

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA



**RELACIÓN ENTRE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA CON FACTORES
EDÁFICOS EN UN BOSQUE MONTANO PLUVIESTACIONAL HÚMEDO
(PARQUE NACIONAL MADIDI, LA PAZ – BOLIVIA)**

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

Presentada por: María Isabel Loza Rivera

**Tutora: Dra. Mónica Moraes Ramírez
Asesor Científico: Dr. Daniel Larrea**

**La Paz – Bolivia
2008**

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS

**FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA**

TESIS DE GRADO

**RELACIÓN ENTRE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA CON FACTORES
EDÁFICOS EN UN BOSQUE MONTANO PLUVIESTACIONAL HÚMEDO
(PARQUE NACIONAL MADIDI, LA PAZ – BOLIVIA)**

Por:

M. Isabel Loza Rivera

Tutora:

Dra. Mónica Moraes Ramírez

Asesor Científico:

Dr. Daniel M. Larrea Alcázar

Tribunales:

Lic. Esther Valenzuela Celis

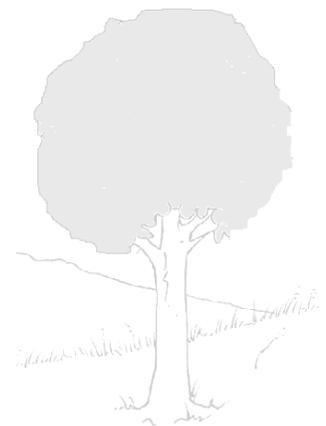
M.Sc. Xavier Claros Roncal

Jefe de Carrera:

Lic. Emilia García E.

**La Paz – Bolivia
2008**

*A mis padres por confiar en mi y darme la fuerza de seguir
adelante.....gracias*



AGRADECIMIENTOS

Primero quiero agradecer a Dios por estar conmigo en todos los momentos de mi vida y por poner en mi camino a personas maravillosas que me enseñaron el valor de la vida, el amor y la amistad.

A la Dra. Mónica Moraes por ser una persona ejemplar, por sus buenos consejos para la culminación de mi tesis y por la amistad brindada.

Al Dr. Daniel Larrea, por su paciencia, por los comentarios e ideas que enriquecieron este documento y por todo el tiempo que me brindó.

Al Dr. Peter Jørgensen por la colaboración, el apoyo y su amistad.

A los tribunales Lic. Esther Valenzuela y Xavier Claros por la prontitud con la que revisaron el documento y por los consejos dados para el mejoramiento del mismo.

A mis padres Loreta y Edwin por ser el viento que siempre empujó mi balsa. A mi hermanita Estela por todos los consejos brindados y por la amistad que tenemos. A mi tío Cesar por el cariño y el amor que me da, y aunque la distancia nos separe ahora, siempre será mi segundo padre. A toda mi familia: abuelita Estela, tíos Freddy, Ana, Mónica, Bety, Gustavo y Coco por alentarme a seguir con mis sueños.

A mi mejor amiga Rocío que es una hermana para mí, a mis más queridos amigos y amigas: Zu, Bachi, Mari, Dani, Made, Ivan, Silvio, Noel, y Bibi, gracias por todos los momentos compartidos, los quiero mucho, sin ustedes mi vida no hubiera sido tan feliz como hasta ahora lo es.

Al proyecto "Inventario florístico de la región del Madidi" y al Missouri Botanical Garden, por el apoyo y la oportunidad de hacer mi tesis. Y a todos los que forman parte de él: Alejandro Araujo, Alfredo Fuentes, Tatiana Miranda, Lesly Cayola, Ana Antezana, Neftalí Chapi, Consuelo Campos, Sandra Paredes, Vania Torrez, Angel Fernández, Edwin Ticona gracias por confiar y darme alientos para culminar mi tesis.

A todos los que componen el Herbario Nacional de Bolivia gracias por la hospitalidad y la colaboración.

A los guías de campo por la colaboración en el trabajo de campo, sin ellos esta tesis no existiría.

Gracias a todos y a cada una de las personas que puso una semilla en mi vida y en mi corazón.

ÍNDICE

TABLA DE CONTENIDO.....	i
ÍNDICE DE FIGURAS.....	iii
ÍNDICE DE TABLAS.....	v
ÍNDICE DE ANEXOS.....	vi
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	viii

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVOS	6
ÁREA DE ESTUDIO	7
Selección del área de estudio	10
METODOLOGÍA.....	10
Instalación de las parcelas temporales.....	10
Relevamiento florístico y caracterización de la parcela de muestreo	11
Toma de muestras de suelo.....	12
Identificación taxonómica.....	13
Análisis de suelos.....	13
Análisis de datos.....	14
<i>Determinación de los grupos vegetales dentro del bosque.....</i>	<i>14</i>
<i>Composición florística y estructura de tamaños de los grupos formados dentro del bosque (diversidad y similitud florística).....</i>	<i>15</i>
<i>Relación entre la composición florística con los factores edáficos.....</i>	<i>16</i>
RESULTADOS.....	17
Descripción florística de las parcelas temporales de muestreo.....	17
Composición, similitud, estructura y variación florística.....	18
Descripción de los grupos vegetales.....	20
Composición.....	20
- Grupo <i>Pouteria bilocularis</i> - <i>Juglans boliviana</i>	21
- Grupo <i>Capparis amplissima</i> – <i>Acacia polyphylla</i>	22
- Grupo <i>Pouteria bilocularis</i> - <i>Pseudolmedia laevigata</i>	23
- Grupo <i>Tapirira guianensis</i> - <i>Ficus guianensis</i>	24
Similitud florística	26
Estructura de tamaños de los cuatro grupos.....	26
Relación entre la composición florística con los factores edáficos.....	30
DISCUSIÓN.....	43
Composición , similitud, estructura y variación florística.....	45

- Composición	45
- Similitud florística.....	48
- Estructura de tamaños.....	49
Relación entre la composición florística con los factores edáficos.....	50
CONCLUSIONES	53
RECOMENDACIONES	54
BIBLIOGRAFÍA	55
ANEXOS	65

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de ubicación de las parcelas temporales de muestreo.....	7
Figura 2. Fisonomía del bosque subandino pluviestacional de Yungas.....	8
Figura 3. Diagrama climático de la región de Apolo	9
Figura 4. Esquema de la instalación de la parcela temporal de muestreo	10
Figura 5. Medición del DAP	11
Figura 6. Forma en la que se midió el perímetro a la altura del pecho bajo diferentes características de los tallos.....	12
Figura 7. Procedimiento para la recolección de muestras de suelo.....	13
Figura 8. Dendrograma resultante del análisis TWINSpan para las 15 parcelas temporales muestreadas en el bosque.....	20
Figura 9. Distribución del área basal (barras) y número de individuos (líneas) por clase diamétrica de los cuatro grupos del bosque evaluado.....	27
Figura 10. Distribución del número de individuos por clase altimétrica para los cuatro..... grupos del bosque evaluado.....	29
Figura 11. Ordenación de las quince parcelas (PCA) del bosque evaluado (eje 1 y 2).....	31
Figura 12. Ordenación de las quince parcelas (PCA) del bosque evaluado (eje 1 y 3).....	31
Figura 13. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas (acidez intercambiable, capacidad de intercambio catiónico, Ca, K, Mg y N) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.....	33
Figura 14. Localización de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables edáficas (acidez intercambiable, capacidad de intercambio catiónico, Ca, K, Mg y N) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.....	33
Figura 15. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas (arena, limo, arcilla, materia orgánica y pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.....	35
Figura 16. Localización de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables edáficas (arena, limo, arcilla, materia orgánica y pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.....	35
Figura 17. Localización de quince parcelas en relación a las variables edáficas (arcilla, Ca, K, Mg, N y P) definidas mediante el análisis de correspondencia canónico.....	37
Figura 18. Localización de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables edáficas (arcilla, Ca, K, Mg, N, P) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.....	37
Figura 19. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas (acidez intercambiable, Ca, K, Mg, N, pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.....	39
Figura 20. Localización de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables (Acidez intercambiable, Ca, K, Mg, N, pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.....	39
Figura 21. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas que más	

afectaron la distribución de especies en los análisis anteriores (acidez intercambia Ca, K, pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.....	40
Figura 22. Distribución del número de individuos de las cinco familias más importantes encontradas en ambos tipos de suelo evaluado.....	42
Figura 23. Distribución del número de especies de las cinco familias más importantes encontradas en ambos tipos de suelo evaluado.....	43

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Datos generales, ecológicos y florísticos obtenidos de las 15 parcelas temporales de muestreo de 0.1 ha, instaladas con exposición Nor-este dentro del bosque subandino pluviestacional húmedo de Yungas.....	19
Tabla 2. Datos de los índices de diversidad Shanon-Weiner (H') y D_{inv} . Simpsons, área basal (AR), N° de lianas, hemiepífitas, arbustos y árboles para los cuatro grupos	21
Tabla 3. Las 15 especies más importantes ordenadas de forma decreciente por el IVI (con datos de dominancia, abundancia y frecuencia relativas) grupo <i>Pouteria bilocularis</i> - <i>Juglans boliviana</i>	22
Tabla 4. Las 15 especies más importantes ordenadas de forma decreciente por el IVI (con datos de dominancia, abundancia y frecuencia relativas) <i>Capparis amplissima</i> – <i>Acacia polyphylla</i>	23
Tabla 5. Las 15 especies más importantes ordenadas de forma decreciente por el IVI (con datos de dominancia, abundancia y frecuencia relativas) <i>Pouteria bilocularis</i> – <i>Pseudolmedia laevigata</i>	24
Tabla 6. Las 15 especies más importantes ordenadas de forma decreciente por el IVI (con datos de dominancia, abundancia y frecuencia relativas) <i>Tapirira guianensis</i> – <i>Ficus guianensis</i>	25
Tabla 7. Similitud florística de los cuatro grupos (Índice de Sørensen).....	26
Tabla 8. Resultados del análisis de correspondencia canónica.....	32
Tabla 9. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables N, K, Ca, Mg, acidez intercambiable y CIC.....	34
Tabla 10. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables pH materia orgánica, arena, limo y arcilla.....	36
Tabla 11. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables N, P, K, Ca, Mg y arcilla.....	38
Tabla 12. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables acidez intercambiable, Ca, K, Mg, N, pH.....	40
Tabla 13. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables acidez intercambiable, Ca, K, y pH.....	41

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Análisis para la determinación de los grupos vegetales existentes dentro del bosque.	65
Anexo 2. Cuadro resumen sobre los parámetros utilizados para determinar la composición, diversidad y similitud florística.....	66
Anexo 3. Métodos de análisis multivariado para determinar la relación que existe entre la composición florística y los factores edáficos.....	69
Anexo 4. Matrices de las variables ambientales utilizadas como la segunda matriz para el análisis de Correspondencia canónica.....	70
Anexo 5. Lista de las familias encontradas en el grupo <i>Pouteria bilocularis</i> – <i>Juglans boliviana</i> ordenadas en forma decreciente por el IVIF.....	72
Anexo 6. Lista de las familias encontradas en el grupo <i>Capparis amplissima</i> – <i>Acacia polyphylla</i> ordenadas en forma decreciente por el IVIF.....	73
Anexo 7. Lista de las familias encontradas en el grupo <i>Pouteria bilocularis</i> – <i>Pseudolmedia laevigata</i> ordenadas en forma decreciente por el IVIF.....	74
Anexo 8. Lista de las familias encontradas en el grupo <i>Tapirira guianensis</i> – <i>Ficus guianensis</i> , ordenadas en forma decreciente por el IVIF	75
Anexo 9. Similitud florística de las 15 parcelas de los cuatro grupos	76
Anexo 10. Prueba Kruskal-Wallis (valor de confianza de 0.05) del número de individuos de las clases diamétricas, (estructura horizontal) para los cuatro grupos del bosque evaluado.....	77
Anexo 11a. Prueba Kruskal-Wallis (valor de confianza de 0.05) del número de individuos de las clases altimétricas estructura vertical) para los cuatro grupos del bosque evaluado.....	77
Anexo 11b. Prueba de la mínima diferencia significativa (LSD) entre los cuatro grupos para la variable dosel.....	77
Anexo 12. Resumen del análisis de correspondencia canónica para las variables N, K, Ca, Mg, CIC y acidez intercambiable.....	79
Anexo 13. Resumen del análisis de correspondencia canónica para las variables pH, materia orgánica, arena, limo y arcilla.....	80
Anexo 14. Resumen del análisis de correspondencia canónica para las variables N, P, K, Ca, Mg y arcilla.....	81
Anexo 15. Resumen del análisis de correspondencia canónica para las variables Acidez intercambiable, Ca, K, Mg, N, pH	82
Anexo 16. Tabla comparativa del presente estudio con otros estudios en formaciones similares con $DAP \geq 2.5$ cm.....	83
Anexo 17. Tabla comparativa de las familias ecológicamente importantes encontradas en bosques montanos con el presente estudio.....	83
Anexo 18. Cuadro comparativo de las familias de importancia ecológica entre los cuatro grupos vegetales ordenados de mayor a menor elevación.....	84
Anexo 19. Variables edáficas (parámetros físico- químicos) medidas en los cuatro grupos vegetales.....	85
Anexo 20. Clases texturales de los cuatro grupos vegetales determinadas en el estudio.....	85

RESUMEN

En los últimos años se vienen llevando a cabo varias investigaciones para determinar y/o establecer si el factor suelo determina la presencia de especies vegetales y si dicha influencia puede indicar diferencias en las propiedades del mismo. El presente estudio es una investigación para entender mejor las relaciones ecológicas que existe dentro de un bosque, dando mayor énfasis en la variación de la composición florística en relación a factores edáficos. Se planteó las siguientes preguntas al inicio de la investigación ¿Tienen los nutrientes del suelo (carbono, nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio y sodio) una correlación positiva con la diversidad de especies? y ¿Define el nivel de pH del suelo la distribución de especies de plantas en estos bosques?. Se instaló 15 parcelas (0.1 ha) entre 1.050 – 1.600 m de elevación, en ladera con exposición NE dentro de un bosque montano en el PN- Madidi, en cada una, se midió todos los individuos con DAP ≥ 2.5 cm y se colectó una muestra de suelo compuesta a 0 – 30 cm de profundidad del suelo para analizar sus características físicas y químicas. Para determinar la relación entre la composición de especies vegetales y los factores edáficos se realizó un CCA y una prueba de Monte Carlo con un nivel de confianza de 0.05. Se registró un total de 4.190 individuos de los cuales 3.778 fueron árboles, 131 arbustos, 269 lianas y 12 hemiepipítas. Se identificaron 299 especies, distribuidas en: 154 géneros y 69 familias en un área basal de 37.48 m²/ha. La composición florística encontrada fue característica de los bosques montanos pluviestacionales, teniendo a Sapotaceae, Fabaceae, Poaceae, Moraceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Meliaceae y Rubiaceae entre las más importantes. El factor edáfico que afectó en la composición de las especies fue el pH teniendo en la parcelas de baja elevación suelos casi neutros (≥ 6.0) y en las más altas valores muy ácidos (≤ 0.4). Esta propiedad del suelo influye en la disponibilidad de nutrientes. Entre las especies ecológicamente importantes: *Pouteria bilocularis*, *Juglans boliviana*, *Capparis amplissima* y *Gallesia integrifolia*, se encontraron en suelos casi neutros; mientras *Tapirira guianensis*, *Ficus guianensis* y *Pseudolmedia laevis*, en suelo muy ácido; *Guadua sp.*, *Prunus* vel. sp. nov. y *Inga heterophylla*, estuvieron en ambos suelos. Encontramos que si existe una relación entre el factor suelo y la composición de especies vegetales, mientras que la disponibilidad de nutrientes no influyó en la diversidad de especies vegetales, porque aunque algunos sitios presentaron deficiencias en mas de un nutriente estos fueron igual de diversos que los que no presentaron deficiencias en ningún nutriente.

ABSTRACT

In recent years research has been conducted to identify if/ or whether the soil is a determining factor for the presence of plant species and whether this influence indicate differences in the properties of the soil. This study aim at understanding the relationships that exist, within a forest, between the variation in floristic composition and the soil factors. We wants to answer two questions: Do the soil nutrients (carbon, nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, magnesium and sodium) have a positive relationship with the diversity of species? and Does the pH level of the soil define the distribution of plant species in these forest?. We established 15 plots (0.1 hectares) at 1050–1600 m altitud, on slopes with NE exposure within a montane forest in the Madidi National Park. We measured all stems with $DBH \geq 2.5$ cm and took soil sample be able to characterize their physical and chemical characteristics. Relationships were detected with a Canonical Correspondence Analysis with a Monte Carlo test with a confidence level of 0.05. We made observations of 4.190 individuals, 3.778 were trees, 131 shrubs, 269 vines, and 12 hemiepífitas. We identified 299 species, divided into: 154 genera and 69 families and a basal area of 37.5 m²/ha. The floristic composition was found characteristic of the pluviestational montane forest, the most important families that we found are: Sapotaceae, Fabaceae, Poaceae, Moraceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Meliaceae Rubiaceae. We found that the factor that affected the species composition the most was the pH level. We had plots of lower elevation with neutral pH (≥ 6.0) and plots at higher elevation with acid soils ($pH \leq 4$). This soil property affects the availability of nutrients. The ecologically important species in neutral soil were: *Pouteria bilocularis*, *Juglans boliviana*, *Capparis amplissima* and *Gallesia integrifolia*, while *Tapirira guianensis*, *Ficus guianensis* and *Pseudolmedia laevis*, were important in acidic soils; *Guadua* sp., *Prunus* vel. sp. nov. and *Inga heterophylla*, were present in both soil types. We found a clear relationship between the soil acidity and the presence/absense of plant species. The availability of nutrients did not influence plant diversity, although some plots showed nutrient deficiencies they were just as diverse as rich soils.

Relación de la composición florística con factores edáficos en un bosque montano pluviestacional húmedo (Parque Nacional Madidi, La Paz-Bolivia)

Resumen

Se realizó una investigación para entender las relaciones ecológicas que existe dentro de un bosque, dando mayor énfasis en la variación de la composición florística en relación a factores edáficos. Se planteó dos preguntas: ¿Tienen los nutrientes del suelo una correlación positiva con la diversidad de especies? y ¿Define el nivel de pH del suelo la distribución de especies de plantas en estos bosques?. Se instaló 15 parcelas entre 1.050 – 1.600 m de elevación, se midió todos los individuos con DAP \geq 2.5 cm y se colectó una muestra de suelo. Encontramos que si existe una relación entre el pH del suelo y la composición de especies vegetales, mientras que la disponibilidad de nutrientes no influyó en la diversidad de especies, porque sitios que tuvieron deficiencias en algún nutriente fueron igual de diversos que los que no presentaron ninguna deficiencia.

Nombre : Maria Isabel Loza Rivera

Tutor: Dra. Mónica Moraes Ramírez

Asesor Científico: Dr. Daniel Larrea

La Paz, 16 de Mayo de 2008

Señora:

Mercedes Mayta
Carrera de Biología
Facultad de Ciencias Puras y Naturales
Universidad Mayor de San Andrés
Presente.-

**REF.: FECHA, HORA Y LUGAR DE LA DEFENSA DE TESIS DE LA UNIV. M.
ISABEL LOZA RIVERA.**

De mi consideración:

A tiempo de saludarla atentamente, me permito dirigirme a su persona para fijar la fecha, hora y lugar de la **defensa de tesis de la Univ. María Isabel Loza Rivera**, la cual se llevara a cabo el martes 24 de Junio de 2008 en inmediaciones del Auditorio de Ecología a horas 10:30 am.

Sin otro particular y agradeciendo su gentil atención a la presente, me despido de usted, atentamente,

M. Isabel Loza Rivera
C.I. 4914946 L.P.

INTRODUCCIÓN

Los bosques montanos del Neotropico representan uno de los ecosistemas más diversos del mundo y se caracterizan por su alta riqueza en especies de plantas y animales (Gentry 1988, Brown & Kappelle 2001, Hamilton 2001, Rodríguez-Mahecha 2004). Presentan una alta diversidad de arbustos, hierbas, epífitas y son comparables a los bosques tropicales de tierras bajas (Brown & Kappelle 2001). En Sudamérica los bosques montanos están ubicados en la cadena montañosa de los Andes tropicales y son considerados uno de los principales centros de diversidad y especiación (hotspots) en el mundo (Churchill *et al.* 1995, Myers *et al.* 2000, Brown & Kappelle 2001, Hamilton 2001), aunque también poseen altas tasas de extinción (Young & León 2001, Pitman & Jørgensen 2002, Pitman *et al.* 2002).

La fisonomía y composición florística de los bosques montanos en los pisos altitudinales es muy variada y pueden ser siempre verdes, semidecíduos y secos (Beck *et al.* 1993). Además, pese a su reducida superficie (Brown & Kappelle 2001), si los comparamos con sus homólogos tropicales o pluviales de tierras bajas tienen el mayor porcentaje de especies endémicas tanto para plantas (6.7%) como para animales (5.7%) (Hamilton 2001). El alto endemismo y diversidad que manifiestan se debe a la interacción del clima, altitud, topografía y suelo entre las variables más importantes, las cuales influyen de manera positiva en la biodiversidad, otorgándoles una alta heterogeneidad de hábitat y promoviendo de esta manera el mantenimiento de la diversidad de especies (Young & León 2001). Son también, altamente dinámicos por sus pendientes pronunciadas, su dinámica de claros (2%), altas elevaciones y su inestabilidad de laderas asociada a regímenes de perturbación (Bazzaz 1984). No obstante estos factores, también los hacen vulnerables a una erosión acelerada bajo condiciones de intensas lluvias y cuando la cobertura vegetal a sido removida (Bussmann 2005).

En Bolivia, los bosques montanos cubren cerca de 150.000 Km² (13.7%) del territorio nacional y se encuentran en la provincia biogeográfica de Yungas (región andina), desde 400-500 m de altitud en el pie de monte hasta 3.500 m en las laderas, donde se mezclan con la ceja de monte yungueña (Ribera *et al.* 1996, Miranda 2005). En su límite inferior estos bosques adquieren la fisonomía de los bosques de tierras bajas y hasta 1.500 m son semejantes a los bosques amazónicos, teniendo a Fabaceae, Bignoniaceae y Moraceae como las familias más

abundantes; a partir de esta elevación la composición florística cambia de componentes vegetales y las familias Lauraceae, Melastomataceae y Rubiaceae son las más representativas (Gentry 1995). A medida que la elevación aumenta, el número de especies de árboles y lianas disminuye (Brown & Kappelle 2001), sin embargo el número de especies de helechos, arbustos, hierbas y epifitas incrementa (Brown & Kappelle 2001, Silver *et al.* 2001), y con frecuencia se encuentran las epifitas vasculares pertenecientes a las familias Bromeliaceae, Orchidaceae y Araceae (Ribera *et al.* 1996, Miranda 2005). Hasta el momento se tienen registradas alrededor de 7.000 especies de plantas vasculares, sobre un número potencial de 10.000 especies, lo que representa el 50% de la flora del país (Kessler & Beck 2001).

Al momento, no hay un consenso relacionado con la clasificación de los bosques montanos de Bolivia, y por ello se dispone de varias clasificaciones. Para este estudio se tomó la clasificación de Navarro (2002), porque es la más detallada y se basa en la dominancia de algunas especies de árboles enfocado desde un punto de vista fitosociológico, incluyendo también especies diagnóstico. Bajo esta clasificación el área de estudio, se ubica dentro de los bosques húmedos pluviestacionales subandinos superiores de Yungas. Estos bosques ocupan un rango altitudinal entre 1.100–1.900 m (Navarro 2002) y una de las especies más características de estos bosques es *Juglans boliviana* (nogal), que persiste como grandes individuos aislados incluso en zonas degradadas, indicando junto a otras plantas el potencial forestal del territorio (Navarro 2002, Fuentes 2005).

Los bosques montanos cumplen una función ecológica y económica importante, como la captación de agua, protección de suelos, regulación de anhídrido carbónico y oxígeno, producción de recursos maderables y no maderables (García *et al.* 2004), pero en la actualidad, el aumento de la población e incremento de la necesidad de recursos (leña, minerales, pastizales) han disminuido continuamente la extensión de los bosques causando erosión (Leigh 1999, Hamilton 2001), estas practicas sumadas al cambio de uso de la tierra para agricultura y ganadería están degradando los ecosistemas naturales, disminuyendo la calidad de los suelos y la diversidad nativa (Arbelo *et al.* 2002, Young, en prep.). Bajo este contexto, nace la necesidad de desarrollar estrategias de conservación que intenten reducir al mínimo la

pérdida de especies (Berroteran 1992, Roukolainen & Toumisto 1998, Peña 1999, Clark 2002).

Los estudios que documentan cuantitativamente la diversidad y complejidad estructural de los bosques montanos son escasos aún. (Gentry 1995, Ibisch 1996, Kessler & Beck 2001). Sin embargo, en los últimos años el estudio de su flora y vegetación se ha incrementado, un claro ejemplo son los estudios realizados en la región del Madidi de Bolivia, bajo el proyecto Inventario florístico de la región del Madidi. Muchos de los cuales han documentado, que los bosques montanos de esta región albergan una gran diversidad de especies vegetales, encontrando también especies nuevas para la ciencia y endémicas para la región (Fuentes 2005, Canqui 2006, Antezana 2007), otros encontraron que entre 1000- 1500 m de altitud los bosques montanos exhiben especies tanto amazónicas como montanas (Araujo-Murakami *et al.* 2005a, Bascopé 2005, Cabrera 2005), todos estos estudios reportaron que la región del Madidi es una de las más diversas del país y alberga dentro potenciales forestales inigualables no evaluados aún, pero aun así estos estudios cubren solo una parte de los diversos tipos de bosque existentes en Madidi.

Debido al escaso conocimiento de la ecología de los bosques montanos en Bolivia y de las relaciones y patrones que influyen en la distribución de las especies vegetales, no se cuenta con los suficientes elementos para elaborar de manera adecuada planes de manejo y conservación de recursos naturales en estos bosques. Por esto, se investigó de manera general la influencia de los factores edáficos en la distribución de la vegetación, con el fin de que esta información básica sirva para orientar la investigación y algunas acciones iniciales para la conservación y manejo de estos bosques.

El conocimiento de la ecología y en especial de la relación que existe entre factores medioambientales y la distribución de especies vegetales es de gran importancia para conocer la distribución y dinámica ecológica en un bosque (Peña 1999, Clark 2002, Tuomisto *et al.* 2003). Las relaciones que existen entre clima, topografía, altitud factores edáficos y la historia de evolución definen las formaciones vegetales existentes en el planeta (Peña 1999, Cortés & Islebe 2003). Uno de los fenómenos naturales más estudiados por ecólogos es la variación del

número de especies (animales y plantas) en un gradiente altitudinal (Clark 2002). En el ámbito mundial este fenómeno se puede correlacionar con la energía solar y la precipitación que recibe una región (Currie 1991, Wright *et al.* 1993). Muchas de la investigaciones muestran que el clima es uno de los factores más importantes que influye sobre la distribución de especies (animales y plantas) y el que determina en mayor medida sus límites de distribución a una escala regional (Guariguata & Kattan 2002). Pero a escalas espaciales más pequeñas, hay todavía una discusión sobre cuales pueden ser los posibles factores que determinan dicha distribución (Clark 2002). Gómez-Poma & León (1982), señalan que en condiciones climáticas con poca variación y a un nivel regional, los factores edáficos y microtopográficos determinan las diversas formaciones vegetales. Otro estudio reportó para los Andes, que el determinante más importante para la diversidad es la heterogeneidad de la topografía (Jiménez *et al* en elaboración).

En los últimos años se ha estudiado la relación suelo-planta, y se ha tratado de establecer si los factores edáficos determinan la presencia de las especies vegetales; y si dicha influencia puede indicar influencias en sus propiedades (Davis & Richards 1934, Sollins 1998, Clark 2002, Tuomisto *et al.* 2003). Aunque el tema de los factores edáficos como determinantes de la distribución y riqueza de especies vegetales en los bosques tropicales ha sido objeto de mucha atención, hasta la fecha no se ha llegado a un consenso al respecto y existen por el momento varias dudas sobre como es la relación suelo-planta y cuáles son sus implicaciones. Es por eso que continúa siendo un campo abierto a nuevas investigaciones (Baillie 1998, Sollins 1998, Clark 2002, Tuomisto *et al.* 2003, Cortés-Castelan & Islebe 2005).

