

REVISTA DE LA SOCIEDAD BOLIVIANA DE BOTÁNICA

VOLUMEN 5 - NÚMERO 1
MARZO DE 2011



- La Campana. Medio Ambiente 9(1): 124-130.
- Moraes, M. 1996. Novelty of the genera *Parajubaea* and *Syagrus* (Palmae) from interandean valleys of Bolivia. *Novon* 6: 85-92.
- Moraes, M. 2004. Flora de palmeras de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, Plural editores, La Paz, Bolivia.
- Moraes, M. 2005. The genus *Syagrus* in Bolivia. *The Palm Journal* (179): 17-18.
- Moreno, L. y O. Moreno. 2006. Colecciones de las palmeras de Bolivia Palmae-Arecaceae. Editorial FAN. Santa Cruz, Bolivia.
- Navarro, G. 2005. Provincia biogeográfica de los Yungas. En: G. Navarro y M. Maldonado (Eds.). *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Primera edición, Editorial Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz, Bolivia. pp. 279-339.
- Paniagua-Zambrana, N. y M. Moraes. 2009. Hacia el manejo del motacú (*Attalea phalerata*, Arecaceae) bajo diferente tipo de cosecha (Riberalta, Depto. Beni, NE Bolivia): Estructura y densidad poblacional. *Revista GAB* 4: 17-23.
- Peña-Claros, M. y P. Zuidema. 2000. Limitaciones demográficas para el aprovechamiento sostenible de *Euterpe precatoria* para producción de palmito en dos tipos de bosque de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 34: 7-25.
- Souza, A. 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* 32: 524-533.
- Souza, A., F. Martins y D. Silva. 2000. Detecting ontogenic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Canada Journal of Bot.* 78: 1227-1237.
- Thompson B., L. N., M. Moraes R. y M. Baudoin W. 2009. Estructura poblacional de la palmera endémica *Parajubaea torallyi* (Mart.) Burret en zonas aprovechadas del Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Chuquisaca, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 44(1): 17-35.
- Travest, A. 2004. Ecología reproductiva de plantas en condiciones de insularidad: Consecuencias ecológicas y evolutivas del aislamiento geográfico. En: R. Zamora y F. J. Pugnaire (Eds.). *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*, CSIC -AEET, Mallorca, España. pp. 269-289.

Patrones Florísticos en las Tierras Bajas de Bolivia

Floristic Patterns in Lowland Bolivia

Marisol Toledo^{1,2}, Lourens Poorter^{1,2}, Marielos Peña-Claros^{1,2}, Alfredo Alarcón¹, Julio Balcázar¹, José Chuvina¹, Claudio Leño¹, Juan Carlos Licona¹, Hans ter Steege³ y Frans Bongers²

1 Instituto Boliviano de Investigación Forestal, Casilla 6204, Santa Cruz, Bolivia.

Email: marisol.toledo@gmail.com, Autora para correspondencia

2 Forest Ecology and Forest Management Group, Universidad de Wageningen,
P.O. Box 47, 6700 AA Wageningen, the Netherlands

3 Ecology and Biodiversity, Department Biology, Utrecht University, 3584 CH Utrecht, the Netherlands

Resumen. Aunque es ampliamente reconocido que Bolivia es uno de los países megadiversos, estudios sobre el patrón espacial de las comunidades de plantas a gran escala son escasos. En este estudio examinamos la variación florística, a través de 220 parcelas permanentes de una hectárea, distribuidas a lo largo de gradientes ambientales, de los bosques tropicales en las tierras bajas de Bolivia. Para cada parcela se obtuvo la abundancia y frecuencia de 100 especies arbóreas (≥ 10 cm diámetro) de identificación confiable incluyendo 93 árboles y siete palmeras. Un análisis de ordenación dividió las tierras bajas de Bolivia primeramente en dos grandes regiones (la región Chiquitana y la región Amazónica), distinguiéndose al final cinco regiones florísticas. De las 100 especies, sólo 10 ocurrieron en una región florística y 90 ocurrieron en dos o más regiones florísticas. Adicionalmente se distinguieron 82 especies indicadoras, las cuales tuvieron preferencias significativas por determinadas regiones florísticas. Estas especies pueden ser utilizadas como indicadoras de condiciones ambientales o para determinar a qué región florística un cierto bosque pertenece. La variación florística entre las regiones deben ser tomadas en cuenta al desarrollar planes de manejo adecuados para cada bosque.

Palabras clave: Arecaceae, Bolivia, distribución de especies, especies indicadoras, variación florística.

Abstract. Although it is widely recognized that Bolivia is one of the mega-diverse countries, studies on spatial patterns of plant communities at meso-scale are scarce. We examined floristic variation across 220 ha⁻¹ permanent plots distributed along environmental gradients in tropical lowland forests of Bolivia. For each plot abundance and frequency of 100 tree species (≥ 10 cm diameter) of reliable identification were considered including 93 tree and seven palm species. Ordination analysis divided lowland Bolivia primarily into two major groups (Southern Chiquitano region versus the Amazon region) and five floristic regions were distinguished. Of the 100 species, only 10 occurred in one floristic region and 90 occurred in two or more regions. Additionally, we distinguished 82 strong indicator species which had significant environmental preferences for one floristic region. These species can be used as indicators of environmental conditions or to determine to what floristic region a certain forest belongs. The floristic variation among regions have to be taken into account when developing forest-specific management plans.

Keywords: Bolivia, floristic variation, indicator species, species distribution.

