecológicamente más importantes como en otros estudios realizados en este mismo tipo de bosques en la región del Madidi que utilizaron el mismo protocolo de muestreo (Canqui 2006, Antezana 2007, Cornejo 2008).

Cabe resaltar que las familias Rubiaceae y Moraceae que también estuvieron presentes y tuvieron una importancia ecológica relativamente alta, son familias típicas de bosques de tierras bajas y premontanos, en los que crecen sobre suelos bien drenados y ricos en algunos nutrientes (Gentry 1995). Familias como Melastomataceae y Clusiaceae que estuvieron entre las más importantes, además de Aquifoliaceae y Ericaceae que son dominantes en los bosques de ceja de monte yungueña (Beck *et al.* 1993, Araujo-Murakami *et al.* 2005).

Navarro (2011) caracteriza el rango altitudinal de 1900-2400 m por la presencia de especies de los géneros *Alchornea*, *Clethra*, *Hedyosmum*, *Hieronyma*, *Ilex*, *Miconia*, *Myrsine*, *Podocarpus*, *Psychotria*, *Ruagea*, *Tapirira*, *Weinmannia*, *Chaetocarpus* y *Richeria*. En este bosque se encontraron los primeros doce géneros y sólo los de *Rubiaceae* estuvieron entre los más ricos en especies (Gráfico 6), en este grupo también se incluyó a Lauraceae, seguida por Melastomataceae, familias características de bosques a altitud superior a los 1500 m (Gentry 1995, Kessler & Beck 2001).

Aparentemente en este bosque se tendría especies que también son características de bosque de altitudes inferiores (Kessler & Beck 2001, Cornejo 2008, Navarro 2011). Viendo que presenta un rango amplio en la clasificación que se da a la vegetación por gradientes altitudinales, específicamente de los bosques montanos de los yungas, como el propuesto por Navarro & Ferreira (2004), Navarro (2002, 2011), se podría considerar este trabajo como el punto de partida para futuras investigaciones, por el hecho que el trabajo es de carácter puntual y no refleja la totalidad de la región, ya que se basa en algunas especies dominantes y no en estudios más detallados de la vegetación completa.

El diagrama de ordenación DCA y NMDS (Gráfico 4 y Gráfico 5) nos revela diferenciación florística, formándose aglomerados que comparten características ciertamente similares. Algunas de las posibles explicaciones podrían ser la especialización a un micro-hábitat, como ocurre con algunas especies, comportamiento en su mayoría observado en regiones amazónicas (Svenning 1999). De esta manera, se podría decir que los bosques presentarían micro-sitios con características particulares no sólo los factores ambientales en estudio, sino también otras características como por ejemplo, el drenaje de los suelos (Basnet 1992, Cornejo 2008), aspectos

de la fisiología, tolerancia, especialización de especies individuales en los hábitats (Valencia *et al.* 2004), entre otros.

Graffenrieda emarginata es una especie muy frecuente en el grupo 3, según Hauguet *et al.* (2004) esta especie está presente en suelos orgánicos pobres en nutrientes, de bosques lluviosos montaños tropicales, con raíces que están en asociación simbiótica con un hongo ascomicete que favorece su competitividad y abundancia en estos sitios.

Miconia cf. undata estuvo presente y abundante sólo en los grupos 4 y 1, y que según Cornejo (2008) esta especie está presente generalmente en laderas, alcanzando alturas superiores a los 6 m; contrariamente Steyermark *et al.* (2001) mencionan que es un arbusto que alcanza 1-2 m de alto en bosque siempreverde de tierras bajas no intervenido, cerca de arroyos y corrientes, lo cual no corresponde a lo encontrado en el presente estudio.

Fuertecillo tiene un bosque diverso con árboles de diferentes edades, la menor densidad de las clases diamétricas grandes frecuentemente obedece a una exponencial negativa o a una función potencial descrita como la distribución de frecuencias de tamaño en “J-invertida” (Veblen 1992). Es decir, la densidad de la población de árboles está frecuentemente correlacionada negativamente con la media o mediana del tamaño del árbol (Denslow 1995); debido a la perturbación frecuente decrece el diámetro promedio de los árboles de un parche e incrementa la densidad (Denslow 1995, Takyu *et al.* 2002). Tales patrones han sido descritos frecuentemente para bosques lluviosos tropicales maduros (Hubbell & Foster 1990) y podría sugerir que no ha habido perturbación antropogénica a gran escala, como por ejemplo la corta de árboles grandes por un largo tiempo (Basnet 1992). Además, que las condiciones del sitio permiten que muchas de las especies se establezcan favorablemente en gran número, ya que no son muy exigentes y son tolerantes a sitios con sombra en sus primeros estadios, probablemente luego requieran de luz para poder llegar a etapas de madurez (cita). Analizando más esta tendencia se podría inferir que el bosque en el presente estudio corresponde a ecosistemas estables, con numerosos individuos en sus estadios menores y menor número en los individuos maduros, por lo cual las poblaciones vegetales se mantienen en equilibrio dando lugar a la dinámica del bosque (García *et al.* 2004). Este patrón se mantiene principalmente con la estructura horizontal (Gráfico 11).

La relación entre tamaño, abundancia y riqueza de especies sugiere que los procesos que afectan al tamaño del árbol y la densidad también afectan la diversidad de especies en cada estrato (excepto el caso del gráfico 12 clase B). Por ejemplo, en un conjunto, el sotobosque y subdosel deben ser más diversos que el dosel o los emergentes (Deslow 1995), siendo que los árboles pequeños y los arbustos contribuyen en su mayoría al número total de especies en parcelas de bosques con alta diversidad. Esto es lo que aparentemente se observa cuando analizamos por separado las estructuras horizontal y vertical para los cuatro grupos identificados en el estudio.

En los cuatro grupos, algunas especies sólo estuvieron presentes en ciertos rangos altimétricos, por lo que se podría decir que existen especies propias del sotobosque (altura menor a 1/3 de la altura superior del vuelo) y otras propias del subdosel (entre 5-15m), dosel (altura entre 15-25m hasta la altura superior de vuelo) y del estrato emergente (mayor a 25 m) (Oldeman 1990, Peñas-Claros 2003). El patrón descrito por estos autores se asemeja a lo encontrado en la localidad de Fuertecillo con bosques húmedos tropicales, en los que la luminosidad varía drásticamente entre el nivel más alto de dosel y el piso del bosque, determinando de esta manera la distribución de las especies vegetales que viven en distintos estratos (Valerio & Salas 2001), entonces estos estratos se pueden describir como agrupaciones de individuos que han encontrado los niveles de energía adecuados para sus requerimientos biológicos.

En el análisis multivariado CCA (Gráfico 13) no se observó una marcada separación de los grupos en cuanto a la composición de especies, pero sí respecto a los factores físico-químicos, es decir, la variación en la composición florística estuvo correlacionada con la variación ambiental acorde a los grupos. Entonces es probable que estos factores ambientales no tengan una misma tendencia o semejanza en los cuatro grupos evaluados. Las variables del suelo que fueron consideradas en este estudio que afectaron en la distribución de las especies vegetales fueron el pH, conductividad eléctrica, Nitrógeno total, Materia orgánica y textura (arcilloso, franco arcilloso y franco arcilloso arenoso) (Gráfico 13). Según este análisis, el grupo 4 que representa a seis parcelas (Zanjón, Fuertecillo9, Fuertecillo11, Copalujnio, Inciensal linter y Tunkulo), a pesar de un número mayor de parcelas en relación a los otros grupos, no refleja que las características del suelo sean un factor determinante en la composición de las especies, ya que los demás grupos deberían presentar características que se compartan con el Grupo 4 de una forma semejante a lo manifestado por

Drosdoff *et al.* (1975), Thompson & Troeh (1980) que mencionan que de encontrarse relación de un grupo de especies con algún factor ambiental en particular, las parcelas vecinas deberían compartir esta relación. Esto no se observa en este caso, ya que por ejemplo, el grupo 1 (Fuertecillo1 y Fuertecillo12) no presenta ninguna relación con el factor suelo.

A nivel de grupos el pH, materia orgánica, conductividad eléctrica y suelos franco arcillosos fueron las variables más determinantes en la distribución de las especies vegetales, en especial en el Grupo4 que aparentemente es generalista y esto nos lleva a pensar que cada especie vegetal está adaptada a establecerse óptimamente en ciertos tipos de ambiente (Ruokolainen & Tuomisto 1998, Loza 2008). Para Tanner *et al.* (1998) en los suelos de los bosques húmedos neotropicales existe una carencia en uno o más nutrientes, con tendencia a decrecer en la disponibilidad de N, P y K, Loza (2008) menciona que en los bosques montanos neotropicales, probablemente esta carencia se deba el lavado de nutrientes que sufre esta zona de elevadas pendientes, por lo que la posición topográfica también influye en que la remoción y dinámicas de suelo son mucho más intensas y activas cuando llueve intensamente. En el presente trabajo, se ha encontrado correlación con algunos factores ambientales como ser el N, P y K (Anexo 1), corroborando lo encontrado por Loza (2008). De igual forma que este trabajo, algunos estudios (citas) encontraron que no hay un efecto fuerte de las condiciones del suelo en los patrones florísticos, y los estudios (citas) que han reportado que existe alguna relación no han llegado a una conclusión del grado de esta asociación por lo cual se necesitan estudios adicionales.

Un factor relacionado a la topografía y estructura que afecta al establecimiento de las especies y a su densidad es la incidencia de los claros del dosel. Gale (2000) encontró que la manera como los claros provocados por la caída de árboles vivos o muertos son colonizados por nuevos individuos (la regeneración de las semillas y plantines frente a la caída de los árboles más grandes) se incrementan en los fondos de valles y planos, pero decrecen en las cimas y las laderas altas, donde se tiene mayor proporción de claros de dosel altos (5-10 m de altura), y la variación de luz dentro el bosque provee nichos para diferentes colonizadores (Rees *et al.* 2001), los cuales pueden tener sucesos reproductivos fuertemente dispares, como cuando la abertura del dosel coincide con la producción de semillas de un árbol cercano produciendo parches con numerosos individuos de pocas especies (Guariguata 1990).

CONCLUSIONES

Los datos del presente estudio mostraron una alta diversidad de especies en la localidad de Fuertecillo, además de contar con un elevado número de individuos respecto a otros estudios realizados en bosques montanos de la región.

La diversidad beta se relaciona con la existencia de un mosaico de diferentes tipos de suelo, altitudes y exposiciones principalmente, que pertenecen a cuatro grupos identificados afines en su ecología.

El presente estudio ha permitido reconocer una cierta independencia entre las variables que componen la estructura comunitaria, como son la composición florística, la estructura diamétrica y altimétrica y la diversidad alfa y beta. Esto por que del análisis efectuado son pocas las especies que responden directamente a la combinación en estos tres factores en relación a las variables ambientales que se analizaron.

Los análisis de correspondencia rectificadas (DCA), métodos indirectos con datos no normales (NMDS), métodos de vinculación (cluster) e índices de similitud, muestran que la comunidad vegetal de fuertecillo presenta cuatro grupos, con una mayor similitud florística entre grupos y una menor similitud entre parcelas, mostrando que la dependencia no radica en la cercanía entre parcelas sino en factores ambientales y posiblemente en otras variables que no se consideraron en el estudio.

El bosque montano pluviestacional de Fuertecillo, presenta una elevada diversidad de especies leñosas, principalmente en el grupo cuatro ya que alberga el mayor grupo con rangos altitudinales, reflejando zonas de transición entre bosques de tierras bajas y montanas.

Para los cuatro grupos identificados, las características topográficas de la distribución de las abundancias de las especies son poco equitativas, lo que implica que son pocas las especies dominantes y se tiene una cantidad considerable de especies con pocos individuos o un solo.

En los cuatro grupos los representantes con una alta dominancia son Lauraceae, Melastomataceae, Moraceae, Burseraceae, Rubiaceae y Meliaceae, patrón observado en anteriores trabajos a altitudes similares.

Las familia ecológicamente mas importantes en relación a los cuatro grupos, es Lauraceae y las especies *Beilschmiedia towarensis* (grupo 1), *Protium* aff. *montanum* (grupo 2), *Graffenrieda emarginata* (grupo 3) y *Ilex hippocrateoides* (grupo 4), por lo que evidencia que existe una independencia entre grupos a nivel de importancia ecológica, en relación a especies presentes en cada grupo, sin embargo es evidente también que a nivel general existe una predominancia de *Beilschmiedia towarensis* esta última presente en los cuatro grupos.

En este bosque existe una predominancia de especies “comunes”, presente principalmente en el grupo 4 que aparentemente presenta una constante dispersión localmente.

En el trabajo realizado se registraron probables especies nuevas (la familia Araliaceae con la especie *Oreopanax* presente en los grupos dos y tres, la familia Fabaceae con la especie *Inga* presente en el grupo tres, Lauraceae con cuatro especies de *Persea*, *Aiouea*, *Endlicheria* y *Cryptocarya*, presente en los cuatro grupos, Malpighiaceae con la especie *Bunchosia*, presente en el grupo tres, Melastomataceae con la especie *Miconia*, registrado en el grupo dos, Pentaphragaceae, con la especie *Ternstroemia* presente en el grupo tres, Phyllanthaceae con la especie *Hieronymia* registrada en los grupos dos tres y cuatro, Proteaceae con la especie *Euplassa*, registrado en el grupo dos, Rosaceae presente en los grupos dos y tres con la especie *Prunus*, Sapindaceae con la especie *Cupania* presente en los cuatro grupos y finalmente la familia Sapotaceae con la especie *Pouteria* presente en los grupos uno y cuatro. Estas probables especies nuevas también ayudan a entender que los bosques montanos bolivianos tienen especies exclusivas y probablemente endémicas.

La diversidad florística fue relativamente alta para todos los grupos en estudio, lo cual es propio de los bosques neotropicales con una alta heterogeneidad característica de estos bosques.

La estructura horizontal en estos bosques evaluados presenta una “J” invertida característico de bosques tropicales. Especies entre 13 a 25.9 cm de diámetro (clase A) presentan una mayor acumulación de individuos, que corresponde al 87.04% de abundancia en la comunidad. De la misma manera en relación a los grupos (G1, G2, G3 Y G4) presenta el mismo patrón, siendo que el grupo cuatro presenta el mayor porcentaje de individuos con un 35.81 %, seguido del grupo tres con 23.27% (Anexo 20 a).

La estructura vertical presenta una curva normal, sin embargo los individuos de cada grupo se concentran en una clase altimétrica entre 6 m a 11,9 m, representando el 50,14% del total de individuos en la comunidad. De la misma manera en relación a los grupos (G1, G2, G3 Y G4) presenta el mismo patrón, siendo que el grupo cuatro al igual que en la estructura horizontal presenta el mayor porcentaje de individuos, con excepción de concentrar una abundancia mayor en la clase B con un 24.04 %, seguido del grupo tres de la clase B con 12.76% (Anexo 20 b)

Tanto la estructura vertical y horizontal tuvieron la misma tendencia: Mayor número de individuos pequeños con DAP menores en las clases inferiores y menor número de individuos grandes con DAP mayores en las superiores, con excepción en la clase altimétrica “B”, con una abundancia mayor en relación a la clase altimétrica “A”. Cabe recalcar que las mediciones menores consideradas para este estudio parten de 2.5 cm DAP, lo que no refleja a plantas por debajo de este rango, por ende existe la posibilidad de no haber considerado a arbolitos con diámetros menores cuya altura era por debajo de los 5.9 m de altura que corresponden a la clase A, además de que la clase B presenta un margen de error mayor, pudiendo ser causa para el resultado obtenido.

Con análisis multivariado CCA, los factores ambientales como el pH, materia orgánica, conductividad eléctrica, suelos con textura franco arcilloso, altitud, la pendiente y exposición fueron los que influyeron mayormente en la distribución de las especies vegetales en todos los grupos evaluados.

Dentro del grupo uno, el factor ambiental que afecta principalmente a *Ilex aggregata*, *Myrcia paivae*, *Serjania lethalis*, *Sloanea eichleri*, *Souroubea fragilis*, *Ocotea floribunda*, *Ficus mathewsii*, *Symplocos mapiriensis* es la exposición, tanto en su nortitud como estitud. En

algunos casos existen variaciones de comportamiento relacionadas con la clase diamétrica, la altura de los árboles, el tipo de suelo y el contenido de nitrógeno. Algunas especies como *Lacistema aggregatum* presentan además un efecto positivo frente al pH. Por otro lado, *Hieronyma* vel sp. nov es la única especie que presenta un efecto positivo frente a suelos limosos.

Para el grupo dos, presentan un efecto positivo frente a texturas franco arcillosas las especies: *Schefflera tipuanica*, *Anthurium grande*, *Cyathea delgadii*, *Ocotea* cf. *albida*, *Faramea candelabrum*, *Philodendron kroemeri*, *Tapirira guianensis*, *Gordonia fruticosa*, *Ilex hippocrateoides*, *Psychotria argentinensis* y *Schefflera herzogii*, mientras que *Myrcia fallax* y *Persea* vel sp. nov., presentan un efecto positivo frente a suelos arcillosos.

En el grupo tres, la pendiente en su nortitud es el factor ambiental que afecta de forma positiva a *Cedrela odorata*, *Acalypha macrostachya*, *Ficus trigona*, *Miconia minutiflora*, *Pleurothyrium* cf. *trianae* y en menor grado, *Inga marginata* y *Sorocea guilleminiana*, de las cuales algunas especies presentan relación positiva en suelos limosos. *Croton rusbyi*, *Rudgea tomentosa* y *Sloanea* sp. presentan afinidad con la materia orgánica. A su vez, *Miconia* cf. *cyanocarpa*, *Myrcia sylvatica*, *Mendoncia* cf. *Glabra*, son especies que se relacionan con suelos nitrogenados, *Vismia pozuzoensis*, *Urera baccifera*, *Rollinia boliviana*, *Prestonia leco*, *Ocotea corymbosa* y *Besleria* sp. presentan efectos positivos frente a elevaciones entre los 1935 m y en algunas especies mencionadas anteriormente en suelos franco arcillosos y/o arenosos.