El suelo resulta de la acción integrada de la roca madre, el clima, los organismos vivos (animales y plantas), la topografía y el tiempo (Thompson & Troeh 1980, Alvarado 1985). Las plantas obtienen del suelo el agua y los nutrientes esenciales; de éstas depende la vida de animales: los residuos vegetales y animales retornan al suelo donde son descompuestos; en otras palabras “*la vida es esencial para el suelo y el suelo es esencial para la vida*” (Thompson & Troeh 1980). En los bosques húmedos tropicales, la composición y distribución de especies de plantas forman mosaicos espaciales complejos (Richards 1952), presentando

suelos muy variados además de existir grandes áreas con suelos pobres en nutrientes, y otras con suelos fértiles (Guariguata & Kattan 2002).

La capacidad de un determinado suelo para mantener plantas depende, en parte, de su estructura física (Thompson & Troeh 1980). La cantidad de arcilla presente y sus características físico-químicas definen la capacidad del suelo para retener agua y nutrientes (Tamhane & Motiramani 1983, Jordan & Herrera 1981, Sánchez 1976). La cantidad y tipo de nutrientes disponibles afectan de manera muy marcada a la distribución de las plantas (Thompson & Troeh 1980, Sollins 1992, Clark 2003). Solo una pequeña parte de cada nutriente presente en el suelo está disponible para las plantas, porque el resto se halla ligado muy firmemente a los minerales y a la materia orgánica; y solo se hacen disponibles por procesos de descomposición, que ocurren lenta y gradualmente (Thompson & Troeh 1980).

En el bosque húmedo, la meteorización es intensa; todos los minerales se descomponen, y la lixiviación a lo largo del año produce suelos ácidos con una pobre saturación de bases. (Young 1976). La variación de los niveles de pH en el suelo modifica el grado de solubilidad de los minerales (Tamhane *et al.* 1983). Por ejemplo, el aluminio y manganeso son más solubles en el agua edáfica a un pH ácido y al ser absorbidos por las plantas son tóxicos a ciertas concentraciones; determinadas sales minerales que son esenciales para el crecimiento vegetal, como el fosfato de calcio, son menos solubles a un pH básico, lo que hace que esté menos disponible para las plantas (Thompson & Troeh 1980, Baillie 1998). La mayor parte de los nutrientes esenciales para las plantas, están disponibles a un intervalo de pH 6-7, donde crecen de manera óptima (Drosdoff *et al.* 1975, Thompson & Troeh 1980, Clark 2002). Asimismo, el pH juega un papel importante en la capacidad de intercambio catiónico del suelo y en la tasa de descomposición de la materia orgánica (Fassbender 1986). Similar al pH, la salinidad afecta directamente al desarrollo del crecimiento de las plantas, debido a que incrementa la presión osmótica disminuyendo la absorción de agua, por el efecto tóxico de algunos elementos especialmente sodio, cloro y boro (Tamhane *et al.* 1983).

Algunos suelos del Neotrópico presentan mayor contenido de arcillas y materia orgánica humificada en el suelo, teniendo una mayor capacidad de intercambio catiónico (CIC), lo cual significa que tienen una mayor capacidad de intercambiar iones y además pueden retener

mayor cantidad de agua (Thompson & Troeh 1980, Clark 2002). Esto se da en función de los tipos y cantidad de minerales de arcilla y materia orgánica presente (Baillie 1998). Se puede inferir por lo tanto, que un suelo arenoso presentará una muy baja capacidad de intercambio de iones comparado con un suelo arcilloso. Esto implica que el suelo arenoso no es capaz de retener la misma cantidad de nutrientes necesarios para las plantas, mientras que un suelo arcilloso será más fértil (Fassbender 1986).

Al momento existe todavía discusiones sobre cual o cuales de los factores edáficos son los que influyen en la distribución y diversidad de las especies vegetales, por ejemplo, en un estudio sobre la importancia del suelo en regiones tropicales Sollins (1998) sugiere que las características del suelo en orden decreciente de importancia son: Disponibilidad de fósforo, aluminio tóxico (Al), drenaje, capacidad de retención de agua y disponibilidad de cationes básicos (K, Ca y Mg), micronutrientes (Zn) y nitrógeno (N). Pero un estudio reciente reportó al Mg más importante que el fósforo porque explicaba mejor la variación de las diferencias florísticas (Philips *et al.* 2003). Tanner *et al.* (1998) concluyeron que los bosques montanos neotropicales son comúnmente deficientes en uno o más nutrientes, con tendencia a decrecer en la disponibilidad de N, P y K, a medida que aumenta la elevación. Jonhston (1992) encontró que a una escala local, el calcio y el pH del suelo están correlacionados positivamente con la composición de especies dentro de una parcela y las especies dominantes del bosque de Tabonuco (Puerto Rico) están fuertemente asociados con las características del suelo.

Por estos antecedentes me he formulado dos preguntas: 1) ¿Tienen los nutrientes del suelo (carbono, nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio y sodio) una correlación positiva con la diversidad de especies? 2) ¿Define el nivel de pH del suelo la distribución de especies de plantas en estos bosques?

OBJETIVOS

General

Analizar la composición florística en relación a factores edáficos en un bosque montano pluviestacional húmedo de Yungas dentro del Parque Nacional y Área Natural de manejo Integrado Madidi (La Paz - Bolivia).

Específicos

- Analizar la composición florística de diferentes parcelas temporales de muestreo (0.1 ha)
- Analizar la estructura de tamaños de diferentes parcelas temporales de muestreo (0.1 ha)
- Determinar si los factores edáficos influyen en la composición florística del bosque montano pluviestacional húmedo de Yungas

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se ubicó entre las comunidades de San Juan y San Martín del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado (PN-ANMI) Madidi, al noroeste del departamento de La Paz (provincias Franz Tamayo e Iturralde). El área protegida cuenta con una superficie de 1.895.750 ha y presenta una variación altitudinal de 200-6.000 m (MDSP-SNAP 2002). Al sureste limita con el ANMI-Apolobamba, al suroeste con la Reserva Biológica y Territorio Indígena Pilon Lajas y hacia el oeste con el Parque Nacional Bahuaja-Sonene que pertenece a la república del Perú (Montambault 2002). Se encuentra entre 12° 30'-14° 44'S y entre 67° 30'-69°51'W (MDSP-SNAP 2001) (Figura 1).

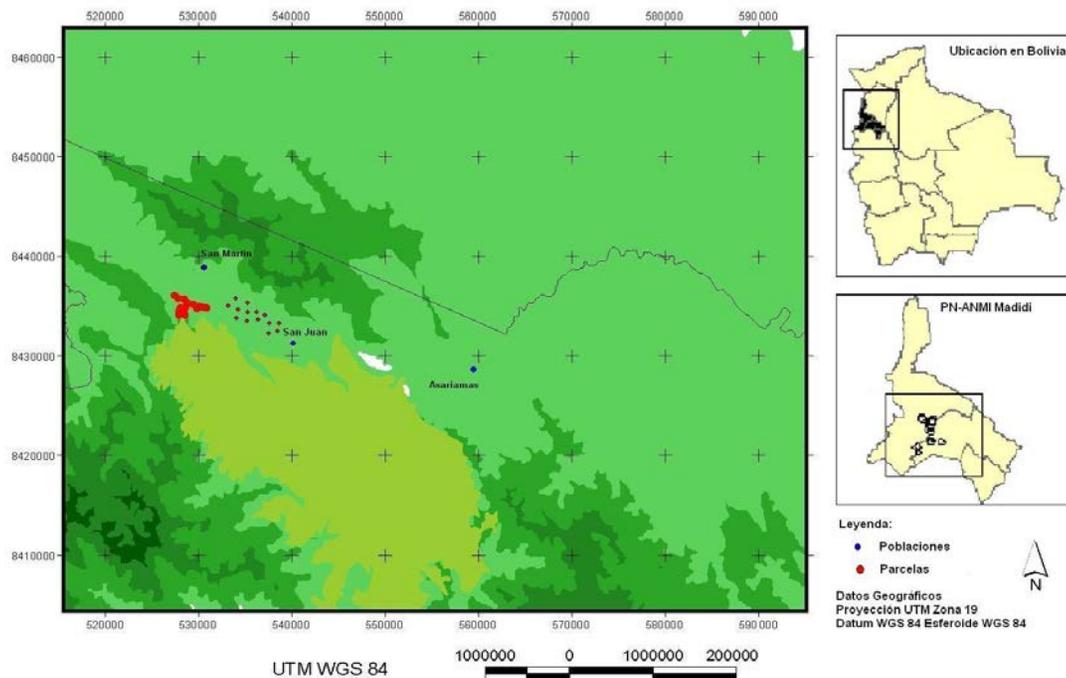


Figura 1. Mapa de ubicación de las parcelas temporales de muestreo.

Las comunidades de San Juan y San Martín se encuentran dentro de los Yungas subandinos pluviestacionales superiores que tienen una altitud aproximada de 1.100-1.900 m (Fuentes 2005, Navarro 2002). Siguiendo la clasificación de Navarro (2002) el área de estudio pertenece a los bosques subandinos pluviestacionales de Yungas (Figura 2), estos bosques se encuentran en fuertes pendientes y quebradas profundas (Montes de Oca 1997). Geológicamente predominan rocas de edad Ordovícica que litológicamente son areniscas, limonitas, cuarcitas, pizarras, lutitas y lavas almohadilladas (Suárez 2000).



Figura 2. Fisonomía del bosque subandino pluviestacional de Yungas (Mayo 2006, © Proyecto Madidi LPB–MO).

Muestran en general la mayor diversidad climática: Desde climas pluviales húmedos a hiperhúmedos, debido al marcado gradiente altitudinal y a la diversidad orográfica y topográfica (Navarro 2002). Los datos de clima fueron tomados del municipio de Apolo (1960-1970). El clima es pluviestacional y presenta tres a cuatro meses secos (Figura 3), la

temperatura promedio es de 20.3 °C y la precipitación promedio es de 1.324 mm (Navarro 1997).

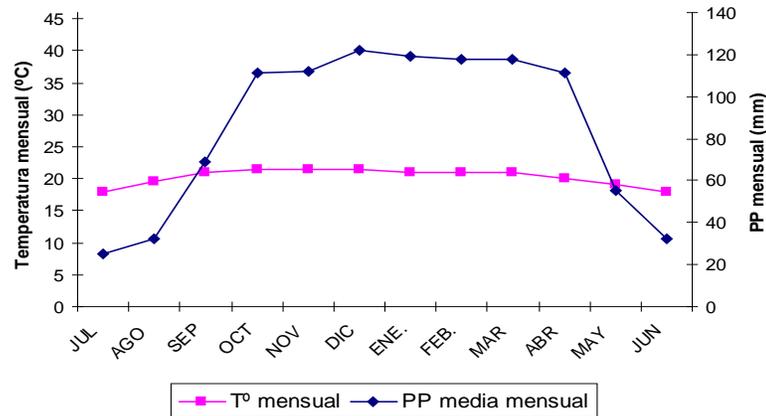


Figura 3. Diagrama climático de la región de Apolo (Navarro 1999).

Los suelos son pobres en nutrientes, debido a la naturaleza litológica, la meteorización química fuerte, causada por altas temperaturas y elevada humedad y altas precipitaciones provocando el lavado de nutrientes. En estas condiciones, la fertilidad del suelo está ligada al ciclo orgánico, el aporte es constante de hojarasca proporcionada por la caída de hojas que se transforma en humus (Canqui 2006). Su descomposición es rápida, quedando una delgada capa de humus relativamente rica en nutrientes, siendo las unidades fisiográficas poco disectadas, los suelos son moderadamente drenados (OEA). Además, los suelos se caracterizan por ser poco profundos y pedregosos (Montes de Oca 1997), con una gruesa capa de materia orgánica desarrollando un horizonte húmico predominante de tipo mull (OEA).

La vegetación tiene influencia de elementos florísticos brasileño-paranenses de llanura y amazónico pluviestacionales (Navarro 2002). Se caracteriza también por presentar géneros dominantes como: *Alchornea*, *Dendropanax* (géneros bosque yungeño), *Nectandra*, *Pouroma*, *Pouteria*, *Sloanea* (géneros de tierra bajas amazónicas) y *Cedrela* (género andino y de tierras bajas) (Ribera *et al* 1996, Navarro 2002).

Las parcelas de muestreo se ubicaron dentro las siguientes coordenadas: 14°08'41.5''-14°09'39.3''S y 68°43'01.7''- 68°44'41.8''W, en un rango altitudinal de 1.050-1.600 m (Figura 1), fueron evaluadas en mayo de 2006 (época seca).

Selección del área de estudio

Las parcelas temporales de muestreo se ubicaron en lugares de bosque primario que no presentaron perturbaciones antropogénicas o ecológicas recientes, además se buscó que los sitios de muestreo sean en lo posible homogéneos, es decir que ecológicamente tengan características fisonómicas similares y que pertenezcan a una misma situación topográfica, esta metodología fue usada por Gentry, 1982, Duque *et al.* 2001, Romero-Saltos *et al.* 2001 Phillips & Miller, 2002.

METODOLOGÍA

Instalación de las parcelas temporales

Para evaluar la composición y estructura florística se instalaron parcelas temporales de muestreo tipo Gentry modificadas de 0.1 ha (Gentry, 1982, Phillips & Miller, 2002), modificando las originales de 500×2 m divididas en subparcelas de 50×2 m, a parcelas de 50×20 m divididas en subparcelas de 10×10 m (Figura 4). Cada parcela estuvo separada aproximadamente por 500 m de distancia. Dentro de cada parcela se midió todos los individuos con $DAP \geq 2.5$ cm.

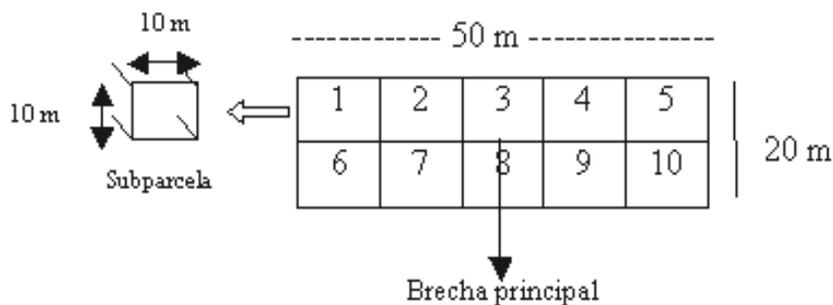


Figura 4. Esquema de la instalación de la parcela temporal de muestreo.

Se instaló 15 parcelas entre 1.050-1.600 m de altitud: Todas las parcelas estuvieron ubicadas en ladera con exposición NE. La utilización de las parcelas permitió evaluar la diversidad florística en un área determinada, registrando en pocos días de campo diferentes variables como: Diversidad alfa, densidad de individuos por área, composición florística, familias y especies dominantes y área basal del bosque (Gentry 2002, Philips *et al.* 2002).

Se instaló cada parcela ubicando un punto a partir del cual y con ayuda de una brújula se señaló el rumbo; de esta manera se inició la apertura de una brecha de 50 m. A lo largo de está se colocó estacas cada 10 m, las cuales estuvieron marcadas con cinta flagging de color naranja. A partir de las estacas, se trazó líneas perpendiculares de 10 m a cada lado obteniendo un área de 50 × 20 m, dividida en 10 subparcelas de muestreo de 10 × 10 m para facilitar la medición de los individuos (Figura 4). Se registró en cada parcela las coordenadas con GPS, altitud con altímetro, pendiente con clinómetro y exposición con brújula.

Relevamiento florístico y caracterización de la parcela de muestreo

En cada una de las parcelas temporales de muestreo se midió todos los individuos de plantas leñosas (árboles, hemiepífitas y lianas) con PAP (perímetro a la altura del pecho; Figura 5) ≥ 7.8 cm el cual se midió a 1.30 m del suelo (Gentry 1982, Gentry 2002, Philips *et al.* 2002). Se consideró como individuo, a aquel con sistema propio de raíces, cuyo cuerpo puede estar formado por uno o varios tallos



Figura 5. Medición del DAP.

Los árboles de tallos múltiples cuyos troncos están unidos bajo el suelo se consideraron como un solo individuo (Duque *et al.* 2001, Romero-Saltos *et al.* 2001). En árboles con aletones o

raíces tabulares o zancudas la medición se efectuó unos centímetros más arriba donde el tronco se tornaba regular (Figura 6) (Dallmeier 1992, Duque *et al.* 2001, Romero-Saltos *et al.* 2001). Además se estimó la altura aproximada de cada individuo y cuando el PAP era ≥ 30 cm se estimó también la altura aproximada del fuste.

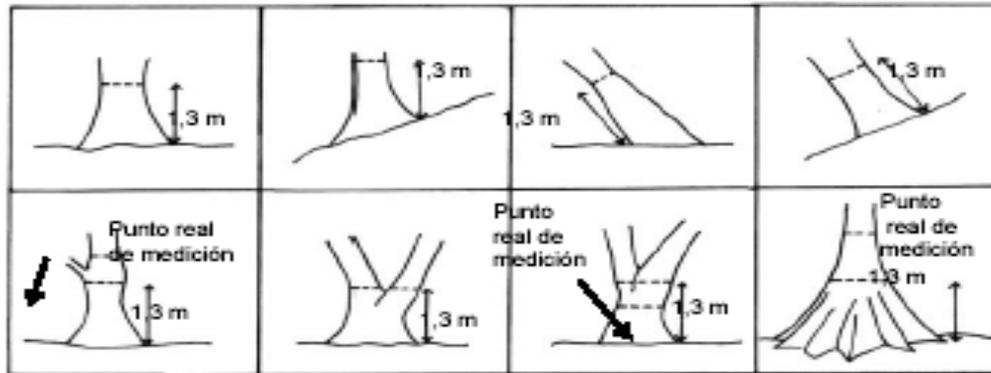


Figura 6. Forma en la que se midió el perímetro a la altura del pecho bajo diferentes características de los tallos (Dallmeier 1992).

A partir del PAP se obtuvo el DAP (diámetro a la altura del pecho) con la siguiente relación: $DAP = PAP / \pi$. Donde, PAP es el perímetro a la altura del pecho (cm) y $\pi = (3.1416)$.

Se colectó todas las especies y a cada una se les asignó un código. Cuando los especímenes eran fértiles se colectaron ocho duplicados en casos contrarios solo cuatro. Al mismo tiempo se realizó colecciones generales en el área de influencia de las parcelas para mejorar la referencia florística y facilitar la identificación. Las muestras fueron secadas en campo y luego fueron depositadas en el Herbario Nacional de Bolivia (LPB) y los duplicados fueron enviados al Missouri Botanical Garden (MO) y al herbario del Museo de Historia Natural Noel Kempf Mercado (USZ).

Toma de muestras de suelo

Antes de efectuar la toma de muestras de suelo, se eliminó de la superficie de cada punto de muestreo piedras, hierbas y raíces que dificultaban dicha operación (Ruokolainen & Tuomisto 1998). En cada parcela de muestreo, se tomó una muestra compuesta de suelo de 1 Kg aproximadamente, mediante el método zig-zag (Figura 7A) a 0–30 cm (Figura 7B) de profundidad que es la capa arable o profundidad efectiva (Peña 1999, Cortés-Castelan &

Islebe 2003), donde se encuentran disponibles para las plantas la mayor cantidad de nutrientes (Thompson & Troeh 1980, Arbelo *et al.* 2002). Las muestras de suelo se introdujeron en bolsas limpias de plástico, indicando la referencia de la parcela en cada una de ellas y con la mayor claridad posible (FAO 2000).

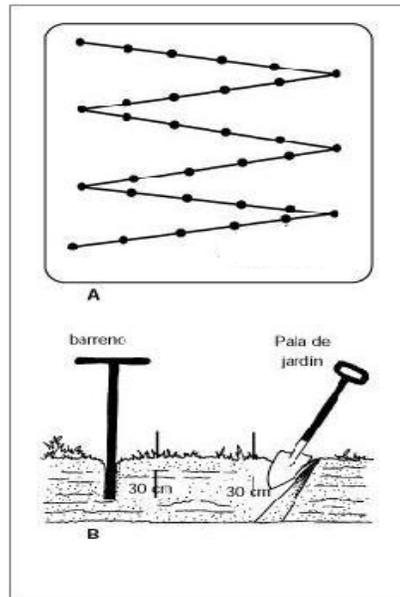


Figura 7. Procedimiento para la recolección de muestras de suelo (Cortés-Castelan & Islebe 2003).

Identificación taxonómica

Las colecciones de flora obtenidas y secadas en campo fueron depositadas en una congeladora durante 48 horas, con el fin de eliminar cualquier sustancia u organismo que pueda afectar a las colecciones del herbario, se ordenaron por el código asignado en campo y depositaron en carpetas. Las colecciones fueron separadas por morfoespecies para luego ser identificadas con la ayuda de claves taxonómicas de Killeen *et al.* (1993) y Gentry (1993) o por comparación con material taxonómicamente determinado de la colección científica del Herbario Nacional de Bolivia (LPB).

Análisis de suelos

Las quince muestras de suelo obtenidas en campo fueron analizadas en el Laboratorio de Calidad Ambiental del Instituto de Ecología, se realizaron los siguientes análisis:

- Determinación de la textura. Análisis volumétrico: Método del hidrómetro o método de sedimentación de Bouyoucos (ISRIC 1993).
- Determinación de la materia orgánica: Método de digestión húmeda según Walkley y Black (1934).
- Determinación del pH relación 1:5 en extracto acuoso según ISRIC (1993).
- Nitrógeno total: Método Kjeldahl (Dewis & Frietas 1970).
- Carbón orgánico según el método de Walkley & Black (1979).
- Fósforo disponible: cuando la muestra de suelo tuvo $\text{pH} \geq 5$ se utilizó el método de Olsen y cuando se encontró $\text{pH} \leq 5$ se utilizó el método de Bray1 (ISRIC 1993)
- Determinación de las bases intercambiables (K, Ca, Mg y Na) Método acetato de amonio 1N pH 7.0 (Cottenie 1980, ISRIC 1993).
- Capacidad de intercambio catiónico: sumatoria de las bases totales (ISRIC 1993)
- Determinación de la acidez intercambiable: método de extracción con cloruro de potasio 1molar y titulación con hidróxido de sodio (ISRIC 1993).

Análisis de datos

Determinación de los grupos vegetales dentro del bosque

Los grupos existentes en el bosque, se determinaron considerando lo observado en campo además de realizar el método TWINSpan (Two-way Indicator Species Analysis). Es un análisis multivariante aglomerativo donde las especies y las unidades de muestra son alineadas a lo largo de un gradiente dominante, busca grupos de especies y reporta especies indicadoras para esos grupos (ter Brack 1995, McCune & Grace 2002) (Anexo 1).

Para realizar el TWINSpan se construyó una matriz con los datos de abundancia de todas las especies del estudio (McCune & Mefford 1999). El análisis se lo realizó en el programa PC-Ord 4 para Windows versión 4 y los parámetros que se utilizaron estuvieron 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).

Una vez determinados los grupos vegetales encontrados en el estudio, se denominó a cada grupo según la primera y segunda especie dominante (Alaqui 1998) para luego realizar los análisis de composición y estructura florística para cada una de ellos.

Composición florística y estructura de tamaños de los grupos formados dentro del bosque (diversidad y similitud florística)

Para determinar la composición, diversidad y similitud florística se calculó los siguientes parámetros (ver más detalles en Anexo 2):

- Índices de valor de importancia por especie (IVI) formulado por Curtis & Macintosh (1951). Está constituido por la suma de parámetros relativos de frecuencia, abundancia y dominancia de cada especie.
- 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).
- Diversidad relativa familiar, es la relación porcentual entre el número de especies de una determinada familia y el número total de especies encontradas (Curtis & Macintosh 1951, Matteucci & Colma 1982).
- Índice de diversidad de Shannon–Weiner, uno de los más usados para expresar la diversidad de especies en un determinado hábitat (Odum 1972).
- Índice de dominancia Simpson (D_{inv}), que considera especies con mayor importancia sin considerar al resto de las especies. Es sensible a cambios de igualdad (Krebs 1978, Magurran 1991, Feisinger 2003).
- Índice de Sørensen, que compara dos comunidades mediante la presencia ausencia de especies en cada una de ellas con atributos similares (Mostacedo *et al.* 2000).

Para determinar la estructura física del bosque, se describió el bosque desde un enfoque morfológico, utilizando variables cuantitativas sin tomar en cuenta a las especies individuales (Finegan 1992). Para la estructura horizontal, se distribuyó a los individuos en clases diamétricas cada 10 cm y para la estructura vertical se reconoció clases altimétricas cada 5 m, se consideró ocho clases altimétricas (≤ 5 , 5-10, 10-15, 15-20, 20- 25, 25-30, 30-35, ≥ 35 m de

altura) dentro las cuales se diferenció cuatro estratos: sotobosque, subdosel, dosel y emergentes.

Una vez determinados los grupos vegetales se realizó una prueba estadística no paramétrica (Kruskal-Wallis) con los datos de: Diversidad, número de lianas, hemiepífitas, arbustos y árboles, y con el número de individuos de cada una de las clases altimétricas y diamétricas considerando un nivel de confianza de 0.05 para ver si existían diferencias significativas entre los grupos.

Relación entre la composición florística con los factores edáficos

Para determinar si la composición florística del bosque está relacionada con los factores edáficos analizados, se realizó dos análisis: El análisis de componentes principales (PCA) y el análisis de correspondencia canónica (CCA), que son técnicas de ordenación multivariada (McCune & Mefford 1999, Ter Brack 1995, McCune & Grace 2002). Los dos análisis requieren de dos matrices de datos, la primera matriz esta compuesta por datos de especies, y la segunda contiene las variables ambientales de cada una de las parcelas de muestreo (Anexo 3).

Para los dos análisis (PCA y CCA), se elaboró la primera matriz con datos de dominancia, abundancia, frecuencia e índice de valor de importancia, pero la que mejor mostró la distribución de los datos fue la matriz de dominancia, es por esto que se decidió utilizarla en los análisis, además es una de las matrices más utilizada por ecólogos (Alaqui 1998, Romero-Saltos *et al.* 2001), para obtener normalidad se transformaron los datos con la opción *Beals Smoothing* del programa PC-Ord 4, esta transformación fue propuesta por Beals (1984) y es muy útil cuando se tienen datos demasiados heterogéneos (demasiados ceros). En el análisis de componentes principales se construyó la primera matriz con todas las variables ambientales (factores edáficos), mientras que, para el análisis de correspondencia canónica se realizó cuatro matrices diferentes con las variables ambientales (factores edáficos) que fueron utilizadas independientemente como la segunda matriz en el análisis (Anexo 4). Se normalizó los datos de ambas matrices ambientales utilizando logaritmo en base 10 ($\log_{10} x+1$), para los

análisis, pero no todas las variables alcanzaron una distribución normal, es por eso que se asumió normalidad para realizar los análisis.

Antes de elaborar la segunda matriz se realizó un análisis de correlación entre las variables ambientales, en el caso de estar dos variables altamente correlacionadas se tomó solo una, para evitar de esta manera el efecto de colinealidad entre variables (ter Brack 1994).

En el análisis de correspondencia canónica se evaluó la significancia de la ordenación ejecutando 199 permutaciones aleatorias de Monte Carlo, con un nivel de confianza de 0.05 (ter Brack & Smilauer 1998). Esta prueba analiza la siguiente hipótesis nula: No hay relación lineal entre matrices, en otras palabras establece la independencia de los datos de especies con los valores de las variables ambientales (McCune & Grace 2002). Los análisis se los realizó en el programa PC-Ord 4 para Windows.