INTRODUCCIÓN

Las tierras bajas en el Neotrópico poseen una extraordinaria variedad de tipos de bosques, probablemente relacionada a la complejidad geomorfológica y la variación climática (Hueck 1978, Daly y Prance 1988). Esto es especialmente el caso para Bolivia, donde tres regiones biogeográficas

de América del Sur: Amazonia, Brasileño-Paranense y el Gran Chaco se encuentran en las tierras bajas (Navarro y Maldonado 2002). Aunque Bolivia es considerado uno de los países tropicales de mayor biodiversidad, es aún el menos conocido florísticamente (Pottes 1991, Ibsch y Mérida 2003). Los estudios sobre la composición florística de los diferentes tipos de bosque de las tierras bajas de Bolivia son dispersos

(Killeen *et al.* 1998, 2001, Jorgensen *et al.* 2006) y la documentación en la variación florística entre estos bosques es escasa (Navarro y Maldonado 2002). Sólo recientemente se han analizado patrones en la composición florística a gran escala, aunque los estudios se han enfocado más en los bosques secos (Killeen *et al.* 2006, López *et al.* 2006) o en los bosques húmedos de las tierras bajas (Mostacedo *et al.* 2006). Evaluar los patrones de la comunidad de plantas es un paso importante hacia la conservación de la diversidad de plantas y el manejo forestal en Bolivia.

La heterogeneidad de bosques es un fascinante fenómeno y a su vez un tema complejo que requiere de varias disciplinas, como la ecología y biogeografía, para ser entendida. Los patrones de vegetación han sido reconocidos para ser asociados con la heterogeneidad ambiental (Gentry 1988, Lewis 1991). Las plantas pueden, probablemente, ser indicadores más consistentes que otros grupos de organismos debido a su forma de crecimiento sécil y porque muchas especies tienen amplia distribución (Bakker 2008). Las especies pueden ser consideradas como bio-indicadoras de su ambiente cuando su frecuencia o abundancia, en un particular hábitat, es alta comparada a otros hábitats (Dufrêne y Legendre 1997).

En el presente estudio se analizó la variación espacial de la composición florística de los bosques de Bolivia, a través de una selección de 100 especies arbóreas y 220 parcelas de una hectárea. Las parcelas están localizadas en bosques de producción forestal, desde los bosques húmedos de la Amazonia hasta los bosques secos de la Chiquitania. Los principales objetivos de esta investigación fueron: 1) determinar los patrones de la variación florística en los bosques de las tierras bajas de Bolivia, y 2) determinar cuáles de estas 100 especies son indicadores para determinados hábitats. Este estudio es uno de los primeros en cuantificar la comunidad de plantas, con datos sobre distribución y abundancia de 100 especies en un área cerca a 160.000 km², en los bosques tropicales de las tierras bajas de Bolivia.

MÉTODOS

Área de estudio

Un total de 220 parcelas de una hectárea fueron seleccionadas de la Red Nacional de Parcelas Permanentes de Bolivia. A la

fecha esta Red, y su base de datos con aproximadamente 250 parcelas de una hectárea, es coordinada y manejada por el Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF). Las parcelas han sido establecidas en bosques maduros, en áreas permanentes de producción forestal, excepto 4 que se encuentran en la Reserva Ecológica El Tigre en Riberalta, por varios proyectos de investigación y concesiones forestales antes del aprovechamiento forestal, entre 1995 y 2007 (Figura 1, ver Agradecimientos para más detalles). Las parcelas están localizadas entre 10 – 18° S latitud y 59 – 69° W longitud, mayormente en tierra firme, solo 5% en áreas inundables periódicas; generalmente en terreno plano con 20% de parcelas ubicadas en pendientes de áreas colinosas y en un rango de altitud entre 100 – 500 m s.n.m. Las parcelas son típicamente cuadradas (100 x 100 m), con 11 de ellas siendo rectangulares (20 x 500 m).

En las tierras bajas de Bolivia, que cubren alrededor del 60% del país (684.000 Km²), la precipitación puede variar desde 600 a 3000 mm por año desde las áreas más secas a las más húmedas (datos no publicados y basados en al menos 30 años del Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología – SENAMHI). En general, las tierras bajas experimentan un periodo seco de 4 a 7 meses (con precipitación < 100 mm/mes), mayormente desde Abril a Septiembre, correspondiente al invierno austral. El promedio anual de temperatura es entre 24 y 26°C. Esta región es también caracterizada por diferencias en geomorfología e historia geológica (Suárez-Soruco 2000) permitiendo diferentes tipos de suelos, desde Acrisoles ácidos en los bosques de la Amazonia al norte vía Acrisoles y Luvisoles en el centro, a Cambisoles y Arenosoles en el sur (Gerold 2003).

Toma de datos

En cada parcela todos los tallos ≥ 10 cm diámetro altura pecho (DAP, medido a 130 cm de altura o mayor altura en la presencia de raíces tablares) fueron evaluados e identificados con nombre común por expertos locales. Cuando necesario, colecciones botánicas fueron hechas para verificar la identidad de las especies; los especímenes testigo están depositados en herbarios de Bolivia (LPB y USZ) bajo la numeración de M. Toledo. Debido a que no se tienen identificadas todas las especies en las parcelas, para el estudio se seleccionaron las especies de identificación más confiable, resultando 93 árboles y siete palmeras.