En el grupo cuatro, presentan influencia de forma positiva los suelos franco arcillosos y/o arenosos sobre las especies *Gomidesia lindeniana*, *Miconia* cf. *pilgeriana*, *Alchornea anamariae*, *Hedyosmum* cf. *racemosum*, *Helicostylis tomentosa*, *Miconia cordata*, *Cecropia angustifolia*, *Cyathea* cf. *caracasana*, *Euterpesp.*, *Alsophila erinacea*, *Begonia parviflora*, *Coussarea paniculata*, *Ficus subandina*, *Miconia cyanocarpa*, *Piper percostatum* y variaciones relacionadas con algunas clases diamétricas, altimétricas y la exposición en su estitud. En relación a la conductividad eléctrica están más influenciadas de forma positiva *Elaeagia mariae*, *Faramea bangii*, *Celastrus* cf. *liebmannii*, *Nectandra acutifolia*, *Ocotea* sp.5, *Prunus integrifolia* y *Rauvolfia sprucei*. Para *Miconia* cf. *dichotoma* y *Hebanthe occidentalis* es importante los valores de pH=5 y en algunas condiciones diamétricas ambas especies presentan relaciones positivas frente a suelos franco arcillosos.

RECOMENDACIONES

Es necesario realizar estudios con diseños y metodologías adecuadas, para cuantificar la riqueza y abundancia de lianas en los bosques montanos en general, ya que constituyen un elemento importante que aporta en el incremento de la diversidad y la configuración de la estructura del bosque como se observó en los resultados de este trabajo (ver Romero-saltos 1999 y Nabe-Nielsen 2001).

El efecto de la topografía por si sola no explica la alta diversidad de esta formación, por lo que es necesario enlazar estudios que consideren otras variables ambientales y bióticas, por ejemplo: las condiciones microclimáticas, los efectos de disturbios naturales y antropogénicos, los mecanismos y patrones de dispersión y en si la dinámica de poblaciones (regeneración, crecimiento, mortalidad y competencia) de las especies que caracterizan a cada situación topográfica.

Los factores que pueden ser muy variables cuando se trata de la topografía y su efecto en la comunidad vegetal son la pendiente y la exposición; por lo que sería muy interesante plantear un diseño de muestreo donde se considere evaluar todas sus posibles variaciones, a lo largo del gradiente topográfico.

Se debe empezar a generar estudios con mayor profundidad sobre los patrones de distribución y rareza de especies de los bosques montanos, debido a que esta información es valiosa para priorizar áreas de investigación, conservación y manejo de recursos (ver Pitman *et al.* 2001).

Es necesario realizar estudios estacionales en el comportamiento de especies generalistas que aparentemente contribuyen al desarrollo de otras especies, esto nos daría a entender como el desarrollo de especie ecológicamente importantes que están presentes en esta región, además esto ayudaría a comprender de mejor manera como es la dinámica del bosque y así proponer planes de manejo y su conservación.

Los bosques montanos son muy importantes en la biodiversidad de Bolivia ya que representan alta riqueza y diversidad florística, por lo que es importante continuar con inventarios ecológicos y de

esta forma proporcionar información que confirme la necesidad de conservación y posibilidades de manejo de estos bosques.

Efectuar estudios para determinar la importancia de la topografía en los bosques de montanos, debido a que tiene una relación directa con el régimen hídrico y suelo.

Aparentemente, la topografía y otros factores físicos influyen en el establecimiento de las especies. Sin embargo, se tendría que incluir el análisis de variables como su capacidad reproductiva, tasa de crecimiento, tamaño final de cada especie, además de realizar un monitoreo a largo plazo para evaluar las fluctuaciones de las mismas (Romero-Saltos *et al.* 2001).

BIBLIOGRAFÍA

Adriyanov, B. 2010. Aportación del análisis canónico de correspondencias al análisis textual.

Buenos Aires. 1-47 p.

Aguirre, L.F., L. Lens, R. van Damme & E. Matthysen. 2003. Consistency and variation in the bat assemblages inhabiting two forest islands within a neotropical savanna in Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*(19):367-374.

Antezana, A. 2007. Composición florística y estructura del bosque subandino pluvial de Yungas en dos rangos altitudinales en el Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba, Bolivia. Tesis para licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 96 p.

Araujo-Murakami, A. & R. Seidel. 2003. Diversidad de especies leñosas con DAP \geq 2.5 cm. En la zona del Río Quendeque, PN-ANMI Madidi. II Reunión Nacional de Investigación Forestal “Hacia el manejo forestal sostenible: Logros y estrategias para la investigación forestal en Bolivia”. Presentation & poster, abstract. pp. 3.

Araujo-Murakami, A., P. M. Jørgensen, C. Maldonado & N. Paniagua-Zambrana. 2005. Composición florística y estructura del bosque de ceja de monte en Yungas, sector de Tambo Quemado-Pelechuco, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40(3):325-338.

- Audrey, A. Grez Javier A. Simonetti Ramiro O. Bustamante. Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile; patrones y procesos a diferentes escalas. Editorial Universitaria, 1ª ed. 232 pag.
- Bascopé, F. 2004. Estructura y composición de la flora en parcelas permanentes de un bosque montano húmedo en el Parque Nacional Madidi, La Paz – Bolivia. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Forestal. Universidad Autónoma Gabriel Rene Moreno, Santa Cruz. 59 p.
- Basnet, K. 1990. Studies of ecological and geological factors controlling the pattern of Tabonuco forest in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Ph. D. Disertation, Rutgers Univ., New Brunswick, New Yersey.50 p.
- Basnet, K. 1992. Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest in Puerto Rico. *Biotropica*24:31–42.
- Beck, S.G. & E. Garcia. 1991. Flora y vegetación en los diferentes pisos altitudinales. En: E. Forno & M. Baudoin (eds.). Historia natural de un Valle de los Andes: La Paz. Instituto de Ecología-UMSA, La Paz. 487 p.
- Beck, S. G., T. J. Killeen & E. García E. 1993. Vegetación de Bolivia. pp. 6-24. En: T. J. Killeen, E. García E., S. G. Beck (eds.). Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, Edit. Quipus, La Paz.
- Beck, S.,E. García & F. Zenteno. 2003. Plan de Manejo Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Documento botánica. En CARE-Bolivia (editor). Madidi de Bolivia, mágico, único y nuestro. CD Rom. CARE-Bolivia. La Paz.
- Bellingham, P.J. & E.V.J. Tanner. 2000. The Influence of Topography on Tree Growth, Mortality, and Recruitment in a Tropical Montane Forest.*Biotropica* 32(3): 378–384.
- Boissieu, D. Lilienfeld M. & Pauquet S. 2005. Diagnóstico del parque nacional y área natural de manejo integrado Cotapata, ed. ParksWatch-Bolivia. 66p.
- Boissieu, D. 2004. Corredor biológico Amboró-Madidi, identificación de necesidades para el manejo de las áreas protegidas, Arboussols. 15 p.
- Bussmann, R. 2005. Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso. Facultad de Ciencias Biológicas, UNMSM. Perú. *biol.* 12(2): 203–216
- Brown, A.D. & M. Kappelle. 2001. Introducción a los bosques tropicales nublados del neotrópico: una síntesis regional. Pp. 25–40. En Kappelle, M. y A. D.Brown (eds.) Bosques

- Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia. Costa Rica. 698 p.
- Bruijnzeel, L. A. & L. S. Hamilton 2000. Decision time for cloud forests. UNESCO, Paris. 39 p.
- Buckman, H., N. Brady. 1966. Naturaleza y propiedades de los suelos. Trad. del inglés por Salorde. Barcelona, México, Editorial UTEHA. p. 9, 159; 266-271, 379-381.
- Cabrera, H. 2004. Composición florística y estructura de la vegetación de un bosque montano húmedo en la región central del Área Natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz–Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés. La Paz. 72 p.
- Cabrera-Condarco, H. 2005. Diversidad florística de un bosque montano en los Andes tropicales del noreste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40(3): 380-395.
- Canqui, F. 2006. Estudio de la composición florística y estructura de un bosque montano pluvial en dos rangos altitudinales de las serranías de Peñalito-Noreste de Apolo, Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agronómica. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 122 p.
- Carrasco, J.L. & M.A. Hernán. 1993. Estadística multivariante en las ciencias de la vida: Fundamentos, métodos y aplicación. Centro de Investigación Bioestadística CIBEST. Edit. Ciencia 3, S.L., Madrid. 338 p.
- Chao, A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, (11): 265-270
- Chapi, N. 2008. Composición florística, biomasa y carbono de un bosque montano pluvial, sudoeste de Apolo, Región Madidi. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agronómica. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. Bolivia. 186 p.
- Christopher, P. C. Richard, A. Salomón & L. Suzanne. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* (12): 553-566
- Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn. 1995. Moss diversity of the tropical Andes. Pp. 335–346. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn. *Biodiversity and Conservation Proceedings of the Neotropical Montane Forest Symposium*. The New York Botanical Garden. 702 p.

- Clark, D. B. & D. A. Clark. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 321-331.
- Clark, D., P. Michael & Clark D. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*.80(8): 2662–2675
- Clark, D. A., D. B. Clark, M. Sandoval & M. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms, *Ecology* 76(25)81–2594.
- Clark, D. B., D. A. Clark, & J. M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86:101–112.
- Clinebell, R.R., O. L. Phillips, A. H. Gentry, N. Stark & H. Zuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90.
- Coblentz, D. & P.L. Keating. 2008. Topographic controls on the distribution of tree islands in the high Andes of south-western Ecuador. *Journal of Biogeography* (3):52-85.
- Condit, R., R. P. Hubbell, J. V. Lafrankie R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster & P. S. Ashton. 1996. Species – area and species – individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50 – ha plots. *Journal of Ecology* 84: 549–562.
- Condit, R., N. Pitman, E. G. Leigh, J. Chave, J. Terborgh, R. B. Foster, P. Nuñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. C. Muller-Landau, E. Losos & S. P. Hubbell. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295:666-669.
- Cornejo, M. 2008. Diversidad, estructura y distribución de especies leñosas de un bosque montano pluvial, comunidad Santo Domingo (Prov. Franz Tamayo-La Paz). Tesis para licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 63 p.
- Cortez, J. C. & G. A. Islebe. 2005. Influencia de los factores ambientales en la distribución de especies arbóreas en las selvas del sureste de México. *Biología Tropical*. Vol. 53 (1-2): 110-133
- Colwell R. K. & J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 345: 101-118.
- Dale, V. H., ed. 2003. *Ecological modeling for resource management*. Springer-Verlag, New York.

- Dallmeier, F. 1992. Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment and inventory of permanent plots. MAB Digest 11. UNESCO, Paris. 72 p.
- Debouck, D. G. & Libreros, D. 1995. Neotropical montano forest: a fragile home of genetic resources of wild relatives of New World crops. Pp. 561-577. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero, J. L. Lutey. (eds.) Biodiversity and Conservation of Neotropical Montano Forest. New York Botanical Garden.
- Defives, G. 2010. Análisis de tablas de disimilitudes representación geométrica de la población. Revista Economía 1:1-14
- Denslow, J. S. 1995. Disturbance and Diversity in tropical rain forests: the density effect. Ecological Application 5(4): 962-968.
- Duque, A., J. Sánchez, M. Cavelier, J. F. Duivenvoorden, P. Miranña, J. Miranña & A. Matapi. 2001. Relación Bosque ambiente en el medio Caqueta Amazonia Colombiana. pp: 120-129. En Duivenvoorden J. F., H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto & R. Valencia (eds). Evaluación de Recursos Vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. Comisión Europea Investigación Desarrollo Tecnológico y Desarrollo. INCO-DC Ámsterdam.
- Duque, A. J. M. Sánchez, J. Cavelier & J.F. Duivenvoorden. 2002. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. Journal of Tropical Ecology. 18:499-525.
- Lawrence, E. 2003. Henderson's Dictionary of Biological Terms. Akal S.A. Twelfth, Madrid. 687 p.
- Escalante, A. 2011. Efecto de la pendiente en la estructura de un bosque montano pluvial, en el noreste del área natural de manejo integrado Apolobamba. Tesis para licenciatura en Ingeniería Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 87 p.
- Feinsinger, P. 2004. El diseño de Estudios de Campo para la Conservación de la Biodiversidad. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra. 242 p.
- Finegan, B. 1992. Bases Ecológicas para la Silvicultura. En: V Curso Intensivo Internacional de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropicales CATIE. 170 p.

- Flores, J., 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* 37(1): 23-48.
- Fonseca, W., F. Federico & J.M. Rey. 2009. Modelos para estimar la biomasa de especies nativas en plantaciones y bosques secundarios en la zona Caribe de Costa Rica, España. *BOSQUE* 30 (1): 36-47.
- Foster, R. & A. Gentry. 1991. Región de Apolo: middle elevation wet forest (Calabatea). pp. 27-31. En: Parker, T. & B. Bailey (eds.) *A biological assessment of the Alto Madidi Region and adjacent áreas of northwest Bolivia May 18 June 15, 1990. Rapid assessment program.* Conservation International, Washington D. C.
- Fuentes, A. 2005. Una introducción a la vegetación de la región del Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 1-31.
- Galán de Mera A., J. Garcia, A. Probanza & J. Vicente. 1995. Análisis multivariante de las comunidades terófitas pioneras de la provincia de Cádiz –España. Universidad San Pablo-CEU. Área de Biología Vegetal (Botánica), Madrid. *Orsis* 11: 141-153.
- Gale, N. 2000. The Relationship between Canopy Gaps and Topography in a Western Ecuadorian Rain Forest. *Biotropica* 32(4a): 653-661.
- García, A. 1992. *Estadística aplicada: Conceptos básicos.* Universidad Nacional de Educación a Distancia, Madrid. 256 p.
- García, E., F.S. Zenteno, S. Beck & N. Nagashiro. 2004. Identificación y caracterización de especies de uso forestal del área natural de manejo integrado nacional de Apolobamba. Estudio de usos y potencialidades para un manejo racional de recursos vegetales. (La Paz-Bolivia). *Molhispania-Araucaria*. Informe técnico N°1, La Paz. 58 p.
- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the orogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:557-593.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34
- Gentry, A.H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. pp. 103-126. En: Churchill, S., H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.) *Biodiversity*

- and Conservation of Neotropical Montane Forest. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Gotelli, N.J. & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379–391.
- Grubb, P. 1974. Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains: New facts and new perspective. pp. 13-46. En: J. R. Flenley (ed.). *Altitudinal Zonation in Malaysia*. Trans. 3rd Aberdeen-Hull Symp.on Malaysian Ecology. Univ. Hall, Dept.Geogr., Miscell. Ser. 16.
- Guariguata, M. R. 1990. Landslide disturbances and forest regeneration in upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology* 78:814-832.
- Halffter, G. & E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? Pp. 3–24. En: G. Halffter G. (Comp). *La diversidad biológica de Iberoamérica I*, Acta Zoológica Volumen Especial, CYTED-D. Instituto de Ecología, Secretaria de Desarrollo Social, México. Ed. Graphos. Veracruz, México. 389 p.
- Halffter, G. & C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. Pp 5-18. En: Halffter, G., J.Soberón, P. Koleff & a. Melic (eds.). *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. M3m-MonoGráficoías Tercer milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza.
- Haug, L. J. Lempe, J. Homeier, M. Weib, S. Setaro, F. Oberwinkler & I. Kottke. 2004. *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae) forms mycorrhizas with Glomeromycota and with a member of the *Hymenoscyphus ericae* aggregate in the organic soil of a neotropical mountain rain forest. *Canadian Journal of Botany* 82(3): 340-356.
- Holland, S.M. 2008. Non-metric multidimensional scaling (MDS). Department of Geology, University of Georgia, Athens, GA. USA. 7 p.
- Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. pp: 25-41. En S. Sutton L., t. C. Whitmore & A. C. Chadwick (eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific, Palo Alto, California.

- Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1990. Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. pp 522-541. En: Gentry, A. H. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, Nueva Haven y Londres.
- Hueck, K. 1978. Los Bosques de Sudamérica, Ecología, composición e importancia económica. Sociedad Alemana de Cooperativa Técnica. Ltda. (GTZ), Eschborn. 476 p.
- Ibisch, P., L. & G. Mérida. 2003. Biodiversidad: La riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación. Ministerio de Desarrollo Sostenible, Editorial FAN, Santa Cruz, Bolivia. 638 p.
- Jacquemyn, H., J. Butaye & M. Hermy. 2003. Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *ECOGRAPHY* (26): 768–776
- Jha, C.S. & J.S. Singh. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Tropical Ecology* (8):253-263
- Jolliffe, I. T. 2002. Principal component analysis. Springer-Verlag, New York.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. TerBraak & O. F. R. van Tongeren. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press.
- Josse, C., G. Navarro, F. Encarnación, A. Tovar, P. Commer, W. Ferreira, F. Rodriguez, J. Saito, J. Sanjurjo, J. Dyson, E. Rubin de Celis, R. Zárate, J. Chang, M. Ahuite, C. Vargas, F. Paredes, W. Castro, J. Maco & F. Reátegui. 2007. Sistemas Ecológicos de la Cuenca Amazónica de Perú y Bolivia. Clasificación y mapeo. NatureServe. Arlington, Virginia. 94 p.
- Kappelle, M. & A. Brown. 2001. Bosques nublados del neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica. 704 p.
- Kent, M. & P. Coker. 1992. Vegetation description and analysis. A Practical approach. Great Britain, Florida. 355 p.
- Kessler, M. 2000. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* (10): 1897–1921.
- Kessler, M. 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* (149): 181–193.
- Kessler, M. 2000. Altitudinal zonation of andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography* (27):275-282

- Kessler, M. 2001. Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions* 7: 61–77.
- Kessler, M. & S. Beck. 2001. Bolivia. pp. 581-622. En: Kappelle M. & A.D. Brown. (eds.). *Bosques Nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia.
- Kessler, M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*(29):1159–1165.
- Killen, T., E. García & S. Beck. 1993. *Guía de árboles de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia – Missouri Botanical Garden, Edit. Quipus, La Paz. 958 p.
- Killen, T., Siles T., Soria L. & Correa L. 2005. Estratificación de vegetación y cambio de uso de suelo en los yungas y Alto Beni de La Paz. *Ecología en Bolivia*. 40(3): 32 – 69.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas: posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido*. Instituto de Silvicultura de la Universidad de Göttingen GTZ. Eschborn. 335 p.
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *FunctEcol* 16:545–556
- Lehnert, M. 2001. *Revisión der BaumfarneBoliviens die FamilienCyatheaceae and Dicksoniaceae*. DiplomarbeitVorgeleitetausneustradt in Holstein angefertigtim. Albrecht-von-Haller-Institut-fürPflanzenwissenschaften,AbteilungSystematischeBotanik, an der BiologischenFakultät der Georg-August-UniversitätZuGöttingen. 133 p.
- Leigh, E. G. Jr., P. Davidar, C. W. Dick, J.P. Puyravaud, J. Terborgh, H. ter Steege & S.J. Wrigley. 2004. Why Do Some Tropicall Forests Have So Many Species of Trees?. *Biotropica* 36 (4): 447-473.
- Lieberman, M., D. Lieberman G. S. Hartshorn & R. Peralta.1985.Small-scale altitudinal variation in lowland wet forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Loza, I. 2008. *Relación entre la composición florística con factores edáficos en un bosque montano pluviestacional húmedo (Parque Nacional Madidi La Paz - Bolivia)*. Tesis para licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 86 p.

- Lozano, P., Kùppers M. & Bussmann.2007. Influencia de los bosques montanos como regeneradores de áreas antrópicas perturbadas. *Arnaldoa*. (14):111-122
- Macía, M., K. Ruokolainen, H. Tuomisto, J. Quisbert & V. Cala. 2007. Congruence between floristic patterns of trees and lianas in a southwest Amazonian rain forest. *Ecography*
- Macia, M. J. 2008. Woody plants diversity, floristic composition and land use history in the Amazonian rain forests of Madidi National Park, Bolivia. *Biodiversity and Conservation*.
- Magurran, A. 1991. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedra, Barcelona. 54-70 pp.
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell publishing. Oxford.265 p.
- Matteucci, D.C. & A. Colma.1982.*Metodologías para el estudio de la vegetación*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos.Washington D.C. 168 p.
- McCune, B., J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 284 p.
- MDSP-SNAP. Ministerio de desarrollo sostenible y planificación servicio Nacional de áreas protegidas. 2001. Ministerio de desarrollo sostenible y planificación servicio Nacional de áreas protegidas 2da edición, 2001. Editado por Servicio nacional de áreas protegidas. La Paz-Bolivia. 218 p.
- Melina, C., P. Van Damme, B. Arévalo & D. Claros. 2003 Análisis de correspondencia canónica vs. regresión múltiple: ¿pueden mostrar diferencias entre hidroecorregiones?. *Bol. Ecol.* 13: 55 – 64
- Miranda, F. 2005. *Diversidad alfa, beta y distribución vertical de epífitas vasculares en dos rangos altitudinales de un bosque yungueño pluvial submontano en el ANMI Apolobamba*. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 74 p.
- Mirkka, M. Jones, B. Szyska & M. Kessler. 2010. Microhabitat partitioning promotes plant diversity in a tropical montane forest, *Global Ecol. Biogeogr.*
- Montes de Oca, I. 1989. *Geo Gráficoía y recursos naturales de Bolivia*. Academia Nacional de Ciencias, La Paz.
- Moraes, M. & E. Beck. 1992. *Diversidad Florística de Bolivia*. Pp. 73-111. En: Marconi M. (Ed.). *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia*. Centro de datos para la Conservación.

- Moran, R. C. 2009. Géneros Neotropicales de Helechos y Licófitas una guía para estudiantes. Organización para Estudios Tropicales (OET 09-18), San Jose. 452 p.
- Morin, P. J. 1999. Community ecology. Blackwell Science, Inc. Malden, Massachusetts.
- Mostacedo, B. & T.S. Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR), Santa Cruz. 82 p.
- Moya, L. A. 2011. Diversidad y distribución de las especies leñosas en cinco parcelas permanentes de un bosque montano pluvial de Yungas (Parque Nacional-Madidi, Bolivia). Tesis para licenciatura en Ingeniería Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 129 p.
- Müller, R., S. Beck & R. Lara. 2002. Vegetación potencial de los bosques de Yungas en Bolivia, basado en datos climáticos. *Ecología en Bolivia* 37 (2):5-14.
- Nabe-Nielsen J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a Neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17:1-19.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas. Pp 41-91 En: *Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes acuáticos*. Edit. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz
- Navarro, G. & W. Ferreira. 2004. Zonas de vegetación potencial de Bolivia: una base para el análisis de vacíos de conservación. *Ecología en Bolivia* 15:1-40.
- Navarro, G. & W. Ferreira. 2009. Biogeografía y Mapa Biogeográfico de Bolivia, pp. 23 – 29. En: *vmabcc-biodiversity international, Libro Rojo de Parientes Silvestres de Cultivos de Bolivia*. Plural editores, La Paz. 344 p.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la Vegetación de Bolivia. Edit. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz. 684 p.
- Nicolas, M.J., A. Esteve, J. Palazón y J. Hernández. 2004. Modelo sobre las preferencias de hábitat a escala local de *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters en una población del límite septentrional de su área de distribución, España. *Anales de Biología* 26: 157-167.
- Odum, E. 1972. *Ecología*. México, México: Interamericano. 70p.

- Oldeman, R.A.A. 1990. Dynamics in tropical rain forests. In L. B. Holm-Nielsen, I. C. Nielsen, and H. Baslev (Eds.). Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity, pp. 3–21. Academic Press, London, England.
- Pauquet, S. 2005. Diagnóstico del parque nacional y área natural de manejo integrado Madidi, Publ. Parks Watch-Bolivia. 89 p.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian amazon. *Biotropica* 35(4): 450-461
- Phillips, O.L. & J.S. Miller. 2002. Global patterns of plants diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis. 319 p.
- Quisbert, J. & M. J. Macía. 2005. Estudio comparativo de la composición florística y estructura del bosque de tierra firme en dos sitios de tierras bajas de Madidi. *Ecología en Bolivia* 40(3): 339-364.
- Rees, M., R. Condit, M. Crawley, S. Pacala & D. Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics *Science* 293:650-655.
- Richards, P.W. 1998. The tropical rain forest: an ecological study. 2º edición. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 7-46.
- Ribera, M. 2008. El Norte de La Paz e la Línea de Fuego, Observatorio Ambiental de Lidera. Ed. Eloisa Molina. La Paz – Bolivia. 141 p.
- Rockwood, L. L. 2006. Introduction to population ecology. Wiley-Blackwell. Malden, Massachusetts.
- Ruokolainen, K. & H. Tuomisto. 1998. Vegetación natural de la zona de Iquitos. pp 253 – 303, En R. Kalliolla & S. F. Paitan (ed.). Geología y estudio amazónico. Estudio integrado en la zona de Iquitos Peru.
- Rollet, B. 1980. Organización. Pp. 127-162. En: Ecosistemas de los Bosques Tropicales. Informe sobre el estado de conocimiento preparado por UNESCO/PNUMA/FAO. Investigaciones sobre los recursos naturales XIV. Madrid.
- Romero-Saltos, H., R. Valencia & M. J. Macias. 2001. Patrones de diversidad y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuni y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonía ecuatoriana. Pp. 131–162. En: Duivenvoorden J.F., H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto, & R. Valencia. (eds.). Evaluación de Recursos No Maderables

- en la Amazonía Noroccidental. IBED, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, Amsterdam. 485 p.
- Rondon, Y. & Petreire M. 2007. Environmental factors predicting fish community structure in two neotropical rivers in Brazil, *Neotropical Ichthyology* 5(1): 61-68
- Schlegel, B., Gayoso, J. & J. Guerra. 2001. Manual de Procedimientos para Inventarios de Carbono en los Ecosistemas Forestales. Universidad Austral de Chile. Proyecto FONDEF D98I1076. Valdivia, Chile. 15 p
- Serrano, P. 2003. Estructura y composición de bosques montanos subtropicales y sus implicaciones para la conservación y el manejo de los recursos forestales en la serranía del Ñao, Bolivia. Tesis para Magister Scientiae, Turrialba. 110 p.
- Smith, B. & J.B. Wilson. 1996. A consumer's guide to evenness measures. *Oikos* 76: 70-82.
- Stadmüller, T. 1997. Los Bosques Nublados Tropicales: distribución, características ecológicas e Importancia hidrológica. Pp. 47-54. En: Liberman M. & C. Baid (eds.) Desarrollo Sostenible de Ecosistemas de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en los Andes. UNU/PL-480-LIDEMA. Instituto de Ecología. UMSA. La Paz. Bolivia. 383 p.
- Stadmüller, T. 1987. Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo. Centro científico tropical de investigación y enseñanza (CATIE). Costa Rica, 85 p.
- Stern, M. J. 1995. Vegetation Recovery on Earthquake-Triggered Landslide sites in the Ecuadorian Andes. Pp. 207-220. En Churchill, S. P., H. Baslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.). Biodiversity and conservation of neotropical montane forest. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* 140:893-911
- Steyermark, J. A., P. F. Berry, K. Yatskierych & B. K. Holst. 2001. Flora of the Venezuelan Guayana. Missouri Botanical Garden. Press., St. Louis.
- Svenning, J. C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87:55-65.
- Sugg, D. 1996. Measuring Biodiversity. State University of New York at Geneseo. Consultada el 15 de octubre de 2009. Disponible en: http://darwin.sci.geneseo.edu/~sugg/Classes/Ecology/Lectures/Lecture_22.htm
- Smith, B. & J.B. Wilson. 1996: A consumer's guide to evenness measures. *Oikos* 76: 70-82.

- Takyu, M., S.I. Aiba & K. Kitayama, 2002. Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 159:35-49.
- Terrádez, M. 2009. Análisis de componentes principales Proyecto e-Math Financiado por la Secretaría de Estado de Educación y Universidades (MECD). 48 p.
- Thiers, O. & Gerding. 2007. Variabilidad topográfica y edáfica en bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en el suroeste de Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 201-211.
- Ticona, E. 2008. Estructura y composición florística del bosque húmedo pluvial subandino de Yungas del sector noreste de Apolo, PN-ANMI Madidi, La Paz, Bolivia. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agronómica. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. Bolivia. 127 p.
- Tórrez, V. 2008. Estructura y patrones de diversidad vegetal leñosas en relación a la topografía y variables edáficas sector de bosque seco semidecidual subandino (rio San Juan, Parque Nacional Madidi, Bolivia). Tesis para licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 96 p.
- Valencia, R., R. B. Foster, F. Villa, R. Condit, J. C. Svenning, C. Hernández, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magárd & H. Balslev. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in Eastern Ecuador *Journal of Ecology* 92: 214-229.
- Valerio, J. & C. Salas. 2001. Selección de Prácticas Silviculturales para Bosques Tropicales Manual Técnico. 2º Edición. Bolfor, Cobija. 77 p.
- Vallejo-Joyas, M., Londoño-Vega A.C. López-Camacho R., Galeano G. Álvarez-Dávila E. y Devia-Álvarez W. 2005. Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia. 310 p. (Serie: Métodos para estudios ecológicos a largo plazo; No. 1).
- Vandermeer, J. H. y D. E. Goldberg. 2003. Population ecology: first principles. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

- Vasquez, J., P. Camus & F. Ojeda. 1998. Diversidad, estructura y funcionamiento de ecosistemas costeros rocosos del norte de Chile, Coquimbo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71:479-499
- Vasquez, Á. 2008. Biodiversidad. Métodos de medición al nivel de especies. Labanyequé, Perú. 46-96 p.
- Veblen, T. 1986. Age and size structure of subalpine forests in the Colorado Front Range. *Bull. Torrey Bot. Club* 113:225-240.
- Veblen, T. 1992. Regeneration dynamics. pp. 152-187. En: Glenn-Lewin, D. C., R. K. Peet & T.T. Veblen (eds.). *Plant succession: theory and prediction*, Chapman & Hall, New York, Nueva York.
- Verhoef, H. A. & P. J. Morin. 2010. *Community ecology: processes, models, and applications*. Oxford University Press.
- Wadsworth, F. H. 2000. *Producción Forestal para América Tropical*. Departamento de Agricultura de los EE.UU. (USDA) Servicio Forestal, Manual de Agricultura. 568 p.
- Weaver, P. 2010. Forest structure and composition in the lower montane rain forest of the Luquillo mountains, Puerto Rico, *Interciencia*, vol. 35(9): 640-646
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. En Moreno, 2001, *Métodos para medir la biodiversidad*. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Hidalgo, México. 80 pp.
- Wright, I. J., Reich, P.B. & Westoby. 2004. The worldwide leaf economic spectrum. *Nature* 428: 821-827
- Zenner, E. K. & D. E. Hibbs. 2000. A new method for modelling the heterogeneity of forest structure. *Forest Ecology and Management* 129:75-87

Web:

- http://www.mobot.org/MOBOT/Research/madidi/field_reports/field_report_keara_pata/keara_pata.shtml
- <http://www.parkswatch.org/parkprofile.php?l=spa&country=bol&park=mdnp>
- http://www.mobot.org/MOBOT/Research/madidi/field_reports/field_report_fuertecillo/Fieldreport_Fuertecillo_Spanish
- http://satelite.cptec.inpe.br/acervo/goes_anteriores.jsp
- <http://www.joss.ucar.edu/pacs/bolivia/>

http://www.icb.uncu.edu.ar/upload/eco2010_t15.pdf

<http://ordination.okstate.edu/envvar.htm> : Environmental variables in constrained ordination (e.e. CCA, RDA, DCCA)

<http://www.xlstat.com/es/productos-soluciones/caracteristica/analisis-de-redundancia-rda.html>

ANEXOS

ANEXO 1

Correlations de Pearson

		pH disolve	Electric conductivit	Total Nitrogen	Organic material	Sand	Silt	Clay	Altitud	Nort_e xp	Est_ex p	Nort_p end
pH disol	Pearson	1	.707**	-.608*	-.537*	0.436	-.607*	-.283	-.283	0.436	-.607*	-.283
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)		0.005	0.021	0.048	0.119	0.021	0.327	0.327	0.119	0.021	0.327
	N	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
Electric conductivity	Pearson	.707**	1	-.172	0.045	0.502	-.438	-.479	.707**	0.502	-.438	-.479
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0.005		0.557	0.878	0.067	0.118	0.083	0.005	0.067	0.118	0.083
	N	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
Total Nitrogen	Pearson	-.608*	-.172	1	.638*	-.018	0.316	-.179	-.608*	-.018	0.316	-.179
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0.021	0.557		0.014	0.95	0.27	0.54	0.021	0.95	0.27	0.54
	N	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
Organic material	Pearson	-.537*	0.045	.638*	1	-.039	0.29	-.109	-.537*	-.039	0.29	-.109
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0.048	0.878	0.014		0.894	0.314	0.71	0.048	0.894	0.314	0.71
	N	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
	Sig. (2-tailed)	0.119	0.067	0.95	0.894		0	0	0		0	0
	N	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
Silt	Pearson	-.607*	-.438	0.316	0.29	-.870**	1	.683**	.683**	-.438	-.396	0.218
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0.021	0.118	0.27	0.314	0		0.007	0.007	0.118	0.161	0.453
	N	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
Clay	Pearson	-.283	-.479	-.179	-.109	-.944**	.683**	1		-.479	-.376	-.11
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0.327	0.083	0.54	0.71	0	0.007		-.283	0.083	0.185	0.709
	N	18	18	18	18	18	18	18	0.327	18	18	18
Altitud	Pearson	.884**	0.045	-.246	-.238	-.041	0.292	-.108	1	0.045	.949**	-.015
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0	0.878	0.397	0.414	0.89	0.312	0.712		0.878	0	0.958
	N	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
Nort_exp	Pearson	.847**	0.271	0.468	-.148	-.039	0.29	-.109	18	1	.947**	0.072
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0	0.349	0.091	0.614	0.894	0.314	0.71	.847**		0	0.806
	N	18	18	18	18	18	18	18	0	18	18	18
Est_exp	Pearson	-.792**	.919**	-.239	.606*	-.018	0.218	-.11	18	.919**	1	0.404
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0.001	0	0.41	0.022	0.951	0.453	0.709	-.792**	0		0.152
	N	18	18	18	18	18	18	18	0.001	18	18	18
Nort_pond	Pearson	0.137	.819**	-.149	0.472	0.413	-.396	-.376	18	.819**	-.108	1
	Correlation											
	Sig. (2-tailed)	0.64	0	0.61	0.089	0.142	0.161	0.185	0.137	0	0.712	

N	18	18	18	18	18	18	18	0.64	18	18	18
---	----	----	----	----	----	----	----	------	----	----	----

** . Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed).

Anexo 2

Grupo 1

Especies	rank	abundance	proportion	accumfreq
<i>Coussarea paniculata</i>	1	55	91	9.1
<i>Hedyosmum cf.racemosum</i>	2	49	81	17.2
<i>Piper percostatum</i>	3	43	71	24.3
<i>Alchornea glandulosa</i>	4	27	45	28.8
<i>Nectandra acutifolia</i>	5	21	35	32.2
<i>Piper buchtienii</i>	6	17	28	35
<i>Ocotea aciphylla</i>	7	15	25	37.5
<i>Mollinedia lanceolata</i>	8	13	21	39.7
<i>Beilschmiedia tovaensis</i>	9	12	20	41.7
<i>Miconia cf.barbeyana</i>	10	12	20	43.6

Grupo 2

Especies	rank	abundance	proportion	accumfreq
<i>Piper percostatum</i>	1	110	92	9.2
<i>Coussarea paniculata</i>	2	88	73	16.5
<i>Protium aff.montanum</i>	3	72	60	22.5
<i>Hedyosmumcf.racemosum</i>	4	58	48	27.3
<i>Myrcia aff. bracteata</i>	5	38	32	30.5
<i>Rudgea tomentosa</i>	6	33	27	33.2
<i>Myrcia paivae</i>	7	32	27	35.9
<i>Mollinedia lanceolata</i>	8	27	22	38.1
<i>Ocotea aciphylla</i>	9	25	21	40.2
<i>Beilschmiedia tovaensis</i>	10	24	20	42.2

Grupo 3

Especies	rank	abundance	proportion	accumfreq
<i>Graffenriedaemarginata</i>	1	86	60	6
<i>Hedyosmum cf.racemosum</i>	2	59	41	10.1
<i>Ocotea cf. albida</i>	3	52	36	13.8
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	4	34	24	16.2
<i>Rudgea tomentosa</i>	5	33	23	18.5
<i>Miconia elongata</i>	6	31	22	20.6

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Souroubea fragilis</i>	7	30	21	22.7
<i>Clusia elongata</i>	8	27	19	24.6
<i>Alchornea triplinervia</i> var. <i>boliviana</i>	9	26	18	26.4
<i>Protium</i> aff. <i>montanum</i>	10	25	17	28.2

Grupo 4

Especies	rank	abundance	proportion	accumfreq
<i>Hedyosmum</i> cf. <i>racemosum</i>	1	154	67	6.7
<i>Myrsine</i> cf. <i>coriácea</i>	2	152	66	13.3
<i>Alchornea triplinervia</i> var. <i>boliviana</i>	3	142	62	19.4
<i>Ilex hippocrateoides</i>	4	111	48	24.3
<i>Ladenbergia bullata</i>	5	89	39	28.1
<i>Elaeagia mariae</i>	6	65	28	30.9
<i>Myrcia mollis</i>	7	64	28	33.7
<i>Dicksonia sellowiana</i>	8	60	26	36.3
<i>Ternstroemia subserrata</i>	9	48	21	38.4
<i>Clusia elongata</i>	10	35	15	39.9

Anexo 3

GRUPO 1

Especies	den rel	dom rel	frec rel	IVIs
Euph	4.62809917	2.03260915	3.125	3.26190277
Moni	4.1322314	3.11317115	3.125	3.45680085
Cyat	3.80165289	3.66283584	3.125	3.52982958
Myrt	3.30578512	4.69487944	3.125	3.70855485
Chlo	8.09917355	2.64080002	3.125	4.62165786
Pipe	10.2479339	2.45575629	1.563	4.75539672
Mela	10.5785124	4.19295266	3.125	5.96548835
Mora	3.14049587	11.9714142	3.125	6.07897002
Rubi	16.5289256	6.85636079	3.125	8.83676214
Laur	16.0330579	42.1252847	3.125	20.4277808

GRUPO 2

Especies	den rel	dom rel	frec rel	IVIs
Chlo	5.32889259	1.08688618	2.02020202	2.8119936
Meli	0.33305579	7.56293862	2.02020202	3.30539881
Phyl	1.99833472	6.31561017	2.02020202	3.44471564
Mela	5.91174022	2.31938118	3.03030303	3.75380814

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

Mora	3.24729392	7.02580534	3.03030303	4.43446743
Pipe	10.3247294	2.94208513	2.02020202	5.09567218
Myrt	10.990841	3.74797894	3.03030303	5.92304098
Burs	6.74437968	10.0636779	3.03030303	6.61278689
Rubi	15.1540383	6.68324769	3.03030303	8.28919634
Laur	13.1557036	25.7260441	3.03030303	13.9706836

GRUPO 3

Especies	den rel	dom rel	frec rel	IVIs
Anac	2.51748252	2.66364126	2.75229358	2.64447245
Aral	2.51748252	3.36580237	2.75229358	2.87852615
Podo	0.41958042	7.66000005	1.83486239	3.30481429
Clus	5.38461538	3.12698715	2.75229358	3.75463204
Euph	4.12587413	4.42815593	2.75229358	3.76877454
Mora	3.00699301	7.39298607	2.75229358	4.38409088
Rubi	7.55244755	3.53870479	2.75229358	4.61448198
Myrt	8.11188811	3.12068724	2.75229358	4.66162298
Mela	14.6153846	11.0775474	2.75229358	9.48174186
Laur	11.6783217	17.2265995	2.75229358	10.5524049

GRUPO 4

Especies	den rel	dom rel	frec rel	IVIs
Clus	4.81770833	2.76945652	3.06748466	3.55154984
Chlo	6.85763889	1.87810962	3.06748466	3.93441106
Cyat	3.90625	5.87429541	2.45398773	4.07817771
Myrt	5.59895833	4.26260518	3.6809816	4.5141817
Prim	8.07291667	3.10963782	3.6809816	4.95451203
Aqui	6.25	6.49607285	2.45398773	5.06668686
Euph	7.20486111	5.02028423	3.6809816	5.30204231
Mela	9.765625	3.9593759	3.6809816	5.80199417
Rubi	12.6736111	7.65260221	3.6809816	8.0023983
Laur	10.15625	24.4907445	3.6809816	12.775992

Anexo 4

GRUPO 1

Especies	den rel	dom rel	frec rel	IVIs
Prot aff.mon	1.32231405	3.3062203	1.4084507	2.01232835
Elae mari	1.48760331	3.26227555	1.4084507	2.05277652

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

Ficu guia	0.16528926	6.02390289	0.70422535	2.29780583
Alch glan	4.46280992	2.01968285	1.4084507	2.63031449
Pipe perc	7.10743802	2.24445098	0.70422535	3.35203812
Nect acut	3.47107438	5.4888662	1.4084507	3.45613043
Aiou VEL	0.49586777	9.69804126	1.4084507	3.86745325
Cous pani	9.09090909	1.27120993	1.4084507	3.92352324
Hedy cf.race	8.09917355	2.64080002	1.4084507	4.04947476
Beil tova	1.98347107	12.3928556	1.4084507	5.26159245

GRUPO2

Especies	den rel	dom rel	frec rel	IVIs
Pers subc	0.08326395	5.06279082	0.46948357	1.87184611
Hedy cf.race	4.82930891	0.90673647	0.46948357	2.06850965
Hypt arbo	0.41631973	5.21062829	0.93896714	2.18863839
Ocot acip	2.08159867	4.87215639	0.93896714	2.6309074
Cedr odor	0.24979184	7.53004402	0.46948357	2.74977314
Hier VEL	1.74854288	5.9643008	0.93896714	2.88393694
Cous pani	7.32722731	1.6351204	0.46948357	3.14394376
Beil tova	1.99833472	6.73914088	1.4084507	3.38197544
Pipe perc	9.15903414	2.10523277	0.46948357	3.91125016
Prot aff.mon	5.99500416	9.5755418	1.4084507	5.65966556

GRUPO 3

Especies	den rel	dom rel	frec rel	IVIs
Gord frut	0.97902098	2.76969701	0.78431373	1.51101057
Ficu trig	0.06993007	4.33326827	0.39215686	1.59845173
Guat glau	1.53846154	2.32108008	1.17647059	1.67867074
Prot aff.mon	1.74825175	2.55447066	0.78431373	1.69567871
Chei cogn	2.37762238	2.66981696	0.39215686	1.81319873
Beil tova	1.53846154	3.59934592	0.78431373	1.97404039
Hedy cf.race	4.12587413	1.70636366	0.78431373	2.20551717
Ocot cf.albi	3.63636364	3.69328277	0.78431373	2.70465338
Podo inge	0.41958042	7.66000005	0.78431373	2.9546314
Gráfico emar	6.01398601	4.14345109	0.78431373	3.64725028

GRUPO 4

Especies	den rel	dom rel	frec rel	IVIs
----------	---------	---------	----------	------

Elae mari	2.82118056	1.28430384	1.41242938	1.83930459
Myrc moll	2.77777778	1.95537284	0.84745763	1.86020275
Lade bull	3.86284722	3.17043489	0.84745763	2.62691325
Dick sell	2.60416667	6.19791502	0.56497175	3.12235115
Hedy cf.race	6.68402778	1.83153703	1.1299435	3.21516944
Alch trib	6.16319444	2.93263165	0.56497175	3.22026595
Myrs cf.cori	6.59722222	2.5379746	0.56497175	3.23338952
Ocot acip	1.38888889	7.85807572	0.84745763	3.36480741
Beil tova	1.12847222	8.15588467	1.1299435	3.47143347
Ilex hipp	4.81770833	5.26203007	0.84745763	3.64239868

Anexo 5.

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	32.39	13.54
Proportion Explained	0.324	0.1353
Cumulative Proportion	0.324	0.4592
λ	0.57	

b)

Especies	CCA1	CCA2
Alch_tri	0.258416	-0.7541559
Cous_pan	-1.872878	-0.0114674
Gomi_lin	0.225523	-0.3125074
Laci_agg	0.371715	-1.1472039
Mico_sp1	0.251411	-0.1488312
Mico_sp2	-0.462044	0.1232707
Myrc_aff1	0.062113	-0.0150207
Myrc_aff2	0.251577	-0.3673792
Myrc_aff3	0.062113	-0.0150207
Myrc_fen	0.24397	-0.1795341
Myro_bal	0.395348	-2.0748443
Pipe_cf1	-2.008258	0.0310231
Pipe_cf2	0.062113	-0.0150207
Pipe_cf3	0.062113	-0.0150207
Tapi_gui	0.243878	-1.1385608
Urer_bac	-0.452417	0.2094905

Anexo 6.

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	0.397	0.3152
Proportion explained	0.44	0.3509
Cumulative proportion	0.742	1.6567

b)

λ	0.8463	
Especie	CCA1	CCA2
Bath_cf	-0.42882	-0.56794
Clus	0.240429	-0.9424
Clus_lec	1.228797	0.265179
Cyat	-0.02132	-0.75141
Diog_bol	0.01199	0.083263
Elae_klo	-0.43896	-0.65218
Gomi_lin	0.854058	-0.12443
Heba_occ	-0.44365	-0.73758
Ile_hip	1.013548	0.242196
Lade_cf	-0.4288	-0.63929
Meli_cf1	0.083865	0.084703
Meli_cf2	-0.1362	0.059747
Mico_sp3	-0.32784	0.216555
Mico_cf1	-0.19108	0.116611
Mico_cf2	-0.18574	0.106861
Mico_cf3	-0.32237	0.15554
Mico_cf4	-0.43106	-0.57059
Mico_cf5	-0.01331	-0.86572
Mico_cf6	-0.10182	-0.09036
Myrc_fal	1.35766	0.152375
Myrc_pai	-0.34882	0.419272
Ocot_sp1	-0.00358	0.077886
Ocot_sp2	0.344787	0.133652
Ocot_sp3	-0.07547	0.258546
Ocot_sp4	-0.19294	0.149231
Ocot_sp5	0.630319	-0.70429
Pali_gra	0.89023	0.130141
Psyc	0.379664	-0.6426
Psyc_arg	-0.37046	0.312633
Ruag	0.337841	-0.96178
Symp_are	0.631634	-0.59735
Symp_bog	-0.1362	0.059747
Symp_map	-0.1362	0.059747
Vism_poz	0.829564	0.122186

Anexo 7

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	25.056	17.927
Proportion explained	0.4045	0.3398

Cumulative proportion	0.6485	1.4917
λ	0.42983	

b)

Especie	CCA1	CCA2
Euge_fei	-0.59241	-0.38603
Eupl_VEL	-0.91228	-0.5891
Ile_agg	0.748764	-0.64383
Laci_agg	0.776636	-0.7979
Neea_map	-0.89228	-0.58317
Pleu_cf	-0.28852	-0.53201
Pout_his	-0.95753	-0.51429

Anexo 8

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	25.117	18.561
Proportion explained	0.40347	0.39392
Cumulative proportion	0.63553	1.55101
λ	0.43678	

b)

Especie	CCA1	CCA2
Beil_tov	0.38777	0.383806
Elae_klo	0.363491	0.223347
Endl_pan	0.478846	-0.30244
Eupl_VEL	0.350195	-0.23592
Lade_cf	0.157026	-0.19416
Neea_map	0.434488	-0.1454
Pout_his	0.342538	-0.24991
Vism_gla	0.189944	0.465657
Wein_ova	-0.23042	-0.10086

Anexo 9

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	39.403	23.573
Proportion explained	0.62952	0.47999
Cumulative proportion	1.02352	2.28988
λ	0.62975	

b)

Especie	CCA1	CCA2
Podo_ing	0.607982	-0.08296

Pout_his	0.402531	-0.02623
Wein_ova	-0.1687	-0.54649

Anexo 10

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	61.787	15.542
Proportion explained	0.6178	0.15547
Cumulative proportion	1.39104	2.57063
λ	0.77329	

b)

Especie	CCA1	CCA2
Mend_cf1	-0.0017	0.001088
Mend_cf2	-0.03271	-0.23525
Symp_map	-0.03271	-0.23525
Wein_ova	0.614916	-0.01579

Anexo 11

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	48.704	23.555
Proportion explained	0.4875	0.2351
Cumulative proportion	1.2101	2.37911
λ	0.72259	

b)

Especie	CCA1	CCA2	CCA3
Arra_pea	0.378841	-0.05237	-0.00248
Bani_Ban	0.696806	-0.10596	-0.01058
Crit_bol	-0.40964	-1.43616	-0.21148
Cyat_las	0.30484	-0.01141	-0.16531
Dalb_fru	0.547176	-0.08074	-0.00677
Diog_bol	-0.15596	0.022588	0.516677
Hass_flo	-0.13119	0.222594	-0.10335
Hill_par	0.774111	-0.08566	-0.16029
Mend_cf1	0.337525	-0.01882	0.007811
Mend_cf2	-0.02997	0.016531	0.007939
Pout_cai	-0.11602	0.219335	-0.74379
Prun_ple	-0.39158	-1.14538	0.010799
Sola_aph	1.760271	-0.23766	0.032047
Tern_asy	0.181727	0.146902	-0.35971
Tetr_sty	0.378841	-0.05237	-0.00248

Anexo 12

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	39.374	15.590
Proportion explained	0.238	0.156
Cumulative proportion	0.632	1.544
λ	0.54963	

b)

Especies	CCA1	CCA2
Bath_cf	-0.31934	-0.42297
Chry_web	-0.38181	-0.11238
Clus_elo	1.266361	0.370073
Clus_lec	1.42061	0.420504
Cupa_cin	-0.02285	-0.23966
Cyat_car1	-0.33178	-0.60191
Cyat_car2	-0.13335	-0.41443
Dend_arb	-0.10877	-0.2351
Dend_mem	-0.36831	-0.03657
Ile_hip	1.204763	0.371964
Lade_car	0.043592	0.022578
Mico_ban	-0.09891	-0.32301
Mico_cf1	-0.29067	0.357578
Mico_cf2	-0.16773	0.00854
Mico_cf3	-0.32717	0.012263
Mico_cf4	-0.28559	-0.58947
Mico_cf5	0.130361	-0.53577
Mico_cf6	-0.07024	-0.16736
Myrc_fal	1.304044	0.354572
Neea_map	-0.37735	-0.41186
Pali_gra	1.136187	0.306148
Pout_his	-0.39568	-0.54587
Sola_ros	-0.07205	-0.34549

Anexo 13

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	34.506	23.807
Proportion explained	0.3474	0.2373
Cumulative proportion	0.7521	1.6295
λ	0.583	

b)

Especies	CCA1	CCA2
Beja_aes	1.165068	-0.33964
Clus	0.779572	-0.22504
Cupa_VEL	-0.23619	-0.2824
Dend_mem	-0.68215	-1.59821
Gomi_lin	0.789823	-0.14045
Ile_agg	1.239803	-0.27044
Laci_agg	1.432492	-0.37201
Myrc_fal	0.760518	-0.15056
Pout_his	-0.31508	0.080601

Anexo 14

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	31.451	24.486
Proportion explained	0.314	0.245
Cumulative proportion	0.021	0.036
λ	0.559	

b)

Especie	CCA1	CCA2
Beil_tov	0.325755	-0.23044
Cocc_mol	-0.20118	-0.12522
Ficu_gui	-0.24006	-0.01023
Hier_obl	-0.66929	-0.42542
Pipe_cf1	-0.00056	0.003437
Pipe_cf2	-0.00056	0.003437
Pipe_cf3	-0.20118	-0.12522
Pleu_poe	-0.20118	-0.12522
Pout_his	0.287304	-0.32102
Voch_gig	-0.20118	-0.12522

Anexo 15

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	34.836	30.310
Proportion explained	0.348	0.303
Cumulative proportion	0.026	0.047
λ	0.651	

b)

Specie	CCA1	CCA2
Neea_map	0.29835	0.361604
Ocot_cor	0.064134	0.130337
Pres_lec	0.51571	-0.206539
Rauv_spr	0.064134	0.130337
Voch_gig	0.006194	-0.208088

Anexo 16

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	34.245	28.502
Proportion explained	0.343	0.284
Cumulative proportion	0.052	0.096
λ	0.627	

b)

Especie	CCA1	CCA2
Aiou_VEL	-0.1197	0.034791
Cedr_odo	0.176959	0.410829
Hyp_t_arb	0.009168	0.435941
Neea_map	0.037995	-0.03967
Pers_sub	-0.05527	0.235366
Podo_ing	-0.06987	-0.04728

Anexo 17

a)

Importance of components	CCA1	CCA2
Eigenvalue	34.462	22.203
Proportion explained	0.463	0.297
Cumulative proportion	0.032	0.052
λ	0.567	

b)

Especie	Abreviaciones	No
<i>Acalypha macrostachya</i>	Acal_mac	298
<i>Acalypha stenoloba</i>	Acal_ste	1
<i>Agonandra peruviana</i>	Agon_per	2
<i>Agouticarpa cf. curviflora</i>	Agou_cur	353
<i>Aiouea vel sp. nov.</i>	Aiou_VEL	239
<i>Aiphanes aculeata</i>	Aiph_acu	197
<i>Alchornea anamariae</i>	Alch_ana	141
<i>Alchornea glandulosa</i>	Alch_gla	354
<i>Alchornea triplinervia var. boliviana</i>	Alch_tri	70

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Allophylus cf. floribundus</i>	Allo_cf	220
<i>Allophylus floribundus</i>	Allo_flo	324
<i>Alsophila cf. erinacea</i>	Also_eri	203
<i>Ampelocera ruizii</i>	Ampe_rui	257
<i>Aniba cf. muca</i>	Anib_cf	95
<i>Aniba muca</i>	Anib_muc	100
<i>Anthurium grande</i>	Anth_gra	116
<i>Arrabidaea pearcei</i>	Arra_pea	3
<i>Axinaea sp.1</i>	Axin_sp1	85
<i>Baccharis sp.1</i>	Bacc_sp1	4
<i>Baccharis sp.2</i>	Bacc_sp2	184
<i>Baccharis sp.3</i>	Bacc_sp3	262
<i>Banisteriopsis sp.1</i>	Bani_sp1	5
<i>Bathysa cf. australis</i>	Bath_cf_au	210
<i>Begonia cf. parviflora</i>	Bego_cf_par	135
<i>Begonia parviflora</i>	Bego_par	201
<i>Beilschmiedia towarensis</i>	Beil_tov	355
<i>Bejaria aestuans</i>	Beja_aes	59
<i>Besleria sp.1</i>	Besl_sp1	252
<i>Blechnum ensiforme</i>	Blec_ens	356
<i>Bunchosia vel sp. nov.</i>	Bunc_VEL	6
<i>Calyptranthes aff. bipennis</i>	Caly_aff_bip	79
<i>Calyptranthes aff. simulata</i>	Caly_aff_sim	185
<i>Calyptranthes simulata</i>	Caly_sim	7
<i>Calyptranthes sp.1</i>	Caly_sp1	325
<i>Cariniana estrellensis</i>	Cari_est	8
<i>Caryocar dentatum</i>	Cary_den	182
<i>Casearia arborea</i>	Case_arb	285
<i>Casearia nigricolor</i>	Case_nig	263
<i>Cavendishia pubescens</i>	Cave_pub	60
<i>Cecropia angustifolia</i>	Cecr_ang	216
<i>Cecropia tacuna</i>	Cecr_tac	343
<i>Cedrela odorata</i>	Cedr_odo	299
<i>Celastrus cf. liebmannii</i>	Cela_cf_lie	156
<i>Celtis iguanaea</i>	Celt_igu	221
<i>Ceroxylon parvum</i>	Cero_par	264
<i>Cestrum sp.1</i>	Cest_sp1	326
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	Chei_cog	294
<i>Chionanthus pubescens</i>	Chio_pub	9
<i>Chrysochlamys weberbaueri</i>	Chry_web	320
<i>Cinchona asperifolia</i>	Cinc_asp	158
<i>Cinchona calisaya</i>	Cinc_cal	101

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Cinchona cf. pubescens</i>	Cinc_cf_pub	159
<i>Cinchona macrocalyx</i>	Cinc_mac	86
<i>Cinchona pubescens</i>	Cinc_pub	10
<i>Cinnamomum triplinerve</i>	Cinn_tri	45
<i>Clarisia biflora</i>	Clar_bif	212
<i>Clarisia racemosa</i>	Clar_rac	11
<i>Clethra cuneata</i>	Clet_cun	61
<i>Clethra elongata</i>	Clet_elo	357
<i>Clethra scabra</i>	Clet_sca	240
<i>Clusia sp.1</i>	Clus_sp	96
<i>Clusia elongata</i>	Clus_elo	125
<i>Clusia lechleri</i>	Clus_lec	62
<i>Clusia pachamamae</i>	Clus_pac	63
<i>Clusia trochiformis</i>	Clus_tro	170
<i>Coccoloba mollis</i>	Cocc_mol	313
<i>Cosmibuena grandiflora</i>	Cosm_gra	241
<i>Coussarea paniculata</i>	Cous_pan	205
<i>Critoniopsis boliviana</i>	Crit_bol	129
<i>Croton pilulifer</i>	Crot_pil	12
<i>Croton rusbyi</i>	Crot_rus	310
<i>Cryptocarya vel sp. nov.</i>	Cryp_VEL	311
<i>Cupania cinerea</i>	Cupa_cin	13
<i>Cupania vel sp. nov.</i>	Cupa_VEL	358
<i>Cyathea sp.1</i>	Cyat_sp1	327
<i>Cyathea caracasana</i>	Cyat_car	155
<i>Cyathea caracasana?</i>	Cyat_car2	124
<i>Cyathea cf. caracasana</i>	Cyat_cf_car	215
<i>Cyathea delgadii</i>	Cyat_del	117
<i>Cyathea lasiosora?</i>	Cyat_las	130
<i>Dalbergia frutescens</i>	Dalb_fru	291
<i>Dasyphyllum brasiliense</i>	Dasy_bra	14
<i>Dendropanax arboreus</i>	Dend_arb	46
<i>Dendropanax inaequalipedunculatus</i>	Dend_ina	359
<i>Dendropanax membranaceus</i>	Dend_mem	222
<i>Dicksonia sellowiana</i>	Dick_sel	193
<i>Dictyocaryum lamarckianum</i>	Dict_lam	151
<i>Diogenesia boliviana</i>	Diog_bol	64
<i>Disterigma ovatum</i>	Dist_ova	65
<i>Elaeagia klotzsch?</i>	Elae_klo	186
<i>Elaeagia mariae</i>	Elae_mar	172
<i>Endlicheria canescens</i>	Endl_can	71
<i>Endlicheria paniculata</i>	Endl_pan	306

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Endlicheria</i> sp.1	Endl_sp1	15
<i>Endlicheria szyszlowiczii</i>	Endl_szy	360
<i>Endlicheria</i> vel sp. nov.	Endl_VEL	223
<i>Eugenia</i> cf. <i>biflora</i>	Euge_cf_bif	16
<i>Eugenia</i> cf. <i>citrifolia</i>	Euge_cf_cit	242
<i>Eugenia</i> cf. <i>sericea</i>	Euge_cf_ser	17
<i>Eugenia feijoi</i>	Euge_fei	281
<i>Eugenia florida</i>	Euge_flo	317
<i>Eugenia ligustrina</i>	Euge_lig	18
<i>Eugenia tapacumensis</i>	Euge_tap	19
<i>Euplassa</i> vel sp. nov.	Eupl_VEL	361
<i>Euterpe</i> sp.1	Eute_sp1	219
Fabaceae	FABAC	266
<i>Faramea bangii</i>	Fara_ban	164
<i>Faramea candelabrum</i>	Fara_can	121
<i>Faramea</i> cf. <i>occidentalis</i>	Fara_cf_occ	20
<i>Ficus americana</i>	Ficu_ame	102
<i>Ficus americana</i> subsp. <i>guianensis</i>	Ficu_ame_sbsp	206
<i>Ficus citrifolia</i>	Ficu_cit	224
<i>Ficus cuatrecasiana</i>	Ficu_cua	307
<i>Ficus guianensis</i>	Ficu_gui	362
<i>Ficus mathewsii</i>	Ficu_mat	300
<i>Ficus maxima</i>	Ficu_max	328
<i>Ficus subandina</i>	Ficu_sub	202
<i>Ficus trigona</i>	Ficu_tri	296
<i>Forsteronia australis</i>	Fors_au	225
<i>Freziera lanata</i>	Frez_lan	51
<i>Geissanthus bangii</i>	Geis_ban	21
<i>Geonoma</i> sp.1	Geon_sp	194
<i>Gomidesia fenzliana</i>	Gomi_fen	196
<i>Gomidesia lindeniana</i>	Gomi_lin	154
<i>Gordonia fruticosa</i>	Gord_fru	111
<i>Graffenrieda conostegioides</i>	Graf_con	243
<i>Graffenrieda emarginata</i>	Graf_ema	128
<i>Guatteria glauca</i>	Guat_gla	169
<i>Guatteria lasiocalyx</i>	Guat_las	267
<i>Guatteria oblongifolia</i>	Guat_obl	103
<i>Hasseltia floribunda</i>	Hass_flo	22
<i>Hebanthe occidentalis</i>	Heba_occ	347
<i>Hedyosmum</i> cf. <i>racemosum</i>	Hedy_cf_rac	143
<i>Hedyosmum racemosum</i>	Hedy_rac	363
<i>Helicostylis tomentosa</i>	Heli_tom	165

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Helicostylis towarensis</i>	Heli_tov	140
<i>Hieronyma buchtienii</i>	Hier_buc	268
<i>Hieronyma cf. oblonga</i>	Hier_cf_obl	52
<i>Hieronyma moritziana</i>	Hier_mor	97
<i>Hieronyma oblonga</i>	Hier_obl	87
<i>Hieronyma vel sp. nov.</i>	Hier_VEL	352
<i>Hillia parasitica</i>	Hill_par	187
<i>Hippocratea volubilis</i>	Hipp_vol	258
<i>Hyptidendron arboreum</i>	Hyp_t_arb	308
<i>Ilex aff. goudotii</i>	Ilex_aff_gou	53
<i>Ilex aff. nervosa</i>	Ilex_aff_ner	244
<i>Ilex aggregata</i>	Ilex_agg	351
<i>Ilex hippocrateoides</i>	Ilex_hip	126
<i>Ilex nervosa</i>	Ilex_ner	68
<i>Inga cf. macrophylla</i>	Inga_cf_mac	226
<i>Inga fendleriana</i>	Inga_fen	23
<i>Inga marginata</i>	Inga_mar	152
<i>Inga sp.1</i>	Inga_sp1	287
<i>Inga striata</i>	Inga_str	364
<i>Inga vel sp. nov.</i>	Inga_VEL	88
<i>Lacistema aggregatum</i>	Laci_agg	290
<i>Ladenbergia bullata</i>	Lade_bul	76
<i>Ladenbergia carua</i>	Lade_car	245
<i>Ladenbergia cf. carua</i>	Lade_cf_car	54
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	Lade_obl	341
Lauraceae	LAURA	269
<i>Lissocarpa tetramera</i>	Liss_tet	246
<i>Machaerium acutifolium</i>	Mach_acu	24
<i>Machaerium pilosum</i>	Mach_pil	25
<i>Macrocarpaea bangiana</i>	Macr_ban	55
<i>Macrocarpaea cinchonifolia</i>	Macr_cin	153
<i>Marcgravia sp.1</i>	Marc_sp1	104
<i>Mauria heterophylla</i>	Maur_het	26
<i>Maytenus cardenasii</i>	Mayt_car	27
<i>Meliosma cf. herbertii</i>	Meli_cf_her	84
<i>Meliosma cf. solomonii</i>	Meli_cf_sol	75
<i>Mendoncia aspera</i>	Mend_asp	329
<i>Mendoncia cf. aspera</i>	Mend_cf_asp	365
<i>Mendoncia cf. glabra</i>	Mend_cf_gla	289
<i>Meriania sp.1</i>	Meri_sp1	188
<i>Meriania brittoniana</i>	Meri_bri	366
<i>Miconia sp.1</i>	Mico_sp1	105

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Miconia</i> sp.2	Mico_sp2	78
<i>Miconia</i> sp.3	Mico_sp3	106
<i>Miconia</i> sp.4	Mico_sp4	131
<i>Miconia</i> sp.5	Mico_sp5	367
<i>Miconia</i> sp.6	Mico_sp6	189
<i>Miconia bangii</i>	Mico_ban	89
<i>Miconia brittonii</i>	Mico_bri	98
<i>Miconia centrodesma</i>	Mico_cen	211
<i>Miconia</i> cf. <i>barbeyana</i>	Mico_cf_bar	238
<i>Miconia</i> cf. <i>cordata</i>	Mico_cf_cor	69
<i>Miconia</i> cf. <i>cyanocarpa</i>	Mico_cf_cya	302
<i>Miconia</i> cf. <i>dichotoma</i>	Mico_cf_dic	349
<i>Miconia</i> cf. <i>pilgeriana</i>	Mico_cf_pil	142
<i>Miconia</i> cf. <i>undata</i>	Mico_cf_und	163
<i>Miconia cordata</i>	Mico_cor	160
<i>Miconia cyanocarpa</i>	Mico_cya1	199
<i>Miconia cyanocarpa</i> var. <i>parvifolia</i>	Mico_cya_Var	183
<i>Miconia dichotoma</i>	Mico_dic	195
<i>Miconia dodecandra</i>	Mico_dod	368
<i>Miconia elongata</i>	Mico_elo	120
<i>Miconia lasiocalyx</i>	Mico_las	123
<i>Miconia micropetala</i>	Mico_mic	72
<i>Miconia micropetala?</i>	Mico_mic2	82
<i>Miconia minutiflora</i>	Mico_min	297
<i>Miconia molybdea</i>	Mico_mol	270
<i>Miconia pilgeriana</i>	Mico_pil	208
<i>Miconia punctata</i>	Mico_pun	369
<i>Miconia ruizii</i>	Mico_rui	174
<i>Miconia undata</i>	Mico_und	99
<i>Miconia</i> vel sp. nov.	Mico_VEL	271
<i>Mikania</i> sp.1	Mika_sp1	190
<i>Mikania</i> sp.2	Mika_sp2	175
<i>Mikania</i> sp.3	Mika_sp3	272
<i>Mikania</i> sp.4	Mika_sp4	247
<i>Mollinedia</i> aff. <i>ovata</i>	Moll_aff_ova	176
<i>Mollinedia lanceolata</i>	Moll_lan	344
<i>Mollinedia ovata</i>	Moll_ova	370
<i>Mollinedia repanda</i>	Moll_rep	304
<i>Myrcia</i> sp.1	Myrc_sp1	28
<i>Myrcia</i> aff. <i>bracteata</i>	Myrc_aff_bra	218
<i>Myrcia</i> aff. <i>fallax</i>	Myrc_aff_fal	107
<i>Myrcia</i> aff. <i>splendens</i>	Myrc_aff_spl	90

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Myrcia fallax</i>	Myrc_fal	138
<i>Myrcia fenziiana</i>	Myrc_fen	209
<i>Myrcia mollis</i>	Myrc_mol	133
<i>Myrcia paivae</i>	Myrc_pai	162
<i>Myrcia subglabra</i>	Myrc_sub	283
<i>Myrcia sylvatica</i>	Myrc_syl	303
<i>Myrciaria floribunda</i>	Myrc_flo	29
<i>Myriocarpa longipes</i>	Myri_lon	30
<i>Myroxylon balsamum</i>	Myro_bal	31
<i>Myrsine cf. coriacea</i>	Myrs_cf_cor	66
<i>Myrsine cf. latifolia</i>	Myrs_cf_lat	273
<i>Myrsine cf. resinosa</i>	Myrs_cf_resi	198
<i>Myrsine coriacea</i>	Myrs_cor	115
<i>Myrsine latifolia</i>	Myrs_lat	292
<i>Myrsine pellucida</i>	Myrs_pel	248
<i>Myrsine pellucida?</i>	Myrs_pel2	144
<i>Nectandra sp.1</i>	Nect_sp1	227
<i>Nectandra acutifolia</i>	Nect_acu	171
<i>Nectandra cf. acutifolia</i>	Nect_cf_acu	228
<i>Nectandra cf. cissiflora</i>	Nect_cf_cis	178
<i>Nectandra cf. sordida</i>	Nect_cf_sor	305
<i>Nectandra cissiflora</i>	Nect_cis	321
<i>Nectandra cuneatocordata</i>	Nect_cun	229
<i>Nectandra cuspidata</i>	Nect_cus	161
<i>Nectandra laurel</i>	Nect_lau	32
<i>Nectandra sordida</i>	Nect_sor	274
<i>Nectandra?</i>	Nect2	166
<i>Neea aff. divaricata</i>	Neea_aff_div	33
<i>Neea aff. mapirensis</i>	Neea_aff_map	230
<i>Neea cf. ovalifolia</i>	Neea_cf_ova	330
<i>Neea mapirensis</i>	Neea_map	331
<i>Notopleura?</i>	Noto2	91
<i>Ocotea sp.1</i>	Ocot_sp1	145
<i>Ocotea sp.2</i>	Ocot_sp2	34
<i>Ocotea sp.3</i>	Ocot_sp3	139
<i>Ocotea sp.4</i>	Ocot_sp4	371
<i>Ocotea sp.5</i>	Ocot_sp5	167
<i>Ocotea aciphylla</i>	Ocot_aci	372
<i>Ocotea aff. longifolia</i>	Ocot_aff_lon	332
<i>Ocotea aff. mandonii</i>	Ocot_aff_man	56
<i>Ocotea albida</i>	Ocot_alb	81
<i>Ocotea cernua</i>	Ocot_cer	345

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Ocotea cf. aciphylla</i>	Ocot_cf_aci	333
<i>Ocotea cf. albida</i>	Ocot_cf_alb	118
<i>Ocotea corymbosa</i>	Ocot_cor	253
<i>Ocotea floribunda</i>	Ocot_flo	350
<i>Ocotea jelskii</i>	Ocot_jel	92
<i>Ocotea longifolia</i>	Ocot_lon	334
<i>Ocotea myriantha</i>	Ocot_myr	108
<i>Oreopanax membranaceus</i>	Oreo_mem	259
<i>Oreopanax</i> vel sp. nov.	Oreo_VEL	316
<i>Ormosia coarctata</i>	Ormo_coa	275
<i>Palicourea cf. flavifolia</i>	Pali_cf_flav	35
<i>Palicourea grandiflora</i>	Pali_gra	249
<i>Palicourea microcarpa</i>	Pali_mic	335
<i>Panopsis pearcei</i>	Pano_pea	73
<i>Parinari cf. klugii</i>	Pari_cf_klu	237
<i>Parinari occidentalis</i>	Pari_occ	373
<i>Pentacalia</i> sp.1	Pent_sp1	336
<i>Pentacalia cf. oronocensis</i>	Pent_cf_oro	80
<i>Persea</i> sp.1	Pers_sp1	94
<i>Persea</i> aff. <i>subcordata</i>	Pers_aff_sub	231
<i>Persea caerulea</i>	Pers_cae	50
<i>Persea haenkeana</i>	Pers_hae	67
<i>Persea peruviana</i>	Pers_per	293
<i>Persea pseudofasciculata</i>	Pers_pse	119
<i>Persea subcordata</i>	Pers_sub	295
<i>Persea</i> vel sp. nov.	Pers_VEL	136
<i>Philodendron kroemeri</i>	Phil_kro	122
<i>Piper</i> sp.1	Pipe_sp1	276
<i>Piper bolivianum</i>	Pipe_bol	337
<i>Piper buchtienii</i>	Pipe_buc	213
<i>Piper</i> cf. <i>aduncum</i>	Pipe_cf_adu	232
<i>Piper</i> cf. <i>peltilimum</i>	Pipe_cf_pel	277
<i>Piper</i> cf. <i>pilirameum</i>	Pipe_cf_pil	233
<i>Piper heterophyllum</i>	Pipe_het	36
<i>Piper percostatum</i>	Pipe_per	204
<i>Piper propinquum</i>	Pipe_pro	338
<i>Piper trichorhachis</i>	Pipe_tri	109
<i>Pleurothyrium cf. trianae</i>	Pleu_cf	301
<i>Pleurothyrium poeppigii</i>	Pleu_poe	191
<i>Pleurothyrium trianae</i>	Pleu_tri	179
<i>Podocarpus ingensis</i>	Podo_ing	112
<i>Podocarpus oleifolius</i>	Podo_ole	278

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

<i>Pouteria caimito</i>	Pout_cai	250
<i>Pouteria hispida</i>	Pout_his	207
<i>Pouteria</i> vel sp. nov.	Pout_VEL	157
<i>Prestonia leco</i>	Pres_lec	254
<i>Protium</i> aff. <i>montanum</i>	Prot_aff_mon	374
<i>Protium meridionale</i>	Prot_mer	375
<i>Protium montanum</i>	Prot_mon	180
<i>Prunus</i> cf. <i>stipulata</i>	Prun_cf_sti	110
<i>Prunus integrifolia</i>	Prun_int	168
<i>Prunus pearcei</i>	Prun_pea	279
<i>Prunus pleiantha</i>	Prun_ple	148
<i>Prunus stipulata</i>	Prun_sti	339
<i>Prunus</i> vel sp. nov.	Prun_VEL	47
<i>Psammisia coarctata</i>	Psam_coa	137
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	Pseu_laev	37
<i>Pseudolmedia laevis</i>	Pseu_lae	286
<i>Psychotria</i> sp.1	Psyc_sp1	348
<i>Psychotria argentinensis</i>	Psyc_arg	114
<i>Psychotria buchtienii</i>	Psyc_buc	234
<i>Psychotria carthagenensis</i>	Psyc_car	284
<i>Psychotria reticulata</i>	Psyc_ret	83
<i>Rauvolfia sprucei</i>	Rauv_spr	251
<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>	Rhod_kun	376
<i>Rollinia boliviana</i>	Roll_bol	255
<i>Rollinia mucosa</i>	Roll_muc	38
<i>Roupala montana</i>	Roup_mon	314
<i>Ruagea</i> sp.1	Ruag_sp1	132
<i>Rudgea tomentosa</i>	Rudg_tom	315
<i>Saurauia spectabilis</i>	Saur_spe	322
<i>Schefflera herzogii</i>	Sche_her	114
<i>Schefflera tipuanica</i>	Sche_tip	127
<i>Securidaca diversifolia</i>	Secu_div	280
<i>Serjania lethalis</i>	Serj_let	318
<i>Siparuna aspera</i>	Sipa_asp	282
<i>Siparuna</i> cf. <i>aspera</i>	Sipa_cf_asp	192
<i>Siparuna tomentosa</i>	Sipa_tom	181
<i>Siphoneugena occidentalis</i>	Siph_occ	48
<i>Sloanea</i> sp.1	Sloa_sp1	312
<i>Sloanea</i> cf. <i>eichleri</i>	Sloa_cf_eic	377
<i>Sloanea</i> cf. <i>multiflora</i>	Sloa_cf_mul	93
<i>Sloanea eichleri</i>	Sloa_eic	319
<i>Solanum aphyodendron</i>	Sola_aph	340

<i>Solanum roseum</i>	Sola_ros	146
<i>Sorocea guilleminiana</i>	Soro_gui	288
<i>Souroubea fragilis</i>	Sour_fra	323
<i>Stylogyne ambigua</i>	Styl_amb	173
<i>Styrax</i> cf. <i>subargenteus</i>	Styr_cf_sub	39
<i>Styrax pentlandianus</i>	Styr_pen	378
<i>Symplocos arechea</i>	Symp_are	379
<i>Symplocos bogotensis</i>	Symp_bog	57
<i>Symplocos mapiriensis</i>	Symp_map	149
<i>Tapirira guianensis</i>	Tapi_gui	113
<i>Tassadia graziellae</i>	Tass_gra	235
<i>Ternstroemia asymmetrica</i>	Tern_asy	147
<i>Ternstroemia subserrata</i>	Tern_sub	74
<i>Ternstroemia</i> vel sp. nov.	Tern_VEL	40
<i>Tetrapterys styloptera</i>	Tetr_sty	261
<i>Thinouia mucronata</i>	Thin_muc	41
<i>Topobea multiflora</i>	Topo_mul	309
<i>Tournefortia bicolor</i>	Tour_bic	260
<i>Trichilia clausenii</i>	Tric_cla	42
<i>Trichilia elegans</i>	Tric_ele	49
<i>Trichilia pallida</i>	Tric_pal	43
<i>Urera baccifera</i>	Urer_bac	217
<i>Virola duckei</i>	Viro_duc	236
<i>Vismia glabra</i>	Vism_gla	346
<i>Vismia pozuzoensis</i>	Vism_poz	256
<i>Vochysia gigantea</i>	Voch_gig	342
<i>Weinmannia lechleriana</i>	Wein_lec	150
<i>Weinmannia ovata</i>	Wein_ova	77
<i>Weinmannia sorbifolia</i>	Wein_sor	58
<i>Zanthoxylum acuminatum</i>	Zant_acu	44

Anexo 18

Comparación de valores de riqueza y densidad de individuos con otros estudios realizados dentro de la región del Madidi a altitudes similares, en las cuales se emplearon parcelas temporales de 0.1 ha (excepto en Calabatea) y se registraron individuos con $DAP \geq 2.5$ cm. Los valores entre parentesis denotan los promedios.

Sitio	Altitud	Area		Especies	Individuos	Fuente
		muestreada	Familias			
Calabatea	1500-1550	0.05 ha	47	115	268	Phillips y Miller (2002)
Incahuara	1520-1560	0.1 ha	44	159	514	Phillips y Miller (2002)
			56	195		
Mamacona	1532-1609	1 ha	(29.5)	(60.6)	3131	Proyecto inventario florístico Madidi
Peñalitos	1700-2000	0.9	50	218	3598	Canqui (2006)
Wayrapata	1300-1500	0.5	67	292	2363	Antezana (2007)

			(43.6)	(123)	(472.6)	
			69	299	4190	
San Martín Santo domingo	1050-1600	1.5	(27.8)	(51.9)	(279.3)	Loza (2008)
	1400-1550	1 ha	(33.5)	(87.9)	(391.1)	Cornejo (2008)
			39	172	3636	
Fuertecillo	1900-2550	1 ha	(28.6)	(73.2)	(127)	Moya (2011)
	1701-2222				5540	
Fuertecillo		0.1 ha	73 (31)	377 (73)	(411)	Presente estudio

Anexo 19

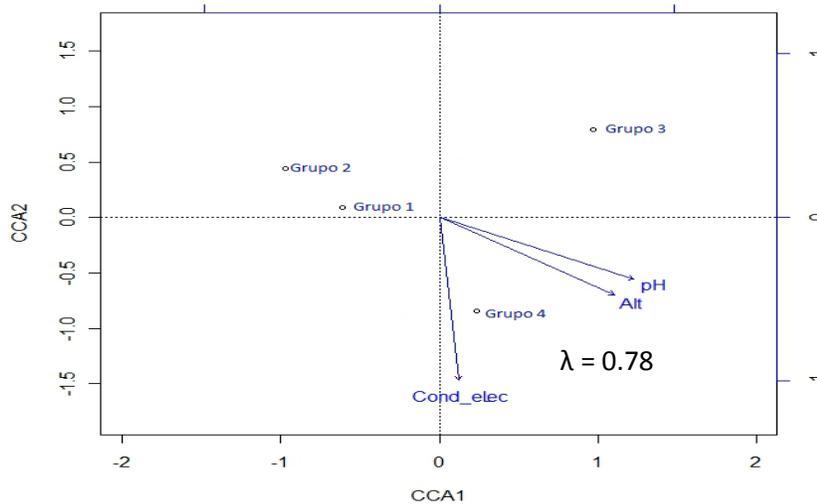


Gráfico 17. Análisis correspondencia canónica de los 4 grupos, de acuerdo a la categoría de la clase altimétrica “A = 1.4-5.9 m”. Alt = altitud, Cond_elec=Conductividad eléctrica y pH.

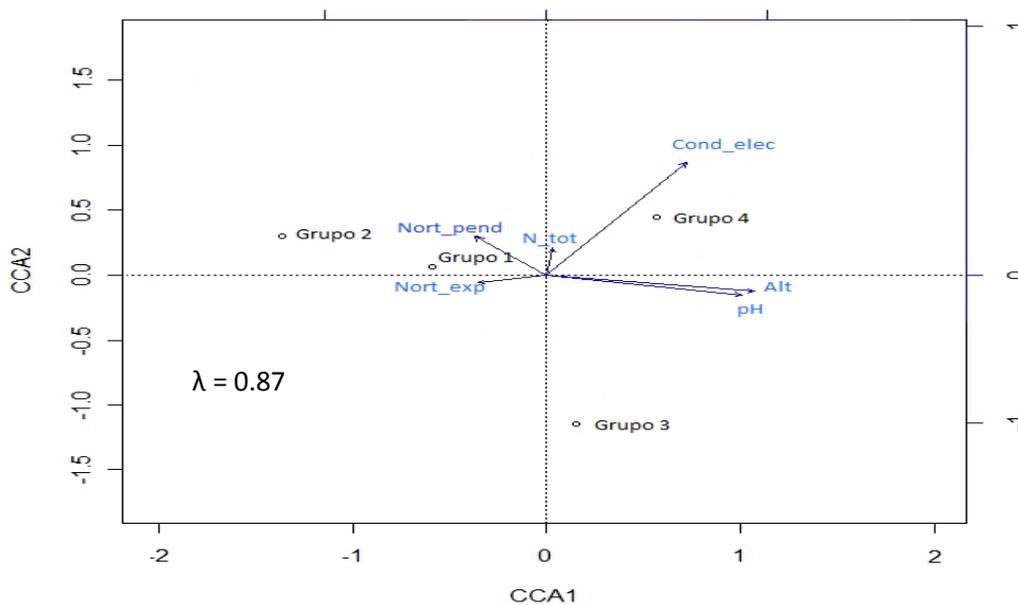


Gráfico 19. Análisis correspondencia canónica de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría “B = 6-11.9 m”. Alt = altitud, N_tot= Nitrogeno total Nort_pend= Nortitud pendiente, Nort_exp = Nortitud exposición y pH.

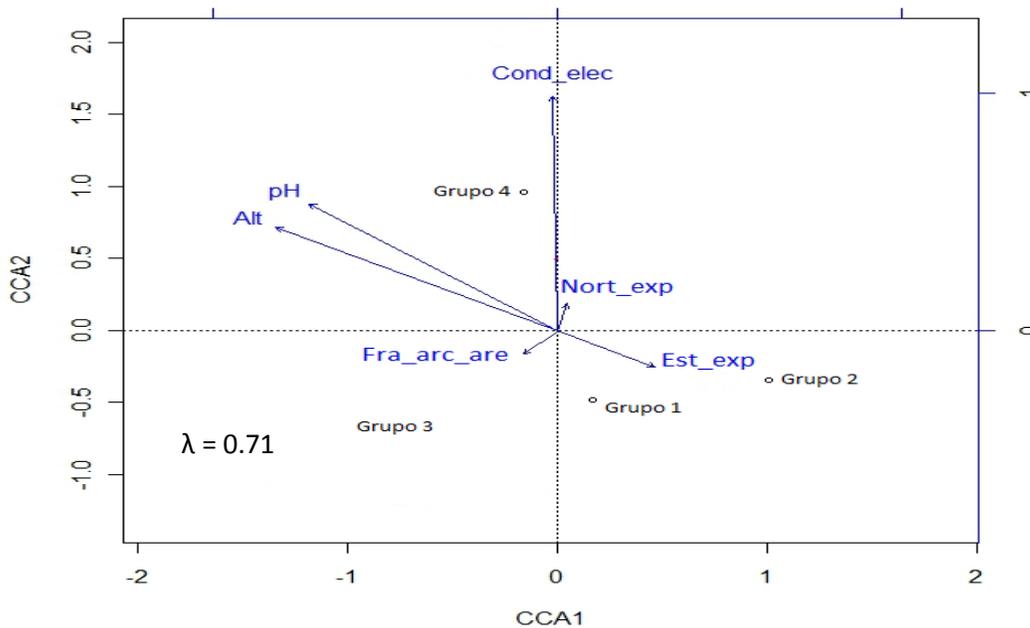


Gráfico 21. Análisis de correspondencia canónica de los 4 grupos, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría “C = 12-17.9 m”. Alt = altitud, Nort_exp= Nortitud exposición, Est_exp = Estitud exposición, Fra_arc_are = suelos que pueden ser franco arcillosos y/o arenosos, Cond_elec = Conductividad eléctrica y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría

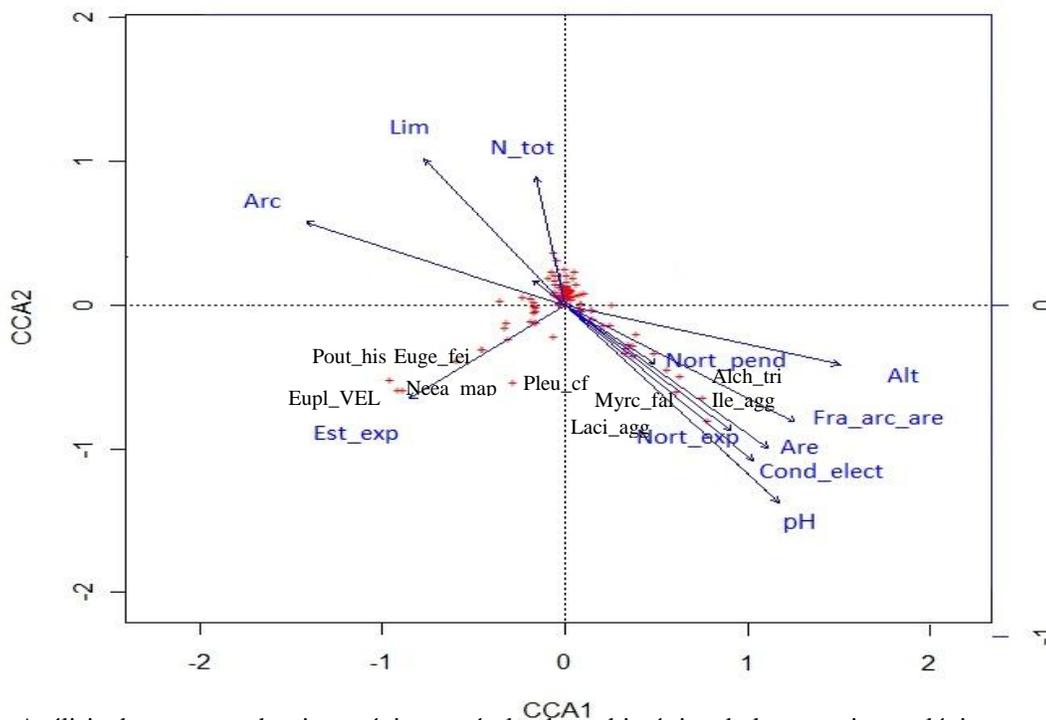


Gráfico 22. Análisis de correspondencia canónica según la clase altimétrica de las especies ecológicamente más importantes, de la categoría “C” por Bray curtis, definidas mediante el análisis de correspondencia canónica. Are=Arena, Lim= limo, Arc= Arcilla, N_tot=Nitrógeno total, Mat_org=Materia orgánica,

Est_exp= Estitud exposición, Nort_exp=Nortitud exposición, Nort_pend=Nortitud pendiente, Fra_arc= franco arcilloso, Fra_arc_are=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

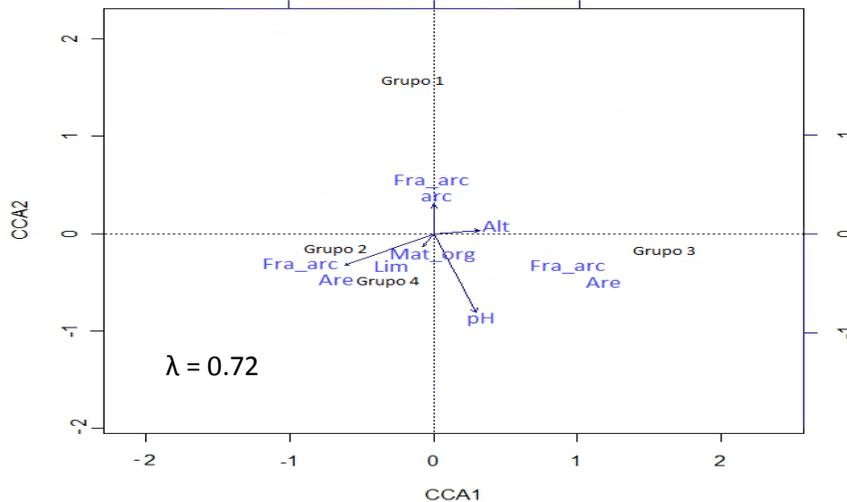


Gráfico 23. Análisis de correspondencia canónica de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría “D = 18-23.9 m”. Alt = altitud, Mar_org = materia orgánica, Fra_arc are = suelos que pueden ser franco arcillosos y/o arenosos, y pH.

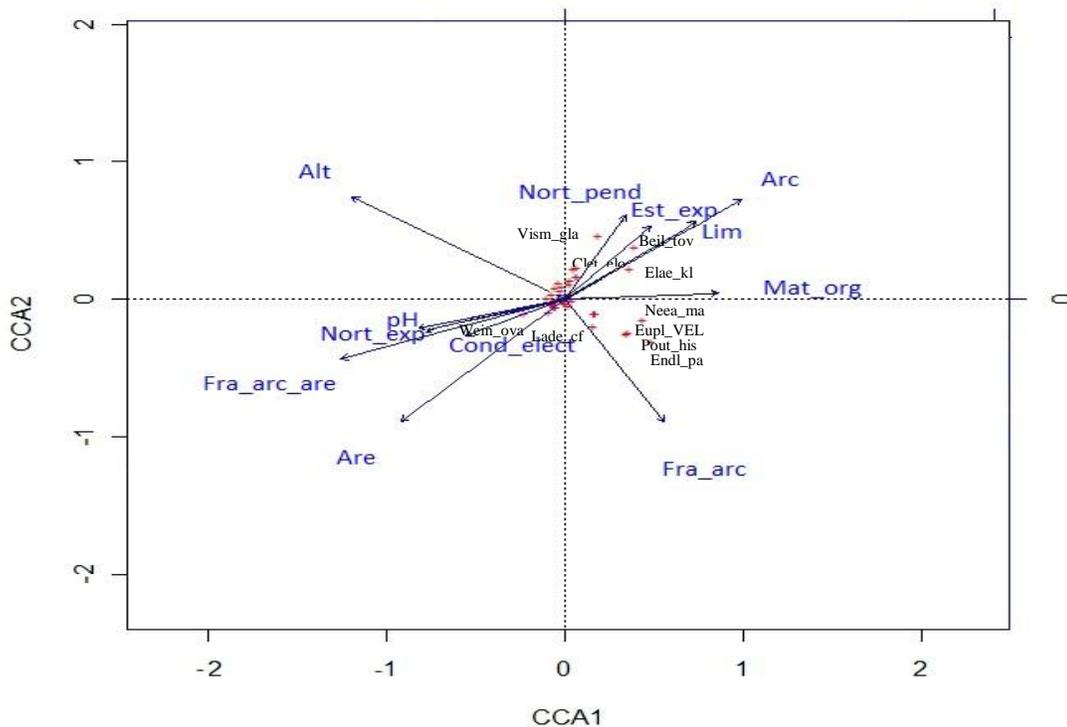


Gráfico 24. Análisis de correspondencia canónica (CCA) de las especies ecológicamente más importantes según la clase altimétrica, de la categoría “D” por Bray curtis. Are=Arena, Lim= limo, Arc= Arcilla, N_tot= Nitrógeno total, Mat_org= Materia orgánica, Est_exp= Estitud exposición, Nort_exp=Nortitud exposición,

Influencia de factores físicos sobre la estructura comunitaria del bosque montano húmedo

Nort_pend=Nortitud pendiente, Fra_arc= franco arcilloso, Fra_arc_are=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

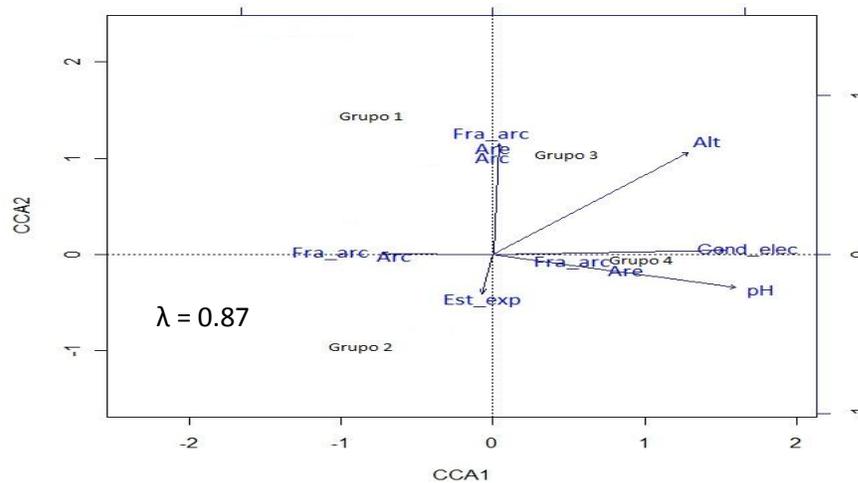


Gráfico 25. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría “E” = 24-29.9 m”. Alt = altitud, Fra_arc are = suelos que pueden ser franco arcillosos y/o arenosos, Arc = suelo arcilloso, Are = suelo arenoso Cond_elec = conductividad eléctrica, Est_exp = estitud exposición y pH.

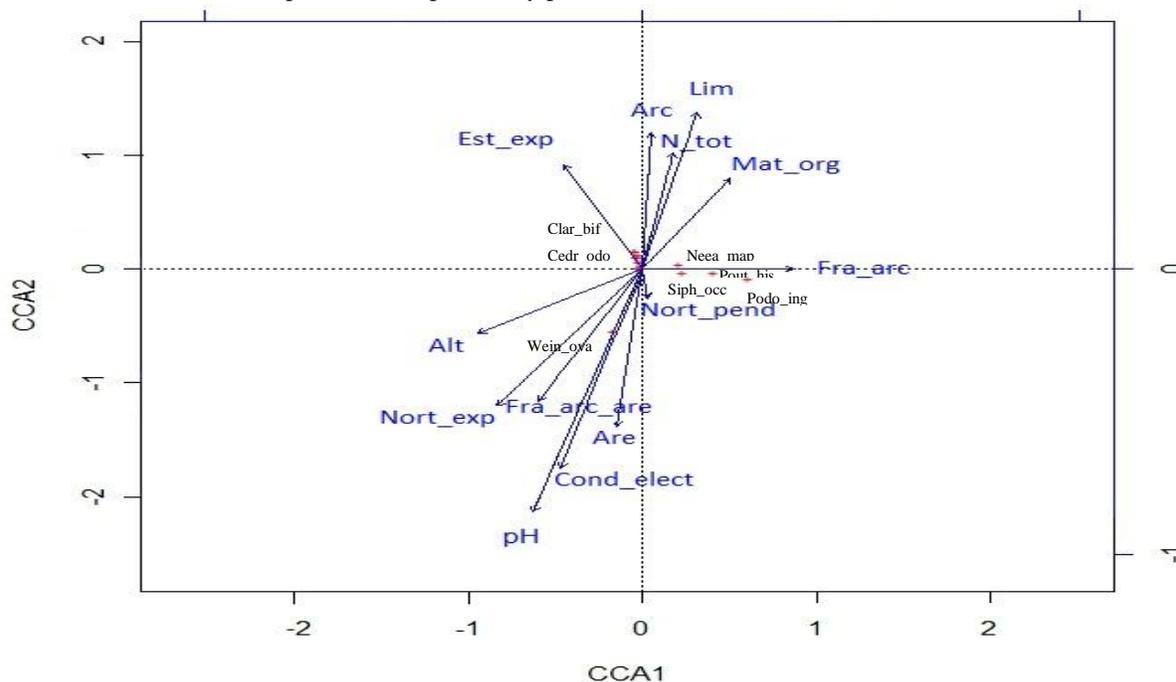


Gráfico 26. Análisis de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de la categoría “E” por Bray curtis, definidas mediante el análisis de correspondencia canónico. Are=Arena, Lim= limo, Arc= Arcilla, N_tot= Nitrógeno total, Mat_org= Materia orgánica, Est_exp= Estitud exposición, Nort_expo=Nortitud exposición, Nort_pend=Nortitud pendiente, Fra_arc=

franco arcilloso, Fra_arc_are=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

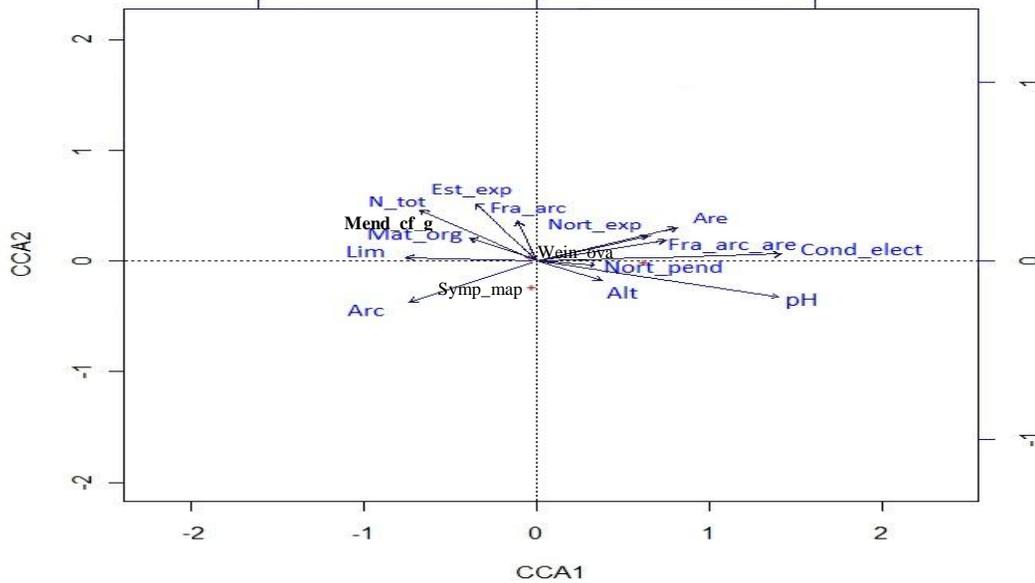


Gráfico 27. Análisis de correspondencia canónica de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de la categoría “F” por Bray curtis. Are=Arena, Lim=limo, Arc= Arcilla, N_tot= Nitrógeno total, Mat_org= Materia orgánica, Est_exp= Estitud exposición, Nort_expo=Nortitud exposición, Nort_pend=Nortitud pendiente, Fra_arc= franco arcilloso, Fra_arc_are=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

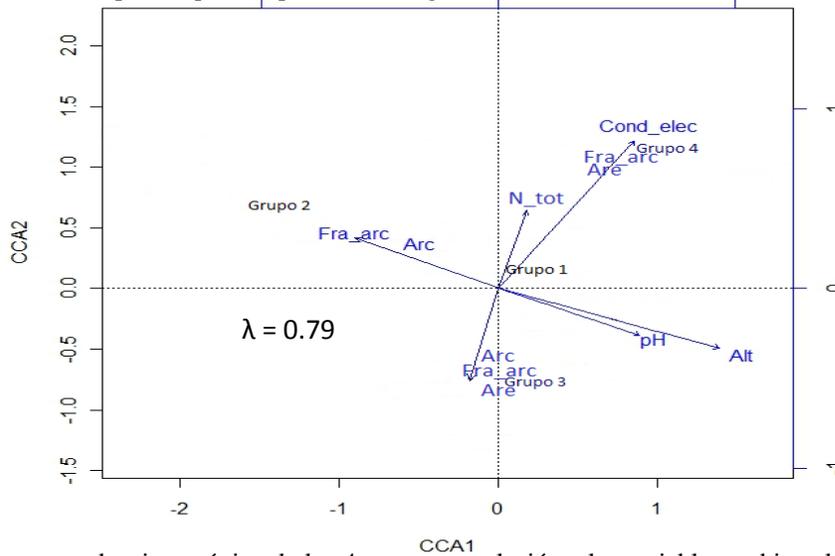


Gráfico 28. Análisis de correspondencia canónica de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de acuerdo a la categoría “L = lianas”. Alt = altitud, Fra_arc are = suelos que pueden ser franco arcillosos y/o arenosos, Arc = suelo arcilloso, Are = suelo arenoso, Cond_elec = conductividad eléctrica, N_tot = nitrógeno total y pH.

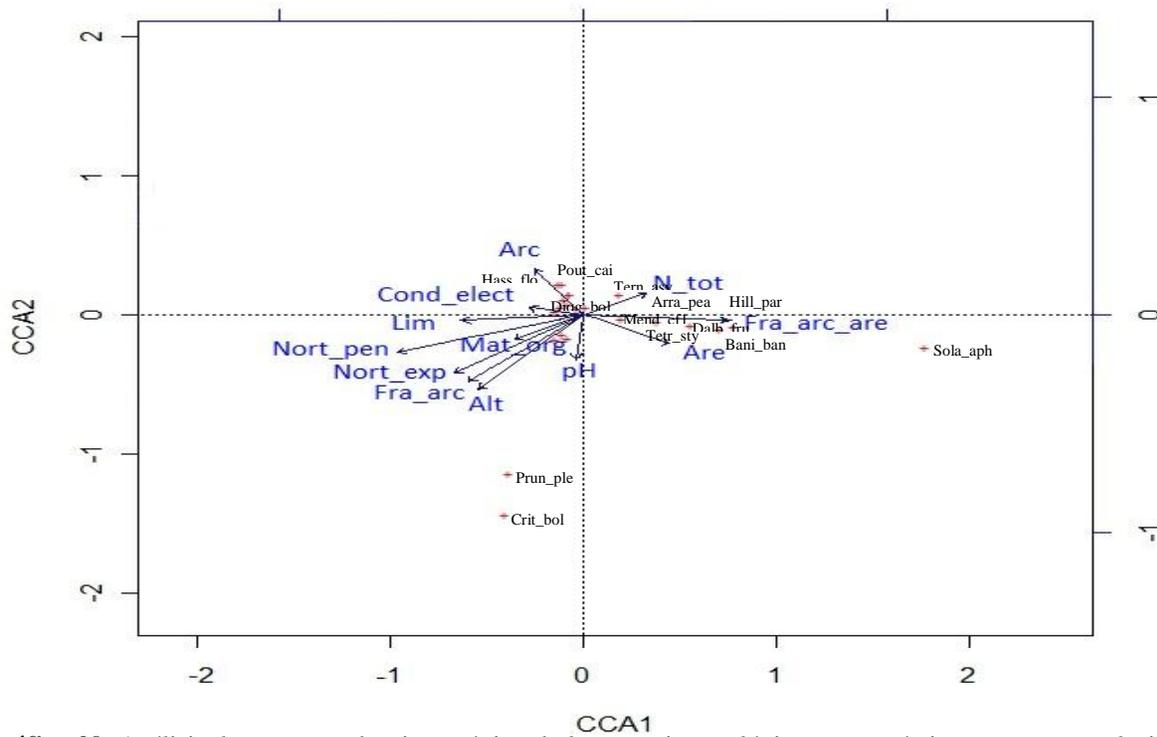


Gráfico 29. Análisis de correspondencia canónica de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase altimétrica de la categoría “L” por Bray curtis. Are=Arena, Lim= limo, Arc= Arcilla, N_tot= Nitrógeno total, Mat_org= Materia orgánica, Est_exp= Estitud exposición, Nort_expo=Nortitud exposición, Nort_pend=Nortitud pendiente, Fra_arc= franco arcilloso, Fra_arc_are=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

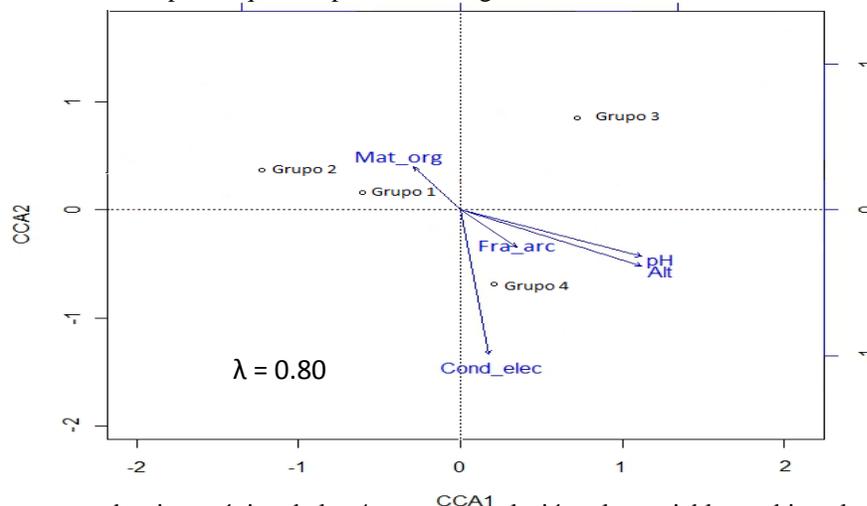


Gráfico 30. Análisis de correspondencia canónica de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría “A = 13 a 25.9 cm DAP”. Alt = altitud, Fra_arc = suelos franco arcillosos, Cond_elec = conductividad eléctrica, Mat_org = materia orgánica y pH.

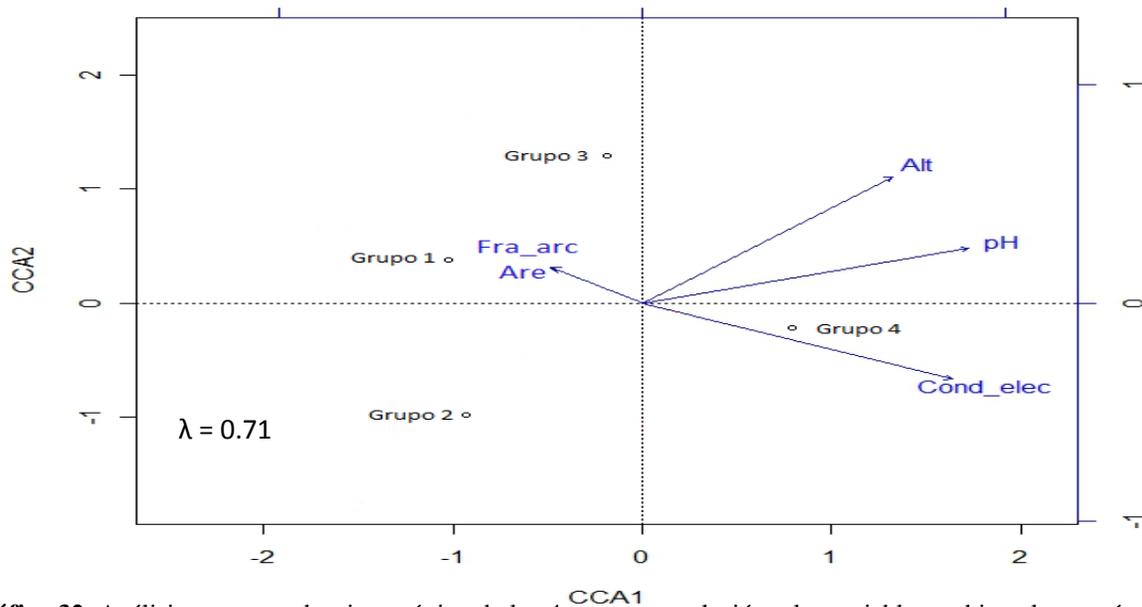


Gráfico 32. Análisis de correspondencia canónica de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría “B = 26 a 38.9 cm DAP”. Alt = altitud, Fra_arc = suelos franco arcillosos, Cond_elec = conductividad eléctrica, Are = suelo arenoso y pH.

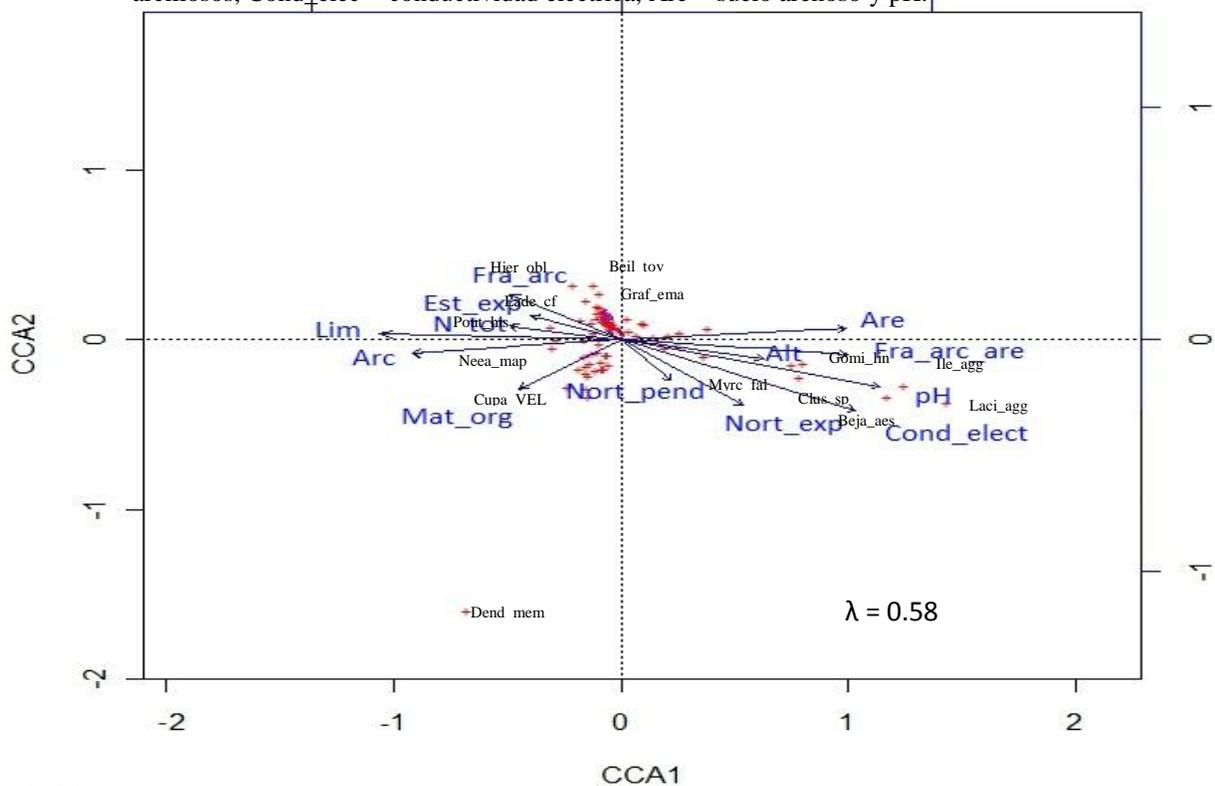


Gráfico 33. Análisis de correspondencia canónica de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de la categoría “B” por Bray curtis. Are=Arena, Lim= limo, Arc= Arcilla, N_tot= Nitrógeno total, Mat_org= Materia orgánica, Est_exp= Estitud exposición, Nort_exp= Nortitud exposición, Nort_pend=Nortitud pendiente,

Fra_arc= franco arcilloso, Fra_arc_are=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

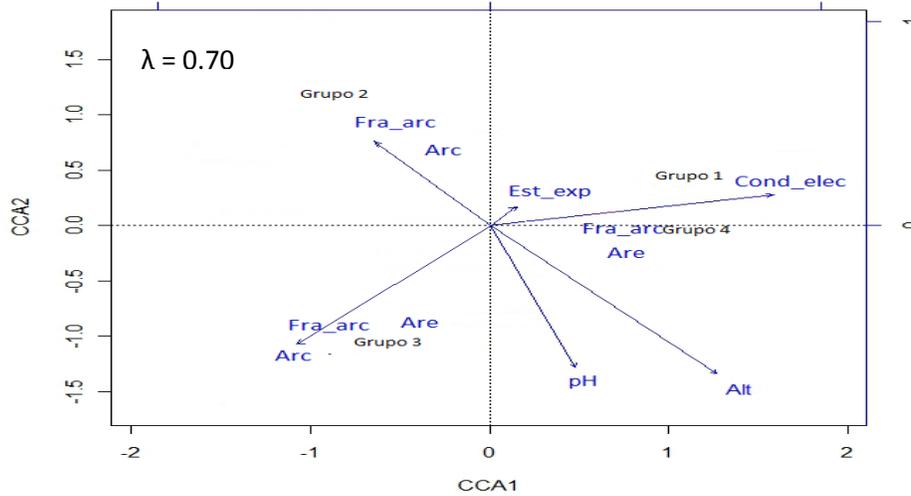


Gráfico 34. Análisis de correspondencia canónica de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría “C = 39 a 51.9 cm DAP”. Alt = altitud, Fra_arc = suelos franco arcillosos, Cond_elec = conductividad eléctrica, Are = suelo arenoso, Arc = arcilla, Est_exp = estitud exposición y pH.

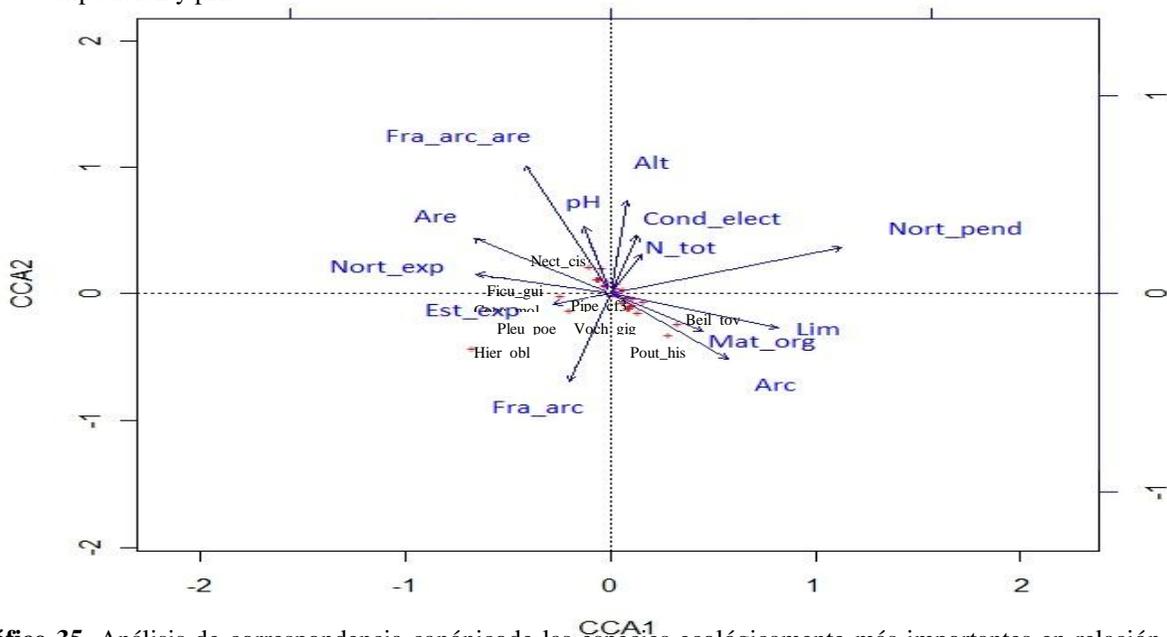


Gráfico 35. Análisis de correspondencia canónica de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de la categoría “C” por Bray curtis. Are=Arena, Lim= limo, Arc= Arcilla, N_tot= Nitrógeno total, Mat_org= Materia orgánica, Est_exp= Estitud exposición, Nort_exp= Nortitud exposición, Nort_pend=Nortitud pendiente, Fra_arc= franco arcilloso, Fra_arc_are=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

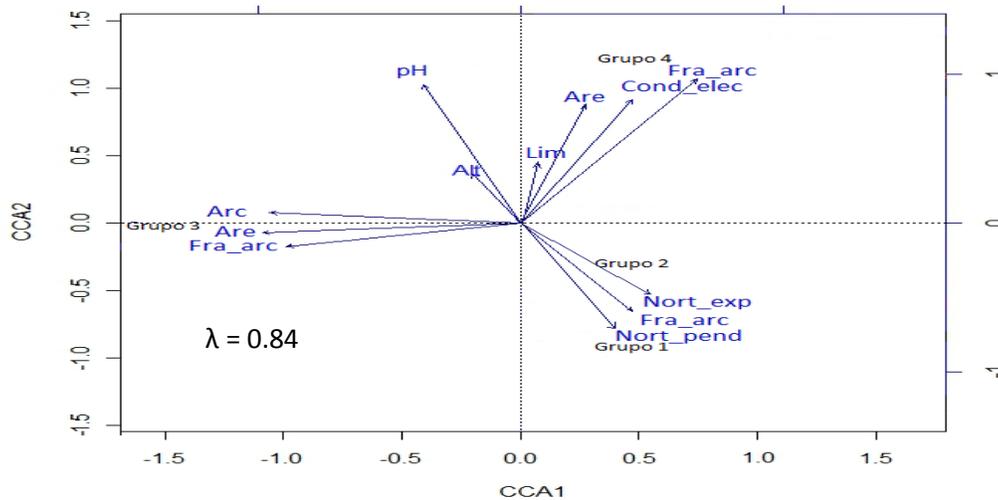


Gráfico 36. Análisis correspondencia canónico de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría “D = 52 a 64.9 cm DAP”. Alt = altitud, Fra_arc = suelos franco arcillosos, Cond_elec = conductividad eléctrica, Are = suelo arenoso, Lim = suelo limoso, Nort_exp = nortitud exposición, Nort_pend = nortitud pendiente, Arc = suelo arcilloso y pH.

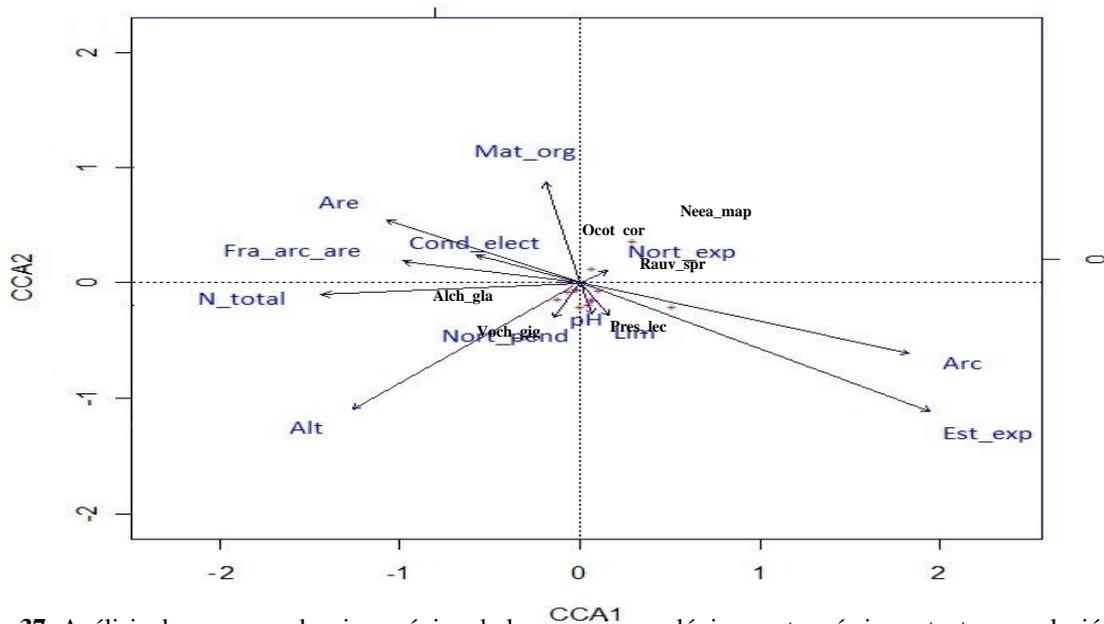


Gráfico 37. Análisis de correspondencia canónico de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de la categoría “D” por Bray curtis. Are=Arena, Lim= limo, Arc= Arcilla, N_tot= Nitrógeno total, Mat_org= Materia orgánica, Est_exp= Estitud exposición, Nort_expo= Nortitud exposición, Nort_pend=Nortitud pendiente, Fra_arc= franco arcilloso, Fra_arc_aren=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

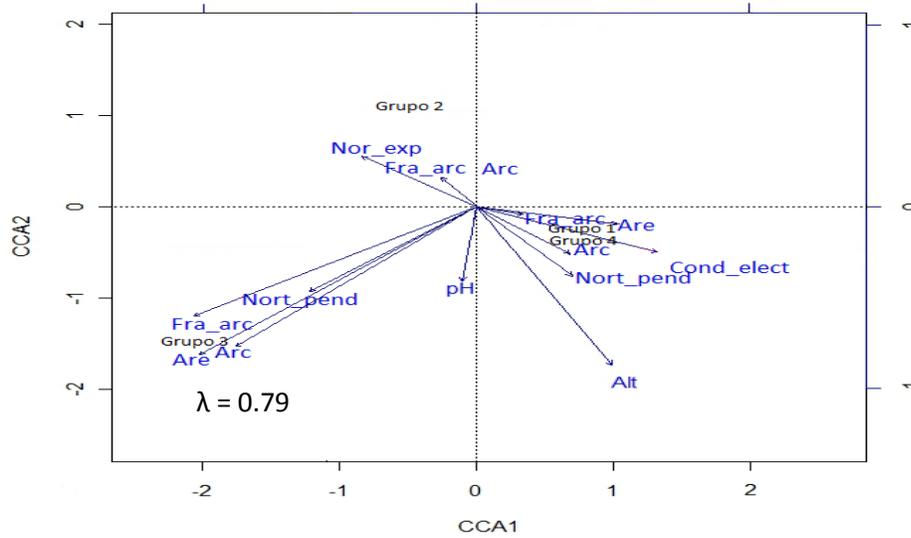


Gráfico 38. Análisis de correspondencia canónica de los 4 grupos en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de acuerdo a la categoría “E = 65 a 85.3 cm DAP”. Alt = altitud, Fra_arc = suelos franco arcillosos, Cond_elec = conductividad eléctrica, Are = suelo arenoso, Lim = suelo limoso, Nort_exp = nortitud exposición, Nort_pend = nortitud pendiente, Arc = suelo arcilloso y pH.

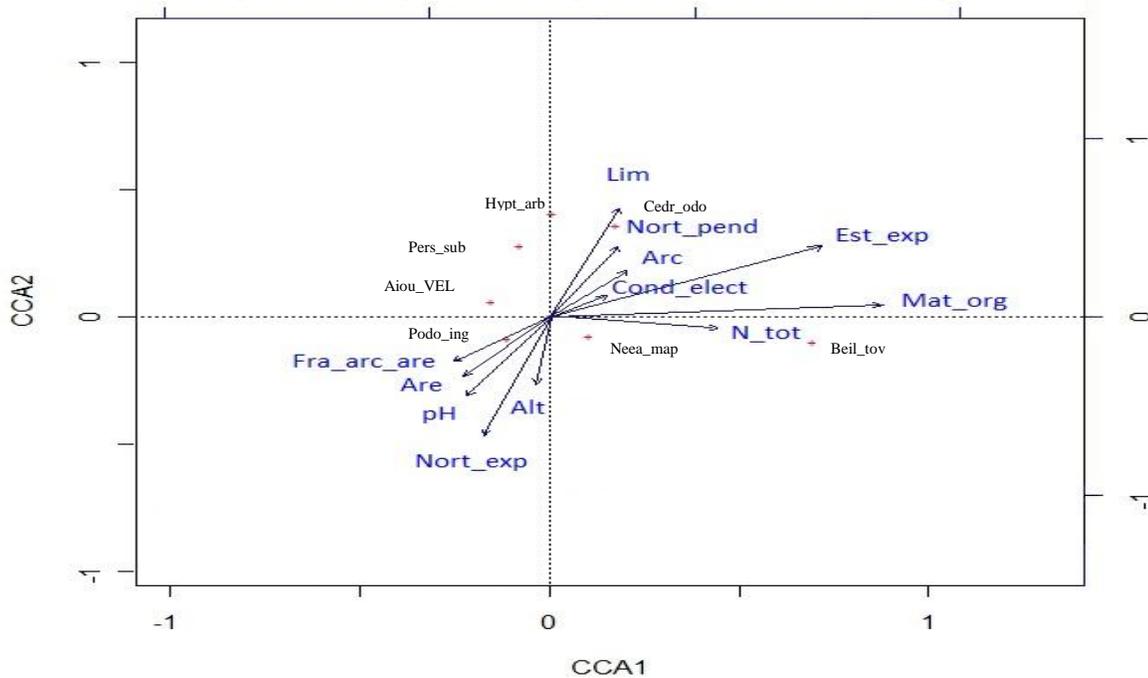


Gráfico 39. Análisis de correspondencia canónica de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables ambientales, según la clase diamétrica de la categoría “E” por Bray curtis. Are=Arena, Lim= limo, Arc= Arcilla, N_tot= Nitrógeno total, Mat_org= Materia orgánica, Est_exp= Estitud exposición, Nort_expo= Nortitud exposición, Nort_pend=Nortitud pendiente, Fra_arc= franco arcilloso, Fra_arc_ave=Franco arcilloso arenoso, Cond_elec=Conductividad eléctrica, Alt=Altitud y pH. Las cruces rojas representan a las especies que comprende la categoría.

Anexo 20

a) Tabla comparativa de la clase diamétrica según sus categorías y grupos.

CLASE	GRUPOS								TOTAL clase	(%) a nivel de clase
	G1	(%)	G2	(%)	G3	(%)	G4	(%)		
A	498	8.99	1051	18.97	1289	23.27	1984	35.81	4822	87.04
B	79	1.43	110	1.99	104	1.88	257	4.64	550	9.93
C	10	0.18	24	0.43	30	0.54	43	0.78	107	1.93
D	12	0.22	10	0.18	5	0.09	12	0.22	39	0.70
E	6	0.11	6	0.11	2	0.04	8	0.14	22	0.40
TOTAL	605	10.92	1201	21.68	1430	25.81	2304	41.59	5540	100

b) Tabla comparativa de la clase altimétrica según sus categorías y grupos.

CLASE	GRUPOS								TOTAL	(%) a nivel de clase
	G1	(%)	G2	(%)	G3	(%)	G4	(%)		
A	258	4.66	453	8.18	451	8.14	688	12.42	1850	33.39
B	227	4.10	512	9.24	707	12.76	1332	24.04	2778	50.14
C	72	1.30	167	3.01	143	2.58	191	3.45	573	10.34
D	19	0.34	28	0.51	29	0.52	42	0.76	118	2.13
E	4	0.07	6	0.11	1	0.02	13	0.23	24	0.43
F	1	0.02	0	0.00	2	0.04	2	0.04	5	0.09
Lianas	24	0.43	35	0.63	97	1.75	36	0.65	192	3.47
TOTAL	605	10.92	1201	21.68	1430	25.81	2304	41.59	5540	100