RESULTADOS

Para un mejor entendimiento del estudio y de los análisis realizados, los resultados son presentados en tres partes: 1) Descripción florística de las parcelas temporales de muestreo, 2) composición, estructura, similitud y variación florística y 3) Relación entre la composición florística con los factores edáficos.

Descripción florística de las parcelas temporales de muestreo

En las 15 parcelas (1.5 ha) instaladas se registró un total de 4.190 individuos (279.3 ± 71.9 ind./parcela media \pm desviación estándar, todas las medias y desviaciones estándares se presentaran de esta manera); de los cuales 3.778 fueron árboles (90.2 %), 131 arbustos (3.1%), 269 lianas (6.4%) y 12 hemiepífitas (0.3%). Se identificaron 299 especies (incluyendo morfoespecies), distribuidas en: 154 géneros y 69 familias en un área basal total de 56.22 m² (37.48 m²/ha).

Los valores de diversidad son relativamente altos en cada una de las parcelas, no se observó ningún patrón entre la elevación y la diversidad. Sin embargo, el número de árboles incremento con la altitud y de manera contraria el número de arbustos fue decreciendo al

incrementar la elevación. Las hemiepífitas estuvieron pobremente representadas en todas las parcelas (Tabla 1).

Entre algunas de las familias ecológicamente importantes encontramos a: Sapotaceae, que tiene una distribución pantropical, fue la familia más dominante (18.4 %), uno de los géneros que la caracterizó fue *Pouteria* este género distribuido en zonas tropicales, prefiere suelos bien drenados.

Fabaceae de carácter cosmopolita, tuvo la mayor riqueza de especies (31 sp) su distribución es tropical, *Inga* que fue uno de sus géneros más llamativos, fertiliza los suelos ayudando en la fijación del nitrógeno.

Poaceae presenta una gran capacidad de adaptabilidad y fue la más abundante (23.7 %) en casi todas las parcelas, representada solo por una especie *Guadua* IL 02 que tiene un ciclo de vida sincronizado permitiéndole poblar en poco tiempo los claros producidos dentro del bosque.

Bignoniaceae tiene una distribución tropical y subtropical, aunque muy pocas especies se encuentran en zonas templadas, fue la familia de lianas que tuvo la mayor riqueza de especies (13 sp) y el género más característico fue *Arrabidaea*.

Una de las especies encontradas en este estudio y que caracteriza el tipo de bosque estudiado es *Juglans boliviana*. Donde, esta especie crece en ambientes húmedos, con suelos fértiles y pendientes leves, tiene un carácter alelopático y crece como individuos aislados.

Composición, similitud, estructura y variación florística

El análisis de clasificación (TWINSPAN) permitió reconocer cuatro grupos dentro del bosque estudiado (Figura 8).

Tabla 1. Datos generales, ecológicos y florísticos obtenidos de las 15 parcelas temporales de muestreo de 0.1 ha, instaladas con exposición Nor-este dentro del bosque subandino pluviestacional húmedo de Yungas.

FACTORES ABIOTICOS																	
	PTM 1	PTM 2	PTM 3	PTM 4	PTM 5	PTM 6	PTM 7	PTM 8	PTM 9	PTM 10	PTM 11	PTM 12	PTM 13	PTM 14	PTM 15	Total	X ± DS
Altitud (m)	1.093	1.102	1.124	1.145	1.180	1.219	1.248	1.250	1.297	1.326	1.351	1.392	1.408	1.580	1.588	-	-
Pendiente (%)	20%	15%	25%	15%	20%	30%	60%	30%	20%	50%	35%	50%	20%	18%	60%	-	-
FACTORES BIOTICOS																	
Área basal total (m²/ha)	3.79	5.38	2.95	4.36	3.32	2.71	2.74	4.08	4.10	2.65	3.86	4.01	4.37	3.69	4.21	56.22	3.7 ± 0.7
Nº de familias	24	26	28	26	26	20	32	29	23	26	34	29	28	36	30	69	27.8 ± 4.1
Nº de géneros	33	38	41	39	33	31	48	38	37	35	53	39	41	48	40	154	39.6 ± 6.1
Nº de especies	43	45	47	48	44	37	68	51	49	49	73	56	51	65	53	299	51.9 ± 9.8
Nº de árboles	183	172	209	234	178	254	380	230	170	357	270	307	167	351	316	3778	251.8 ± 74.5
Nº de arbustos	10	16	5	16	24	2	0	11	0	0	2	10	22	13	0	131	8.7 ± 8.2
Nº de lianas	23	3	52	3	13	18	17	4	30	21	22	17	9	25	12	269	17.9 ± 12.5
Nº de hemiepífitos	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	4	0	12	0.8 ± 1.8
Nº de individuos	216	193	266	253	216	275	397	246	201	379	295	334	198	393	328	4190	279.3 ± 71.9
Índice de diversidad (D_{inv})	15.28	19.51	14.37	14.13	14.62	2.64	3.20	21.72	19.51	1.89	27.46	3.63	21.78	8.96	19.93	15.27	13.9 ± 8.1
Índice de diversidad Shanon-Wiener (H')	3.20	3.31	3.14	3.16	3.14	1.89	2.43	3.42	3.39	1.52	3.74	2.43	3.47	3.10	3.41	4.19	2.9 ± 0.6

En TWINSPLAN el primer nivel de división ($eigenvalue = 0.766$) separó claramente dos grupos uno formado por las parcelas 14 y 15 y teniendo a la especie *Aiouea grandifolia* (Lauraceae) como indicadora, y el otro formado por las restantes 13 parcelas. El segundo nivel de división ($eigenvalue = 0.473$) diferenció a las parcelas 6, 7, 9, 10 como grupo de las otras parcelas, presentando a *Acalypha diversifolia* (Euphorbiaceae) como especie indicadora (Figura 8).

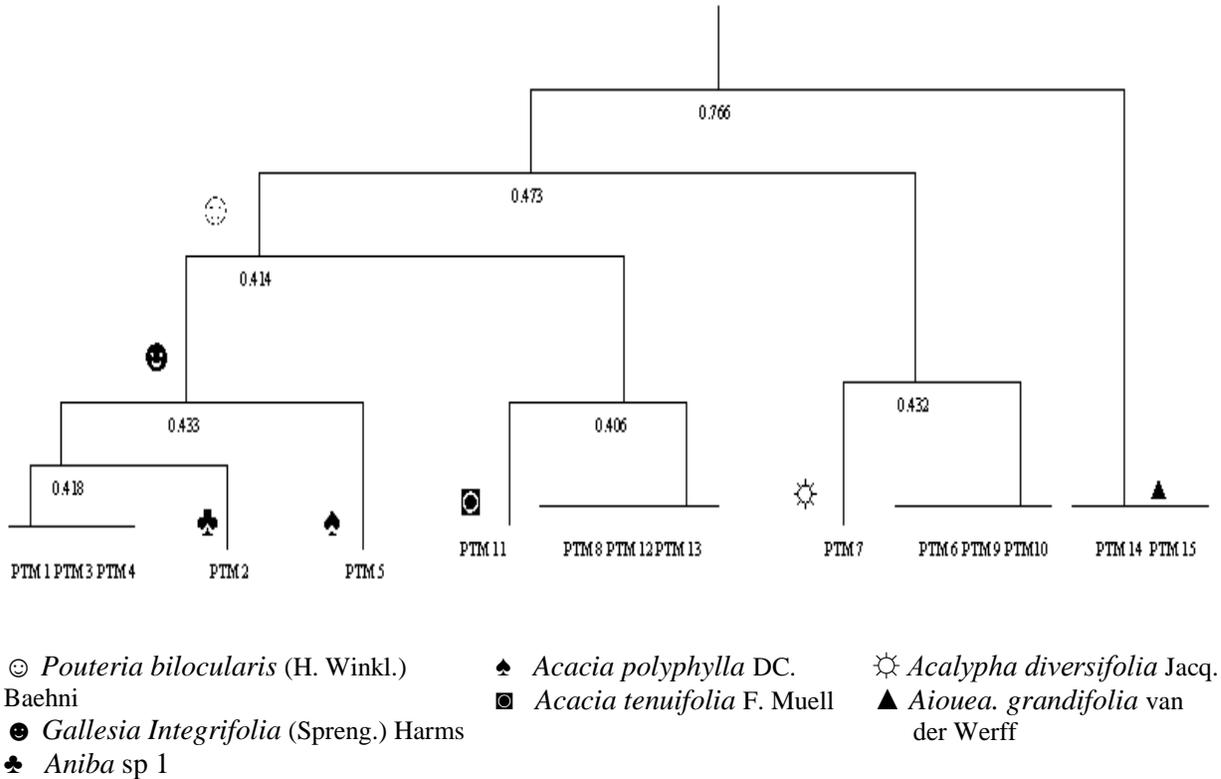


Figura 8. Dendrograma resultante del análisis TWINSPLAN para las 15 parcelas temporales muestreadas en el bosque

El tercer nivel de división ($eigenvalue = 0.414$) dividió a las parcelas restantes en dos grupos. El primero estuvo conformado por las parcelas 1-5, teniendo como especies indicadoras a *Aniba* sp 1 (Lauraceae), *Acacia polyphylla* (Mimos.) y *Galesia integrifolia* (Phytolaccaceae); y el segundo por las parcelas 8, 11–13 presentando como especie indicadora a *Acacia tenuifolia* (Fabaceae) (Figura 8).

Descripción de los grupos vegetales

Composición

Los cuatro grupos determinados tienen diferencias y a la vez similitudes entre ellas de acuerdo a la composición florística, las cuales son descritas a continuación (Figura 8):

- **Grupo *Pouteria bilocularis* - *Juglans boliviana***: (denominado Pouteria-Juglans en el resto del estudio) Estuvo conformado por las primeras cinco parcelas (PTM 1-5). Se las reconoce desde los 1.093-1.180 m de altitud, se registraron 1.144 individuos (976 árboles, 71 arbustos, 94 lianas y 3 hemiepífitas), pertenecientes a 42 familias y 107 especies (Tabla 1). Tuvo una diversidad de 3.2 ± 0.07 para Shanon-Weiner y 15.6 ± 2.2 para el invertido de Simpsons, el área basal media fue de $3.9 \pm 0.9 \text{ m}^2/\text{ha}$, además presentó la mayor cantidad de especies arbustivas con una media de 14.2 ± 7.2 por parcela (Tabla 2).

Tabla 2. Datos de los índices de diversidad Shanon-Weiner (H') y D_{inv} . Simpsons, área basal (AR), N° de lianas, hemiepífitas, arbustos y árboles para los cuatro grupos (los datos se muestran en media \pm desviación estándar; $P \geq 0.05$ prueba de Kruskal-Wallis).

Grupo	H'	D_{inv} Simpson	AR (m^2/ha)	N° Lianas	N° Hemiepífitas	N° Arbustos	N° Árboles
Pouteria - Juglans	3.2 ± 0.07	15.6 ± 2.2	3.9 ± 0.9	18.8 ± 20.3	0.6 ± 0.9	14.2 ± 7.2	195 ± 25.8
Capparis – Acacia	2.3 ± 0.8	6.8 ± 8.4	3.1 ± 0.7	21.5 ± 5.9	0.75 ± 0.5	0.5 ± 1	290.2 ± 97
Pouteria –Pseudolmedia	3.3 ± 0.6	18.6 ± 10.4	4.0 ± 0.2	13 ± 8	0.5 ± 0.6	11.2 ± 8.2	243.5 ± 59.9
Tapirira – Ficus	3.3 ± 0.2	14.4 ± 7.8	3.9 ± 0.4	18.5 ± 9.2	2.0 ± 2.8	6.5 ± 9.1	333.5 ± 24.7
Valor de P	0.09	0.7	0.1	0.5	0.8	0.02	0.3
Chi-cuadrado (X^2)	4.7	5.1	3.6	1.3	0.4	7.7	2.1

Pouteria bilocularis (Sapotaceae), presentó una importancia ecológica alta, producto de valores elevados de dominancia, abundancia y frecuencia, tiene una distribución amplia y crece en suelos arenosos o arcillosos. Fue una de las especies más representativas para este grupo, al igual que *Juglans boliviana* (Juglandaceae), que fue la segunda especie más dominante (Tabla 3).

Otras especie que presentó un alto valor de IVI fue *Acalypha cuneata* (Euphorbiaceae) siendo también una de las más frecuentes; sin embargo estuvo entre las especies con bajo valor de dominancia (Tabla 3), esta especie crece en ambientes con poca perturbación.

Piper amalago (Piperaceae) común del sotobosque de los bosques húmedos fue importante ecológicamente junto con *Inga coruscans* (Fabaceae) la cual prefiere ambientes húmedos y a veces crece en vegetación secundaria (Tabla 3).

El 61 % de la importancia ecológica estuvo concentrado en las primeras quince especies más importantes, las otras 92 especies solo reunieron el 39 % (Tabla 3).

Tabla 3. Las 15 especies más importantes ordenadas de forma decreciente por el IVI (con datos de dominancia, abundancia y frecuencia relativas) para el grupo *Pouteria bilocularis* - *Juglans boliviana*

Especie	Dominancia relativa	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	IVI (%)
<i>Pouteria bilocularis</i> (H. Winkl.) Baehni	15,3	5,3	5,2	8,6
<i>Acalypha cuneata</i> Poepp.	1,0	13,5	5,8	6,7
<i>Piper amalago</i> L.	4,4	8,5	5,8	6,2
<i>Inga coruscans</i> Humb. & Bonpl. ex Willd	1,6	7,2	6,1	5,0
<i>Juglans boliviana</i> (C. DC.) Dode	11,5	1,0	1,5	4,7
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	9,5	1,4	2,3	4,4
<i>Solanum daphnophyllum</i> Bitter.	0,5	6,2	4,6	3,8
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	3,5	3,2	3,4	3,4
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	4,3	2,4	3,2	3,3
<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	3,6	2,8	3,4	3,2
<i>Clavija tarapotana</i> Mez	0,6	4,5	4,0	3,0
<i>Ampelocera edentula</i> Kuhlm.	5,4	0,9	1,2	2,5
<i>Myroxylon balsamum</i> (L.) Harms.	3,3	1,4	1,7	2,1
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	1,8	2,1	2,3	2,1
<i>Macfadyena</i> IL 85	0,2	3,5	2,3	2,0
Otras especies	33	36	47	39

Las familias, Sapotaceae (14.1 %), Moraceae (9.2 %), Fabaceae (9.1 %), Euphorbiaceae (8.3 %), Piperaceae (6.8 %) y Juglandaceae (11.5 %) tuvieron los valores más altos de importancia ecológica (Anexo 5), todas estas familias están ampliamente distribuidas en zonas tropicales y sub-tropicales.

- **Grupo *Capparis amplissima* – *Acacia polyphylla*:** (denominado Capparis-Acacia en el resto del estudio) Estuvo conformado por cuatro parcelas: PTM 6-7 y PTM 9-10, ubicadas entre 1.219-1.326 m de altitud. Se registraron 1.252 individuos (1.161 árboles, 2 arbustos, 86 lianas y 3 hemiepífitas) en 126 especies y 43 familias (Tabla 1). Este grupo presentó los valores de diversidad más bajos en relación a los otros grupos estudiados teniendo una diversidad media de $H' = 2.3 \pm 0.8$ y $D_{inv} = 6.8 \pm 8.4$ (Tabla 2).

Guadua IL 02 fue la especie más importante ecológicamente debido a su alta abundancia y por ser una de las especies más frecuentes. Seguidamente, las especies que presentan un alto valor

de importancia fueron: *Capparis amplissima* subsp. *nitida* especie de bosques tropicales que sirve como forrajera y *Acacia polyphylla* que prefiere los suelos fértiles y a menudo se la encuentra en vegetación secundaria. *Urera caracasana*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Trichilia elegans* e *Inga coruscans* fueron también especies ecológicamente importantes (Tabla 4).

El 58.4 % de los valores de importancia ecológica estuvo reunido en las 15 familias más importantes mostradas en la tabla 4 y el restante 41.6% se encontró en las 111 especies restantes (Tabla 4).

Tabla 4. Las 15 especies más importantes ordenadas de forma decreciente por el IVI (con datos de dominancia, abundancia y frecuencia relativas) para el grupo *Capparis amplissima* – *Acacia polyphylla*.

Espece	Dominancia relativa	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	IVI (%)
<i>Guadua</i> IL 02	9,0	55,2	8,5	24,2
<i>Capparis amplissima</i> subsp. <i>nitida</i> (Ruiz & Pav. ex DC.) H.H. Iltis	12,5	0,6	1,4	4,8
<i>Acacia polyphylla</i> DC.	10,3	0,6	1,6	4,2
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb	1,5	4,5	4,5	3,5
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl	4,5	1,4	2,8	2,9
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss	2,2	1,8	3,5	2,5
<i>Inga coruscans</i> Humb. & Bonpl. ex Willd	1,2	2,0	4,0	2,4
<i>Erythrina amazonica</i> Krukoff	5,4	0,3	0,7	2,1
<i>Trichilia pleeana</i> (A. Juss.) C. DC	3,1	1,0	2,4	2,1
<i>Trichilia clausenii</i> C.DC.	2,4	0,8	1,9	1,7
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	3,3	0,6	1,2	1,7
<i>Chrysophyllum</i> vel. sp. nov.	2,7	0,6	1,6	1,7
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb	2,8	0,5	1,4	1,6
<i>Ficus maroma</i> A. Cast.	3,6	0,2	0,7	1,5
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott ex Spreng	4,1	0,1	0,2	1,5
Otras especies	31.4	29.8	63.5	41.6

Poaceae (25%), Fabaceae (14.3%), Meliaceae (6.5%), Capparaceae (5.5%), Sapotaceae (5.4%) y Urticaceae (4.9%) son las familias con los valores más altos de importancia ecológica (Anexo 6).

- **Grupo *Pouteria bilocularis* – *Pseudolmedia laevigata*:** (denominado Pouteria-Pseudolmedia en el resto del estudio) Estuvo conformado por cuatro parcelas (PTM 8, PTM 11-13) ubicadas entre 1.250-1.408 m de elevación. Se registró un total de 1.073 individuos (974 árboles, 45 arbustos, 52 lianas y 2 hemiepífitas), en un total de 135 especies y 50 familias (Tabla 1).

Presentó una diversidad media de 18.6 ± 10.4 para el índice de Simpson y de 3.3 ± 0.6 para Shanon-Weiner. Tuvo uno de los valores más altos de área basal ($4 \pm 0.2 \text{ m}^2/\text{ha}$) y el valor más bajo de hemiepifitas (0.5 ± 0.5) (Tabla 2). Al igual que en el primer grupo *Pouteria bilocularis* (Sapotaceae) es la especie ecológicamente más importante y la más dominante junto con *Pseudolmedia laevigata*. *Guadua* IL 02 también fue importante y presentó el mayor valor de abundancia (Tabla 5).

El 53.3 % de los valores de importancia ecológica estuvieron reunidos en las primeras quince especies, entre las cuales tenemos a: *Capparis coimbrana* (Capparaceae) que fue la tercera especie más abundante, *Clarisia racemosa* (Moraceae), *Inga coruscans* (Fabaceae) y *Clarisia biflora* (Moraceae), las restantes 120 especies solo acumularon el 46.7 %.

Tabla 5. Las 15 especies más importantes ordenadas de forma decreciente por el IVI (con datos de dominancia, abundancia y frecuencia relativas) para el grupo *Pouteria bilocularis* – *Pseudolmedia laevigata*.

Especie	Dominancia relativa	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	IVI
<i>Pouteria bilocularis</i> (H. Winkl.) Baehni	17,6	6,8	5,2	9,9
<i>Guadua</i> IL 02	2,3	17,0	2,7	7,3
<i>Capparis coimbrana</i> X. Cornejo & H.H. Iltis	4,5	5,0	4,7	4,7
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	3,9	3,9	3,8	3,9
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul.	5,4	1,6	2,5	3,1
<i>Inga coruscans</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	1,8	4,3	3,3	3,1
<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	3,2	3,0	2,8	3,0
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	5,0	1,4	1,8	2,8
<i>Trichilia pleeana</i> (A. Juss.) C. DC.	4,8	1,4	1,8	2,7
<i>Aniba</i> IL 144	3,9	1,8	2,2	2,6
<i>Ampelocera edentula</i> Kuhl.	2,7	2,2	2,3	2,4
<i>Solanum daphnophyllum</i> Bitter.	0,3	2,9	3,3	2,2
<i>Piper aduncum</i> L.	0,6	3,1	2,3	2,0
<i>Sarcaulus brasiliensis</i> (A. DC.) Eyma	1,1	2,1	2,3	1,8
<i>Sapindus saponaria</i> L.	4,2	0,5	0,7	1,8
Otras especies	38,6	43,2	58,2	46,7

Sapotaceae (7.9%), Moraceae (6.7%), Capparaceae (6.5%), Solanaceae (5.38%), Piperaceae (5.2%) y Fabaceae (4.9%) son las seis familias más importantes para este grupo (Anexo 7).

- **Grupo *Tapirira guianensis* – *Ficus guianensis*** : (denominado Tapirira-Ficus en todo el estudio) Solo incluyó a dos parcelas PTM 14-15. Estuvieron ubicadas a 1.580 y 1.588 m de

altitud, siendo las parcelas más altas del presente estudio. Se encontró un total de 721 individuos (667 árboles, 13 arbustos, 37 lianas y 4 hemiepífitas), en 41 familias y 94 especies (Tabla 1). Tuvieron una diversidad media de $H' = 3.3 \pm 0.2$ y $D_{inv} = 14.4 \pm 7.8$, y presentaron una media de $3,9 \pm 0,4 \text{ m}^2/0.1\text{ha}$ para el área basal (Tabla 2).

Como en el segundo grupo, la especie *Guadua* IL 02 fue la más importante ecológicamente, seguida de *Tapirira guianensis* subsp. *subandina* y esta a la vez fue una de las más dominantes, junto con *Ficus guianensis*. Otras especies ecológicamente importantes fueron: *Guatteria lasiocalyx*, *Ficus guianensis*, *Psychotria tinctoria*, *Prestoea acuminata* y *Ocotea* IL 326 (Tabla 6).

Tabla 6. Las 15 especies más importantes ordenadas de forma decreciente por el IVI (con datos de dominancia, abundancia y frecuencia relativas) para el grupo *Tapirira guianensis* – *Ficus guianensis*.

Especie	Dominancia relativa	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	IVI (%)
<i>Guadua</i> IL 02	4.1	16.4	3.1	7.8
<i>Tapirira guianensis</i> subsp. <i>subandina</i> Barfod & Holm-Niels.	10.6	4.0	3.7	6.1
<i>Guatteria lasiocalyx</i> R.E. Fr.	4.9	6.9	3.7	5.2
<i>Ficus guianensis</i> Desv. ex Ham	10.5	0.6	0.8	3.9
<i>Psychotria tinctoria</i> Ruiz & Pav.	1.1	6.8	3.9	3.9
<i>Prestoea acuminata</i> (Willd.) H.E. Moore	1.7	5.3	3.9	3.7
<i>Ocotea</i> IL 326	9.3	0.6	1.1	3.7
<i>Protium montanum</i> Swart	4.5	3.0	3.1	3.6
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	3.6	3.6	2.6	3.0
<i>Rauwolfia praecox</i> K. Schum. ex Markgr.	4.5	1.4	2.3	2.7
<i>Geonoma</i> IL 304	0.2	3.7	3.7	2.6
<i>Ocotea</i> IL 318	4.9	1.3	1.4	2.5
<i>Asteraceae</i> IL 315	4.3	1.2	1.7	2.4
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez	1.0	2.3	3.4	2.2
<i>Miconia amnicola</i> Wurdack	0.8	2.8	3.1	2.2
Otras especies	34.5	40.0	58.2	44.2

Entre las familias ecológicamente más importantes estuvieron: Lauraceae con 11.9%, Poaceae (8.1%), Rubiaceae (7.4%), Anacardiaceae (6.4%), Moraceae (5.9%) y Arecaceae (5.8%) (Anexo 8).

Los grupos Pouteria-Juglans y Pouteria-Pseudolmedia fueron más similares entre si (Figura 8) presentando especies de importancia ecológica en común (Tablas 3 y 5) como: *Pouteria*

bilocularis, *Inga coruscans*, *Solanum daphnophyllum*, *Clarisia racemosa*, *Clarisia biflora* y *Ampelocera edentula*.

El número de arbustos fue significativamente diferente entre grupos ($p \leq 0.05$), destacando al grupo Capparis –Acacia con el menor número de arbustos (Tabla 2).

Similitud florística

Las parcelas del grupo Pouteria- Juglans presentaron un valor promedio de similitud de 51% indicándonos que el recambio de especies (diversidad beta; 49%) entre ellas fue relativamente bajo (Anexo 9). Los valores de similitud de las demás parcelas fueron bajos, pero aún así las parcelas dentro de cada grupo al igual que en el anterior caso presentaron una tasa de recambio de especies (diversidad beta) baja entre si con respecto a parcelas de otros grupos (Tabla 2).

La similitud florística entre los grupos Pouteria-Juglans, Capparis–Acacia y Pouteria–Pseudolmedia fue relativamente alta indicándonos que entre estos grupos la diversidad beta es baja, pero aún así existe un porcentaje de recambio de especies. Por otro lado, el grupo Tapirira–Ficus tuvo valores bajos de similitud respecto a los otros grupos (6; 8,2 y 15,7%) mostrándonos una alta tasa de recambio de especies, habiendo de esta manera una diversidad beta alta (Tabla 7).

Tabla 7. Similitud florística de los cuatro grupos (Índice de Sørensen)

	Pouteria-Juglans	Capparis–Acacia	Pouteria–Pseudolmedia	Tapirira–Ficus
Pouteria-Juglans	100	60	61	6
Capparis–Acacia	51.9	100	57	9
Pouteria–Pseudolmedia	50.6	43.8	100	18
Tapirira–Ficus	6.0	8.2	15.7	100

Estructura de tamaños de los cuatro grupos

La distribución del número de individuos se mostró como una J invertida (estructura horizontal) para los cuatro grupos, con el mayor número de individuos en las clases diamétricas menores y muy pocos en las clases mayores (Figura 9). La distribución del área basal tuvo un comportamiento opuesto, las clases diamétricas mayores presentaron pocos

individuos pero un área basal grande, todos los grupos florísticos tuvieron el mismo comportamiento.

Para el grupo *Pouteria-Juglans* las especies que tuvieron el mayor número de individuos en las clases diamétricas menores (< 10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm) fueron: *Acalypha cuneata* (14.2 %), *Piper amalago* (9 %), *Inga coruscans* (8 %), en las intermedias (30-40 cm, 40-50 cm) estuvo *Pouteria bilocularis* (43 %) que a la vez también se encontró junto con *Juglans boliviana* (19 %) en las clases diamétricas mayores (50-60 cm, 60-70 cm, >70 cm) (Figura 9).