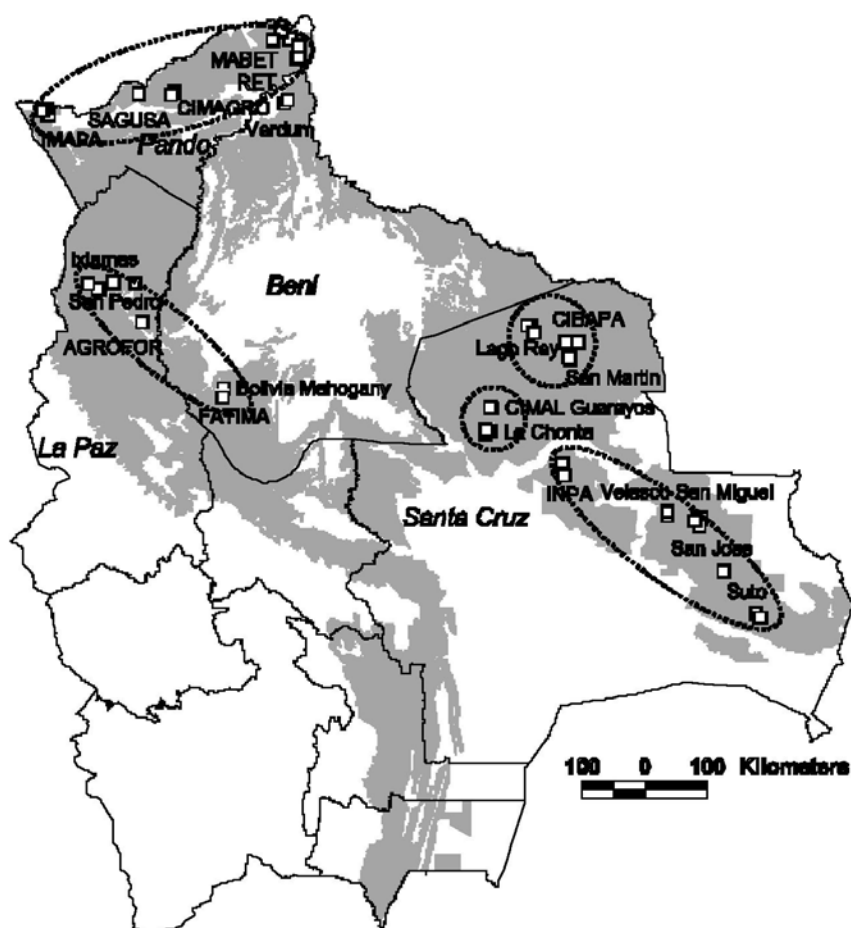


Figura 1. Ubicación de las 220 ha⁻¹ parcelas en las cinco regiones florísticas de las tierras bajas de Bolivia: PA = Pre-Andino (Ixiamas, San Pedro, Agrofor, Bolivia Mahogany, Fátima), NA = Norte Amazónico (IMAPA, SAGUSA, CIMAGRO, MABET, RET, Verdum), AE_{BP} = Amazonia Este-Bajo Paraguá (CIBAPA, Lago Rey, San Martín), AE_G = Amazonia Este-Guarayos (CIMAL-Guarayos, La Chonta) y CS = Chiquitania Sur (Inpa, CIMAL-San Miguel, CIMAL-Velasco, San José, Sutó). El nombre de los departamentos (La Paz, Beni, Pando, Santa Cruz) están en *itálica* y los bosques de producción forestal son las áreas de color gris.

Análisis de datos

Un análisis de ordenación (Detrended Correspondence Analysis, DCA) fue usado para resumir la variación florística y evaluar los patrones florísticos (Hill y Gauch 1980). El DCA fue realizado con las 220 parcelas y la abundancia log-transformada de las 100 especies. Los grupos a priori o regiones florísticas fueron definidas por parcelas que tuvieron condiciones climáticas similares y están espacialmente cerca. El Índice Jaccard (basado en la presencia/ausencia de cada especie) fue utilizado para comparar las regiones florísticas y describir la similitud en composición de especies entre las cinco regiones (Magurran 2004). Se identificaron asociaciones de especies con las regiones florísticas del DCA utilizando el Indicator Species Analysis (ISA, por su traducción en

inglés, Dufréne y Legendre 1997). ISA calcula la abundancia relativa (% de abundancia promedio de una especie en un determinado grupo sobre la abundancia promedio de esa especie en todas las parcelas), la frecuencia relativa (% de parcelas en un determinado grupo donde una especie está presente) y el valor indicador (IV, % obtenido al multiplicar ambas medidas, abundancia y frecuencia, relativas). Especies con un IV > 25% pueden ser consideradas como indicadores fuertes de un cierto grupo (Bakker 2008). El Monte Carlo permutation test con 4999 randomizaciones fue utilizado para probar si las especies tienen una preferencia significativa ($P < 0,01$) para una región y que ocurren allí más a menudo que esperado sólo por chance. Los análisis de DCA e ISA fueron realizados con PC-Ord 5.12 (McCune y Mefford 1999).

RESULTADOS

Las 220 parcelas contienen casi 89.200 tallos \geq 10 cm DAP y de las 100 especies seleccionadas juntas representan, en promedio, 56% (rango 25-93%) de los tallos. Para las 100 especies, el número de especies

por parcela osciló entre 12 a 39. Las 100 especies representaron 36 familias y 87 géneros (Tabla 1). Fabaceae (19 especies, 29% de los tallos) y Arecaceae (7 especies, 10%) tuvieron los números más altos de especies y de tallos, junto a Moraceae en el caso de la abundancia de tallos (18%).

Tabla 1. Resultados de los ejes DCA, región florística (número de la región donde la especie es indicadora), valor indicador (VI), nivel de significancia (P) y ocurrencia (x) de las 100 especies de plantas en las cinco regiones florísticas: (1) PA = Pre-Andino (2) NA = Norte Amazónico, (3) AE_{BP} = Amazonia Este - Bajo Paraguá, (4) AE_G = Amazonia Este- Guarayos, (5) CS = Chiquitania Sur. * indica especies que ocurren en una región florística. ** indica especies que ocurren en todas las cinco regiones florísticas. Valores de P, en negrilla, muestran especies indicadoras no-significativas. La lista de especies está ordenada alfabéticamente por familia y nombre científico.

Familia	Nombre científico	DCA Eje 1	DCA Eje 2	Región Florística	VI (%)	P	PA 1	NA 2	AE _{BP} 3	AE _G 4	CS 5
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i>	5,28	2,13	2	24	0,00	x	x			
	<i>Astronium lecontei</i>	4,82	2,71	2	30	0,00	x	x	x		
	<i>Astronium urundeuva</i>	-0,69	1,85	5	53	0,00			x		x
	<i>Astronium fraxinifolium</i>	2,83	4,13	3	39	0,00			x		x
	<i>Schinopsis brasiliensis*</i>	-0,71	1,73	5	48	0,00					x
	<i>Spondias mombin**</i>	1,74	-0,12	1	51	0,00	x	x	x	x	x
Apocynaceae	<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i>	0,80	2,00	5	72	0,00			x	x	x
	<i>Himatanthus sucuuba</i>	4,69	1,08	2	28	0,00	x	x	x		
	<i>Peschiera arcuata**</i>	3,93	2,14	2	21	0,00	x	x	x	x	x
Araliaceae	<i>Didymopanax morototoni</i>	3,45	3,32	3	73	0,00	x	x	x	x	
	<i>Dendropanax arboreus</i>	3,14	-0,08	4	59	0,00	x		x	x	
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatum</i>	4,06	2,52	1	30	0,00	x	x	x	x	
	<i>Attalea phalerata</i>	3,52	-0,38	1	46	0,00	x	x		x	x
	<i>Euterpe precatoria</i>	4,64	2,20	2	43	0,00	x	x	x		
	<i>Iriartea deltoidea</i>	5,08	0,17	1	44	0,00	x	x			
	<i>Oenocarpus bataua</i>	5,19	1,89	2	45	0,00	x	x			
	<i>Socratea exorrhiza</i>	4,39	0,25	1	67	0,00	x	x	x	x	
	<i>Syagrus sancona</i>	2,31	-0,05	4	52	0,00	x		x	x	x
	<i>Jacaranda copaia</i>	4,46	2,96	2	37	0,00		x	x		
Bignoniaceae	<i>Tabebuia serratifolia</i>	1,74	2,62	5	25	0,01		x	x	x	x
	<i>Tabebuia impetiginosa</i>	0,85	2,10	5	26	0,00	x	x	x		x
	<i>Cavanillesia hylogeiton</i>	3,71	0,09	4	19	0,00	x	x		x	
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	3,85	0,62	1	31	0,00	x	x	x	x	
	<i>Ceiba speciosa**</i>	0,49	2,21	5	81	0,00	x	x	x	x	x
	<i>Cordia alliodora**</i>	1,79	2,43	3	18	0,14	x	x	x	x	x
Capparidaceae	<i>Capparis prisca</i>	0,01	0,73	5	28	0,00	x		x		x
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i>	3,23	0,27	4	39	0,00	x	x	x	x	
Cecropiaceae	<i>Cecropia membranacea</i>	4,01	3,15	3	60	0,00	x	x	x		
	<i>Cecropia concolor</i>	3,11	0,08	4	32	0,00	x		x	x	
	<i>Pourouma cecropiifolia</i>	3,62	1,78	3	38	0,00	x	x	x	x	
Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i>	0,72	1,04	5	25	0,00			x	x	x
	<i>Terminalia oblonga</i>	3,11	0,51	4	86	0,00		x	x	x	
	<i>Terminalia amazonica</i>	4,12	2,93	3	40	0,00	x	x	x	x	
Euphorbiaceae	<i>Hevea brasiliensis</i>	4,82	2,45	2	59	0,00		x	x		
	<i>Hura crepitans</i>	3,22	-0,53	4	43	0,00	x			x	
	<i>Pausandra trianae</i>	3,68	2,77	3	33	0,00		x	x	x	
Fabaceae	<i>Acosmium cardenassi*</i>	-0,57	1,51	5	100	0,00					x
	<i>Amburana cearensis</i>	0,46	2,50	5	33	0,00		x	x		x
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	-0,57	1,53	5	100	0,00				x	x
	<i>Apuleia leiocarpa</i>	4,08	3,09	3	53	0,00	x	x	x		
	<i>Caesalpinia pluviosa</i>	-0,17	1,26	5	86	0,00				x	x
	<i>Cedrelinga catenaeformis</i>	4,93	2,82	2	23	0,00	x	x	x		
	<i>Centrolobium microchaete</i>	0,06	1,45	5	50	0,00				x	x
	<i>Copaifera chodatiana*</i>	-0,56	1,40	5	79	0,00					x
	<i>Dialium guianense*</i>	5,08	1,90	2	71	0,00		x			
	<i>Hymenaea courbaril</i>	2,25	2,79	3	16	0,02		x	x	x	x

Tabla 1. continúa..