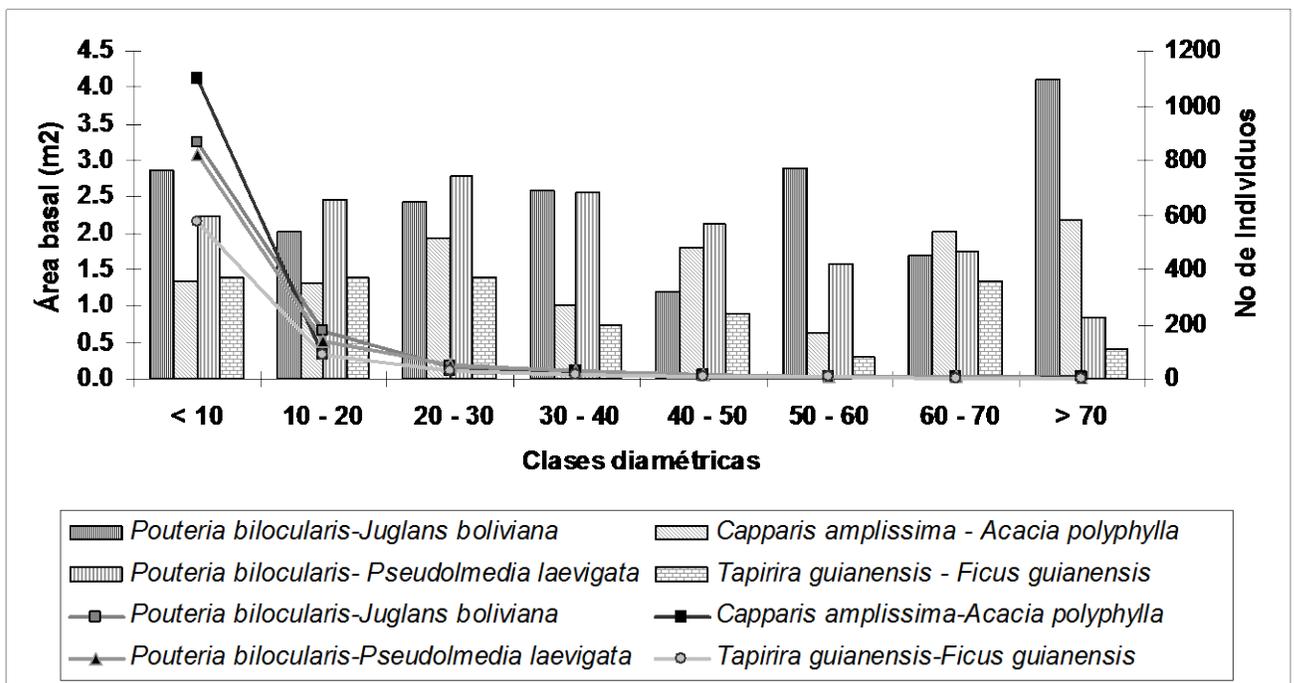


Figura 9. Distribución del área basal (barras) y número de individuos (líneas) por clase diamétrica de los cuatro grupos del bosque evaluado.

Capparis-Acacia como grupo presentó las siguientes especies con los valores más altos de individuos: *Guadua IL-02* (57 %), *Urera caracasana* (5 %), *Inga curuscans* (2 %) dentro de las clases diamétricas menores; *Chrysophyllum* vel. sp. nov. (11 %) *Chrysophyllum venezuelanense* (11 %) en las intermedias; *Acacia polyphylla* (28 %), *Capparis amplissima* subsp. *nitida* (21 %) y *Gallesia integrifolia* (7 %) dentro de las clases mayores.

El grupo Pouteria-Pseudolmedia tuvo a las siguientes especies con los mayores números de individuos: *Guadua IL-02* (20 %) y *Capparis coimbrana* (4 %) en las clases diamétricas menores; *Pouteria bilocularis* (7 %) se encontró en todas las clases y *Chrysophyllum vel.sp.nov.* (6 %) y *Sapindus saponaria* (6 %) estuvo en las clases mayores.

Dentro del grupo Tapirira-Ficus las especies que obtuvieron un valor alto en el número de individuos fueron: *Guadua IL-02* (17 %), *Psychotria tinctoria* (7 %), *Guatteria lasiocalyx* (7 %) en las clases diamétricas menores; *Tapirira guianensis* subsp. *sunbandina* (20 %) en las intermedias; *Ocotea IL-326* (50 %), *Ocotea IL 318* (16 %) y *Ficus guianensis* (33 %) en las clases mayores.

El grupo Pouteria-Juglans tuvo el valor más alto de área basal en el último intervalo de clase (> 70 cm) respecto a los demás grupos, de modo contrario el valor más bajo es para el grupo Tapirira -Ficus que también exhibe los valores más bajos para los demás intervalos de clase.

Las diferencias en el número de individuos de las clases diamétricas entre los cuatro grupos no fueron significantes (prueba Kruskal-Wallis, Anexo 10).

En la estructura vertical se observó que el mayor número de individuos se concentra en las clases de alturas menores, disminuyendo en las clases altimétricas mayores. Este patrón se observó en todos los grupos (Figura 10).

Para el grupo Pouteria-Juglans las especies más abundantes fueron: *Solanum daphnophyllum* (16 %) y *Acalypha cuneata* (26 %) en el sotobosque; esta última junto con *Piper amalago* (14 %) fueron especies abundantes del subdosel; *Pouteria bilocularis* (16 %), *Chrysophyllum gonocarpum* (8 %), *Clarisia racemosa* (7 %) y *Inga coruscans* (6 %) en el dosel; *Gallesia integrifolia* (16 %), *Ampelocera edentula* (16 %) y *Clarisia biflora* (8 %) formaron parte del estrato emergente.

Además, se observó en general que los estratos dosel y emergente tuvieron el mayor número de individuos con respecto a los demás grupos, siendo el único grupo que tuvo un individuo en el intervalo > 35 m (*Ficus maroma*).

Dentro el grupo Capparis-Acacia tuvimos las siguientes especies como las más abundantes: *Guadua IL-02* en el sotobosque, subdosel y dosel (47, 74 y 19 %); *Chrysophyllum gonocarpum* (8 %), *Trichilia pleeana* (6 %), *Acacia polyphylla* (5 %), y *Capparis amplissima* subsp. *nitida* (3 %) en el dosel; esta última formó parte del estrato emergente junto a *Astronium fraxinifolium* (25 %) y *Erythrina amazonica* (25 %). En este grupo los datos de número de individuos/especie para cada estrato fueron muy variables mostrando valores altos de desviación estándar.

En el grupo Pouteria-Pseudolmedia las especies que se reportaron como las más abundantes fueron: *Solanum daphnophyllum* (9 %) y *Capparis coimbrana* (6 %) en el sotobosque; esta última junto con *Guadua IL-02* (24 %) y *Pseudolmedia laevigata* (4 %) presentó un valor alto de individuos en el subdosel y dosel; y en el estrato emergente solo se encontró a *Sapindus saponaria* (12 %) y a *Pouteria durlandii* (12 %).

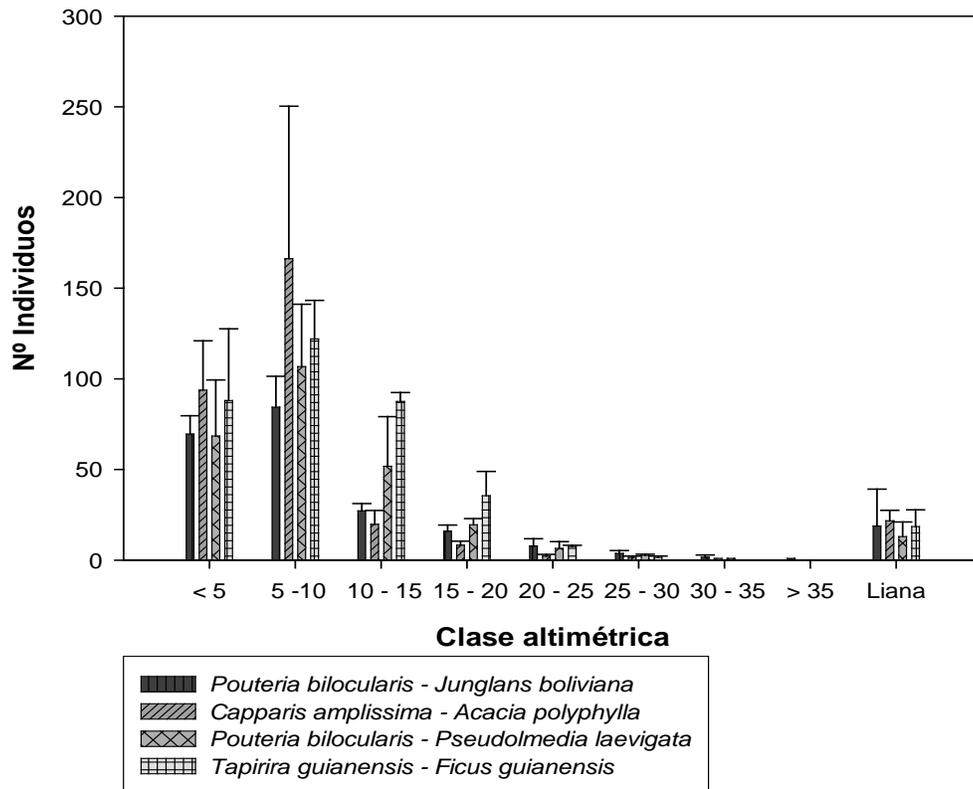


Figura 10. Distribución del número de individuos por clase altimétrica para los cuatro grupos del bosque evaluado (los datos son media \pm desviación estándar)

Mientras que en el último grupo (Tapirira-Ficus) se registraron las siguientes especies con el mayor número de individuos: *Psychotria tinctoria* (24 %) y *Geonoma IL-304* (14 %) en el sotobosque; *Guadua IL-02* (34 %), *Guatteria lasiocalyx* (10 %) en el subdosel y dosel; y como parte del estrato emergente a *Ocotea IL-326* (33 %) y *Stryphnodendron purpureum* (33 %). Este grupo no presentó los dos últimos intervalos de clase (30-35 y > 35 m).

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número de individuos del dosel entre los grupos vegetales ($p \leq 0.05$; Anexo 11a), la prueba a posteriori mostró diferencias significativas para el número de individuos del dosel del grupo Tapirira-Ficus respecto a los otros grupos (LSD $p \leq 0.05$; Anexo 11b).

Relación entre la composición florística con los factores edáficos

El contenido de carbono orgánico tuvo una alta correlación con el contenido de materia orgánica ($r = 0.9$ y $p \leq 0.05$), así como se correlacionaron las bases intercambiables Na y Mg ($r = 0.8$ y $p \leq 0.05$). Es por esta razón que sólo se tomó en cuenta para el análisis la variable materia orgánica y Mg además de las otras ya mencionadas en metodología. Con las cuatro matrices elaboradas se obtuvieron los siguientes resultados:

La ordenación de las parcelas obtenida por el análisis de componentes principales (PCA) produjo como resultado dos grupos (Figura 11 y 12). El primer y el tercer componente dieron mejor la separación de las parcelas, explicando el 29.1 % de la varianza obtenida (Figura 11 y Tabla 8).

Se observó claramente una fuerte división de las parcelas 14 y 15 de las demás, formando estas últimas un gradiente fuertemente relacionado al tercer componente.

Las parcelas 1- 13 se agruparon debido a la similitud florística que existe entre ellas, además de tener ciertas características edáficas similares como: pH, N, Na, K y CIC.

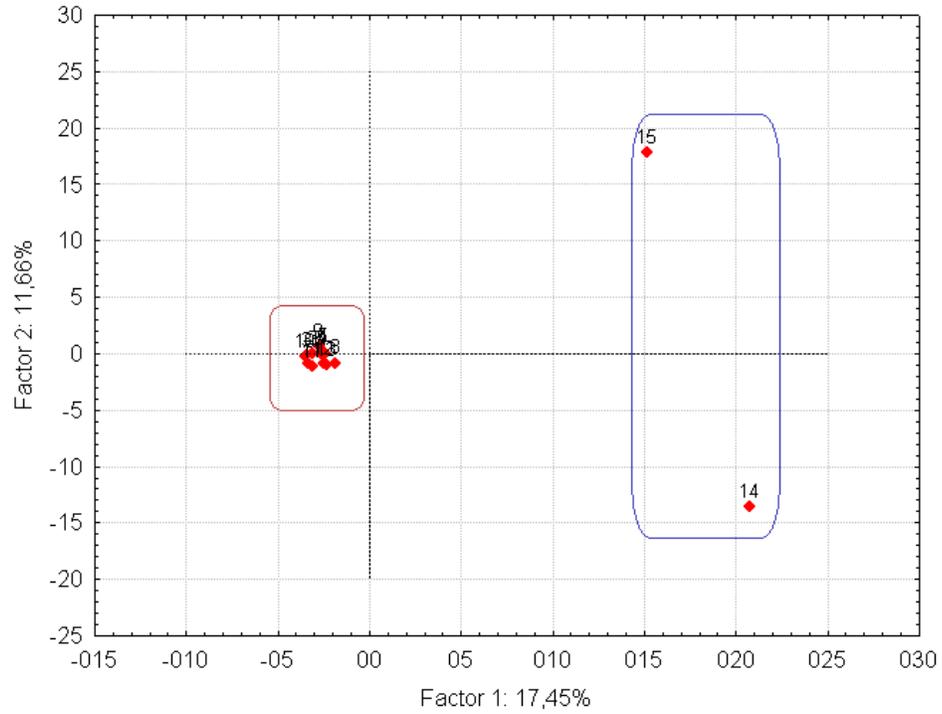


Figura 11. Ordenación de las quince parcelas (PCA) del bosque evaluado (eje 1 y 2)

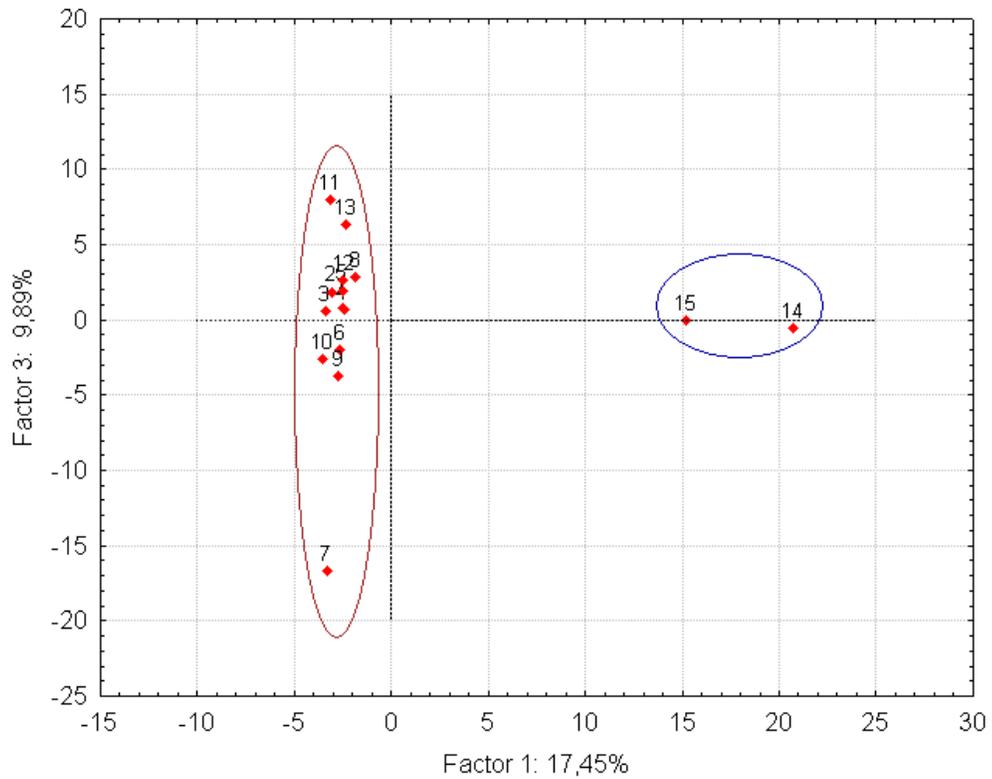


Figura 12. Ordenación de las quince parcelas (PCA) del bosque evaluado (eje 1 y 3)

Tabla 8. Resultados del análisis de correspondencia canónica			
	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalue	54.4	36.4	30.9
Eigenvalue Acumulado	54.4	90.8	121.7
% de varianza explicadas	17.5	11.7	9.9
% de varianza acumulada	17.5	29.1	39

En el diagrama de ordenación del análisis de correspondencia canónica el primer eje canónico obtuvo el 57.3 % de la variación total en la composición de especies, segregándolas en un gradiente de fertilidad: Mayor nivel fertilidad en el extremo derecho (representado por el N total y el Ca, K y Mg intercambiables) donde se observa a las parcelas 1–12 y menor nivel fertilidad en el extremo izquierdo (representado por la acidez intercambiable) donde están solo las parcelas 14 y 15.

El segundo eje tuvo solo el 6.7 % de la variación total, segregando a las especies y parcelas en un gradiente de capacidad de intercambio catiónico, teniendo mayor capacidad de intercambio catiónico en el extremo superior y menor capacidad en el extremo inferior (Figura 13 y 14; Tabla 9).

Las parcelas 1, 3, 4 y 6 se ubicaron cerca de las variables N total y Ca indicando que pueden tener un alto contenido de estos nutrientes, por otro lado las parcelas 2, 5 y 8 están cerca de las variables K y Mg teniendo talvez altos contenidos de estos elementos (Figura 13).

El modelo entero explicó el 64 % de la variación total y las pruebas de Monte Carlo mostraron que la ordenación es significativa para el primer eje ($p \leq 0.05$), y no significativa para el segundo ($p = 0.51$).

Se podría plantear que la variación en la composición de especies fue explicada significativamente por la fertilidad y no por la capacidad de intercambio catiónico (Anexo 12).

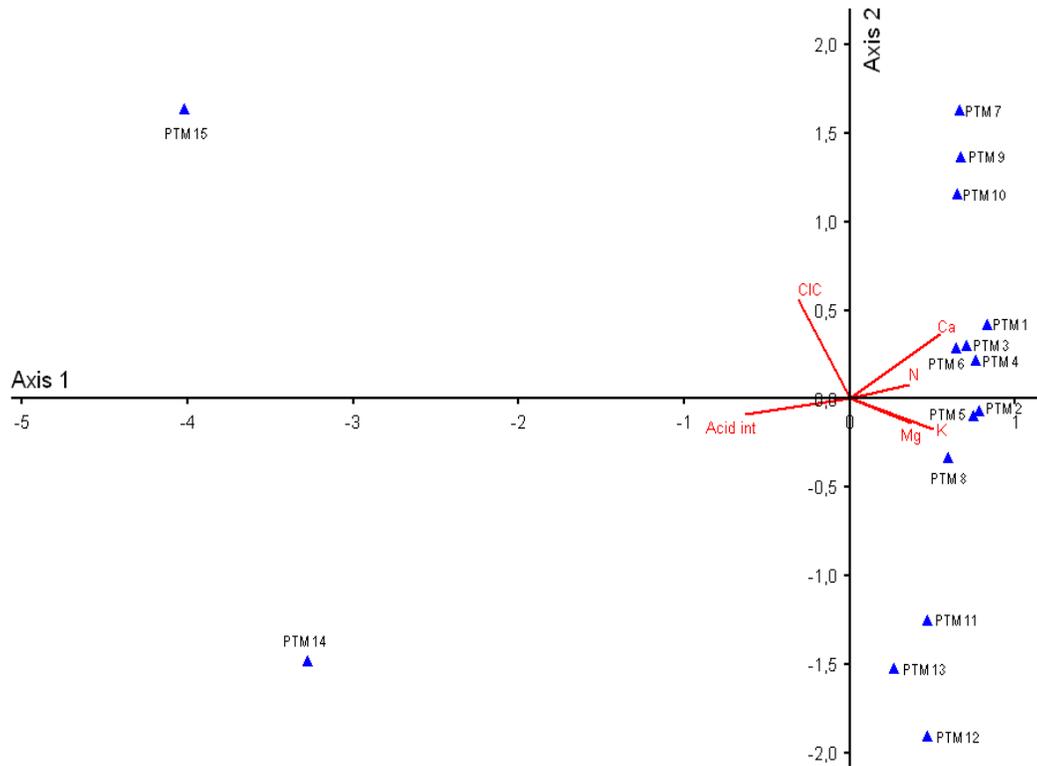


Figura 13. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas (acidez intercambiable, capacidad de intercambio catiónico, Ca, K, Mg y N) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.

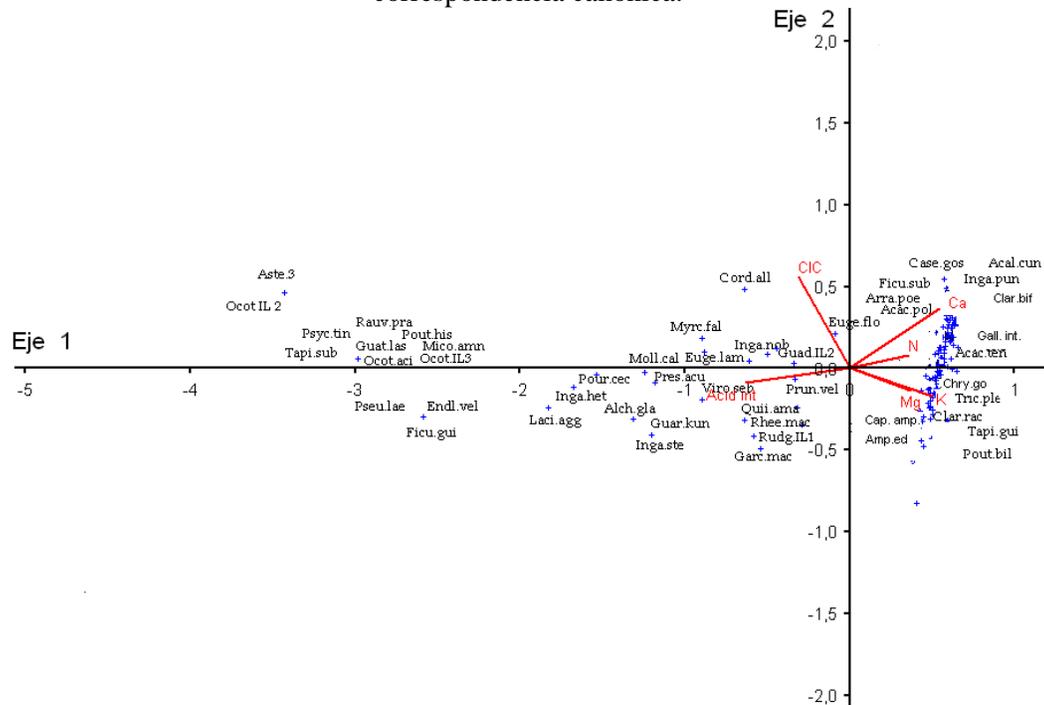


Figura 14. Localización de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables edáficas (acidez intercambiable, capacidad de intercambio catiónico, Ca, K, Mg y N) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.

Tabla 9. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables N, K, Ca, Mg, acidez intercambiable y CIC.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalue	0.57	0.07	0.04
% de varianza explicadas	57.3	6.7	3.5
% de varianza acumulada	57.3	64	67.5
Correlaciones Intraset (ter Braak 1986)			
N	0.54	0.08	-0.17
K	0.76	-0.18	-0.45
Ca	0.84	0.38	-0.26
Mg	0.56	-0.14	0.12
Acidez Intercambiable	-0.97	-0.09	-0.08
CIC	-0.48	0.576	-0.37

En las Figuras 15 y 16, el modelo entero de ordenación del análisis de correspondencia canónica explicó el 56.6% de la variación total en la composición de especies. El primer eje obtuvo el 53.6% de la variación, segregando a las parcelas y especies en un gradiente de acidez: Mayor nivel de acidez en el extremo izquierdo (representado por la variable arcilla) donde se encuentran las parcelas 1-10 y 13, y menor nivel de acidez en el extremo derecho (representado por la variable pH) en donde se observa a las parcelas 11, 12, 14 y 15. El segundo eje aportó con el 2.9% de la variación total, segregando a las especies y parcelas en un gradiente de textura: Mayor contenido de arena en el extremo superior (representado por la variable arena) y mayor contenido de arcilla en el extremo inferior (representado por la variable arcilla) (Tabla 10). La prueba de Monte Carlo mostró que la ordenación es significativa para el primer eje ($p \leq 0.05$), entonces se podría decir que la variación de las especies es explicada significativamente por el nivel de pH. Por otro lado la prueba fue no significativa para el segundo eje ($p = 1.0$) mostrando que en nuestro estudio la textura no define la variación ni la distribución de las especies (Anexo 13).

Las parcelas 3, 6 y 9 se ubicaron cerca de las variables arena y materia orgánica lo que sugiere que tienen un contenido alto de materia orgánica y arena. Del mismo modo las parcelas 1 y 4 podrían tener un contenido alto en arena y pH. Las parcelas 11 y 12 se encontraron cerca de la variable arena indicando un alto contenido de arena en ellas (Figura 15).

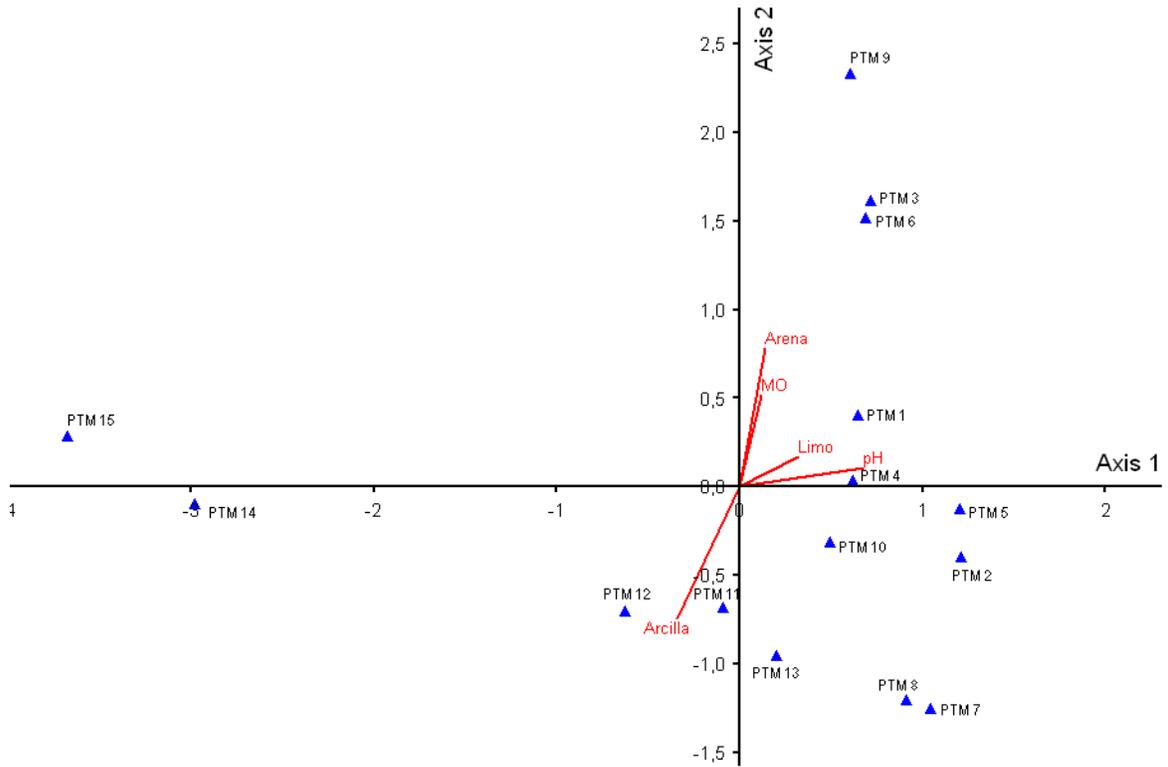


Figura 15. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas (arena, limo, arcilla, materia orgánica y pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.