Familia	Nombre científico	DCA Eje 1	DCA Eje 2	Región Florística	VI (%)	P	PA 1	NA 2	AE _{BP} 3	AE _G 4	CS 5
Fabaceae	<i>Hymenaea parvifolia</i>	4,74	2,73	2	22	0,00		x	x		
	<i>Machaerium acutifolium</i>	-0,37	2,09	5	93	0,00			x		x
	<i>Machaerium scleroxylon*</i>	-0,65	1,38	5	81	0,00					x
	<i>Peltogyne heterophylla*</i>	5,51	2,28	2	22	0,00		x			
	<i>Pterogyne nitens</i>	1,19	2,47	5	6	0,16			x	x	x
	<i>Schizolobium parahyba</i>	3,71	0,10	1	25	0,00	x	x	x	x	
	<i>Swartzia jorori</i>	3,21	-0,43	1	50	0,00	x		x	x	x
	<i>Sweetia fruticosa**</i>	1,86	2,58	3	45	0,00	x	x	x	x	x
	<i>Tachigali paniculata*</i>	5,16	1,97	2	86	0,00		x			
	Flacourtiaceae	<i>Casearia gossypiosperma**</i>	1,33	2,68	5	49	0,00	x	x	x	x
Lauraceae	<i>Ocotea guianensis</i>	3,10	2,10	4	44	0,00			x	x	
	<i>Licaria triandra</i>	2,91	-0,18	4	96	0,00			x	x	
Lecythidaceae	<i>Bertholletia excelsa*</i>	5,12	2,06	2	78	0,00		x			
	<i>Cariniana domestica</i>	3,28	1,18	4	15	0,01		x	x	x	
	<i>Cariniana estrellensis</i>	3,00	0,60	4	44	0,00	x	x	x	x	
	<i>Cariniana ianeirensis</i>	2,45	-0,03	4	67	0,00	x		x	x	x
	<i>Cariniana micrantha*</i>	5,44	2,43	2	53	0,00		x			
	<i>Couratari macrosperma*</i>	5,07	2,13	2	33	0,00		x			
	Melastomataceae	<i>Bellucia grossularioides</i>	4,39	2,72	2	13	0,03		x	x	x
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	4,87	0,13	1	27	0,00	x	x			
	<i>Cedrela fissilis</i>	1,65	2,78	3	14	0,07		x	x	x	x
	<i>Swietenia macrophylla</i>	3,25	0,78	4	15	0,01	x		x	x	
	<i>Trichilia pallida</i>	3,90	3,35	3	58	0,00			x	x	
Monimiaceae	<i>Siparuna decipiens</i>	5,25	1,93	2	70	0,00	x	x			
Moraceae	<i>Castilla ulei</i>	5,15	2,19	2	32	0,00	x	x			
	<i>Maclura tinctoria</i>	2,83	2,52	4	18	0,00			x	x	
	<i>Poulsenia armata</i>	4,48	-1,59	1	79	0,00	x	x			
	<i>Pseudolmedia macrophylla</i>	5,17	0,71	2	26	0,00	x	x			
	<i>Pseudolmedia laevis</i>	3,83	0,82	4	52	0,00	x	x	x	x	
	<i>Pseudolmedia laevigata</i>	3,63	3,62	3	91	0,00		x	x		
	Myrtaceae	<i>Psidium sartorianum**</i>	2,04	0,77	4	42	0,00	x	x	x	x
Nyctaginaceae	<i>Neea hermaphrodita</i>	1,24	0,93	5	45	0,00			x	x	x
Phytolaccaceae	<i>Gallesia integrifolia</i>	1,84	-0,02	4	26	0,00	x	x		x	x
Polygonaceae	<i>Triplaris americana</i>	4,10	-0,81	1	65	0,00	x	x		x	
Quiinaceae	<i>Quiina florida</i>	3,38	2,08	3	27	0,01	x	x	x	x	
Rubiaceae	<i>Capirona decorticans</i>	4,28	3,17	3	58	0,00	x	x	x		
Rutaceae	<i>Galipea jazminiflora</i>	4,92	1,25	2	33	0,00	x	x			
	<i>Metrodorea flavida</i>	4,36	2,77	2	31	0,00	x	x	x		x
	<i>Zanthoxylum sprucei</i>	2,70	2,79	3	43	0,00		x	x	x	x
Sapindaceae	<i>Sapindus saponaria</i>	2,72	-0,11	4	88	0,00				x	x
Sapotaceae	<i>Pouteria nemorosa</i>	3,87	0,47	2	49	0,00		x	x	x	
	<i>Pouteria lucuma</i>	3,25	0,33	4	62	0,00	x	x	x	x	
Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i>	3,76	3,31	3	75	0,00	x	x	x	x	
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	3,32	-0,35	1	31	0,00	x	x	x	x	
	<i>Sterculia apetala**</i>	3,82	2,51	2	49	0,00	x	x	x	x	x
Tiliaceae	<i>Luehea paniculata</i>	2,07	3,09	3	39	0,00	x		x	x	x
Ulmaceae	<i>Ampelocera ruizii</i>	2,73	0,39	4	90	0,00	x		x	x	x
	<i>Celtis schipii</i>	4,56	0,78	1	39	0,00	x	x	x		
	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	0,26	1,77	5	52	0,00			x	x	x
	<i>Trema micrantha</i>	3,65	0,08	4	27	0,00	x	x		x	
Urticaceae	<i>Urera baccifera**</i>	2,66	-0,14	4	83	0,00	x	x	x	x	x
Verbenaceae	<i>Vitex cymosa</i>	4,55	0,28	1	9	0,03	x	x		x	
Vochysiaceae	<i>Erismia uncinatum</i>	3,64	3,65	3	84	0,00		x	x		
	<i>Qualea paraensis</i>	3,73	3,61	3	88	0,00	x	x	x		

Patrones florísticos

Los dos primeros ejes de la ordenación DCA explicaron 27% de la variación florística. En el eje 1, las parcelas de la región Chiquitana fueron claramente separadas de las otras regiones (Figura 2a). En el eje 2, las parcelas localizadas en la Amazonia Este - Bajo Paraguá fueron más relacionadas al Norte Amazónico y parcelas localizadas en la Amazonia Este - Guarayos fueron más relacionadas al Pre-Andino. El índice Jaccard, comparando la ocurrencia de especies entre las cinco regiones florísticas, mostró que el Norte Amazónico y el Pre-Andino son las regiones florísticamente más similares (28%) mientras que el Norte Amazónico y la Chiquitania son las regiones más distintas (13% de similaridad) (Tabla 2).

Los ejes DCA también mostraron una clara separación entre especies de bosques húmedos en el lado derecho y especies de bosques secos en el lado izquierdo del eje 1, mientras que una separación entre especies de suelos menos fértiles arriba y de especies de suelos más fértiles abajo ocurrieron en el eje 2 (Figura 2b). Así los valores de las parcelas en el eje DCA 1 correlacionaron positivamente con las densidades de *Peltogyne heterophylla* y *Cariniana micrantha* y negativamente con las densidades de *Schinopsis brasiliensis* y *Astronium urundeuva*. Los valores del eje DCA 2 correlacionaron positivamente con las densidades de *Astronium fraxinifolium* y *Erisma uncinatum* y negativamente con las densidades de *Poulsenia armata* y *Triplaris americana* (Tabla 1, Figura 2b).

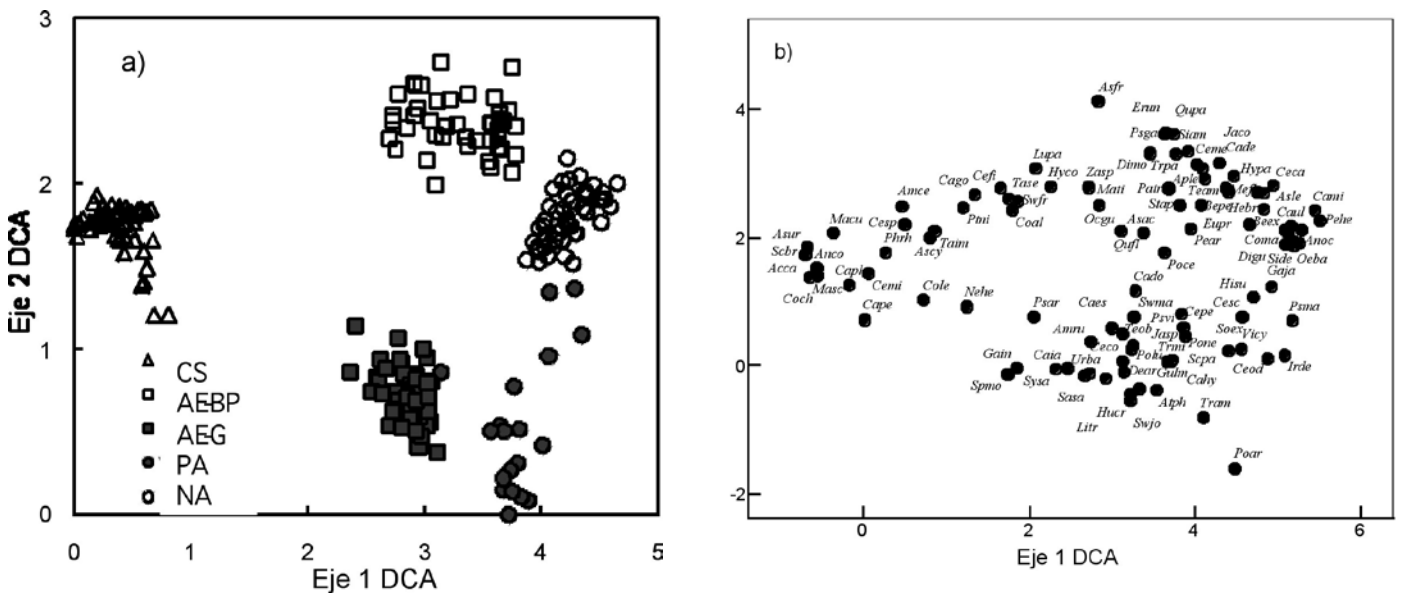


Figura 2. Resultados de los dos ejes principales de la ordenación (DCA). El DCA es basado en los datos log-transformados (número de tallos ≥ 10 cm DAP por hectárea) de 100 especies a través de 220 ha^{-1} parcelas en las tierras bajas de Bolivia. a) Valores (DCA loading scores) de los sitios (parcelas). Los símbolos se refieren a las regiones florísticas: PA = Pre-Andino, NA = Norte Amazónico, AEBP = Amazonia Este-Bajo Paraguá, AEG = Amazonia Este-Guarayos y CS = Chiquitania Sur. b) Valores de las especies (DCA loading scores). Nombres de las especies son representados por las dos primeras letras de su género y especie. (ver Tabla 1 para nombres completos).

Especies indicadoras

Cuando la ocurrencia de especies fue relacionada a cada región florística, sólo 10 especies ocurrieron en una región, 90 en dos o más regiones y solo nueve especies ocurrieron en todas las regiones florísticas (Tabla 1). El ISA identificó 82 especies (VI > 25%) como indicadoras significativas de una determinada región (Tabla 1). Las especies indicadoras para la región Chiquitana fueron *Acosmium cardenasii* (IV =

100%) y *Anadenanthera colubrina* (100%); para la Amazonia norte fueron *Tachigali paniculata* (86%) y *Bertholletia excelsa* (78%); para el Pre-Andino fueron *Poulsenia armata* (79%) y *Socratea exorrhiza* (67%); para la Amazonia este-Guarayos fueron *Licaria triandra* (96%) y *Ampelocera ruizii* (90%); y para la Amazonia este-Bajo Paraguá las especies indicadoras fueron *Pseudolmedia laevigata* (91%) y *Qualea paraensis* (88%).

Tabla 2. Similaridad relativa (Índice Jaccard) de la composición florística entre las cinco regiones florísticas. Comparación entre regiones es basada en la ocurrencia de especies.