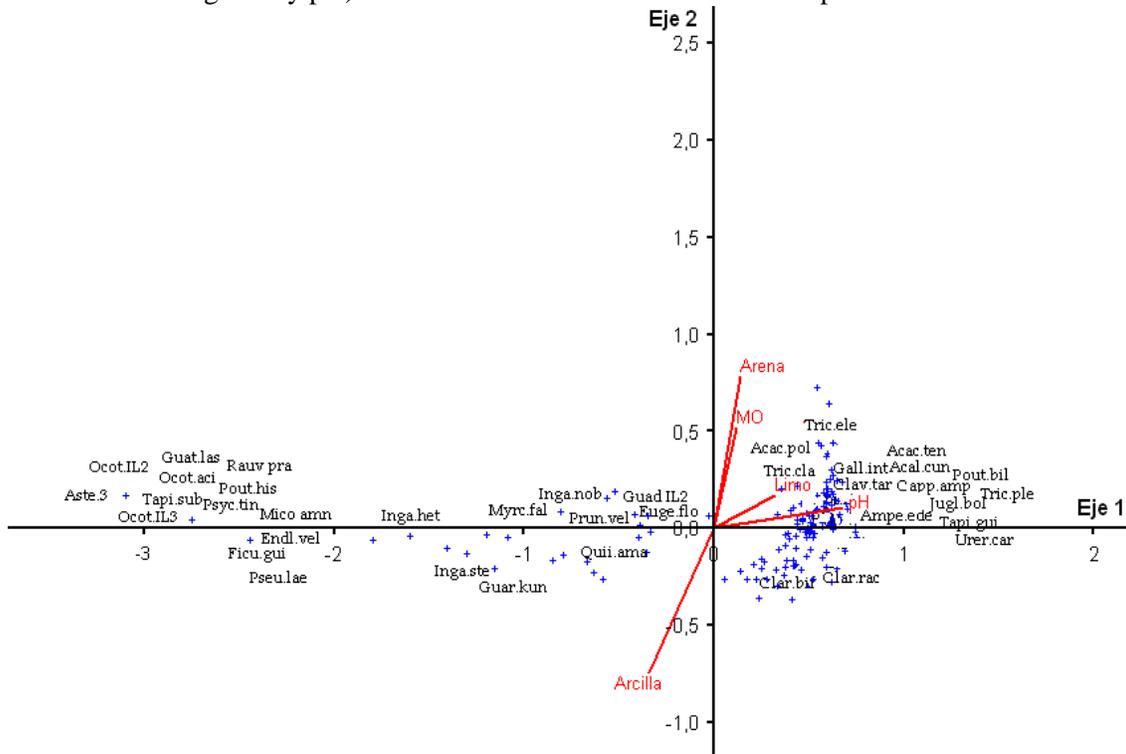


Figura 16. Localización de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables edáficas (arena, limo, arcilla, materia orgánica y pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.

Tabla 10. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables pH, materia orgánica, arena, limo y arcilla.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalue	0.53	0.03	0.03
% de varianza explicadas	53.6	2.9	2.5
% de varianza acumulada	53.6	56.6	59.1
Correlaciones Intraset (ter Braak 1986)			
pH	0.99	0.11	0.01
MO	0.17	0.52	-0.47
Arena	0.21	0.79	0.54
Limo	0.47	0.17	-0.16
Arcilla	-0.49	-0.76	-0.13

En el diagrama de ordenación del análisis de correspondencia canónica el primer eje canónico obtuvo el 52.9% de la variación total, segregando a las parcelas en un gradiente de disponibilidad de nutrientes: Mayor disponibilidad de nutrientes en el extremo derecho (representado por las variables P, Ca, K, N y Mg) donde se encuentran las parcelas 1-11 y 13 y menor nivel en el extremo izquierdo (representado por arcilla) donde se observa a las parcelas 12, 14 y 15.

El tercer eje contribuyó con el 3.9% de la variación total, pero no mostró una clara segregación de las especies y parcelas (Figuras 17 y 18; Tabla 11).

El modelo entero explicó el 56.8% de la variación total y la prueba de Monte Carlo fue significativa para el primer eje ($p \leq 0.05$), pero no así para el tercero ($p = 0.84$) (Anexo 14). Esto implica que la variación en la composición de especies es explicada significativamente por la disponibilidad de nutrientes.

Las parcelas 1, 3, 5, 7, 8, 9, 10 y 13 están localizadas cerca de la variable Mg lo que sugiere que tienen mayor contenido de este nutriente (Figura 17)

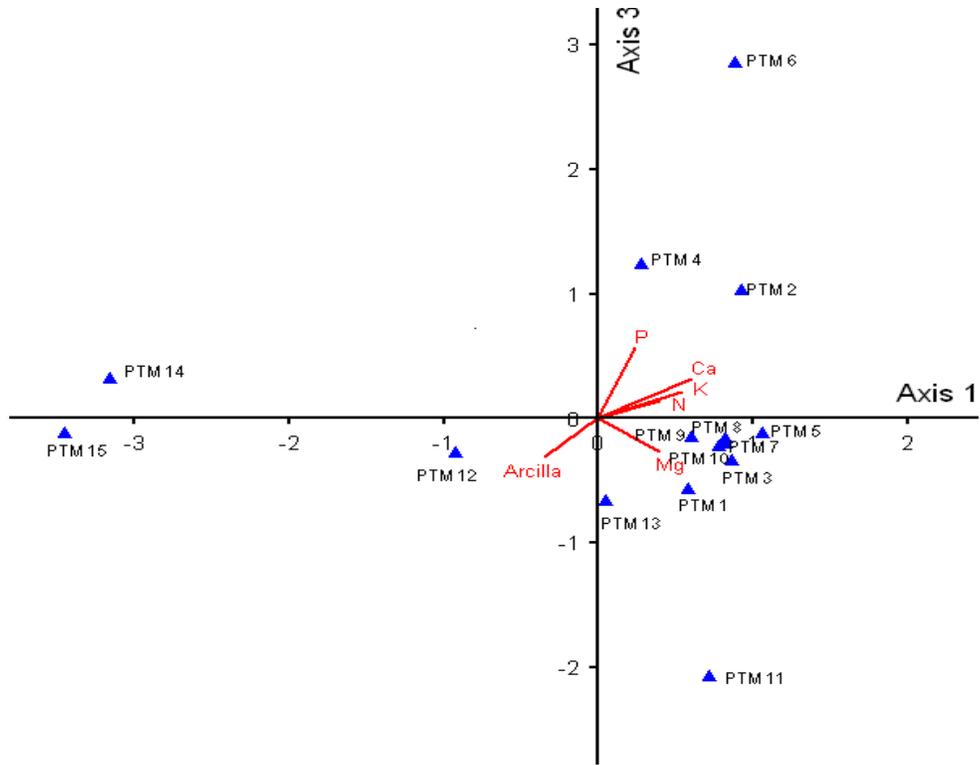


Figura 17. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas (arcilla, Ca, K, Mg, N y P) definidas mediante el análisis de correspondencia canónico.

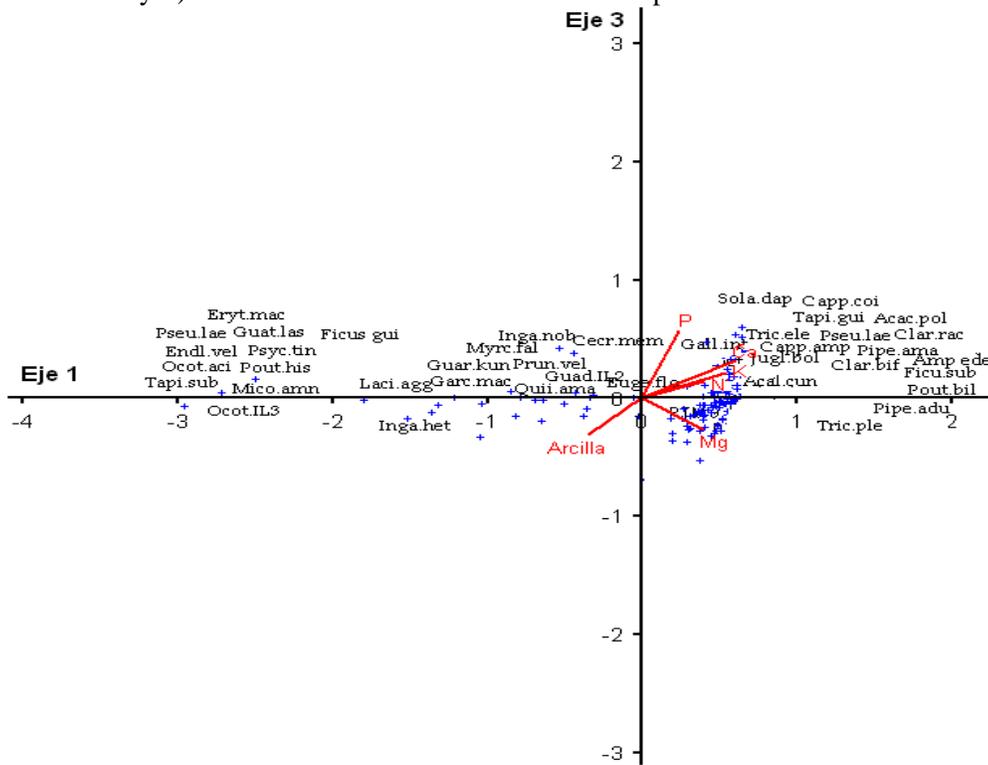


Figura 18. Localización de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables edáficas (arcilla, Ca, K, Mg, N y P) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.

Tabla 11. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables N, P, K, Ca, Mg y arcilla.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalue	0.52	0.06	0.04
% de varianza explicadas	52.9	5.6	3.9
% de varianza acumulada	52.9	58.5	62.4
Correlaciones Intraset (ter Braak 1986)			
N	0.57	0.07	0.14
P	0.35	-0.21	0.57
K	0.79	0.44	0.21
Ca	0.87	-0.20	0.32
Mg	0.58	0.28	-0.29
Arcilla	-0.50	0.27	-0.32

El modelo entero de ordenación del análisis de correspondencia canónica explicó el 58.8% de la variación total en la composición de especies. El primer eje aportó con el 55.1% de la variación total, segregando a las especies y parcelas en un gradiente de acidez: Mayor nivel de acidez en el extremo izquierdo (representado por la variable acidez intercambiable) donde se encuentran las parcelas 1-11 y 13 y menor nivel de acidez en el extremo derecho (representado mejor por la variable de pH) donde están las parcelas 12, 14 y 15.

El tercer eje canónico constituyó el 3.7% de la variación total pero no muestra una segregación clara de las parcelas ni de especies (Figura 19 y 20; Tabla 12).

La prueba de Monte Carlo mostró que la ordenación es significativa para el primer eje ($p \leq 0.005$), pero no para el segundo ($p = 0.58$) (Anexo 15), mostrando que la variación en la composición de especies podría estar explicada significativamente por los valores de pH.

La parcela 5 se encuentra cerca de las variables K, N, Ca y pH sugiriendo tal vez que esta parcela tiene los niveles más altos de pH y de estos nutrientes. De la misma forma las parcelas 4, 7, 9, 10 y 13 muestran valores altos de Mg (Figura 19).

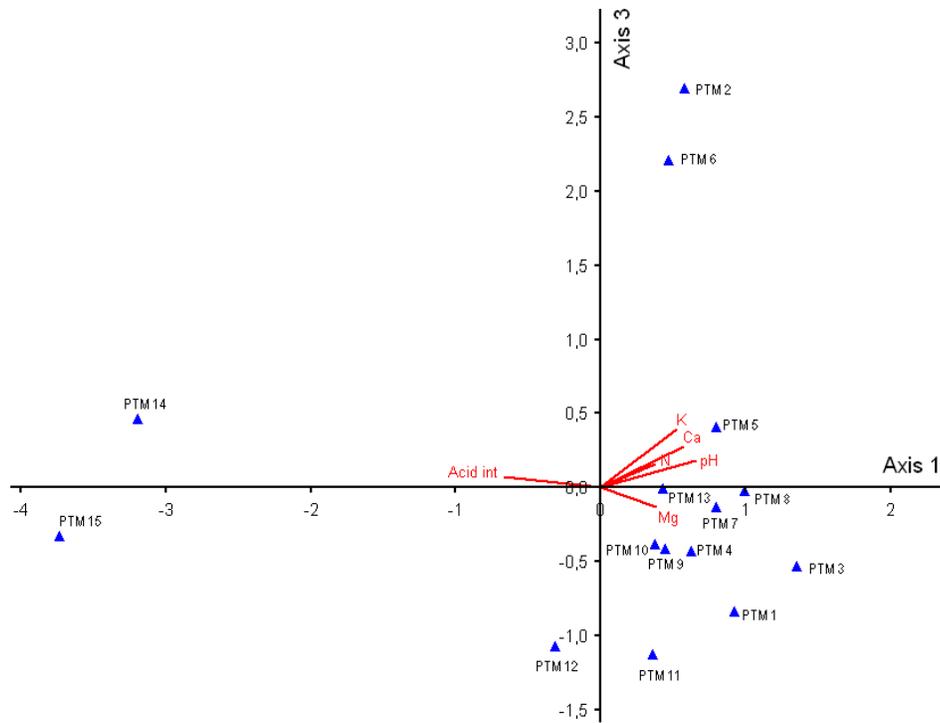


Figura 19. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas (acidez intercambiable, Ca, K, Mg, N, pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.

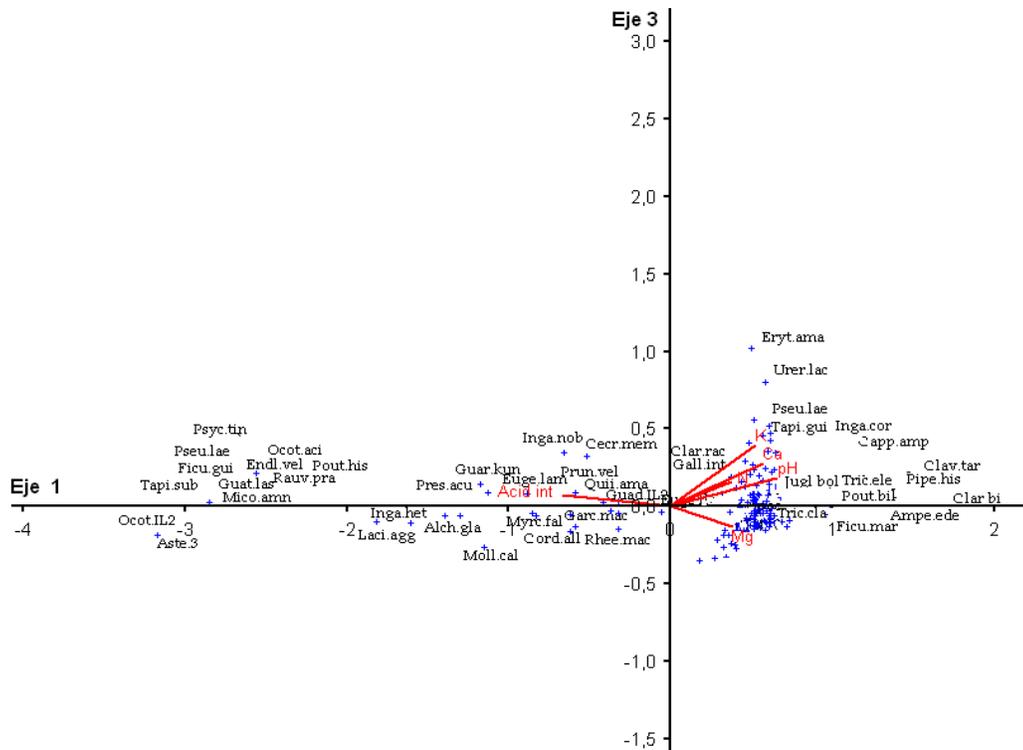


Figura 20. Localización de las especies ecológicamente más importantes en relación a las variables edáficas (Acidez intercambiable, Ca, K, Mg, N, pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.

Tabla 12. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables acidez intercambiable, Ca, K, Mg, N, pH.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalue	0.55	0.06	0.04
% de varianza explicadas	55.1	6.5	3.7
% de varianza acumulada	55.1	61.6	65.3
Correlaciones Intra-set (ter Braak 1986)			
PH	0.97	0.12	0.18
N	0.56	0.05	0.16
K	0.74	-0.25	0.4
Ca	0.85	0.33	0.28
Mg	0.57	-0.18	-0.13
Acidez intercambiable	-0.98	-0.04	0.07

Todos los diagramas obtenidos por el análisis de correspondencia canónica manifestaron que la variación en la composición de especies está fuertemente definida por la variable pH y en menor proporción por las demás variables. Para comprobar este supuesto se realizó otro análisis de correspondencia canónica con las variables que presentaron una alta correlación con el eje 1: Acidez intercambiable, Ca, K, y pH, resultando que el pH fue la variable que influyó más en la distribución de especies (Figura 21, Tabla 13).

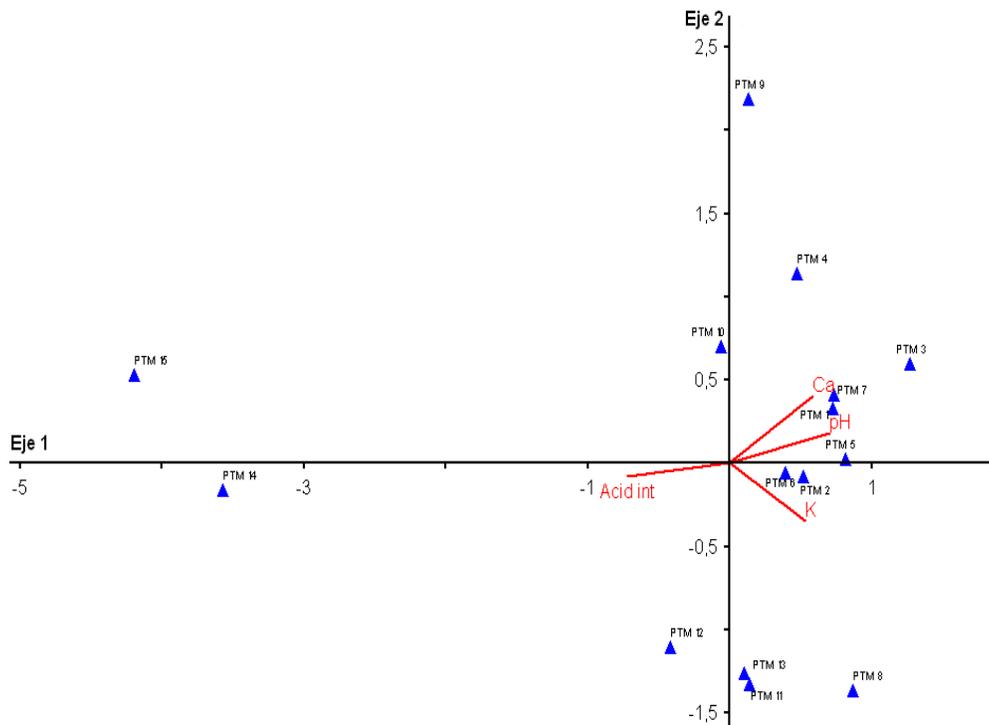


Figura 21. Localización de las quince parcelas en relación a las variables edáficas que más afectaron la distribución de especies en los análisis anteriores (acidez intercambiable, Ca, K, pH) definidas mediante el análisis de correspondencia canónica.

Tabla 13. Resultados del análisis de correspondencia canónica entre las quince parcelas y las variables acidez intercambiable, Ca, K, y pH.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalue	0.46	0.02	0.01
% de varianza explicadas	68.4	3.6	1.9
% de varianza acumulada	68.4	72.0	73.8
Correlaciones Intraset (ter Braak 1986)			
pH	0.96	0.18	-0.20
K	0.73	-0.35	-0.49
Ca	0.80	0.40	-0.33
Acidez intercambiable	-0.98	-0.08	-0.12

La prueba de Monte Carlo mostró que la ordenación es significativa solo para el primer eje ($p \leq 0.05$) mostrándonos que el pH define en nuestro estudio la variación en la composición de especies.

Las parcelas 1–13 presentan valores de pH entre 5.4–7.2, siendo en su mayoría neutras, mientras que las parcelas 14 y 15 presentaron pH muy ácido (4 y 3.7). El valor del pH influye en la disponibilidad de nutrientes para las plantas, lo que explicaría porque las parcelas 1–13 tienen valores mayores de fósforo disponible, nitrógeno total, Na, K, Mg y Ca intercambiable en comparación con las parcelas 14 y 15.

Las especies con valores altos de importancia ecológica que solo estuvieron presentes en suelos con pH entre 5.4 y 7.2 (suelos casi neutros) y con valores altos de fósforo disponible, nitrógeno total, Na, K, Mg y Ca intercambiable fueron: *Pouteria bilocularis*, *Juglans boliviana*, *Capparis amplissima*, *Gallesia integrifolia*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Ampelocera edentula*, *Clarisia biflora*, *C. Racemosa*, *Trichilia pleana*, y *Piper amalago* (Figuras 14, 16, 18 y 20). Las familias que sólo se encontraron en este tipo de suelo fueron: Capparaceae, Juglandaceae, Ulmaceae, Combretaceae, Polygonaceae y Tiliaceae.

En suelos con valores ácidos de pH (4 y 3.7) y con valores menores de fósforo disponible, nitrógeno total, Na, K, Mg y Ca intercambiable las especies que presentaron valores altos de importancia ecológica y que solo estuvieron presentes en este tipo de suelo fueron: *Tapirira guianensis* subsp. *subandina*, *Ficus guianensis*, *Pseudolmedia laevis*, *Guatteria lasiocalyx*,

Lacistema aggregatum, *Hedyosmun racemosum*, *Ocotea aciphylla*, *Ocotea IL 323*, *Ocotea IL 318* y *Psychotria tinctoria*. Las familias que fueron importantes y que solo se encontraron en este tipo de suelo fueron: Myrsinaceae, Cyatheaceae, Acanthaceae y Chloranthaceae (Figuras 14, 16, 18 y 20).

Las especies que se encontraron en ambos tipos de suelo fueron: *Guadua IL 02*, *Prunus vel. sp. nov.*, *Inga heterophylla*, *Quina amazonica*, *Garcinia macrophylla*, *Prestoea acuminata*, *Inga nobilis*, *Myrcia falax*, *Lacistema agregatum*, y *Alchornea glandulosa* entre las más importantes (Figuras 14, 16, 18 y 20)

Las familias que se encontraron en ambos tipos de suelo, además de ser las más importantes ecológicamente fueron: Sapotaceae, Fabaceae, Poaceae y Moraceae, presentaron el mayor número de individuos en suelos casi neutros y Lauraceae presentó casi el mismo número de individuos en ambos suelos (Figura 22).

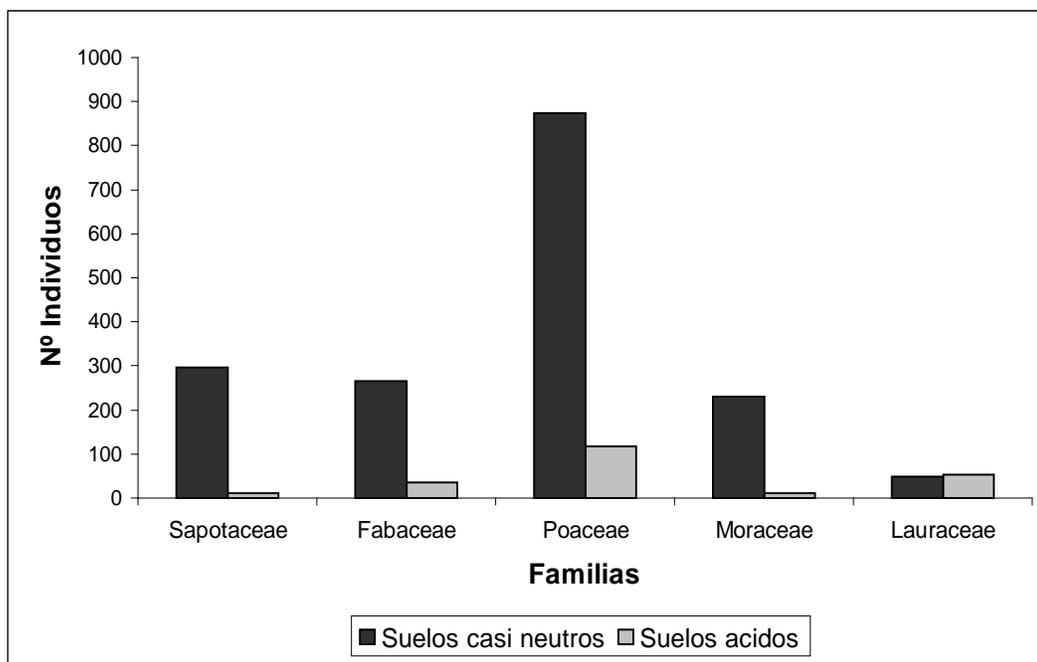


Figura 22. Distribución del número de individuos de las cinco familias más importantes encontradas en ambos tipos de suelo evaluados

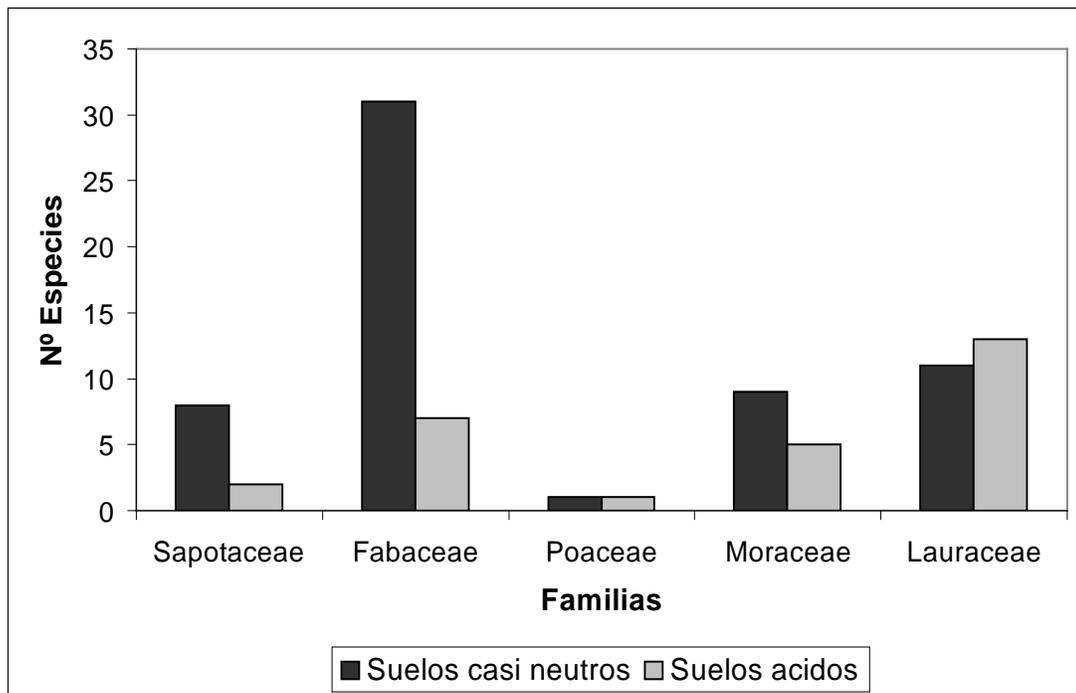


Figura 23. Distribución del número de especies de las cinco familias más importantes encontradas en ambos tipos de suelo evaluados

Solo Lauraceae presentó el mayor número de especies en suelo ácido (Figura 23). En la familia Poaceae se tuvo el mayor número de individuos en ambos suelos a comparación de las demás familias, a pesar que solo estuvo representada por una sola especie (Guadua IL 02, Figuras 22 y 23).

DISCUSIÓN

Los datos del presente estudio mostraron una elevada diversidad de especies además de contar con un alto número de individuos y un área basal grande respecto a otros estudios en bosque montano. Comparado con otros estudios realizados en bosque montano (con DAP ≥ 2.5 cm) pero a diferentes altitudes (Gentry 1995, Canqui 2006, Antezana 2007), el presente estudio tiene la mayor área muestreada (1.5 ha) con el mayor número de individuos (Anexo 16). Comparando el promedio de número de familias y especies del presente estudio con las demás investigaciones los datos del presente estudio obtuvieron los valores más bajos (Anexo 16),

posiblemente esto fue debido a que solo se consideró una exposición de laderas montanas (NE) y una sola situación topográfica (ladera) mientras, que en los demás trabajos se consideraron diferentes exposiciones y situaciones topográficas. 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 (Richards 1952, Wadsworth 1970, Withmore 1984, Gentry 1988, Basnet 1990).

Además, en el estudio reportado por Antezana (2007) las localidades de Wayrapata y Pajeyuyo se encuentran casi en el mismo rango altitudinal que en este estudio, pero presentan menor área de muestreo (0.5 ha por localidad). Pese a esto son más diversas (Wayrapata 292 sp. y Pajeyuyo 366 sp.) esto debido a que las parcelas muestreadas en las dos localidades tuvieron diferente exposición a diferencia de este estudio que fue solo aplicado en ladera NE, mostrando que la exposición podría ser una variable que influye en la distribución de las especies vegetales

Los bosques subandinos de Yungas tienen una influencia tanto amazónica como de bosque montano, con elementos florísticos de ambas formaciones y llegando a ser un sitio de transición o ecotono (Gentry 1992, Gentry & Ortiz 1993, Gentry 1995, Smith & Killeen 1995). Los elementos amazónicos (hasta los 1.500 m) representan un porcentaje importante de la flora tanto en número de especies como en su abundancia, a partir de los 1.500 m de altitud la composición de las especies vegetales cambia. Este patrón es similar a lo encontrado en el presente estudio, en el que la diversidad y riqueza de especies vegetales fue alta y a partir de los 1.500 m de altitud hubo un cambio marcado en la composición florística. Las familias Lauraceae, Melastomataceae y Rubiaceae, tuvieron mayor número de especies a partir de los 1.500 m, y presentaron una composición de especies diferente, por ejemplo *Endlicheria paniculata*, *Ocotea acyphylla*, *Miconia amnicola* y *Psychotria tinctoria* entre las más abundantes, solo estuvieron a partir de esta elevación, Gentry (2001) reportó el mismo patrón en su estudio de los bosques montanos andinos.

Composición , similitud, estructura y variación florística

- Composición

Se encontraron cuatro grupos constituidos según su composición florística y complementariamente en función de la altitud, aunque una de las parcelas de baja elevación (parcela 8) se agrupó con el grupo de elevación mayor. Debido a que presentó mayor número de especies en común (Sørensen = 38 %) y características edáficas similares con las parcelas de mayor elevación que con las de su mismo rango (Figura 8, Anexo 9).

Es llamativa la relación entre los grupos Pouteria -Juglans (parcelas 1-5), Capparis-Acacia (parcelas 6,7,9 y 10) y Pouteria-Pseudolmedia (parcelas 8,11,12 y 13) en función a especies comunes, mientras que el grupo Tapirira-Ficus (parcelas 14 y 15) se separó totalmente del resto (Figura 8). Esta diferencia podría mostrar que se trata de dos subunidades de vegetación diferentes. El grupo Tapirira- Ficus no compartió muchas especies por lo que se reconoce a este grupo como florísticamente diferente.

Por otro lado, el grupo Tapirira-Ficus tuvo parcelas a mayor altitud (> 1.500 m). Según Gentry (2001), a mayor elevación se encuentra una serie de familias y géneros progresivamente más pequeños que componen los bosques montanos y entre los 1.500-3.000 m Lauraceae es la familia más rica en especies, seguida de Melastomataceae y Rubiaceae; las mismas que fueron encontradas en este estudio.

La relación florística más estrecha hallada entre los grupos Pouteria-Juglans, Capparis -Acacia y Pouteria-Pseudolmedia indica que comparten varias especies (promedio = 40 sp.), por ejemplo en los tres grupos estuvieron presentes las siguientes especies: *Pouteria bilocularis*, *Inga coruscans*, *Gallesia integrifolia* *Clarisia racemosa* y *Chrysophyllum gonocarpum* entre la ecológicamente importantes. Estas especies se encontraron por debajo de los 1.500 m de altitud y la mayoría representativa de la Amazonia (*Clarisia racemosa*, *Inga coruscans*), como reporta Gentry 1992, Gentry & Ortiz 1993, Gentry 1995, Antezana 2007.

Fabaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae y Moraceae fueron las familias que presentaron mayor riqueza de especies al igual que lo encontrado por Gentry (2001). Sin embargo y respecto al

total del número de familias, ambos estudios difieren. Gentry (2001) registro un promedio de 50 familias por muestra de 0,1 ha entre 1.000-1.500 m y en el presente fue 27.8 familias por 0.1 ha .

Dentro del grupo Pouteria-Juglans la especie *Juglans boliviana* fue representativa del grupo y no se la encontró en los demás grupos, además fue la segunda especie más dominante. Esta especie es característica de este tipo de bosque (Navarro 2002, Fuentes 2005) y fue encontrada en parcelas de menor altitud.

A diferencia de *Juglans boliviana*, *Guadua* sp. (Bambú) se encontró en tres de los grupos analizados (Capparis -Acacia, Pouteria-Pseudolmedia y Tapirira- Ficus). Esta especie fue la más abundante y frecuente, encontrándose entre las especies ecológicamente más importantes y en un rango altitudinal de 1.200 –1.600 m. Según A. Fuentes (com pers. 2008) *Guadua* sp. es una especie que generalmente se encuentra en bosques secundarios y con mayor intervención pero esto no fue corroborado en este estudio porque más bien los sitios de bosques evaluados correspondieron a los mejor conservados y poco intervenidos debido al difícil acceso. Una hipótesis planteada en el estudio de Silman *et al.* (2000) fue la del ciclo del fuego; la idea central de esta hipótesis es que el bambú al florecer y morir produce una cuantiosa cantidad de material inflamable, luego los fuegos naturales matan a las especies leñosas dentro del bosque lo que permite la regeneración *in situ* del bambú. Otra respuesta a la proliferación del bambú es que no necesita de muchos requerimientos (Young 1991, Silman *et al.* 2000) y tiene un ciclo de vida sincronizado (Silman *et al.* 2000, Takahashi *et al.* 2006).

Silman *et al* (2000) encontraron también, especies que tienen alta demanda lumínica y menos arbolitos dentro de los lugares con abundante bambú esto debido a los altos niveles de daño causado por el bambú a los tallos pequeños creando de esta manera un filtro donde solo las especies con crecimiento rápido o las más tolerantes a daños pueden persistir en parches de alta densidad de bambú. Esto es corroborado con lo encontrado en este trabajo, por que los lugares que presentaron mayor densidad de bambú tenían menos árboles y además tenían especies de rápido crecimiento a diferencia de los que no presentaban bambú.

Las familias como: Fabaceae, Bignoniaceae, Moraceae, Rubiaceae, Arecaceae, Annonaceae, Meliaceae y Sapotaceae son típicas de tierras bajas y bosques preandinos (Gentry 1995, Calzadilla 2004, Quisbert 2004, Araujo–Murakami et al. 2005a,b) y las especies características de bosques altoandinos son: Cunoniaceae, Clusiaceae, Melastomaceae, Rubiaceae, Lauraceae, Aquifoliaceae, Solanaceae y Araliaceae (Gentry 1995, Bascopé 2004, Araujo–Murakami et al. 2005c). Todo estos grupos excepto Cunoniaceae y Aquifoliaceae fueron encontrados en el presente estudio, corroborando tendencias concluyentes de estudios similares en la región donde la composición de especies vegetales entre 1 000–1 500 m es una mezcla entre elementos de bosque de tierras bajas y de bosque montano.

Comparando las familias ecológicamente más importantes encontradas en nuestro estudio con otros realizados (Gentry 1995, Vargas 1996, García *et al.* 2004 Fuentes 2005, Canqui 2006 y Antezana 2007) aproximadamente en el rango altitudinal y en bosque montano, se observa que muchas de las familias están presentes en más de dos estudios y las que coinciden con este estudio fueron: Sapotaceae, Fabaceae, Moraceae, Lauraceae y Euphorbiaceae. Por otro lado, la familia Poaceae fue registrada en nuestra investigación (con una sola especie: *Guadua* sp.) y no así en las otras; y formó parte de las 10 familias ecológicamente más importantes (Anexo 17).

Al comparar entre los cuatro grupos de vegetación, muchas de las familias encontradas estuvieron presentes en todos los grupos, pero con diferente valor de importancia ecológica. Entre las familias ecológicamente más importantes en todos los grupos tuvimos a: Fabaceae, Sapotaceae, Moraceae, Lauraceae, Bignoniaceae y Euphorbiaceae. Éstas a su vez tuvieron diferente composición de especies por grupo, mostrando de esta manera que a medida que aumenta la elevación la composición florística del bosque cambia gradualmente donde aparecen y desaparecen géneros y especies (Anexo 18). Aspecto que fue ampliamente fundamentado por Gentry (2001). Una de las familias que cambió mucho en cuanto a su composición en especies fue Lauraceae que aumentó en número de especies conforme incrementó la elevación. Este incremento fue más importante para el grupo Tapirira-Ficus (> 1.500 m), que también fue encontrado en otros estudios (Vargas 1996, Gentry 2001, Cabrera 2005, Canqui 2006). Además esta familia tiene un amplio rango de distribución expresada por

los géneros *Nectandra* y *Aniba* que son característicos de formaciones amazónicas, así como *Ocotea*, que es típico de bosques montanos (Cabrera 2005). Mientras que las familias *Bignoniaceae* y *Euphorbiaceae* el número de especies decrece conforme aumenta la altitud, probablemente debido a que proceden de origen amazónico; y *Euphorbiaceae* presenta especies como *Alchornea glandulosa* que es característica del bosque montano (Cabrera 2005).

- Similitud florística

Aunque en los grupos *Pouteria*-*Juglans*, *Capparis*-*Acacia* y *Pouteria*-*Pseudolmedia* fueron similares florísticamente, también se registro un recambio de especies. Este patrón es propio de los bosques tropicales, donde aun cuando no existan cambios ambientales marcados, al desplazarnos se tiene un fuerte recambio de especies (Halffter & Moreno 2005). En general algunas especies van sustituyendo a otras muy afines en nichos iguales o muy semejantes (Condit 2002). Esto tal vez sea una de las razones por las cuales se fundamenta la extraordinaria riqueza de los bosques tropicales (Koleff *et al.* 2003), ya que las especies tropicales tienden a tener áreas de distribución más pequeñas en comparación con las de zonas templadas en que la diversidad beta es muy baja (Rapoport 1975). Sin embargo existe en los bosques tropicales una porción de especies consideradas relativamente comunes a medida que el gradiente va avanzando (Pitman *et al.* 2001) lo que resulta en un porcentaje importante de similitud florística (Araujo-Murakami *et al.* 2005b)

Por otro lado, el grupo *Tapirira*-*Ficus* no presentó similitud florística con los demás grupos. Es un grupo que mostró una composición florística diferente, lo que podría indicar que perteneció a otro tipo de subformación, en que el recambio de especies fue más marcado y la vegetación cambió abruptamente.

Finegan (1992) relaciona a la variación florística con las condiciones de sustrato y de régimen hídrico; la variación en la composición de especies dependerá de los cambios a nivel del sustrato, entonces al encontrarse variaciones marcadas en el suelo se encontrarán también asociaciones florísticas bien marcadas. Esta sería otra de las razones que determinaron que el grupo *Tapirira*-*Ficus* fuera diferente florísticamente del resto.

La heterogeneidad en la composición de especies que presentó el bosque en nuestro estudio, se debió al alto número de especies raras encontradas (74 sp.). Estas especies están representadas por muy pocos individuos, y es por eso que su registro y colección científica es mucho más aleatoria que la de otras especies (Halffter & Moreno 2005). Además, la abundancia de las especies raras parece ser mayor en bosques tropicales (Hubbell & Foster 1986, Rabinowitz et al. 1986), posiblemente asociada a la mayor complejidad estructural de estas comunidades (Halffler & Moreno 2005).

- **Estructura de tamaños**

La estructura vertical y horizontal mostraron un patrón bien marcado en todos los grupos, teniendo un alto número de individuos en las clases menores y pocos en las clases mayores. Este patrón de la típica “J” invertida es característico de los bosques tropicales (Lamprecht 1990, Finegan 1992), y es debido a 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, luego probablemente requieran de luz para poder llegar a etapas de madurez (Valerio & Salas 2001). Analizando más esta tendencia se genera una estructura piramidal, se podría inferir que el bosque en el presente estudio corresponde a un ecosistema estable, con numerosos individuos en sus estadios menores y menor número en los individuos maduros, por lo cual las poblaciones vegetales se mantienen estables dando lugar a la dinámica del bosque (Smith & Smith 2001, García et al. 2004).

En los cuatro grupos, algunas especies solo estuvieron presentes en ciertos estratos, por lo que existieron especies propias del sotobosque y otras propias del subdosel, dosel y del estrato emergente. Este patrón estaría respaldado porque en los bosques húmedos tropicales 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, entonces estos estratos se pueden describir como agrupaciones de individuos que han encontrado los niveles de energía adecuados para sus requerimientos biológicos (Terborgh 1985, Valerio & Salas 2001). Pero esto no fue corroborado en el presente estudio.

Relación entre la composición florística con los factores edáficos

En ambos análisis multivariantes (PCA y CCA) se observó una marcada separación del grupo Tapirira-Ficus de los demás. Los otros grupos (Pouteria-Juglans, Capparia-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia) estuvieron próximos y mostraron mayor similitud entre ellos. Por lo que se concluyó en dos grupos (grupo I = Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia y grupo II = Tapirira-Ficus) los cuales fueron diferentes en cuanto a la composición de especies y a los factores físico-químicos, la variación en la composición florística estuvo correlacionada con la variación de las características edáficas. Esto significa que si la composición florística indica que dos lugares son semejantes entre sí y un tercero es diferente, entonces es probable que el suelo tenga la misma tendencia de semejanzas y diferencias entre los tres sitios evaluados. Pero no se puede dejar de considerar que estos patrones no representan el total de la dinámica del bosque montano analizado y tampoco son totalmente confiables, porque puede existir discrepancias en la forma de cómo la composición florística y el suelo producen estos patrones de semejanzas o diferencias entre lugares. Finegan (1992) relacionó a la variación florística con las condiciones del sustrato y del régimen hídrico, encontrando que la variación a nivel florístico dependerá de la variación a nivel sustrato, entonces propuso que donde se encuentren variaciones marcadas en la características del suelo se encontrarán también asociaciones florísticas bien marcadas y viceversa. Aunque en el presente estudio interprete esas correlaciones, no se puede aseverar que la variación en la composición florística se deba únicamente al factor suelo, ya que otros factores ambientales como clima, altitud, latitud y fauna también determinan en mayor o menor grado la distribución y presencia de las especies vegetales.

Las variables del suelo que fueron consideradas en este estudio como las que afectaron en la distribución de las especies vegetales en nuestro estudio son: el pH, calcio, potasio y acidez intercambiable (Figuras 13-21). La diferencia radica en: el grupo II (Tapirira-Ficus) obtuvo valores bajos de calcio y potasio, con un pH ácido (< 4.0), lo cual deriva en un valor alto de acidez intercambiable. Estos dos últimos factores tienen una correlación positiva entre ellos (Drosdoff *et al.* 1975, Thompson & Troeh 1980). Mientras que el grupo I (Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia) presentó pH casi neutro (> 6.0), con menores

valores de acidez intercambiable y con valores altos de calcio y potasio en relación al otro grupo (Anexo 19).

El pH fue una de las variables más determinantes en la distribución de las especies vegetales en el presente estudio. El pH influye en la disponibilidad de nutrientes para las plantas, todas las plantas tienen rangos óptimos de pH entre los cuales la absorción de los nutrientes es buena, cuando los valores de pH se desvían de su óptimo puede generarse toxicidad en las plantas debido a una excesiva asimilación de compuestos químicos dañinos para las plantas como lo que ocurre con el aluminio a valores de pH muy ácidos (Drosdoff *et al.* 1975, Thompson & Troeh 1980). Aunque existan estos rangos de pH óptimos en que los nutrientes estén más disponibles para las plantas y donde la absorción es mejor no se puede ignorar que cada especie vegetal está adaptada a establecerse óptimamente en ciertos tipos de ambiente, lo cual significa que un sitio definido por sus características de suelo y clima no son necesariamente para cualquier especie de planta, sino solo las que tienen adaptaciones necesarias para estas condiciones (Ruokolainen & Tuomisto 1998). Pero esta correspondencia entre el medio y la distribución de plantas no significa que todas las especies responden de igual manera a los cambios ambientales, ya que algunas especies son muy generalistas, mientras que otras son especializadas en crecer solamente en ciertas condiciones (Ruokolainen & Tuomisto 1998).

Según nuestros resultados del análisis de correspondencia canónica (Figuras 13, 14, 17 y 18), el grupo I (Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia) presentó niveles relativamente más altos de concentración de nutrientes en comparación con el grupo II (Tapirira-Ficus). De acuerdo a las preguntas planteadas *a priori*, se hubiera esperado que la diversidad florística fuera más alta en el grupo I porque presentaron pH neutro a diferencia del grupo II con pH ácido, pero los índices de diversidad indican que la diversidad es similar en ambos grupos (Tabla 2), diferente a lo reportado por de las Salas (1987), él observó que la mayor diversidad se desarrolla en suelos con pH neutro. Pero por otro lado, aunque los niveles de calcio, magnesio, fosforo, nitrógeno y potasio disminuyeron en suelos ácidos como lo encontrado por Fassebender (1986), esto no hizo que la diversidad de especies disminuyera dentro de este tipo de suelo.

En el estudio reportado por Torrez (2008), el valor del pH decrece a medida que la altitud aumenta teniendo de esta manera suelos neutros a elevaciones bajas y ácidos a elevaciones mayores, lo mismo que se encontró en nuestro estudio.

La textura del suelo es determinante en la distribución de especies vegetales (Alaqui 1998, Duque *et al.* 2001 y Cortés-Castelan & Islebe 2005). Pero esto no fue comprobado en el presente estudio, ya que no existió un patrón claro entre ambos grupos (Figuras 16 y 17, Anexo 20), siendo entre arcillo-limosos y franco-arcillosos. Además de presentar la cantidad de arcilla suficiente para retener cantidad de agua y nutrientes, también aseguran un óptimo crecimiento vegetal (Thompson & Troeh 1980).

El porcentaje de arcilla tiene valores altos de correlación con la altitud, mostrando que a medida que la elevación incrementa el porcentaje de arcilla es mayor en el suelo (Torrez 2008), no se encontró esta relación en nuestro estudio, mas al contrario el contenido de arcilla entre los grupos analizados fue similar.

El porcentaje de materia orgánica fue alto (> 6 %) para todos los grupos, indicando que este puede ser el motivo por el cual no se encontró diferencias en los índices de diversidad de los grupos, una alto porcentaje de materia orgánica aumenta la retención de agua y de intercambio catiónico, favoreciendo la disponibilidad de nitrógeno, fósforo y azufre, dando mejores condiciones para el crecimiento de especies vegetales (de las Salas 1987).

Tanner *et al.* (1998) concluyeron que los bosques montanos neotropicales son comúnmente deficientes en uno o más nutrientes, con tendencia a decrecer en la disponibilidad de N, P y K en relación a la altitud. Este patrón fue encontrado en el presente estudio, ya que el grupo II (Tapirira-Ficus) realizado en las parcelas a mayor altitud presentó valores menores de N, P y K que en el grupo I (Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia). Probablemente esto se deba al lavado nutrientes que sufre esta zona de elevada pendiente por el régimen de lluvias que presenta. Por lo tanto, también influye la posición topográfica (ladera) en que la remoción y dinámicas de suelo son mucho más intensas y activas, cuando llueve intensamente origina la lixiviación y lavado de nutrientes.

Los bosques Neotropicales incluyen las comunidades más diversas del planeta, pero, ¿cual es la causa para mantener esta diversidad?, muchos estudios han demostrado que los patrones demográficos, la variación de la historia de vida a lo largo de gradientes sucesionales y la intensidad de luz puede ayudar a explicar la coexistencia de las especies de árboles Neotropicales (Philips et al. 2003). Y, para ecólogos y conservacionistas saber que factores afectan y están más relacionados con el crecimiento y la distribución de las especies vegetales es muy importante. Debido a esto existe un fuerte debate en qué grado las condiciones del suelo y la topografía afectan en el crecimiento y distribución de las especies vegetales. Algunos estudios encontraron que no hay un efecto fuerte de las condiciones del suelo en los patrones florísticos, y los estudios que han reportado que existe alguna relación no han llegado a una conclusión del grado de esta asociación. Aunque se reportó en el presente trabajo que si hay una relación entre los factores edáficos y la distribución de especies vegetales aun no podemos concluir como se da dicha asociación y si esta es fuerte o débil, se necesitan muchos estudios adicionales para poder llegar a este grado de análisis.

CONCLUSIONES

- Mediante el análisis TWINSpan se encontraron cuatro grupos definidos por su composición florística: Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia, Pouteria-Pseudolmedia y Tapirira –Ficus.
- La composición florística encontrada en los cuatro grupos vegetales (Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia, Pouteria-Pseudolmedia y Tapirira - Ficus) es característica de los bosques montanos pluviestacionales. Teniendo de manera general a Sapotaceae, Fabaceae, Poaceae, Moraceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Meliaceae y Rubiaceae entre las más importantes para este bosque.
- Se encontró una mezcla de elementos tanto de tierras bajas como de bosque montano hasta los 1500 m. de elevación (Grupos: Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia) y a partir de esta elevación la composición cambio de componentes vegetales siendo más característicos de bosques montanos (Tapirira-Ficus).

- La familia Poaceae fue la más abundante y frecuente en más de un grupo (Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia) debido a su carácter pionero y a su capacidad de poblar claros rápidamente gracias a su ciclo de vida sincronizado.
- La diversidad florística fue relativamente alta (promedio $H' = 3.0$ y $D_{inv} = 13$) para todos los grupos del estudio lo cual es propio de los bosques neotropicales debido a que presentan muchas especies raras dándoles de esta manera esa heterogeneidad característica de estos bosques.
- El 43.4 % de la composición florística estuvo representada por especies raras, indicando una tasa alta de diversidad beta propia de los bosques neotropicales.
- Tanto la estructura vertical y horizontal tuvieron la misma tendencia: A mayor número de individuos en las clases inferiores, menor número en las superiores. Las poblaciones vegetales se mantuvieron estables.
- Los resultados de la similitud florística mostraron que los grupos Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia fueron similares florísticamente; pero no así con Tapirira-Ficus que corresponde a otro tipo de subformación vegetal.
- De los factores físico-químicos del suelo estudiados, el pH fue el que influyó mayormente en la distribución de las especies vegetales y grupos vegetales, que fueron: Grupo I= Pouteria-Juglans, Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia (pH neutro; > 6.0) y grupo II = Tapirira-Ficus (pH ácido; < 4.0)
- Aunque se observó que el grupo II (Tapirira-Ficus) tuvo menores niveles de concentración de nutrientes como el calcio, potasio, fósforo y nitrógeno que el grupo I (Capparis-Acacia y Pouteria-Pseudolmedia), la diversidad en ambos grupos fue similar ($H' = 3.0$ y $D_{inv} = 13$), mostrando que la fertilidad no influye en la diversidad de especies.

RECOMENDACIONES

Se necesitan más estudios sobre la relación suelo planta a mediano plazo, por que las características del suelo son cambiantes a lo largo de un año. Esto ayudaría a comprender de mejor manera como es la dinámica del bosque y así proponer planes de manejo y su conservación .

El crecimiento de la población, la tala indiscriminada y el avance de la frontera agrícola, esta afectando de manera irreversible nuestros bosques, se necesitan muchos mas estudios como el presente, para que realizar una gestión ambiental adecuada en nuestros bosques y de esta manera preservarlos.

Aunque la metodología aplicada en 0-30 cm de profundidad del suelo ha resultado adecuada, es necesario también realizar calicatas y análisis de los horizontes del suelo para entender como es movimiento de los nutrientes y como estos podrían ser más accesibles para las plantas. Esto ayudaría a entender mejor el proceso de lixiviación y meteorización de los bosques montanos.

Los análisis de Aluminio presente en el suelo también son necesarios para poder medir la toxicidad de los suelos y si esta afecta en su distribución y crecimiento.

Se deben realizar estudios sobre la ecología del genero *Guadua* (Poaceae) que fue abundante en nuestro estudio y de esta manera saber si afecta de manera marcada al crecimiento de otras especies vegetales.

Bibliografía

- Alaqui, M.L. 1998. Comparación de la diversidad biológica y la estructura de las comunidades de matorral en los parques naturales de Grazalena (S. España) y de Talassemane (N. Marruecos). Tesis de doctorado. Departamento de Biología vegetal y Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla, Sevilla. 265 p.
- Alvarado, A. 1985. El origen de los suelos. Centro agronómico tropical de investigación y enseñanza, CAITE. Turrialba, Costa Rica. 51 p.
- 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 de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 120 p.
- Araujo–Murakami, A., V. Cardona–Peña, D. De la Quintana, A. Fuentes, P. M. Jørgensen, C. Maldonado, T. Miranda, N. Paniagua–Zambrana & R. Seidel. 2005a. Estructura y diversidad de plantas leñosas en un bosque amazónico preandino en el sector del Río Quendeque, Parque nacional Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 304–324.
- Araujo–Murakami, A., F. Bascopé, V. Cardona–Peña, D. De la Quintana, A. Fuentes, P.M. Jørgensen, C. Maldonado, T. Miranda, N. Paniagua–Zambrana & R. Seidel. 2005b. Composición florística y estructura del bosque amazónico preandino en el sector del Arroyo Negro, Parque nacional Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 281–303.

- Araujo–Murakami, A., P.M. Jørgensen, C. Maldonado & N. Paniagua–Zambrana 2005c. 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.
- Arbelo, C. D., A. Rodríguez, J. A. Guerra & L. Mora. 2002. Calidad del suelo y sucesión vegetal en andosoles forestales de las Islas Canarias. *Edafología* 9(1): 31–38.
- Bach, K., M. Schawe, S. Beck, G. Gerold, S.R. Gradstein & M. Moraes R. 2003. Vegetación, suelos y clima en los diferentes pisos altitudinales de un bosque montano de Yungas, Bolivia: Primeros resultados. *Ecología en Bolivia* 38 (1): 3–14.
- Baillie, I. C., 1989. Soil characteristics and classification in relation to the mineral nutrition of tropical wooded ecosystems. Pp 15–26 En Proctor, J. (ed.). *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Baillie, I. C. 1998. Soil of the humid tropics. pp 256–286 En Richard P.W. (ed). *The Tropical Rain Forest*. 2da ed. Cambridge University, Cambridge.
- 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. 1989. Distribution of Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) in the Bisley Watersheds of Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 70: 59.
- Basnet, K. 1990. Studies of ecological and geological factors controlling the pattern of Tabonuco Forest in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Tesis de doctorado, Rutgers University, New Brunswick, Nueva Jersey. 150p.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. pp. 233–243 En: Medina, E., H. A Mooney & Y. C Vázquez (eds.) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers.
- Beck, S.G., Killeen, T.J. & E. García. 1993. Vegetación de Bolivia. pp. 6– 24 En: Killeen T. J., E. García & 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 del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi: Documento botánico. En: CARE–Bolivia (ed.) *Madidi de Bolivia, Mágico, Único y Nuestro*. CD Rom. CARE–Bolivia, La Paz. 63 p.
- Berroteran, J. 1992. Los suelos ácidos de sabanas de los llanos venezolanos y aspectos en el manejo de pastizales. Trabajo de Ascenso, Facultad de Ciencias. Universidad Central, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 206 p.
- 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.
- Bussmann, R. 2005. Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso. Facultad de Ciencias Biológicas, UNMSM. Perú. *biol.* 12(2): 203–216.
- 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, H. 2005. Diversidad florística de un bosque montano en los Andes tropicales del noreste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40(3): 380–395.

- Calzadilla, M. 2004. Estructura y composición de un bosque amazónico de pie de monte, Parque Nacional y ANMI Madidi, La Paz–Bolivia. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Forestal, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz. 55 p.
- 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.
- Cavelier, J. & G. Vargas (2002) Procesos hidrológicos Pp 150-161 En. Guariguata, M & G. Kattan (eds.) Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales Editorial LUR EULAC/GTZ, Cartago.
- Cayola, L., A. Fuentes y P.M. Jørgensen, 2004 Estructura y Composición florística de un Bosque Seco subandino yungueño en el Valle del Tuichi, ANMI Madidi, La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia* 40 (3): 396-417.
- Chilon, E. 1996. Manual de edafología. Editorial CIDAT, La Paz. 290 p.
- Choque D. 2007. Composición florística y uso tradicional de especies en el bosque seco del PN y AMNI Madidi, Apolo, provincia. Franz Tamayo. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agronómica. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 130 p.
- Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.). 1995. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forest. The New York Botanical Garden, Nueva York. 702 p.
- Clark, D. B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. Pp 193-221. En Guariguata, M. R. & G. H. Catan (eds). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago.
- Condit, R. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295:666–669.
- Cortés-Castelan, 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.
- Cottenie, A., 1980, Soil and plant testing as a basis of fertilizer recommendations. Soil Resources, Management and Conservation Service Land and Water Development Division: FAO Soils Bulletin 38/2, Food and Agriculture Organization of the United Nations, pp. 7–93.
- Cox, S.B, M. R. Willing & F. N. Escatena. 2002. Variation in nutrient characteristics of surface soils from the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico: A multivariate perspective. *Plant and Soil* 247: 189-198.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant richness. *American Naturalist* 137: 27- 49.
- Curtis, J. T. y R. P. Macintosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border Region of Wisconsin. *Ecology* 32:3.
- Dallmeier, F. (ed.). 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.
- Davis, T. & P. Richards. 1934. The vegetation of Moraballi creek, British Guiana: An ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part II. *Journal of Ecology*. 22:106-155.
- de las Salas, G. 1987. Suelos y ecosistemas forestales; con énfasis en América tropical. Primera edición. Instituto interamericano de cooperación para la agricultura. San José, Costa Rica. 23-84 p.

- Dewis, J. y F. Freitas. 1970. Physical and chemical methods of soil and water analysis. FAO, Soils Bulletin N° 10, Rome, 275p.
- Drosdoff, M., G. Aubert, & J. K. Couller. 1975. Suelos de las regiones tropicales húmedas. 1ra Edición. Editorial Marymar, Buenos Aires 267p.
- Duivenvoorden, J. F., H.B. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto & R. Valencia, (eds.). 2001. Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonia noroccidental. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam 486 p.
- Duque, A., M. Sánchez, J. Cavelier, J. F. Duivenvoorden, P. Miraña, J. Mireña & A. Matapí 2001 Relación bosque ambiente en el medio Caqueta Amazonía colombiana. Pp. 120-129. En: J. Duivenvoorden, J. F., H.B. 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.
- FAO 2002 Año internacional de las Montañas 2002. En memorias del Congreso en Bolivia.
- Fassbender, H. 1986. Química de los suelos con énfasis en suelos de América Latina. Instituto interamericano de cooperación para la agricultura. San José, Costa Rica. 3-164 p.
- Feisinger, P. 2003. El diseño de estudios de campo para la conservación de la Biodiversidad. Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 98-115 p.
- Finegan, G. 1992. V Curso intensivo internacional de silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales. Bases ecológicas para la silvicultura. 2ª Edición. Centro Agronómico Tropical Investigación y Enseñanza, Turrialba 170 p.
- Foster, R. & A. Gentry. 1991. Región de Apolo. pp. 26–29. En: Parker, T. & B. Bailey (eds.). A Biological Assessment of the Alto Madidi Region. RAP working Papers. 1. Conservation Internacional, Washington DC.
- Frizano, J., A. H. Johnson & D. R. Vann. 2002. Soil phosphorus fractionation during forest development on landslide scars in the Luquillo mountains, Puerto Rico. *Biotropica* 34(1): 17-26.
- Fuentes, A., A. Araujo–Murakami, H. Cabrera., F. Canqui, L. Cayola, C. Maldonado & N. Paniagua. 2004. Estructura, composición y variabilidad de los bosques secos en un sector del valle del río Tuichi, ANMI Madidi, La Paz. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 15: 41–62.
- Fuentes, A. 2005. Una introducción a la vegetación de la región de Madidi. *Ecología en Bolivia* 40 (3): 1–31.
- 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). Bolhispania– 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 environment and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 1–34.
- Gentry, A. 1992. Riqueza de especies y composición florística de las comunidades de plantas de la región del Choco: Una Actualización. Biblioteca Virtual Luis Ángel Arango. Bogotá DC.
- <http://www.lablaa.org/blaavirtual/faunayflora/pacific1/cap15.htm>

- Gentry, A. H. 1993. A field guide to the Families and Genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on herbaceous taxa. Edit. Conservation International. Washington D.C. 895 p.
- 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 Forests. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Gentry, A. 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. Pp. 85-123. En: Kappelle, M. & A. D. Brown (eds.) Bosques Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia.
- Gentry, A. & R. Ortiz. S. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonía Peruana. pp. 155–166. En: R. Kalliola, M. Puhakka y W. Danjoy (eds.). Amazonía Peruana—Vegetación Húmeda Tropical en el Llano Subandino. Universidad de Turku/ONERN, Lima.
- Gomez-Poma, A. & León, C. J. M. 1982. Mapas de Vegetación en Zonas Cálidas y su Importancia. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México. 80 p.
- Guariguata, M. R. & G. H. Kattan. 2002 Ecología y Conservación de Bosques. EUELAC-GTZ. Cartago. 691 p.
- Hair, J. F., R. E. Anderson, R. L. Tatham & W. C. Black. 2000. Análisis multivariante. 5ta ed. Madrid 799 p.
- Halfpeter, G. & C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. Pp. 5-17. En: Halfpeter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. (eds.) Sobre diversidad biológica: El significado de las Diversidades alfa, beta y gamma. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT),. Zaragoza.
- Hamilton, L. S. 2001. Una campaña por los bosques nublados. Ecosistemas únicos y valiosos en peligro. Pp. 41–49. En: Kappelle M. & A. D. Brown (eds.) Bosques Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio),. Santo Domingo de Heredia.
- Hubbell, S. P., & R. B. Foster. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. pp. 314–329 En J. Diamond & T. J. Case (eds) Community ecology. Harper and Row, New York, USA.
- Hueck, K. 1978. Los bosques de Sudamérica, ecología e importancia económica. Sociedad Alemania de Cooperación Técnica, Ltda. (GTZ), Eschborn. 476 p.
- Ibisch, P.L. 1996. Neotropische Epiphyten diversität das Beispiel Bolivien. Martina Galunder-Verlag. Wiehl. 100 p.
- ISRIC. 1993. Procedures for soil analysis. 4^o ed. Wageningen: International Soil Reference and Information Center.
- Jha, C.S. & J. S. Singh. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* 1:609-614.
- Johnston, M. H. 1992. Soil-vegetation relationships in a Tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *J.Trop.Ecol.*8:253-263.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. Ter Braak & G. F. R. Van Tongeren. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. University, Cambridge. 299 p.
- Jordan, C. F. & R. R. Herrera. 1981. Tropical rainforests: are nutrients really critical? *American Naturalist* 117:167-180.

- Kappelle, M. & D. Brown 2001 Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. Bosques Nublados del Neotropico 1ra Edición. INBIO-FUA-UICN, Santo Domingo de Heredia. 698 p.
- Kessler, M. y 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.
- Killeen, T., García, E. & S. Beck. 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia – Missouri Botanical Garden, Edit. Quipus, La Paz. 958 p.
- Koleff, P., K.J. Gaston & J.J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*. 72: 367-382.
- Krebs, C. J. 1978. Ecology; the experimental analysis of distribution and abundance. Harper y Row Publishers. Nueva York. 678 p.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas–posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Instituto de Silvicultura de la Universidad de Göttingen GTZ. Eschborn. 335 p.
- Leigh, E.G. 1999. Tropical forest ecology - a view from Barro Colorado Island. Oxford University Press. 245 p.
- Lescure, L. P. & R. Boulet. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17: 155-164.
- Lynn, G. C. 1995. Diversity and distribution of the Andean woody bamboos (Poaceae: Bambuseae). pp. 501-512. En: Churchill S. P. (eds.) Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurements. Chapman and Hall, Londres. 179 p.
- Matteucci, D.C. & A. Colma. 1982. Metodologías para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington. D. C. 168 p.
- McCune, B. & J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA. 235p.
- McCune, B. & J. B. Grace. 2002. Analysis of ecological communities. USA. 300 p.
- MDSP & SNAP. 2002. Sistema Nacional de áreas protegidas de Bolivia SERNAP. 2da edición. Editorial MAPZA. SERNAP-GTZ. Cooperación Técnica Alemana, La Paz. 218 p.
- 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, La Paz–Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 74 p.
- Montanbault, J. R. 2002. Informe de la evaluaciones biológicas Pampas del Heath, Perú Alto Madidi, Bolivia y Pando. RAP Bulletin of Biological Assessment 24: 19-32.
- Montes De Oca, I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. 3ra edición. Editorial EDOBOL, La Paz. 614 p.
- Mostacedo, B. & T. S. Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en e ecología vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR), Santa Cruz. 82 p.
- Müeller–Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, Nueva York. 547 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.
- MNHN (Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Departamento de Geografía). 2001. Mapa de vegetación de Madidi, Apolobamba y Pilon Lajas (Preliminar). Versión 1.1. Universidad Autónoma Gabriel René Moerino, Santa Cruz. Escala 1:250.000.
- Myers, N.; R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. DaFonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858
- Navarro, G., 1997. *Contribución a la clasificación ecológica y florística de los bosques de Bolivia*. - *Revista de Ecología y Conservación Ambiental* 2: 3-38.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas. pp. 1–500. En: G. Navarro y M. Maldonado. *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz.
- Odum, E. (1972). *Ecología*. México, México: Interamericano. 70 p.
- OEA 2000 Programa de acción integrado peruano boliviano (PAIPB) Diagnóstico regional integrado. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Unidad de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente. Repúblicas de Bolivia-Perú. 158 p.
- Peña, O. 1999. Efecto de los factores edáficos y topográficos en el crecimiento de especies comerciales en un bosque secundario en Sarapiquí, Costa Rica. *Memorias Primer Congreso Boliviano de la Ciencia del Suelo*.
- Phillips, O. L. & P.H. Raven. 1996. A strategy for sampling Neotropical forests. Pp. 141–165. En: Gibson, A.C. (ed.), *Neotropical Biodiversity and Conservation*. Occasional Publications of the Mildred E. Mathias Botanical Garden, Los Angeles.
- Phillips, O. & J. S. Miller. 2002. Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis. 319 p.
- Phillips O. L, R Vásquez, P. Núñez, A. Lorenzo, M. E. Chuspe, W. Galiano, A. Peña, M. Timaná, M. Yli-Halla & S. Rose. 2003. Efficient plot-based floristic assessment of tropical forest. *J Trop Ecol* 19:629–645
- Pitman, N. 2000. A large scale inventory of two Amazonian tree communities. Duke University, Durham. 220 p.
- Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman, P. Nuñez V., D. A. Neill, C. E. Cerón, W. A. Palacios, & M. Aulestia. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82:2101–2117.
- Pitman, N. C. A. & P. M. Jørgensen 2002. Estimating the size of the world's threatened flora. *Science* 298 p.
- Pitman, N. C. A., P. M. Jørgensen, R. S. R. Williams, S. Leon- Yañez & R. Valencia. 2002. Extinction-Rate estimates for a modern Neotropical Flora. *Conservation Biology* 16(5): 1427-1431.
- Poulsen, A. D., H. Tuomisto & H. Balslev. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* 38 (4): 468-478.
- Quisbert, J. M. 2004. Composición y estructura florística de los bosques de tierra firme, en dos sitios del Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 64 p.
- Rabinowitz, D., S. Cairns & T. Dillon. 1986. "Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles", en M. Soulé (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp.182-204.

- Rapoport, E.H. 1975 *Aerografía, estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica. México. 214 p.
- Ribera, M.O., M. Liberman, S. Beck & M. Moraes. 1996. Vegetación de Bolivia. pp. 170–222. En: Mihotek, K. (ed.). *Comunidades, Territorios indígenas y Biodiversidad en Bolivia*. CIMAR Universidad Autónoma Gabriel Rene Moreno, Santa Cruz.
- Richards, P. W. 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, UK.
- Rivas–Martínez, S. D. & G. Navarro. 1994. Ensayo bioclimático y biogeográfico de América del Sur. Comunicación VI Congreso Latinoamericano de Botánico. Mar del Plata. No publicado.
- Rivas–Martínez, S., D. Sanchez–Mata & M. Costa. 1999. North American Boreal and Western temperate forest vegetation (Syntaxonomical synopsis of the potential natural plant communities of North America II). *Itinera Geobotanical* 12: 24–25, 301–304.
- 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: J.F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavellier, C. Grandez, H. Tuomisto, & R. Valencia. (eds.). *Evaluación de Recursos No Maderables en la Amazonía Noroccidental*. Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, Amsterdam.
- Roberts D. W. 1986. Ordination on the basis of fuzzy set theory. *Vegetation* 66: 123–131
- Rodríguez-Mahecha, I. V., P. Salaman, P. Jørgensen, T. Consiglio, L. Suarez, F. Arjona & R. Bensted-Smith 2004. Tropical Andes. Pp. 73–79. In: R. A. Mittermeier, P. Robles-Gil, M. Hoffman, J.D. Pilgrin, T. M. Brooks, C. G. Mittermeier & G. Fonseca. *Hotspots Revisited: Earth's biologically richest and most endangered Ecoregions*. Second edition. Cemex, Mexico.
- 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 Perú*.
- Sánchez, P. A. 1976. *Properties and management of soils in the tropics*. J. Wiley and Sons, New York, New York.
- Silman, M. R., E. J. Ancaya & J. Brinson. 2000. *Los bosques de bambú en la Amazonía occidental*. Department of Biology, Wake Forest University. USA. No publicado
- Silver, W. L., E. Marín-Spiotta & A. E. Lugo. 2001. El Caribe. pp. 155–180. En: Kappelle M. & A. D. Brown (eds.) *Bosques Nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia.
- Smith D. N. & T. J. Killeen. 1995 A comparison of the structure and composition of montane and lowland tropical forest in the Serranía Pilón Lajas, Beni, Bolivia.
- Smith, D.N. & T.J. Killeen. 1998. A comparison of the structure and composition of montane and lowland tropical forest in the Serranía Pilón Lajas, Beni, Bolivia. pp. 681–700. En: Dallmeier F. & J.A. Comiskey (eds.) *Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean*. MAB series Vol. 21, UNESCO, Paris.
- Smith, L.R. y T.M. Smith. 2001. *Ecología*. Cuarta Edición. Editorial Addison Wesley, Madrid. 664 p.
- Sollins P., 1998 Factors Influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter? *Rev. Ecology* 79(1): 23–30
- SNAP 2001. 2da. Edición. Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificado. Servicio Nacional de Áreas Protegidas, La Paz. 216 p.

- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity in species content. An application to analyses of the vegetation on Danish commons, Copenhagen. *Danske Vidensk Selsk* 5 (4): 1–34.
- Suárez, R. 2001. Mapa geológico de Bolivia. Nacional de Geología y Minería y Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos. La Paz, Bolivia. 90-112 p.
- Tamhane, R. V. & D.P. Motiramani 1983. Suelo: su química y fertilidad. Editorial Diana, 3ª. Edición. México. 600 p.
- Tanner, E. V. J., P. M. Vitousek & E. Cuevas. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79: 10-22.
- Takahashi, M., H. Furusawa, P. Limntong, V. Sumanthapongsuk, D. Marod & S. Panuthai. 2006. Soil nutrient status after bamboo flowering and death in a seasonal tropical forest in western Thailand. *Ecol. Res.* 22: 160-164.
- ter Brack, C. J. F. 1995. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience* 1: 127-140.
- ter Brack, C. J. F. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57: 255-289.
- Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *American Naturalist* 126: 760–776.
- Torrez, V. 2008. Estructura y patrones de diversidad vegetal leñosa en relación a topografía y variables edáficas - Sector de bosque seco semideciduo subandino (Río San Juan, Parque Nacional Madidi, Bolivia). Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 195 p.
- Tracey, J. G. 1969. Edaphic differentiation of some forest types in eastern Australia. I. Soil physical factors. *Journal of Ecology* 57:808-816.
- Tuomisto, H., P. Dalberg, K. Ruokolainen, A. D. Poulsen, R.C. Moran, C. Quintana, J. Celi & G. Cañas. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* 34 (4): 516-533.
- Tuomisto, H., P. Dalberg, K. Ruokolainen, R.C. Moran, C. Quintana, J. Celi & G. Cañas. 2003. Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications* 13(2):352-371.
- Thompson, L. M. & R.T. Troeh. 1980. Los suelos y su fertilidad. 4ta ed. Editorial Reverté. Barcelona. 649 p.
- Valerio, J. y C. Salas. 2001. Selección de Prácticas Silviculturales para Bosques Tropicales Manual Técnico. 2º Edición. Bolfor, Cobija. 77 p.
- Van der Hammen, T. & H. Hooghiemstra. 2001. Historia y paleoecología de los bosques andinos neotropicales. pp. 85-124. En: Kappelle M. & A. D. Brown (eds.) *Bosques Nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia.
- Vargas, I. G. 1996. Estructura y composición florística de cuatro sitios en el Parque Nacional Amboró. Santa Cruz, Bolivia. Tesis de Licenciatura en Agronomía Universidad Autónoma Gabriel Rene Moreno, Santa Cruz. 78 p.
- Vivanco M. 1999. Análisis estadístico multivariable. 1ra ed. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 234 p.
- Wadsworth, F. H. 1970. Review of past research in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. In H. T. Odum and R.F. Pigeon (Eds.). *A tropical rain forest*, pp. B-33–46. U.S. Department of commerce, Springfield, Virginia.

- Walkley, A. & T. A. Black. 1934. An examination of the Degtjarett method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37: 29-38.
- Whitmore, T. C. 1984. *Tropical rain forest of the east*. 2nd edition. Oxford, Clarendon Press.
- Wright, D. H., D. J. Currie & B. A. Maurer. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. Pp. 66-74 en R. E. Ricklefs & D. Schluter (eds.) *Species Diversity in Ecological Communities*. The University of Chicago. USA.
- Young, A. 1976. *Tropical soils and soil survey*. Cambridge University Press, Cambridge. 468 p.
- Young, K. R. 1991. Natural history of an understory bamboo (*Chusquea* sp.) in a timberline forest. *Biotropica* 23: 542-554.
- Young K. R. & León B. 2001. Perú. pp. 549-580 En: Kappelle M. y A. D. Brown (eds.) *Bosques Nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Santo Domingo de Heredia. 698 p.

Anexo 1. Análisis para la determinación de los grupos vegetales existentes dentro del bosque

TWINSPAN (*Two Way Indicator Species Analysis*)

Es un método usado por muchos ecólogos para clasificar e identificar grupos y encontrar la estructura de los datos (Jongman *et al.* 1995). La principal atracción de TWINSPAN es que no solo clasifica las parcelas, sino también construye una tabla matriz de doble vía que contiene las parcelas y resume la variación de la composición de especies. Es un análisis multivariante aglomerativo donde las especies y las parcelas de muestra son alineadas a lo largo de un gradiente dominante, además reporta para cada grupo encontrado especies indicadoras (McCune & Grace 2002, Jongman *et al.* 1995)

¿Cómo trabaja TWINSPAN?, bueno estrictamente hablando se basa en un algoritmo que realiza repetidas divisiones dicotómicas completamente complejas y requiere de tres ordenaciones sucesivas. Además, el método opera con datos de presencia ausencia, y la naturaleza cuantitativa de los datos puede preservarse en TWINSPAN como la definición de “pseudoespecies”. Así mismo los niveles de corte de las “pseudoespecies” son usados para definir los rangos de abundancia (McCune & Grace 2002). El definir los niveles de corte para las pseudoespecies es importante para retener la naturaleza cuantitativa de los datos.

La dicotomía ejecutada dentro de TWINSPAN es hecha por la ordenación de las parcelas de muestreo y es realizada mediante un análisis de correspondencia, luego una nueva dicotomía es construida usando las frecuencias de las especies en sitios negativos y positivos. Y de esta manera se va construyendo la matriz de doble vía (Jongman *et al.* 1995).

Anexo 2. Cuadro resumen sobre los parámetros utilizados para determinar la composición, diversidad y similitud florística.

Parámetro	Autor	Definición	Fórmula
Índice de valor de importancia por especie (IVI)	Curtis & Macintosh (1951)	Da la importancia ecológica relativa de cada especie en una comunidad vegetal. Se basa en tres parámetros: abundancia, dominancia (cobertura o área basal) y frecuencia relativa.	$IVI = (Fr + Ar + Dr) / 3$ <p>Donde, IVI = Índice de Valor de Importancia por especie Fr = Frecuencia relativa Ar = Abundancia relativa Dr = Dominancia relativa</p>
Índice de valor de importancia por familia (IVIF)	Matteucci y Colma 1982	Se basa en tres parámetros: abundancia, dominancia (cobertura o área basal) y diversidad relativa.	$IVIF = (Drf + Ar + Dr) / 3$ <p>Donde, IVIF = Índice de Valor de Importancia por familia Ar = Abundancia relativa Dr = Dominancia relativa Drf = Diversidad relativa</p>
Índice de diversidad de Shannon–Weiner	Odum 1972	Expresa uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies.	$H' = -\sum Pi \times \ln Pi$ <p>Donde, H' = Índice de Shannon–Wiener Pi = Número de individuos de cada especie / Número total de individuos de todas las especies Ln = Logaritmo natural o neperiano</p>
Índice de dominancia Simpson	Krebs 1978, Marrugan 1991, Feisinger 2003	Considera especies con mayor importancia sin considerar al resto de las especies y es sensible a cambios de igualdad	$Dinv = \left(\frac{1}{\sum (p)^2} \right)$ <p>Dinv es el índice de Simpson p = proporción de individuos en la iésima especie respecto al número total de individuos</p>

Parámetro	Autor	Definición	Fórmula
Índice de Sørensen	Mostacedo <i>et al.</i> 2000	Compara dos comunidades mediante la presencia/ausencia de las especies en cada una de ellas.	$S = \left(\frac{2C}{A+B} \right) \times 100$ <p>S = Índice de Sørensen C = Número de especies comunes en ambas localidades A = Número de especies encontradas en la comunidad A B = Número de especies encontradas en la comunidad B</p>
Diversidad relativa familiar	Curtis & Macintosh 1951	Expresa la relación porcentual entre el número de especies de una determinada familia y el número total de especies encontradas	$Drf = (N^\circ \text{ sp} / N^\circ \text{ total sp}) \times 100$ <p>Donde, Drf = Diversidad relativa familiar N° sp = Número de especies de una familia N° total sp = Número total de especies encontradas</p>
Frecuencia	Matteucci y Colma 1982	Probabilidad de encontrar una especie o familia en una unidad de área muestreada	$Fr = \left(\frac{a}{A} \right) \times 100$ <p>Donde, Fr = frecuencia a = número de apariciones de una determinada especie A = número de apariciones de todas las especies</p>
Frecuencia relativa	Matteucci y Colma 1982	Relación entre la frecuencia absoluta de una especie con la suma de las frecuencias absolutas de todas las especies encontradas.	$Fr = \left(\frac{Fi}{\sum F} \right) \times 100$ <p>Fr= Frecuencia relativa de la especie i Fi = Frecuencia absoluta de la especie i ∑F= Sumatoria de las frecuencias absolutas (Fi) de todas las especies de la parcela</p>

Parámetro	Autor	Definición	Fórmula
Abundancia	Matteucci y Colma 1982	Permite conocer el número de una especie o familia en una unidad de área determinada	$a = \frac{N}{A}$ a = Abundancia absoluta N = Número de individuos de una especie o familia A = Área
Abundancia relativa	Matteucci y Colma 1982	La abundancia relativa indica el porcentaje de participación de cada especie en una determinada área.	$Ar = (N/Nt) \times 100$ Donde: Ar = Abundancia relativa N = Número de individuos de una especie o familia Nt = Número total de individuos.
Dominancia	Matteucci y Colma 1982	Dominancia es la sección transversal de un tallo o tronco de un árbol a una determinada altura (1.3 m).	$g = \pi \times \left(\frac{D^2}{4} \right)$ g = Área Basal total o Dominancia absoluta $\pi = 3.1416$ D = Diámetro a la altura del pecho (DAP)
Dominancia relativa	Matteucci y Colma 1982	Es la dominancia expresada en porcentaje.	$Dr = \left(\frac{g}{G} \right) \times 100$ Donde, Dr = Dominancia relativa g = Dominancia absoluta de una especie o familia G = Área basal total del bosque

Anexo 3. Métodos de análisis multivariado para determinar la relación que existe entre la composición florística y los factores edáficos

Análisis de componentes principales (PCA)

Es un método de análisis indirecto de gradiente, fue propuesto por Pearson (1901), el objetivo de este análisis es representar o reducir un conjunto de datos que contienen muchas variables a un pequeño número de variables compuestas (componentes o ejes) que representen mejor la información del conjunto de datos original (Ter Braak 1995, McCune & Grace 2002).

El PCA construye una transformación lineal que escoge un nuevo sistema de coordenadas para el conjunto original de datos en el cual la varianza de mayor tamaño del conjunto de datos es capturada en el primer eje (llamado primer componente principal), la segunda varianza más grande es el segundo eje, y así sucesivamente (Ter Braak 1995).

Una de las ventajas del PCA para reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos, es que retiene aquellas características del conjunto de datos que contribuyen más a su varianza manteniendo un orden de bajo nivel de los componentes principales e ignorando los de alto nivel. El objetivo es que esos componentes de bajo orden a veces contienen el “más importante” aspecto de esta información (Ter Braak 1995).

Análisis de correspondencia canónica (CCA)

Es un método de gradiente directo, su objetivo es encontrar la variabilidad en la composición de especies (o unidades muestrales) que pueden ser explicadas por variables ambientales, se enfoca a través de ejes canónicos de ordenación que son combinaciones lineales de estas variables ambientales (McCune & Grace 2002).

El CCA, restringe una ordenación de una matriz por múltiples regresiones lineales sobre variables en una segunda matriz. Dentro los estudios ecológicos la usual forma del análisis de correspondencia canónica es que las unidades de muestra (parcelas) se encuentran en un espacio medioambiental (McCune & Grace 2002).

Anexo 4. Matrices de las variables ambientales utilizadas como la segunda matriz para el análisis de correspondencia canónica (CCA)

A)

Parcela	Nitrógeno total	Potasio	Calcio	Magnesio	Acidez	CIC
1	0.36	0.25	8	3.3	0.15	12
2	0.58	0.67	18	2.6	0.3	22
3	0.72	0.47	21	2.4	< 0.050	24
4	0.45	0.28	14	2.3	0.15	17
5	0.3	0.3	8.6	1.02	0.15	10
6	0.57	0.62	17	2.9	0.31	21
7	0.3	0.28	9.7	2.3	0.15	12
8	0.5	0.55	9	5.2	0.16	15
9	0.49	0.17	13	1.8	0.26	15
10	0.79	0.44	17	6.4	0.32	24
11	0.43	0.34	4	4.7	0.3	9.3
12	0.39	0.28	3.2	1.9	0.41	5.8
13	0.52	0.4	4.9	5.6	0.47	11
14	0.27	0.13	0.061	0.23	20	20
15	0.27	0.095	0.023	0.1	30	30

B)

Parcela	pH	Materia Orgánica	Arena	Limo	Arcilla
1	6.7	5.5	25	32	43
2	7.2	8.1	10	54	36
3	7.2	12	23	49	28
4	6.7	6.7	18	46	36
5	6.8	3.8	12	61	27
6	7	10	24	49	27
7	6.8	4.8	9	47	44
8	6.7	7.2	5	43	52
9	6.7	8.4	26	55	19
10	6.5	11	4	51	45
11	5.9	6.4	8	49	43
12	5.4	5	8	49	43
13	6.2	7.3	7	40	53
14	4	5.2	10	38	52
15	3.7	7.4	8	40	52

C)

Parcela	Nitrógeno total	Potasio	Calcio	Magnesio	Fósforo	Arcilla
1	0.36	0.25	8	3.3	21	43
2	0.58	0.67	18	2.6	24	36
3	0.72	0.47	21	2.4	27	28
4	0.45	0.28	14	2.3	54	36
5	0.3	0.3	8.6	1.02	47	27
6	0.79	0.44	17	6.4	34	45
7	0.43	0.34	4	4.7	13	43
8	0.57	0.62	17	2.9	131	27
9	0.39	0.28	3.2	1.9	15	43
10	0.52	0.4	4.9	5.6	16	53
11	0.3	0.28	9.7	2.3	11	44
12	0.5	0.55	9	5.2	11	52
13	0.49	0.17	13	1.8	126	19
14	0.27	0.13	0.061	0.23	13	52
15	0.27	0.095	0.023	0.1	12	52

D)

Parcela	pH	Potasio	Calcio	Magnesio	Nitrógeno total	Acidez intercambiable
1	6.7	0.25	8	3.3	0.36	0.15
2	7.2	0.67	18	2.6	0.58	0.3
3	7.2	0.47	21	2.4	0.72	< 0.050
4	6.7	0.28	14	2.3	0.45	0.15
5	6.8	0.3	8.6	1.02	0.3	0.15
6	6.5	0.44	17	6.4	0.79	0.32
7	5.9	0.34	4	4.7	0.43	0.3
8	7	0.62	17	2.9	0.57	0.31
9	5.4	0.28	3.2	1.9	0.39	0.41
10	6.2	0.4	4.9	5.6	0.52	0.47
11	6.8	0.28	9.7	2.3	0.3	0.15
12	6.7	0.55	9	5.2	0.5	0.16
13	6.7	0.17	13	1.8	0.49	0.26
14	4	0.13	0.061	0.23	0.27	20
15	3.7	0.095	0.023	0.1	0.27	30

Anexo 5. Lista de las familias encontradas en el grupo *Pouteria bilocularis* - *Juglans boliviana*, ordenadas en forma decreciente por el IVIF

Familia	N° Especies	Dominancia Relativa	Abundancia Relativa	Frecuencia relativa	IVIF (%)
Sapotaceae	5	22.2	10.7	9.3	14.0
Moraceae	8	12.3	9.1	7.1	9.5
Fabaceae	12	6.6	11.2	9.2	9.0
Euphorbiaceae	3	1.5	16.1	7.4	8.5
Piperaceae	3	4.4	8.7	7.4	6.8
Juglandaceae	1	11.5	1.1	1.9	4.8
Phytolaccaceae	1	9.5	1.4	3.0	4.6
Solanaceae	1	0.5	6.2	5.9	4.2
Meliaceae	4	2.9	3.2	4.1	3.4
Theophrastaceae	1	0.6	4.6	5.1	3.4
Myrtaceae	9	1.8	3.7	3.9	3.1
Bignoniaceae	4	0.4	4.8	3.5	2.9
Ulmaceae	2	5.4	1.1	2.0	2.9
Rubiaceae	3	1.4	3.0	3.7	2.7
Arecaceae	3	0.2	3.1	3.9	2.4
Capparaceae	2	3.9	1.0	2.0	2.3
Polygonaceae	4	0.5	1.8	3.3	1.9
Sapindaceae	6	0.3	1.7	2.9	1.6
Verbenaceae	1	4.3	0.2	0.4	1.6
Apocynaceae	2	0.6	1.4	2.4	1.4
Cecropiaceae	1	3.2	0.5	0.6	1.4
Combretaceae	2	1.8	0.5	1.2	1.2
Urticaceae	3	0.5	0.8	1.4	0.8
Anacardiaceae	2	0.8	0.5	1.2	0.8
Rutaceae	1	0.03	0.7	1.2	0.6
Santalaceae	1	0.9	0.3	0.6	0.6
Lauraceae	4	0.2	0.4	1.0	0.5
Rosaceae	1	0.9	0.1	0.2	0.4
Annonaceae	3	0.3	0.3	0.6	0.4
Celastraceae	1	0.236	0.262	0.587	0.4
Amaranthaceae	1	0.04	0.4	0.4	0.3
Flacourtiaceae	1	0.03	0.5	0.2	0.3
Chrysobalanaceae	1	0.1	0.2	0.4	0.2
Loganiaceae	1	0.04	0.2	0.4	0.2
Asteraceae	1	0.008	0.2	0.4	0.2
Clusiaceae	1	0.1	0.1	0.2	0.1
Quiinaceae	1	0.1	0.1	0.2	0.1
Cucurbitaceae	1	0.03	0.1	0.2	0.1
Hippocrateaceae	1	0.004	0.1	0.2	0.1
Olacaceae	1	0.003	0.1	0.2	0.1
Rhamnaceae	1	0.003	0.1	0.2	0.1
Caricaceae	1	0.003	0.1	0.2	0.1
Total	106	100	100	100	100

Anexo 6. Lista de las familias encontradas en el grupo *Capparis amplissima* – *Acacia polyphylla*, ordenadas en forma decreciente por el IVIF

Familia	N° Especies	Dominancia Relativa	Abundancia Relativa	Frecuencia Relativa	IVIF (%)
Poaceae	1	9.0	55.2	10.8	25.0
Fabaceae	18	27.1	6.4	9.3	14.3
Meliaceae	4	9.8	3.6	6.3	6.6
Capparaceae	2	13.2	1.1	2.1	5.5
Sapotaceae	5	8.0	2.9	5.4	5.4
Urticaceae	3	1.9	5.8	6.9	4.9
Moraceae	6	6.2	1.8	4.5	4.2
Euphorbiaceae	7	1.2	3.5	4.8	3.2
Myrtaceae	9	1.2	3.0	4.8	3.0
Bignoniaceae	6	0.5	2.6	5.4	2.9
Sapindaceae	6	1.9	1.4	3.6	2.3
Phytolaccaceae	1	3.3	0.6	1.5	1.8
Polygonaceae	4	2.8	0.7	1.8	1.8
Anacardiaceae	2	4.1	0.2	0.6	1.6
Apocynaceae	5	1.5	0.8	2.4	1.6
Nyctaginaceae	3	1.1	1.0	2.4	1.5
Theophrastaceae	1	0.2	1.2	3.0	1.5
Flacourtiaceae	4	0.7	0.6	2.1	1.2
Lauraceae	3	0.3	0.6	2.1	1.0
Tiliaceae	1	1.2	0.7	0.9	0.9
Solanaceae	3	0.5	0.5	1.8	0.9
Ulmaceae	2	0.3	0.7	1.5	0.9
Piperaceae	1	0.2	0.6	1.8	0.8
Malpighiaceae	3	0.1	0.6	1.8	0.8
Amaranthaceae	1	0.1	0.6	1.5	0.7
Rubiaceae	3	0.4	0.4	1.2	0.7
Rutaceae	1	0.1	0.6	1.2	0.7
Annonaceae	2	0.8	0.2	0.9	0.6
Cecropiaceae	1	0.2	0.4	1.2	0.6
Rosaceae	2	0.6	0.2	0.9	0.6
Arecaceae	2	0.4	0.2	0.6	0.4
Celastraceae	1	0.0	0.2	0.9	0.4
Boraginaceae	1	0.4	0.2	0.6	0.4
Olacaceae	2	0.01	0.2	0.6	0.3
Proteaceae	1	0.01	0.1	0.3	0.1
Santalaceae	1	0.01	0.1	0.3	0.1
Elaeocarpaceae	1	0.01	0.1	0.3	0.1
Indeterminado	1	0.01	0.1	0.3	0.1
Caricaceae	1	0.01	0.1	0.3	0.1
Araceae	1	0.01	0.1	0.3	0.1
Rhamnaceae	1	0.01	0.1	0.3	0.1
Cucurbitaceae	1	0.01	0.1	0.3	0.1
Total	125	100	100	100	100

Anexo 7. Lista de las familias encontradas en el grupo *Pouteria bilocularis* – *Pseudolmedia laevigata*, ordenadas en forma decreciente por el IVIF

Familia	Nº Individuos	Dominancia Relativa	Abundancia Relativa	Frecuencia Relativa	IVIF (%)
Sapotaceae	8	30.1	12.9	8.0	8.0
Moraceae	6	14.7	9.5	6.7	6.7
Capparaceae	2	5.6	5.5	6.5	6.5
Solanaceae	3	1.2	3.5	5.4	5.4
Piperaceae	3	1.9	4.9	5.2	5.2
Fabaceae	9	2.9	5.4	5.0	5.0
Lauraceae	7	7.3	3.4	4.7	4.7
Sapindaceae	9	4.8	3.5	4.5	4.5
Meliaceae	5	5.1	2.7	4.3	4.3
Myrtaceae	11	1.0	3.2	3.9	3.9
Poaceae	1	2.3	17.0	3.5	3.5
Ulmaceae	2	3.1	2.4	3.5	3.5
Rubiaceae	6	0.4	2.1	3.0	3.0
Euphorbiaceae	7	1.3	4.6	2.8	2.8
Bignoniaceae	5	0.3	2.1	2.6	2.6
Clusiaceae	3	1.1	1.6	2.6	2.6
Erythroxylaceae	1	0.7	2.3	2.4	2.4
Sabiaceae	2	1.1	1.7	2.4	2.4
Apocynaceae	2	0.3	1.0	1.9	1.9
Theophrastaceae	1	0.1	0.8	1.7	1.7
Celastraceae	1	0.1	0.8	1.5	1.5
Urticaceae	2	0.1	1.1	1.5	1.5
Anacardiaceae	2	2.3	0.6	1.3	1.3
Annonaceae	3	1.1	0.6	1.3	1.3
Hippocrateaceae	2	0.1	0.8	1.3	1.3
Myristicaceae	2	0.3	0.7	1.3	1.3
Chrysobalanaceae	1	1.7	0.5	1.1	1.1
Quiinaceae	1	0.3	0.5	1.1	1.1
Rosaceae	2	0.0	0.5	1.1	1.1
Amaranthaceae	2	0.1	0.5	0.9	0.9
Cecropiaceae	2	2.5	0.4	0.9	0.9
Nyctaginaceae	1	0.2	0.4	0.9	0.9
Arecaceae	2	0.0	0.4	0.7	0.7
Simaroubaceae	2	0.0	0.4	0.7	0.7
Flacourtiaceae	2	0.1	0.2	0.4	0.4
Lecythidaceae	1	1.8	0.2	0.4	0.4
Proteaceae	1	0.3	0.3	0.4	0.4
Tiliaceae	1	0.4	0.2	0.4	0.4
Asteraceae	1	0.0	0.1	0.2	0.2
Burseraceae	1	0.0	0.1	0.2	0.2
Combretaceae	1	0.9	0.1	0.2	0.2
Elaeocarpaceae	1	0.1	0.1	0.2	0.2
Juglandaceae	1	1.5	0.1	0.2	0.2
Lacistemataceae	1	0.1	0.1	0.2	0.2
Melastomataceae	1	0.0	0.1	0.2	0.2
Total	135	100	100	100	100

Anexo 8. Lista de las familias encontradas en el grupo *Tapirira guianensis* – *Ficus guianensis*, ordenadas en forma decreciente por el IVIF

Familia	Nº Individuos	Dominancia Relativa	Abundancia Relativa	Frecuencia Relativa	IVIF (%)
Lauraceae	13	21.2	7.5	7.2	12.0
Poaceae	1	4.1	16.4	4.0	8.1
Rubiaceae	7	5.2	10.7	6.5	7.5
Anacardiaceae	1	10.6	4.0	4.7	6.4
Moraceae	5	13.2	1.5	3.2	6.0
Arecaceae	2	2.0	9.0	6.5	5.8
Fabaceae	7	6.6	4.9	5.8	5.7
Annonaceae	3	4.9	7.2	5.0	5.7
Melastomataceae	8	3.0	6.7	7.2	5.6
Burseraceae	1	4.5	3.1	4.0	3.8
Lacistemataceae	1	3.1	3.6	3.2	3.3
Myrtaceae	5	0.9	3.9	4.7	3.1
Apocynaceae	1	4.5	1.4	2.9	2.9
Asteraceae	2	4.3	1.4	2.2	2.6
Piperaceae	2	0.4	2.8	3.6	2.3
Sapotaceae	2	1.3	1.7	2.9	2.0
Euphorbiaceae	3	1.6	1.3	2.9	1.9
Myrsinaceae	1	0.7	1.9	2.5	1.7
Cyatheaceae	2	0.4	1.4	2.5	1.5
Monimiaceae	2	0.8	1.1	1.8	1.2
Meliaceae	2	0.1	1.1	2.2	1.1
Flacourtiaceae	1	0.7	0.7	1.8	1.1
Clusiaceae	3	0.8	0.6	1.4	0.9
Myristicaceae	1	0.7	0.7	1.1	0.8
Nyctaginaceae	1	2.0	0.1	0.4	0.8
Loranthaceae	1	0.5	0.7	1.1	0.7
Araliaceae	1	0.7	0.4	1.1	0.7
Acanthaceae	1	0.1	0.8	0.7	0.6
Cecropiaceae	2	0.6	0.3	0.7	0.5
Erythroxylaceae	1	0.1	0.4	1.1	0.5
Sapindaceae	1	0.1	0.7	0.7	0.5
Bignoniaceae	1	0.1	0.6	0.7	0.5
Chloranthaceae	1	0.1	0.3	0.7	0.4
Dilleniaceae	1	0.01	0.3	0.7	0.4
Quiinaceae	1	0.2	0.1	0.4	0.2
Elaeocarpaceae	1	0.01	0.3	0.4	0.2
Boraginaceae	1	0.1	0.1	0.4	0.2
Urticaceae	1	0.01	0.1	0.4	0.2
Menispermaceae	1	0.01	0.1	0.4	0.2
Total	94	100	100	100	100

Anexo 9. Similitud florística de las 15 parcelas de los cuatro grupos (la línea diagonal muestra el número de especies presentes en cada parcela, por encima se encuentran el número de especies comunes entre parcelas y por debajo están los valores del índice de Sørensen).

	Pouteria - Juglans					Capparis – Acacia				Pouteria – Pseudolmedia				Tapirira– Ficus	
	PTM 1	PTM 2	PTM 3	PTM 4	PTM 5	PTM 6	PTM 7	PTM 9	PTM 10	PTM 8	PTM 11	PTM 12	PTM 13	PTM 14	PTM 15
PTM 1	100	20	30	25	20	13	22	20	15	20	22	18	16	0	0
PTM 2	45.5	100	22	22	22	15	17	13	12	18	22	17	18	1	1
PTM 3	66.7	47.8	100	27	21	16	25	18	18	19	24	20	17	3	0
PTM 4	54.9	47.3	56.8	100	20	13	21	21	14	20	25	21	19	1	1
PTM 5	46.0	49.4	46.2	43.5	100	17	22	15	14	18	23	20	18	0	1
PTM 6	32.5	36.6	38.1	30.6	42.0	100	17	9	15	10	13	12	13	3	1
PTM 7	39.6	30.1	43.5	36.2	39.3	32.4	100	26	29	20	23	19	15	4	3
PTM 9	43.5	27.7	37.5	43.3	32.3	20.9	44.4	100	18	16	21	14	9	2	4
PTM 10	32.6	25.5	37.5	28.9	30.1	34.9	49.6	36.7	100	15	19	15	11	4	2
PTM 8	42.6	37.5	38.8	40.4	37.9	22.7	33.6	32	30.0	100	22	20	20	4	2
PTM 11	37.9	37.3	40.0	41.3	39.3	23.6	32.6	34.4	31.1	35.5	100	33	27	7	5
PTM 12	36.4	33.7	38.8	40.4	40.0	25.8	30.6	26.7	28.6	37.4	51.2	100	19	6	3
PTM 13	34.0	37.5	34.7	38.4	37.9	29.5	25.2	18.0	22.0	39.2	43.5	35.5	100	7	4
PTM 14	0.0	1.8	5.4	1.8	0.0	5.9	6.0	3.5	7.0	6.9	10.1	9.9	12.1	100	24
PTM 15	0.0	2.1	0.0	2.0	2.1	2.2	5.0	7.9	4.0	3.9	8.0	5.6	7.8	41.0	100

Anexo 10. Prueba Kruskal-Wallis (valor de confianza de 0.05) del número de individuos de las clases diamétricas (estructura horizontal) para los cuatro grupos del bosque evaluado. Los datos se muestran en media \pm desviación estándar.

GRUPO	<10cm	10 - 20cm	20 - 30cm	30 - 40cm	40 - 50cm	50 - 60cm	60 - 70cm	>70cm
Pouteria - Juglans	172.4 25.6	34.4 \pm 6.4	9 \pm 4.2	5.4 \pm 1.8	3.4 \pm 1.8	1 \pm 1	1.8 \pm 1.5	0.8 \pm 1.1
Pouteria – Pseudolmedia	205.5 \pm 62	34.3 \pm 6.8	12.5 \pm 3.9	7.8 \pm 3.9	4.3 \pm 1	2.3 \pm 1.3	1.3 \pm 1.9	0.5 \pm 0.6
Capparis – Acacia	274 \pm 93.4	21.8 \pm 10.4	7 \pm 1.8	5 \pm 0.8	1.8 \pm 1.7	2 \pm 1.6	0.5 \pm 0.6	1 \pm 0.8
Tapirira – Ficus	288 \pm 69.3	45 \pm 21.2	14.5 \pm 0.7	7.5 \pm 2.1	2.5 \pm 0.7	2 \pm 1.4	0.5 \pm 0.7	0.5 \pm 0.7
X^2 (Chi cuadrado)	5.1	4.0	6.8	2.7	5.0	2.4	2.6	3.3
Valor de P	0.2	0.3	0.07	0.4	0.2	0.5	0.4	0.3

Anexo 11a. Prueba Kruskal-Wallis (valor de confianza de 0.05) del número de individuos de las clases altimétricas (estructura vertical) para los cuatro grupos del bosque evaluado. Los datos se muestran en media \pm desviación estándar.

GRUPO	Sotobosque	Subdosel	Dosel	Emergentes
Pouteria - Juglans	69.6 \pm 10	84.4 \pm 17	51 \pm 9.4	5 \pm 2.3
Pouteria – Pseudolmedia	68.5 \pm 30.9	106.7 \pm 34.4	77.8 \pm 27.6	2.3 \pm 1.5
Capparis – Acacia	93.7 \pm 27.2	166.3 \pm 84.1	30.3 \pm 9.4	1 \pm 1.4
Tapirira – Ficus	88 \pm 39.6	122 \pm 21.2	130.5 \pm 17.7	1.5 \pm 0.7
Valor de P	0.5	0.3	0.01	0.1

Anexo 11b. Prueba de la mínima diferencia significativa (LSD) entre los cuatro grupos para la variable Dosel.

GRUPO	Pouteria - Juglans	Pouteria – Pseudolmedia	Capparis – Acacia	Tapirira – Ficus
Pouteria - Juglans	1			
Pouteria – Pseudolmedia	0.05	1		
Capparis – Acacia	0.09	0.002	1	
Tapirira – Ficus	0.001	0.004	0.001	1

Anexo 12. Resumen del análisis de correspondencia canónica para las variables N, K, Ca, Mg, acidez intercambiable y CIC

A. Correlación entre las variables edáficas

	N	K	Ca	Mg	Acidez Intercambiable	CIC
N	1					
K	0.723	1				
Ca	0.724	0.755	1			
Mg	0.66	0.661	0.416	1		
Acidez Intercambiable	-0.526	-0.723	-0.844	-0.483	1	
CIC	0.279	-0.107	0.083	-0.176	0.394	1

B. Prueba de Monte Carlo con un nivel de confianza de 0.05

Eje	Datos reales	Media	Mínimo	Máximo	<i>p</i>
Eigenvalue					
1	0.567	0.278	0.083	0.55	0.005
2	0.066	0.068	0.033	0.11	0.5176
3	0.035	0.037	0.024	0.057	0.5628
Spp-Envr Corr					
1	0.998	0.721	0.482	0.985	0.005
2	0.904	0.796	0.476	0.953	0.0955
3	0.832	0.813	0.555	0.963	0.4523

Anexo 13. Resumen del análisis de correspondencia canónica para las variables pH, materia orgánica, arena, limo y arcilla

A. Correlación entre las variables edáficas

	pH	MO	Arena	Limo	Arcilla
pH	1				
MO	0.284	1			
Arena	0.289	0.118	1		
Limo	0.448	0.188	0.001	1	
Arcilla	-0.548	-0.295	-0.723	-0.661	1

B. Prueba de Monte Carlo con un nivel de confianza de 0.05

Eje	Datos reales	Media	Mínimo	Máximo	<i>p</i>
Eigenvalue					
1	0.531	0.231	0.069	0.526	0.005
2	0.029	0.062	0.03	0.106	1
3	0.025	0.034	0.02	0.064	0.8995
Spp-Envr Corr					
1	0.968	0.664	0.429	0.964	0.005
2	0.815	0.779	0.498	0.935	0.3819
3	0.769	0.773	0.489	0.96	0.5628

Anexo 14. Resumen del análisis de correspondencia canónica para las variables N, P, K, Ca, Mg y arcilla.

A. Correlación entre las variables edáficas

	N	P	K	Ca	Mg	Arcilla
N	1					
P	0.325	1				
K	0.723	0.133	1			
Ca	0.754	0.523	0.755	1		
Mg	0.66	-0.092	0.661	0.416	1	
Arcilla	-0.292	-0.833	-0.187	-0.624	0.231	1

B. Prueba de Monte Carlo con un nivel de confianza de 0.05

Eje	Datos reales	Media	Mínimo	Máximo	<i>p</i>
Eigenvalue					
1	0.523	0.266	0.079	0.511	0.005
2	0.055	0.071	0.039	0.102	0.8492
3	0.038	0.039	0.023	0.063	0.4925
Spp-Envr Corr					
1	0.961	0.708	0.506	0.953	0.005
2	0.873	0.796	0.397	0.944	0.2211
3	0.885	0.796	0.509	0.975	0.1608

Anexo 15. Resumen del análisis de correspondencia canónica para las variables Acidez intercambiable, Ca, K, Mg, N, pH

A. Correlación entre las variables edáficas

	pH	N	K	Ca	Mg	Acidez intercambiable
PH	1					
N	0.591	1				
K	0.789	0.723	1			
Ca	0.924	0.754	0.755	1		
Mg	0.497	0.66	0.661	0.416	1	
Acidez intercambiable	-0.953	-0.526	-0.723	-0.844	-0.483	1

B. Prueba de Monte Carlo con un nivel de confianza de 0.05

Eje	Datos reales	Media	Mínimo	Máximo	p
Eigenvalue					
1	0.545	0.276	0.106	0.531	0.005
2	0.064	0.069	0.04	0.108	0.5879
3	0.036	0.039	0.022	0.064	0.5578
Spp-Envr Corr					
1	0.979	0.718	0.482	0.968	0.005
2	0.892	0.798	0.479	0.957	0.1106
3	0.851	0.804	0.426	0.961	0.3166

Anexo 16. Tabla comparativa del presente estudio con otros estudios en formaciones similares con DAP \geq 2.5 cm.

Localidad	Altitud	Tipo de Bosque	Nº Fam.	Nº Sp.	Nº Ind.	Área (ha)	Prom Fam.	Prom Ind.	Prom Sp.	Fuente
San Martín	1.100-1.600	Montano Inferior	69	299	4.190	1.5	5	279.3	51.9	Presente estudio
Wayrapata	1.300-1.500	Montano Inferior	67	292	2.363	0.5	13.4	472.6	123	Antezana (2007)
Paujeyuyo	900-1.070	Montano Inferior	57	189	1.721	0.5	11.4	344.2	78.8	Antezana (2007)
Peñalito	1.700-2000	Montano medio a superior	50	218	3.598	0.9	6	399.7	59.6	Canqui (2006)
Calabatea	1.540	Montano medio	40	137	424	0.05	----	----	----	Gentry (1995)
Incahuara	1.540	Montano medio	44	147	523	0.05	----	----	----	Gentry (1995)

Anexo 17. Tabla comparativa de las familias ecológicamente importantes encontradas en bosques montanos con el presente estudio

Vargas 1996	Gentry 1995	Fuentes 2005	García et al. 2004	Canqui 2006	Antezana 2007	Este estudio
Lauraceae	Lauraceae	Melastomataceae	Rubiaceae	Lauraceae	Lauraceae	Sapotaceae
Fabaceae	Melastomataceae	Rubiaceae	Moraceae	Melastomataceae	Melastomataceae	Fabaceae
Flacourtiaceae	Rubiaceae	Lauraceae	Lauraceae	Euphorbiaceae	Euphorbiaceae	Poaceae
Sapotaceae	Moraceae	Moraceae	Euphorbiaceae	Rubiaceae	Myrtaceae	Moraceae
Euphorbiaceae	Asteraceae	Myrtaceae	Fabaceae	Clusiaceae	Rubiaceae	Lauraceae
Myrtaceae	Fabaceae	Arecaceae	Melastomataceae	-----	Fabaceae	Euphorbiaceae

Anexo 19. Variables edáficas (parámetros físico- químicos) medidas en los cuatro grupos vegetales (media \pm desviación estándar; Grupo I = Pouteria - Juglans, Capparis – Acacia y Pouteria – Pseudolmedia y Grupo II = Tapirira – Ficus)

GRUPO	pH	Conductividad eléctrica $\mu\text{S}/\text{cm}$	N (%)	C (%)	Materia Orgánica (%)	P (mg/Kg)	Na (cmolc/Kg)	K (cmolc/Kg)
Pouteria - Juglans	6.9 \pm 0.3	118.4 \pm 38.4	0.5 \pm 0.2	4.2 \pm 2	7.2 \pm 3.1	34.6 \pm 15	0.02 \pm 0.003	0.4 \pm 0.2
Capparis – Acacia	6 \pm 0.5	110.3 \pm 25.2	0.5 \pm 0.2	4.3 \pm 2	7.4 \pm 2.7	19.5 \pm 10	0.02 \pm 0.01	0.4 \pm 0.1
Pouteria – Pseudolmedia	6.8 \pm 0.1	120 \pm 35.8	0.5 \pm 0.1	4.4 \pm 1.5	7.6 \pm 2.2	69.8 \pm 67.9	0.02 \pm 0.01	0.4 \pm 0.2
Tapirira – Ficus	3.8 \pm 0.2	100 \pm 7.1	0.3 \pm 0	3.65 \pm 1	6.3 \pm 2	12.5 \pm 0.7	0.02 \pm 0.001	0.1 \pm 0.02

GRUPO	Ca (molc/Kg)	Mg (cmolc/Kg intercambiabl)	Acidez e (cmolc/Kg)	CIC (cmolc/Kg)	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
Pouteria - Juglans	13.9 \pm 6	2.3 \pm 0.8	0.2 \pm 0.1	17 \pm 6.1	17.6 \pm 6.6	48.4 \pm 11	34 \pm 6.6
Capparis – Acacia	7.3 \pm 6.5	4.7 \pm 2	0.4 \pm 0.1	12.6 \pm 8	6.8 \pm 2	47.3 \pm 5	46 \pm 5
Pouteria – Pseudolmedia	12.2 \pm 3.7	3.1 \pm 1.5	0.2 \pm 0.1	15.8 \pm 4	16 \pm 10.6	48.5 \pm 5	35.5 \pm 15.2
Tapirira – Ficus	0.04 \pm 0.03	0.2 \pm 0.1	25 \pm 7.1	25 \pm 7.1	9 \pm 1.4	39 \pm 1.4	52 \pm 0

Anexo 20. Clases texturales de los cuatro grupos vegetales determinadas en el estudio

	Grupo	Parcela	Clase textural
Grupo I	Pouteria - Juglans	1	Arcilla
	Pouteria - Juglans	2	Franco arcilloso limoso
	Pouteria - Juglans	3	Franco arcilloso
	Pouteria - Juglans	4	Franco arcilloso limoso
	Pouteria - Juglans	5	Franco limoso
	Capparis – Acacia	6	Arcillo limoso
	Capparis – Acacia	7	Arcillo limoso
	Capparis – Acacia	9	Arcillo limoso
	Capparis – Acacia	10	Arcillo limoso
	Pouteria – Pseudolmedia	8	Franco arcilloso
	Pouteria – Pseudolmedia	11	Arcillo limoso
	Pouteria – Pseudolmedia	12	Arcillo limoso
	Pouteria – Pseudolmedia	13	Franco limoso
Grupo II	Tapirira – Ficus	14	Arcilla
	Tapirira – Ficus	15	Arcillo limoso