	Regiones florísticas				
	PA	NA	AE _{BP}	AE _G	CS
PA	1	0.28	0.25	0.24	0.16
NA		1	0.26	0.23	0.13
AE _{BP}			1	0.27	0.21
AE _G				1	0.23
CS					1

DISCUSIÓN

Patrones florísticos

La composición de especies varió a lo largo del gradiente latitudinal desde la región Chiquitana en el sur a la región Amazónica en el norte. El análisis de ordenación dividió las tierras bajas de Bolivia primeramente en dos grupos grandes (Chiquitania y el resto; Figura 2a) y distinguió cinco regiones florísticas. Así nuestros resultados apoyan la proposición que el bosque seco Chiquitano merece el reconocimiento como una eco-región diferente en Bolivia (Olsen y Dinerstein 1998, Prado 2000, Killeen *et al.* 2006).

Como esperado, Fabaceae (=Leguminosae), Arecaceae (=Palmae) y Moraceae fueron las familias más dominantes, lo que es típico para bosques del Neotrópico (Gentry 1988, Terborgh y Andresen 1998, ter Steege 2010). Fabaceae, la familia más dominante en términos de especies e individuos en nuestro estudio, fue bien distribuida desde los bosques húmedos a los bosques secos, pero fue más abundante en bosques secos (cf. Terborgh y Andresen 1998). Las siete especies de Arecaceae mostraron una distribución relativamente amplia, aunque cinco especies fueron más comunes en las áreas húmedas de suelos con mayor o menor fertilidad (cf. Ruokolainen y Vormisto 2000, Vormisto *et al.* 2004), sólo dos especies de Arecaceae ocurrieron también en bosques secos (Tabla 1). Las especies de Moraceae fueron abundantes y bien distribuidas sólo en áreas húmedas (cf. ter Steege 2010).

Especies indicadoras

La mayoría de las especies seleccionadas en las tierras bajas de Bolivia tuvieron una relativa amplia distribución cubriendo de esta manera diferentes regiones florísticas (Tabla 1). *Cordia alliodora*, *Spondias mombin*, *Ceiba speciosa* y *Psidium sartorianum*, por ejemplo, ocurren desde los bosques secos de la Chiquitania a los bosques Amazónicos, pero también ocurren en otros países de Sudamérica y Centroamérica (Milton *et al.* 1994). Mientras algunas especies fueron distribuidas a través de toda la región, otras fueron restringidas a los bosques más secos o más húmedos. Sólo 10 especies fueron restringidas a una de las regiones florísticas: seis a la región Amazónica y cuatro a la región Chiquitana (Tabla 1). Estas especies tuvieron una distribución restringida en el país pero fueron relativamente muy abundantes y frecuentes en la región donde ocurrieron. Las 10 especies también ocurren en otros bosques secos (Prado y Gibbs 1993, Prado 2000) o bosques húmedos (Ferreira y Prance 1998) de los países alrededor de Bolivia. Debido a la amplia distribución de algunas especies, bosques alejados pueden ser, a un cierto nivel, florísticamente similar (Honorio-Coronado *et al.* 2009).

Aunque muchas de las especies seleccionadas fueron de amplia distribución, el ISA resalta que la mayoría de estas especies tienen preferencias ambientales distintas, como las especies indicadoras reflejan relativamente bien las condiciones del hábitat (Bakker 2008). Así por conocer la

relación especies-ambiente, las especies pueden luego ser usadas como indicadores de condiciones ambientales (Diekmann 2003). Esto también tiene consecuencias importantes para el manejo forestal y conservación porque sin un conocimiento completo de la composición florística de un bosque, unas pocas especies indicadoras bien elegidas pueden ser usadas para determinar un cierto bosque a qué región florística pertenece.

CONCLUSIÓN

Cinco regiones florísticas, utilizando 100 especies y 220 ha-1 parcelas, fueron reconocidas en base a la composición arbórea en las tierras bajas de Bolivia. Estas regiones podrían ser utilizadas como base para el desarrollo de un manejo de bosque estratificado, considerando las condiciones y las características de cada región. Aunque muchas especies fueron ampliamente distribuidas a través de las regiones florísticas, 82% de las especies tuvieron preferencias ambientales distintas y pueden ser utilizadas como especies indicadoras para cada región florística. Para temas de conservación es importante considerar la distribución de las especies. Finalmente, el enfoque de gradiente utilizado desde los bosques húmedos hasta los bosques secos permite sugerir que cambios en las condiciones climáticas pueden afectar la composición de estos bosques, al encontrarse Bolivia a lo largo de una transición climática entre la Amazonia y el Gran Chaco, y en especial a las especies que están en los extremos límites de su distribución, y consecuentemente de sus requerimientos ecológicos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores están agradecidos a todos los asistentes de campo, investigadores y forestales de las diferentes concesiones forestales, quienes han establecido y monitoreado las parcelas permanentes en La Paz (TCOs of Ixiamas), Pando (IMAPA, CIMAGRO, SAGUSA, MABET), Beni (Bolivia Mahogany, Fátima, RET, Verdum), y Santa Cruz (CIBAPA, Lago Rey, San Martín, La Chonta, INPA, Sutó, y las concesiones forestales de la empresa CIMAL). También, agradecemos al personal, investigadores y técnicos del Proyecto BOLFOR (I, II), PANFOR y Chimanés, IBIF, FCBC, CFB y la Asociación PROMAB – UAB, quienes apoyaron el establecimiento y monitoreo de parcelas y proveyeron apoyo

logístico. Gracias a R. B. Foster, F. Mamani y G. Toledo por su ayuda en la identificación de plantas. Este estudio fue financiado por la Fundación Holandesa para el avance de la investigación tropical WOTRO (DC-Fellowship), Russell E. Train Education for Nature - EFN/WWF, International Foundation for Science-IFS y la Universidad de Wageningen-WUR (sandwich fellowship).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bakker, J. D. 2008. Increasing the utility of indicator species analysis. *Journal of Applied Ecology* 45: 1829–1835.
- Daly, D. C. y G. T. Prance. 1988. Brazilian Amazon. En: D. G. Campbell y D. Hammond (Eds.). *Floristic inventory of tropical countries*. N. Y. Bot. Garden, New York, Estados Unidos. pp. 401–426.
- Diekmann, M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic and Applied Ecology* 4: 493–506.
- Dufrêne, M. y P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345–366.
- Ferreira, L. V. y G. T. Prance. 1998. Species richness and floristic composition in four hectares in the Jaú National Park in upland forest in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 7: 1349–1364.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1–34.
- Gerold, G. 2003. La base para la biodiversidad: el suelo. En: P. L. Ibisch y G. Mérida (Eds.). *Biodiversidad: la riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación*, Ministerio de Desarrollo Sostenible. Editorial FAN, Santa Cruz, Bolivia. pp. 18–31.
- Hill, M. O. y H. G. J. Gauch. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Plant Ecology* 42: 47–58.
- Honorio-Coronado, E. N., T. R. Baker, O. L. Phillips, N. C. A. Pitman, R. T. Pennington, R. Vásquez-Martínez, A. Monteagudo, H. Mogollón, N. Dávila Cardozo, M. Ríos, R. García-Villacorta, E. Valderrama, M. Ahuite, I. Huamantupa, D. A. Neill, W. F. Laurance, H. E. M. Nascimento, S. Soares De Almeida, T. J. Killeen, L. Arroyo, P. Núñez y L. Freitas Alvarado. 2009. Multi-scale

- comparisons of tree composition in Amazonian terra firme forests. *Biogeosciences* 6: 2719–2731.
- Hueck, K. 1978. Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. GTZ, Alemania.
- Ibisch, P. L. y G. Mérida. (Eds.) 2003. Biodiversidad: la riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación. Ministerio de Desarrollo Sostenible. Editorial FAN, Santa Cruz, Bolivia.
- Jørgensen, P. M., M. Y. Macía, T. J. Killeen y S. G. Beck. 2006. Estudios botánicos de la región Madidi. *Ecología en Bolivia* 40: 1–452.
- Killeen, T. J., E. Chávez, M. Peña-Claros, M. Toledo, L. Arroyo, J. Caballero, L. Correa, R. Guillén, R. Quevedo, M. Saldias, L. Soria, Y. Uslar, I. Vargas y M. Steininger. 2006. The Chiquitano dry forest, the transition between humid and dry forest in eastern lowland Bolivia. En: R. T. Pennington, G. P. Lewis y J. A. Ratter (Eds.). *Neotropical savannas and dry forests: Diversity, Biogeography, and Conservation*, Taylor & Francis, CRC Press. Florida, Estados Unidos. pp. 113–149.
- Killeen, T. J., A. Jardim, F. Mamani y N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803–827.
- Killeen, T. J., T. M. Siles, T. Grimwood, L. L. Tieszen, M. K. Steininger, C. J. Tucker y S. N. Panfil. 2001. Habitat heterogeneity on a forest-savanna ecotone in Noel Kempff Mercado National Park (Santa Cruz, Bolivia); implications for the long-term conservation of biodiversity in a changing climate. En: G. A. Bradshaw y P. Marquet (Eds.). *How landscapes change: Human disturbance and ecosystem disruptions in the Americas*. *Ecological Studies*, Vol. 162. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.
- Lewis, J. P. 1991. Three levels of floristic variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 2: 125–130.
- López, R. P., D. Larrea-Alcázar y M. J. Macía. 2006. The arid and dry plant formations of South America and their floristic connections: New data, new interpretation? *Darwiniana* 44:18–31.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing.
- Mccune, B. y M. J. Mefford. 1999. *PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data*. Version 5.12. MjM. Software, Gleneden Beach, OR, Estados Unidos.
- Milton, K., E. A. Laca y M. W. Demment. 1994. Successional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* 82: 79–87.
- Mostacedo, B., J. Balcázar y J. C. Montero. 2006. Tipos de bosque, diversidad y composición florística en la Amazonia sudoeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41: 99–116.
- Navarro, G. y M. Maldonado. 2002. *Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos*. Fundación Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia.
- Olsen, D. M. y E. Dinerstein. 1998. The Global 200: a representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* 12: 502–515.
- Pottes, L. F. 1991. *Países neotropicales con "megadiversidad"*. C.I. Washington, D.C., Estados Unidos.
- Prado, D. E. y P. E. Gibbs. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927.
- Prado, D. E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: From forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57: 437–461.
- Ruokolainen, K. y J. Vormisto. 2000. The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalists. *Basic and Applied Ecology* 1: 97–108.
- Suárez-Soruco, M. 2000. *Compendio de la Geología de Bolivia*. Rev. Téc. YPF No 18, Cochabamba Bolivia.
- Ter Steege, H. 2010. Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition of the Amazon. En: C. Hoorn y F. P. Wesselingh (Eds.). *Amazonia, landscape and species evolution: A look into the past*. Blackwell Publishing, Reino Unido. pp: 349–359.
- Terborgh, J. y E. Andresen. 1998. The composition of Amazonian forests: Patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology* 14: 645–664.
- Vormisto, J., J.C. Svenning, P. Hall y H. Balslev. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577–588.

REVISTA DE LA SOCIEDAD
BOLIVIANA DE BOTÁNICA

Casilla de correo # 903, resbbo@gmail.com, Santa Cruz, Bolivia

Diagramación e impresión financiada por:

