



Artículo

**Diversidad, estructura y composición florística de los bosques de tierra firme y várzea en el oeste de Pando, Bolivia**

Diversity, structure and floristic composition of the terra firme and várzea forests in western Pando, Bolivia

Alejandro Araujo-Murakami <sup>1\*</sup>, W. Milliken <sup>2</sup>, Bente Klitgaard <sup>2</sup>, Ana M. Carrion-Cuellar <sup>1</sup>, Sahuiry Vargas-Lucindo <sup>3</sup>, Ruperto Parada-Arias <sup>3</sup>, Pablo S. Alvez de Oliveira & Guido Vasquez-Colomo <sup>3</sup>

<sup>1</sup>Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Av. Irala 565, Casilla 2489, Santa Cruz, Bolivia

<sup>2</sup>Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, Inglaterra

<sup>3</sup>Centro de Investigación y producción para la Amazonia, Universidad Amazónica de Pando, Cobija, Bolivia

\*Autor de correspondencia: [araujomurakami@yahoo.com](mailto:araujomurakami@yahoo.com)

**Resumen**

Se analizó la diversidad, estructura y composición florística en dos bosques amazónicos en el oeste de Pando. Se instalaron seis parcelas de una hectárea (100 x 100 m), tres en bosque de tierra firme y tres en bosque de várzea, donde se evaluaron individuos de árboles y lianas con DAP $\geq$ 10 cm. En total, se registraron 3.425 tallos de árboles, de 380 especies (740 según Chao 2), 187 géneros y 53 familias. Las lianas, registraron 103 tallos, en promedio 18 individuos ha<sup>-1</sup> en tierra firme y 17 en várzea. La diversidad arbórea de especies ( $f = 0.950$ ;  $p < 0.385$ ) e índice de diversidad Shannon-Wiener ( $f = 0.013$ ;  $p < 0.914$ ) no presentaron diferencias estadísticas significativas: en la várzea se registraron 117 $\pm$ 11 especies ha<sup>-1</sup> y un índice de Shannon-Wiener de 3.81 $\pm$ 0.25; y en tierra firme se registraron 104 $\pm$ 7 especies ha<sup>-1</sup> y un índice de Shannon-Wiener de 3.78 $\pm$ 0.16. La estructura presentó diferencias estadísticas significativas en número de individuos ( $f = 106.602$ ;  $p < 0.000$ ) y diámetro máximo de los árboles ( $f = 10.986$ ;  $p < 0.030$ ), siendo que, la várzea registró 657 $\pm$ 1.86 árboles ha<sup>-1</sup> frente a 485 $\pm$ 16.5 árboles ha<sup>-1</sup> en tierra firme. La diversidad beta, expresa que los bosques son diferentes florísticamente: el índice de similitud (Sørensen) es de 32.6 y una similitud cuantitativa (Bray-Curtis) de 15.36%. En la várzea, las especies más importantes fueron *Attalea phalerata*, *Socratea exorrhiza*, *Virola pavonis* y *Theobroma cacao*; y en tierra firme, fueron *Tetragastris altissima*, *Pseudolmedia laevis*, *Bertholletia excelsa* y *Cecropia sciadophylla*. Ambos bosques albergan una diversidad relativamente similar, pero difieren significativamente en su estructura y composición florística.

**Palabras clave** : Amazonia, Floresta, Florística, Diversidad, Estructura.

**Abstract**

We analyzed the diversity, structure and floristic composition of two types of Amazonian forests in western Pando. Six plots of one hectare (100 x 100 m) were installed, three in terra firme forest and three in várzea forest, where individuals of trees and lianas with DBH $\geq$ 10 cm were evaluated. In total, 3,425 tree stems were recorded, of 380 species (740 according to Chao 2), 187 genera and 53 families. The lianas registered 103 stems, an average of 18 individuals ha<sup>-1</sup> on the terra firme and 17 in várzea. The arboreal diversity of species ( $f = 0.950$ ;  $p < 0.385$ ) and Shannon-Wiener diversity index ( $f = 0.013$ ;  $p < 0.914$ ) do not present statistically significant differences: in the várzea to record 117  $\pm$  11 species ha<sup>-1</sup> and one Shannon-Wiener index of 3.81  $\pm$  0.25; and on terra firme, 104  $\pm$  7 species ha<sup>-1</sup> and a Shannon-Wiener index of 3.78  $\pm$  0.16 were recorded. The structure presented significant differences in number of individuals ( $f = 106.602$ ;  $p < 0.000$ ) and maximum diameter of the trees ( $f = 10.986$ ;  $p < 0.030$ ), being that the várzea registered 657  $\pm$  1.86 trees ha<sup>-1</sup> compared to 485  $\pm$  16.5 trees ha<sup>-1</sup> on terra firme. Beta diversity expresses that forests are floristically different: the similarity index (Sørensen) is 32.6 and a quantitative similarity (Bray-Curtis) is 15.36%. In várzea, the most important species were *Attalea phalerata*, *Socratea exorrhiza*, *Virola pavonis* and *Theobroma cacao*; and on terra firme, they were *Tetragastris altissima*, *Pseudolmedia laevis*, *Bertholletia excelsa* and *Cecropia sciadophylla*. Both forests harbor a relatively similar diversity, but differ significantly in their structure and floristic composition.

**Key words**: Amazon, Diversity, Floristics, Forest, Structure.

## Introducción

Los bosques amazónicos son variables, elementos como la altura de los árboles (Feldpausch *et al.* 2011), la biomasa (Feldpausch *et al.* 2012) y la composición florística (Araujo-Murakami *et al.* 2009, 2015) varían considerablemente según los niveles de precipitación, el tipo de sustrato y su capacidad de retención de humedad, pero principalmente debido a la duración e intensidad de las inundaciones, generando bosques con grandes diferencias estructurales y florísticas (Puhakka & Kalliola 2001, Tuomisto & Ruokolainen 2001, Araujo-Murakami *et al.* 2009, 2012, 2015, Pardo-Molina *et al.* 2020). Dada la existencia de variación en estos factores, en la Amazonia boliviana existen bosques de tierra firme, bosques inundados o pantanos y bosques inundables, estos últimos pueden ser por ríos de agua blanca o turbias (várzea) y por ríos de agua negra o verdosas (igapó).

Según Campbell *et al.* (1986), los bosques de várzea son menos estables y diversos en especies arbóreas en relación con los bosques de tierra firme. Esta es una afirmación relativa considerando que, Wittmann *et al.* (2006) afirman y demuestran que estas formaciones boscosas de várzea pueden ser tan diversas como los bosques de tierra firme. Igualmente, Araujo-Murakami *et al.* (2012) encontró resultados coincidentes con este estudio. Estos autores, menciona que, las afirmaciones anteriores pueden deberse a que los bosques de várzea han sido poco estudiados.

En la Amazonia boliviana, se llevaron a cabo varios estudios florísticos en los bosques amazónicos. Sin embargo, no muchos estudios en el norte del Amazonas boliviano (Boom 1987, Mostacedo *et al.* 2006, Araujo-Murakami *et al.* 2012, Pardo-Molina *et al.* 2020). Por lo tanto, éste

estudio tiene como objetivo analizar la diversidad, la estructura y composición florística de dos de las principales formaciones forestales del Noroeste de la Amazonia en Bolivia: los bosques del plano sedimentario terciario (tierra firme) y los bosques de llanura aluvial temporalmente inundable (várzea o bajío).

## Área de estudio

El área de estudio incluye los bosques amazónicos del noroeste o Amazonia del Acre-Madre de Dios (Navarro & Ferreira 2009). Específicamente, bosques de la llanura aluvial estacionalmente inundable de aguas blancas (várzea) o bajío de la cuenca del río Tahuamanu, y los del plano sedimentario terciario (tierra firme) del sector occidental de Pando (Tabla 1). En los bosques de tierra firme, el suelo está por encima del nivel máximo del agua, que nunca (o raramente) puede inundarse. Los bosques de várzea están detrás de las barreras de la ribera de los ríos de aguas blancas (con ricos sedimentos minerales), donde el relieve con frecuencia desciende formando áreas periódicamente inundadas (Araujo-Murakami *et al.* 2011).

Datos históricos (1970-2005) del clima proporcionados por SENAMHI (2012) del departamento de Pando muestran que la temperatura es relativamente uniforme, con un promedio anual de 24-27°C. Por otro lado, el promedio anual la precipitación presenta gradientes que van del norte (2.000 mm) al sur (1.800 mm) y del oeste (2.000 mm) al este (1.800 mm). El área de estudio tiene un clima estacional que distingue dos estaciones, una seca y relativamente fría (mayo a septiembre) y otra húmeda y caliente (octubre a abril).

Tabla 1. Localización de las parcelas en el bosque amazónico del oeste de Pando.

Localidades o parcelas	Tipo de bosque	Nivel de inundación	Latitud	Longitud	Altitud
PPM-02 Motacusal	Tierra firme	Nunca	11° 16' 01.2" S	67° 21' 24.3" W	210.00
PPM-03 San José	Tierra firme	Nunca	11° 12' 09.8" S	68° 56' 14.9" W	250.00
PPM-04 Iraq	Tierra firme	Nunca	11° 21' 57.5" S	67° 16' 49.3" W	195.00
PPM-01 Palacio	Várzea	2.5 m	11° 08' 30.7" S	67° 37' 15.3" W	190.00
PPM-05 Tahuamanu	Várzea	1.3 m	11° 25' 51.3" S	69° 00' 31.8" W	240.00
PPM-06 Tahuamanu	Várzea	1.6 m	11° 26' 06.9" S	69° 01' 23.2" W	245.00

De acuerdo al estudio de Quezada *et al.* (2012), los suelos dominantes en la parte noroccidental (sector Acre-Madre de Dios) del Amazonas boliviano se clasifican como acrisoles y cambisoles, con ferrasoles dominantes hacia el este (sector Alto Madera) en lo que respecta a tierra firme. En cambio, en lo que respecta a bosques inundables, el Amazonas tiene inclusiones de pluisoles en todas las

llanuras aluviales. Por otro lado, según Toledo *et al.* (2009) los suelos en la Amazonia boliviana son moderadamente ácidos, pero presentan variantes desde neutros a muy ácidos, dependiendo de la profundidad y la estructura (textura fina o arcillosa). Generalmente, son de fertilidad moderada con bajo contenido de fósforo ( $\approx 5.6 \text{ cmol kg}^{-1}$ ), capacidad de intercambio catiónico media o moderada

( $\approx 5.8$  cmol kg<sup>-1</sup>), un contenido promedio de materia orgánica ( $\approx 2.7\%$ ) y con alto valores en saturación base ( $\approx 78\%$ ).

## Métodos

### Toma de datos

Dentro de las seis parcelas de una hectárea (100 x 100 m), se evaluaron todos los individuos (árboles, y lianas) con un diámetro a la altura del pecho (DAP, medido a 1.3 m del suelo)  $\geq 10$  cm (Tabla 1), en caso de presentar raíces aéreas y/o deformación se midieron 50 cm por encima desde donde el tronco se torna regular (Phillips *et al.* 2016). Cada árbol individual fue codificado, medido el DAP e identificado hasta el nivel de especie en la medida de lo posible o, en su defecto, asignado a una morfoespecie. Las alturas de los árboles fueron estimadas mediante la superposición de ángulos utilizando una vara de 4 m. Las especies registradas se recolectaron en tres duplicados si eran estériles y cinco cuando eran fértiles, a los cuales se les asignó un código de recolección de uno de los participantes del estudio (AMC = Ana María Carrión) y su número respectivo. Las muestras se procesaron en el campo y luego se incorporaron al Herbario del Oriente Boliviano y al Royal Botanic Gardens, Kew (K). La identificación original de las muestras se realizó en el campo y luego se confirmó en USZ y Kew. La clasificación taxonómica se realizó de acuerdo con el sistema APG III ([www://topicos.org](http://www.topicos.org)).

### Análisis de datos

Se calculó el área basal que equivale a la dominancia para cada árbol y se hizo la sumatoria para cada parcela, también se calculó la abundancia o densidad (número de individuos) para cada parcela y por tipo de bosque se calculó el promedio y el error estándar. Luego, se encontró la altura y el DAP promedio y máximo de los individuos dentro de las parcelas. La diversidad de especies, géneros y familias se calculó cuantificando el número de taxones para cada parcela y para los tipos de bosque, también se calculó la diversidad total mediante el índice de Chao2 (Chao 1984). Posteriormente, el índice de diversidad alfa se calculó utilizando el índice de Shannon-Wiener (Shannon & Weaver 1949, Margalef 1951) en cada una de las parcelas. Todos estos parámetros fueron comparados mediante un Análisis de Varianza (ANOVA), previa prueba de normalidad y homogeneidad de varianzas, utilizando el paquete estadístico *IBM-SPSS v.21*.

Los parámetros de diversidad beta entre tipos de bosque (várzea vs. tierra firme) se calcularon mediante los índices de Sørensen (1948) y Bray Curtis (1957). Las estructuras forestales totales se representaron considerando la distribución del número de individuos para cada clase de tamaño, con intervalos de 10 cm para las clases diamétricas (DAP  $\geq 10$  cm) y mediante graficas de distribución

diámetro vs. altura (Rollet 1980, Finegan 1992). Finalmente, la composición florística se expresa a través de una lista de especies con sus respectivos valores relativos de Valor de Importancia (IVI%) ecológica adjuntado los valores de abundancia absoluta en cada parcela (Curtis & McIntosh 1951).

## Resultados

Se registraron 3425 individuos con DAP  $\geq 10$  cm, de 380 especies en seis hectáreas (tres por bosque) con 740 especies a encontrar según el estimador Chao 2. En bosque de várzea se registró 1971 individuos, 254 especies (565 según Chao 2), 139 géneros y 45 familias; igualmente, mientras que en tierra firme habían 1.454 individuos, 200 especies (378 según Chao 2), 127 géneros y 45 familias.

### Diversidad alfa y beta

En cuanto a diversidad alfa, en el bosque de várzea se registró en promedio 117 ( $\pm 11.39$ ) especies ha<sup>-1</sup>, 82 $\pm 5.36$  géneros ha<sup>-1</sup>, 36 $\pm 2.33$  familias ha<sup>-1</sup> y un índice de diversidad de Shannon-Wiener de 3.81 ( $\pm 0.25$ ). En tanto que, en el bosque de tierra firme se registró en promedio 104 $\pm 6.9$  especies ha<sup>-1</sup>, 81 $\pm 3.79$  géneros ha<sup>-1</sup>, 35 $\pm 2.08$  familias ha<sup>-1</sup> y un índice de diversidad de Shannon-Wiener de 3.78 $\pm 0.16$  (Tabla 2). Siendo que, no se encontraron diferencias estadísticas significativas en ninguna de las variables de diversidad analizadas y comparadas; es decir que, entre bosques de várzea y bosque de tierra firme no existe diferencias estadísticas significativas entre la riqueza de especies ( $f = 0.950$ ;  $p < 0.385$ ), géneros ( $f = 0.950$ ;  $p < 0.385$ ), familias ( $f = 0.041$ ;  $p < 0.849$ ) y índice de diversidad Shannon Wiener ( $f = 0.013$ ;  $p < 0.914$ ).

Respecto a la diversidad beta, se observa que existe una diferencia florística expresada por el índice Sørensen de 32.60% a nivel de especie, 59.40% a nivel de género y 82.22% a nivel de familia. Asimismo, mediante el método cualitativo-cuantitativo (Bray Curtis 1957, Sørensen 1948), se determina una similitud del 15.35%, demostrando una vez más que los bosques de tierra firme y várzea son diferentes en términos de composición florística (Tabla 3). De las 200 especies en bosque de tierra firme y 254 especies en várzea, solo se compartían 74.

Como cabe esperar que, al analizar la similitud florística entre parcelas mediante el índice de Sørensen (1948), las parcelas de tierra firme y las de várzea son más similares entre sí que cuando se las compara con el otro tipo de bosque (Tabla 4).

### Estructura

En cuanto a estructura, el bosque de várzea registró en promedio un área basal de 25.51 $\pm 1.03$  m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, 657 $\pm 1.86$  individuos ha<sup>-1</sup> y un diámetro máximo promedio de 111.4 $\pm 6.63$  cm. En cambio, el bosque de tierra firme presentó un área basal de 24.96 $\pm 1.40$  m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, 485 $\pm 16.52$  individuos ha<sup>-1</sup> y un diámetro máximo promedio de

142.13±6.33 cm (Tabla 2). Siendo que, no existió diferencias estadísticas significativas en el área basal y si, se encontró diferencias estadísticas significativas entre la densidad de individuos ( $f= 106.602$ ;  $p<0.000$ ) y diámetro máximo promedio ( $f= 10.986$ ;  $p<0.030$ ). Ambos tipos de bosques tienen el mismo patrón de estructura horizontal

expresado por medio de la distribución diamétrica, que se asemeja a una J invertida, con una gran abundancia de individuos más pequeños, que a medida que aumenta el diámetro, el número de individuos disminuye gradualmente (Figs. 1-2).

Tabla 2. Diversidad y estructura florística arbórea en seis parcelas de una hectárea. Leyenda: N = conteo, H = altura, DAP = diámetro a la altura del pecho, \* = indica que hubo diferencias estadísticas significativas.

Sitio	Bosque	N (tallos)	N (sp.)	N (gen.)	N (fam.)	Basal Área	H Max	H media	DAP Max	DAP media	Shannon Wiener
PPM-02 Motacusal	Tierra firme	512	103	82	36	22.55	35	14.84	129.5	19.61	3.68
PPM-03 San José	Tierra firme	488	116	87	38	24.94	40	14.9	147.7	20.62	4.09
PPM-04 Irak	Tierra firme	455	92	74	31	27.41	36	15.9	149.2	22.04	3.56
Promedio		<b>485*</b>	<b>104</b>	<b>81</b>	<b>35</b>	<b>24.96</b>	<b>37</b>	<b>15.21</b>	<b>142.13*</b>	<b>20.76</b>	<b>3.78</b>
Desviación estándar		<b>28.62</b>	<b>12.01</b>	<b>6.56</b>	<b>3.61</b>	<b>2.43</b>	<b>2.65</b>	<b>0.60</b>	<b>10.97</b>	<b>1.22</b>	<b>0.28</b>
Error estándar		<b>16.52</b>	<b>6.94</b>	<b>3.79</b>	<b>2.08</b>	<b>1.40</b>	<b>1.53</b>	<b>0.34</b>	<b>6.33</b>	<b>0.70</b>	<b>0.16</b>
PPM-01 Palacios	Várzea	658	94	72	31	23.65	40	13.06	100	18.58	3.3
PPM-05 Tahuamanu	Várzea	659	130	85	38	27.2	38	16.91	123.4	19.81	4.05
PPM-06 Tahuamanu	Várzea	653	126	90	38	25.69	35	14.16	110.9	19.58	4.07
Promedio		<b>657*</b>	<b>117</b>	<b>82</b>	<b>36</b>	<b>25.51</b>	<b>37.67</b>	<b>14.71</b>	<b>111.43*</b>	<b>19.33</b>	<b>3.81</b>
Desviación estándar		<b>3.21</b>	<b>19.73</b>	<b>9.29</b>	<b>4.04</b>	<b>1.78</b>	<b>2.52</b>	<b>1.98</b>	<b>11.71</b>	<b>0.65</b>	<b>0.44</b>
Error estándar		<b>1.86</b>	<b>11.39</b>	<b>5.36</b>	<b>2.33</b>	<b>1.03</b>	<b>1.45</b>	<b>1.14</b>	<b>6.76</b>	<b>0.38</b>	<b>0.25</b>

Tabla 3: Diversidad beta entre bosques de *tierra firme* y *várzea* (Índice de Sørensen y Bray Curtis).

Datos	Tierra firme	Várzea	Taxa en tierra firme y várzea	Índice Sørensen	Bray Curtis
Especies	200	254	79	32.60	15.36
Género	127	139	74	59.40	
Familias	45	45	37	82.22	
Número de árboles	1454	1971			

Tabla 4. Diversidad florística beta entre las seis parcelas de una ha. A lo largo de la diagonal se encuentra el número de especies en las parcelas, por arriba el número de especies en común entre las parcelas y por abajo el índice de Sørensen.

	PPM 02	PPM 03	PPM 04	PPM 01	PPM 05	PPM 06
PPM-02 – Tierra firme	<b>103</b>	46	46	21	25	22
PPM-03 – Tierra firme	42.01	<b>116</b>	49	20	31	22
PPM-04 – Tierra firme	47.18	47.12	<b>92</b>	16	26	18
PPM-01 – Várzea	21.32	19.05	17.20	<b>94</b>	30	33
PPM-05 – Várzea	21.46	25.20	23.42	26.79	<b>130</b>	52
PPM-06 – Várzea	19.21	18.18	16.51	30.00	40.63	<b>126</b>

### Composición florística

El bosque de várzea registra con los mayores valores de IVI al motacú (*Attalea phalerata*), pachiuba (*Socratea exorrhiza*), sangre toro (*Virola pavonis*) y cacao (*Theobroma cacao*), seguido por un grupo de especies con IVI relativamente alto: pamaseca (*Sorocea briquetii*), cachichira/urucucillo (*Sloanea guianensis*), cedrillo

(*Spondias mombin*), quecho (*Brosimum lactescens*), barbechero falso (*Drypetes variabilis*), masarandubarana (*Sarcaulus brasiliensis*), chocolatillo falso (*Quararibea* sp.), trompillo (*Guarea macrophylla*), ochoó (*Hura crepitans*) blanquillo (*Ampelocera ruizii*), verdolago amarillo (*Terminalia oblonga*) y nui (*Pseudolmedia laevis*) (Tabla 5).

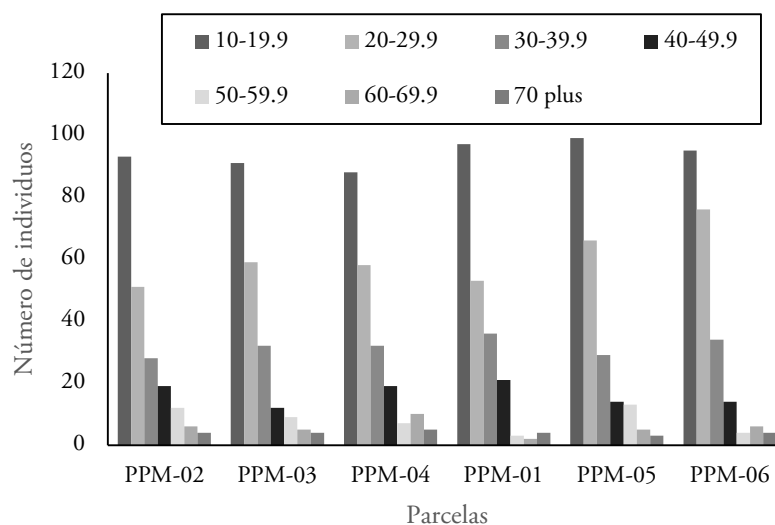


Figura 1: Distribución diamétrica (DAP) de los individuos en las seis parcelas de 1 hectárea, en bosque de tierra firme (3 de la izquierda) y en bosques de várzea (3 de la derecha).

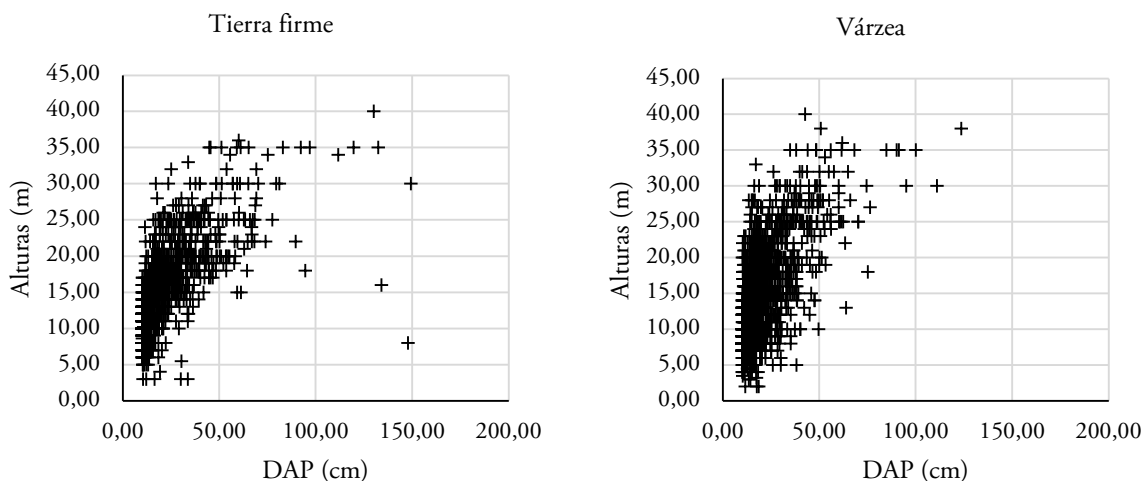


Figura 2: Distribución diamétrica y altimétrica en las seis parcelas de una hectárea, tres en bosque de tierra firme y tres en bosques de várzea.

Por otro lado, el bosque de tierra firme tiene como especies de alto valor de importancia ecológica (IVI) al isigo colorado (*Tetragastris altissima*), núí peludo (*Pseudolmedia laevis*), almendro (*Bertholletia excelsa*) y ambaibo (*Cecropia sciadophylla*), seguido por un grupo de especies con IVI relativamente alto como ser pata de anta (*Metrodorea flavida*), pelo de jochi (*Aseis reticulata*), quecho (*Brosimum lactescens*), itaubarana (*Heisteria nitida*), aguay grande (*Chrysophyllum lucentifolium*), blanquillo (*Rinoreaocarpus ulei*), patujú (*Phenakospermum guyannense*), asái (*Euterpe precatória*), ambaibauvilla (*Pourouma minor*), palo agua (*Siparuna decipiens*), siringa (*Hevea brasiliensis*), naranjillo (*Amphiodon effusus*) y pitón (*Talisia retusa*) (Tabla 6).

En términos de diversidad familiar, las familias con mayor riqueza de especies fueron, para bosques de tierra firme:

Fabaceae (36), Lauraceae (22), Moraceae (17), Euphorbiaceae (8) y Malvaceae (8); mientras que en várzea fueron Fabaceae (34), Moraceae (25), Sapotaceae (18), Lauraceae (18), Malvaceae (16) y Annonaceae (13). Con respecto a los IVI por familia, en los bosques de tierra firme las familias principales fueron Moraceae (40.01), Burseraceae (37.82) y Fabaceae (28.18), mientras que en el bosque de várzea fueron Arecaceae (34.96), Malvaceae (28.28) y Moraceae (27.99). Con respecto al recuento de árboles por familia por tipo de bosque se presenta en la figura 3.

#### Lianas

La evaluación de lianas se realizó por separado de los árboles. En el bosque de tierra firme había 14-20 lianas ha<sup>-1</sup> mayor a 10 cm de diámetro. Los datos sugieren que el

número de tallos y el área basal, entre los bosques de tierra firme y várzea, fueron muy similares (Tabla 7), aparte del bajo recuento de lianas en Palacios. En el recuento familiar en los dos tipos de bosque, las Bignoniaceae y Fabaceae son

las familias dominantes, siendo similar en ambas formaciones. Sin embargo, las Menispermaceae estaban ausentes en los bosques de tierra firme (Fig. 4).

Tabla 5. Veinticinco especies con los valores de IVI más altos en tres parcelas del bosque de várzea. Las especies marcadas con \*\* están presentes en las tres parcelas y aquellas con \* están presentes en dos parcelas. N es la densidad de individuos por hectárea.

PPM-01 Palacios			PPM-05 Tahuamanu			PPM-06 Tahuamanu		
Especies	IV	N	Especies	IV	N	Especies	IV	N
<i>Theobroma cacao</i> **	39.41	149	<i>Virola pavonis</i> *	33.25	95	<i>Attalea phalerata</i> **	26.15	62
<i>Socratea exorrhiza</i> **	34.26	119	<i>Drypetes amazonica</i> *	14.60	38	<i>Quararibea</i> sp.	13.22	42
<i>Sloanea guianensis</i> *	17.59	44	<i>Sarcaulus brasiliensis</i> *	13.89	24	<i>Pseudolmedia laevis</i>	11.55	29
<i>Sorocea briquetii</i> **	12.92	15	<i>Attalea phalerata</i> **	10.87	24	<i>Trichilia</i> sp.	11.05	31
<i>Terminalia oblonga</i> *	11.79	19	<i>Leonia crassa</i> *	9.75	25	<i>Mabea anadena</i>	10.36	25
<i>Attalea phalerata</i> **	10.96	12	<i>Xylopia</i> sp.	8.90	19	<i>Spondias mombin</i> **	9.11	8
<i>Brosimum lactescens</i> **	8.75	20	<i>Licania canescens</i> *	8.53	24	<i>Socratea exorrhiza</i> **	8.74	26
<i>Cordia</i> sp.	8.17	11	<i>Manilkara bidentata</i> *	8.20	12	<i>Drypetes</i> sp.	8.24	16
<i>Ampelocera ruizii</i> **	7.64	9	<i>Garcinia madruno</i> **	7.57	16	<i>Hura crepitans</i> **	8.23	6
<i>Guarea macrophylla</i> **	7.29	7	<i>Quararibea wittii</i>	7.33	21	<i>Virola pavonis</i> *	7.97	20
<i>Ficus insipida</i>	7.20	2	<i>Brosimum lactescens</i> **	7.09	18	<i>Sapium glandulosum</i> *	7.42	14
<i>Virola flexuosa</i>	7.15	15	<i>Hevea brasiliensis</i> **	7.07	11	<i>Sorocea briquetii</i> **	6.88	14
<i>Gallesia integrifolia</i>	6.04	9	<i>Drypetes gentryi</i> *	5.22	13	<i>Zygia cataractae</i> *	6.66	16
<i>Pourouma cecropiifolia</i>	5.76	15	<i>Hura crepitans</i> **	4.77	1	<i>Eschweilera coriacea</i> *	6.62	17
<i>Sapium marmieri</i>	5.16	8	<i>Guarea gomma</i>	4.62	8	<i>Trichilia pleeana</i> **	6.12	15
<i>Guapira opposita</i>	5.07	4	<i>Sorocea briquetii</i> **	4.33	8	<i>Guarea macrophylla</i> **	5.78	14
<i>Attalea speciosa</i>	4.76	6	<i>Cordia bicolor</i>	4.18	6	<i>Leonia glycyarpa</i> *	5.46	15
<i>Inga ingoides</i> *	4.64	10	<i>Zygia cataractae</i> *	4.10	2	<i>Ampelocera ruizii</i> **	4.90	9
<i>Astrocaryum gratum</i> *	4.52	10	<i>Virola sebifera</i> *	3.68	8	<i>Euterpe precatoria</i> **	4.85	13
<i>Albizia niopoides</i>	3.35	4	<i>Pouteria trilocularis</i> *	3.62	9	<i>Drypetes gentryi</i> *	4.42	12
<i>Spondias mombin</i> **	3.33	2	<i>Brosimum alicastrum</i> ssp. bolivarense *	3.60	9	<i>Xylopia ligustrifolia</i>	4.22	7
<i>Exostema maynense</i>	3.23	7	<i>Spondias mombin</i> **	3.59	4	<i>Brosimum alicastrum</i> ssp. bolivarense *	4.17	10
<i>Xylopia benthamii</i> **	2.96	5	<i>Rinoreocarpus ulei</i>	3.46	6	<i>Hirtella excelsa</i>	4.06	7
<i>Pseudobombax septenatum</i> *	2.93	4	<i>Chrysophyllum venezuelanense</i>	3.09	4	<i>Gustavia hexapetala</i> *	3.89	11
<i>Protium heptaphyllum</i>	2.75	6	<i>Myrcia</i> cf. <i>amazonica</i>	3.09	10	<i>Coccoloba</i> sp.	3.79	8

Tabla 6. Veinticinco especies con los valores de IVI más altos en tres parcelas en bosque de tierra firme. Las especies marcadas con \*\* están presentes en las tres parcelas y aquellas con \* están presentes en dos parcelas.

PPM-02 Motacusal			PPM-03 San José			PPM-04 Irak		
Especies	IV	N	Especies	IV	N	Especies	IV	N
<i>Tetragastris altissima</i> **	44.04	86	<i>Tetragastris altissima</i> **	30.57	55	<i>Pseudolmedia laevis</i> **	39.99	85
<i>Pseudolmedia laevis</i> **	17.96	40	<i>Cecropia sciadophylla</i> **	15.16	14	<i>Tetragastris altissima</i> **	32.84	62
<i>Phenakospermum guyanense</i> *	15.10	49	<i>Siparuna decipiens</i>	13.92	35	<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> **	16.05	15
<i>Rinoreocarpus ulei</i> **	13.49	31	<i>Amphiodon effusus</i>	11.28	24	<i>Aseis reticulata</i> **	14.58	17
<i>Metrodorea flavida</i> *	11.99	26	<i>Hevea brasiliensis</i> **	7.77	5	<i>Bertholletia excelsa</i> **	13.01	3
<i>Bertholletia excelsa</i> **	10.60	7	<i>Pausandra trianae</i>	7.71	17	<i>Brosimum lactescens</i> **	11.56	19
<i>Heisteria nitida</i> *	8.92	14	<i>Eschweilera coriacea</i>	7.50	6	<i>Heisteria nitida</i> *	10.33	19
<i>Qualea acuminata</i> **	8.86	12	<i>Pseudolmedia laevigata</i>	7.38	16	<i>Metrodorea flavida</i> *	9.94	18
<i>Brosimum lactescens</i> **	8.80	15	<i>Iriartea deltoidea</i>	7.15	12	<i>Iryanthera laevis</i> *	8.35	18
<i>Cecropia sciadophylla</i> **	7.04	8	<i>Euterpe precatoria</i> **	7.03	15	<i>Clarisia racemosa</i> **	8.12	7
<i>Aseis reticulata</i> **	6.83	7	Indet sp. 2 *	7.00	5	<i>Talisia retusa</i> *	5.46	10
<i>Talisia retusa</i> *	5.58	10	<i>Couratari guianensis</i> *	6.33	2	Indet sp. 2 *	4.37	6
<i>Pourouma minor</i> **	5.26	8	<i>Bertholletia excelsa</i> **	5.70	2	<i>Qualea tessmannii</i>	4.26	3
<i>Euterpe precatoria</i> **	5.17	11	<i>Pourouma minor</i> **	5.59	6	<i>Pourouma minor</i> **	4.19	6
<i>Galipea trifoliata</i>	4.50	9	<i>Rinoreocarpus ulei</i> *	5.49	11	<i>Hevea brasiliensis</i> **	4.00	4
<i>Pouteria bangii</i>	3.86	4	<i>Inga</i> sp.	5.42	10	<i>Euterpe precatoria</i> **	3.96	7
<i>Jacaranda obtusifolia</i>	3.76	1	<i>Cestrum</i> sp.	5.20	13	<i>Apuleia leiocarpa</i> **	3.94	1
<i>Celtis schippii</i> **	3.72	6	<i>Ocotea floribunda</i> *	5.06	8	<i>Aspidosperma parvifolium</i> **	3.79	4
<i>Poeppegia procera</i> *	3.66	5	<i>Inga capitata</i> **	4.90	8	<i>Phenakospermum guyanense</i> *	3.68	8
<i>Senegalia polyphylla</i>	3.51	3	<i>Leonia glycyarpa</i>	4.68	8	<i>Cecropia sciadophylla</i> **	3.52	4
<i>Sorocea briquetii</i> *	3.32	4	<i>Pseudolmedia laevis</i> **	4.57	8	<i>Celtis schippii</i> **	3.39	5
<i>Parkia pendula</i> *	3.29	1	<i>Inga striata</i> *	4.36	9	<i>Hymenaea parvifolia</i> **	3.28	2
<i>Inga ingoides</i>	3.12	10	<i>Iryanthera juruensis</i> **	3.73	7	<i>Virola calophylla</i> *	3.26	5
<i>Pouteria macrophylla</i>	3.10	4	<i>Virola calophylla</i> *	3.50	7	<i>Stryphnodendron microstachyum</i> *	3.03	4
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> **	3.00	6	<i>Drypetes gentryi</i>	3.40	5	<i>Pourouma guianensis</i> **	2.64	5

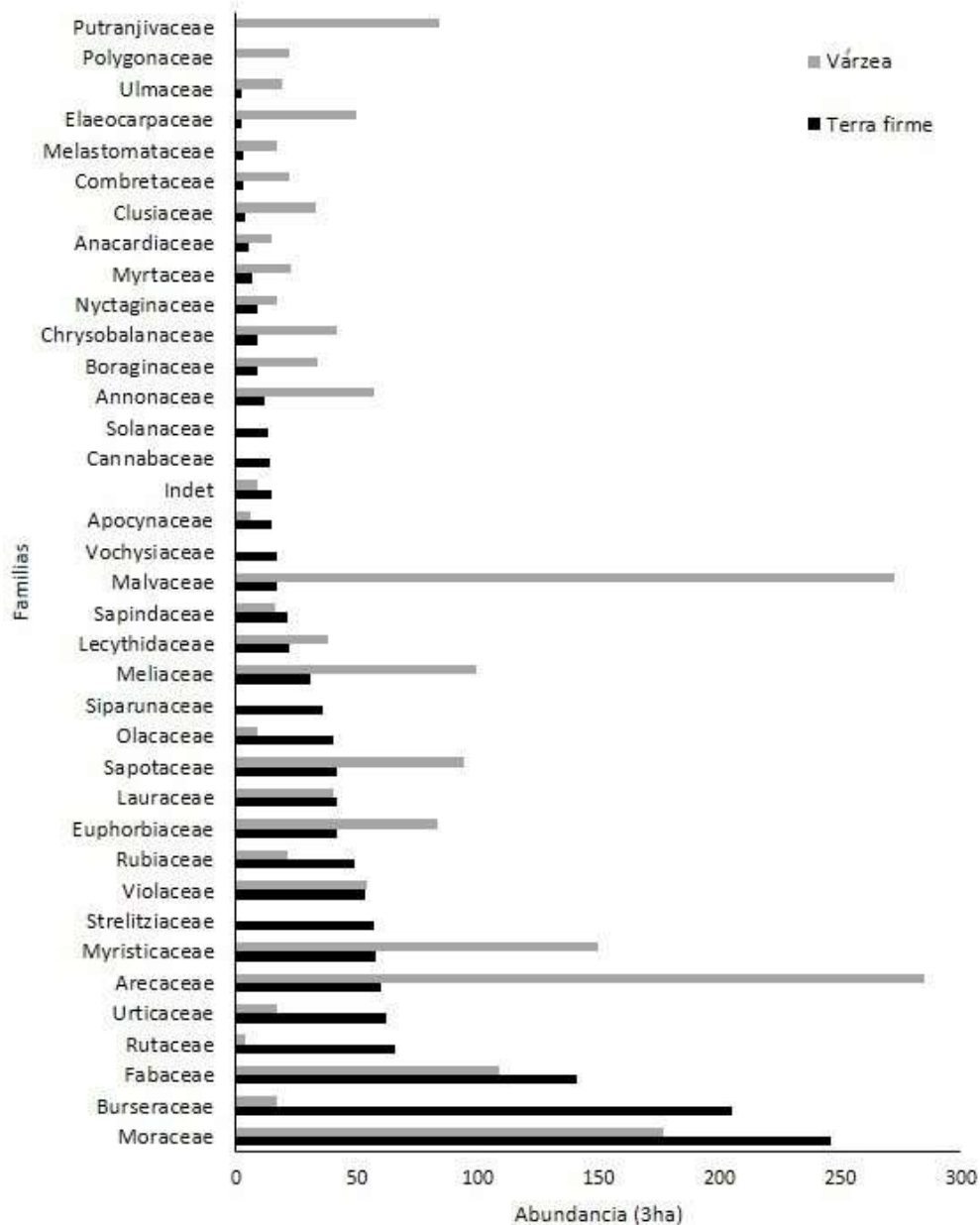


Figura 3. Abundancia de árboles por familia en bosque de tierra firme (3 ha) y bosque de várzea (3 ha), para familias con más de 10 árboles.

Tabla 7. Lianas registradas en seis parcelas de 1 hectárea.

Sitio	No individuos	No especies	Área basal
PPM-02 Motacusal	20	14	0.29
PPM-03 San José	14	8	0.18
PPM-04 Irak	19	16	0.2
<b>Promedio (tierra firme)</b>	<b>18</b>	<b>13</b>	<b>0.22</b>
<b>Desviación estándar</b>	<b>3.2</b>	<b>4.2</b>	<b>0.06</b>
<b>Error estándar</b>	<b>1.9</b>	<b>2.4</b>	<b>0.03</b>
PPM-01 Palacios	6	3	0.08
PPM-05 Tahuamanu	22	15	0.43
PPM-06 Tahuamanu	22	11	0.31
<b>Promedio (Várzea)</b>	<b>17</b>	<b>10</b>	<b>0.27</b>
<b>Desviación estándar</b>	<b>9.2</b>	<b>6.1</b>	<b>0.18</b>
<b>Error estándar</b>	<b>5.3</b>	<b>3.5</b>	<b>0.10</b>

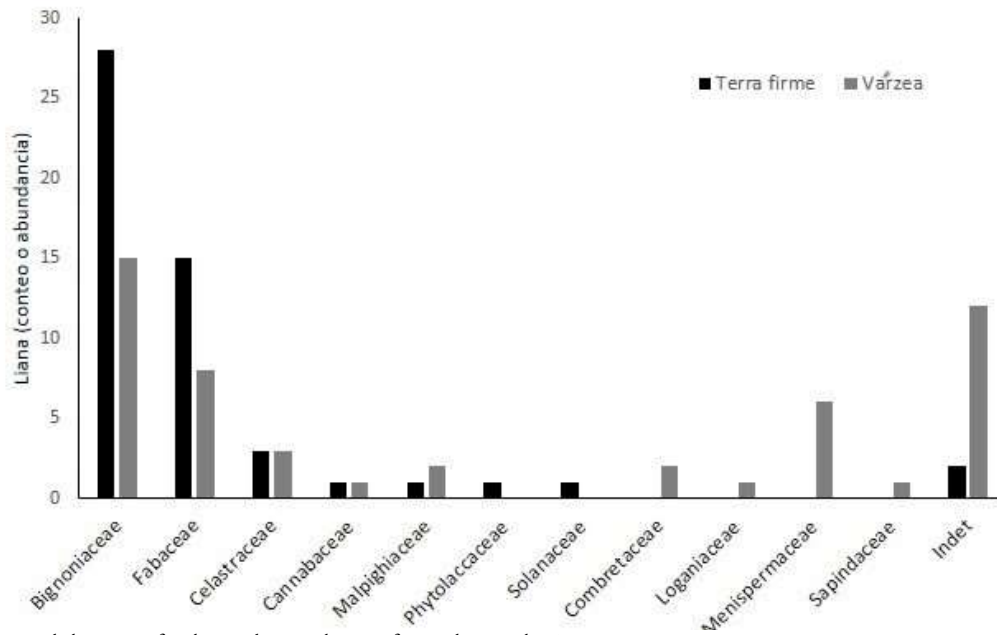


Figura 4. Abundancia de lianas por familias, en bosque de tierra firme y bosque de várzea.

La principal especie de liana en bosque de tierra firme (por conteo) fueron *Tanaecium tetragonolobum* (Jacq.) L.G. Lohmann (Bignoniaceae), *Senegalia martiusiana* (Steud.) Bocage & L.P. Queiroz y *Machaerium kegelii* Meisn (Fabaceae). Mientras que en los bosques de várzea fueron *Sciadotenia toxifera* Krukoff & A.C. Sm. (Menispermaceae), *Peritassa cf. laevigata* (Hoffmanns. ex Link) A.C. Sm. (Celastraceae), *Bignonia sciuripabulum* (Hovel.) L.G. Lohmann y *Bignonia uleana* (Kraenzl.) L. G. Lohmann.

### Discusión

Se presenta la diversidad, estructura y composición florística dentro de dos formaciones forestales poco conocidas (Balcázar & Montero 2002, Mostacedo *et al.* 2006, Araujo-Murakami *et al.* 2009) en el sector biogeográfico de Acre-Madre de Dios de la Amazonia suroccidental. Sin embargo, se han estudiado en mayor detalle en otros sectores biogeográficos, como la Amazonia preandina del sur de Perú y el noroeste de Bolivia (Seidel 1995, Smith & Killeen 1998, Araujo-Murakami *et al.* 2005a, b, De la Quintana 2005, Quisbert & Macia 2005, Silman *et al.* 2005, Calzadilla & Cayola 2006). Teniendo en cuenta que estas formaciones del sector biogeográfico Acre-Madre de Dios merecen más estudios (Araujo-Murakami *et al.* 2015), éste estudio constituye una referencia importante de la diversidad, estructura y composición florística de estas dos formaciones: bosques de tierra firme (plano sedimentario terciario) y bosques de várzea (llanura aluvial temporalmente inundable) en el oeste del departamento de Pando.

Estas parcelas (en nuestro estudio) fueron discutidas por Araujo-Murakami *et al.* (2016), comparando el contenido de biomasa entre los bosques de tierra firme y várzea. La biomasa de los árboles vivos no presentó diferencias significativas entre estas parcelas, aunque hubo una significativa mayor necromasa en el bosque de tierra firme.

La riqueza florística de los bosques de tierra firme previamente registrados en esta región (Balcázar & Montero 2002, Araujo-Murakami *et al.* 2012, 2015, Pardo-Molina *et al.* 2020) varía de 66-152±8 especies ha<sup>-1</sup> en los bosques de Pando, y los resultados de nuestro estudio se encuentran dentro de los márgenes de estas evaluaciones previas (Tabla 8). Del mismo modo, la riqueza de especies en la várzea reportados en estudios previos va de 91±8 a 137 especies ha<sup>-1</sup> y nuestras parcelas o resultados se encuentran dentro de los márgenes reportados en otros estudios (Tabla 8).

Ninguno de estos estudios (De la Quintana 2005, Silman *et al.* 2005, Araujo-Murakami *et al.* 2012, Pardo-Molina *et al.* 2020) se realizó en los bosques del oeste de Pando, excepto Balcázar & Montero (2002) y Mostacedo *et al.* (2006), que se basan en el mismo trabajo de campo, además que, la identificación taxonómica de especímenes de herbario (USZ) es parcial o incipiente. Asimismo, el muestreo consta de 10 submuestras de 10 x 100 m, distribuidas de manera discontinua. Sin embargo, nuestros resultados con respecto al número de especies (94-130) y familias (31-38) también están dentro de los rangos esperados dentro de los bosques amazónicos.



Tabla 8. Diversidad y estructura en los bosques amazónicos bolivianos, ordenados por número de especies por hectárea. \* El estudio de Araujo-Murakami *et al.* 2015 solo incluye árboles, \*\* El estudio de Mostacedo *et al.* (2006) se basa en el trabajo de campo de Balcázar & Montero (2002), que consta de muestras divididas en 10 submuestras discontinuas con una separación de hasta 5 km entre ellas. Esto influye en la diversidad beta o el recambio de especies. Por otro lado, la identificación taxonómica es inconclusa o preliminar, lo que se puede apreciar en los especímenes generados por el estudio y depositados en USZ.

Localidad	Número de especies	Número de familias	Densidad	Área basal	Referencias
<b>Tierra firme</b>					
Bolivia, Santa Cruz, Guarayos, Kenia	66	27	403	18.04	Flores-Valencia <i>et al.</i> 2016
Bolivia, Santa Cruz, sector del Guaporé	80 ± 4		559 ± 26		Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2015*
<b>Bolivia, Pando, Irak (PPM-04)</b>	<b>92</b>	<b>31</b>	<b>455</b>	<b>27.41</b>	<b>Presente estudio</b>
Bolivia, La Paz y Cochabamba, sector del sur peruano y norte boliviano	92 ± 10		581 ± 22		Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2015*
Bolivia, La Paz, Rio Heath	96	38	579	26.8	Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2012
Bolivia, Pando, oeste	101 ± 14	37 ± 1	604 ± 18		Mostacedo <i>et al.</i> 2006**
<b>Bolivia, Pando, Motacusal (PPM-02)</b>	<b>103</b>	<b>36</b>	<b>512</b>	<b>22.55</b>	<b>Presente estudio</b>
Bolivia, Pando	104				Balcázar y Montero 2002
Bolivia, Pando, Beni y La Paz, sector Acre-Madre de Dios	107 ± 4		522 ± 15		Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2015*
Bolivia, Pando, Este	113 ± 15	41 ± 1	600 ± 40		Mostacedo <i>et al.</i> 2006**
Bolivia, Pando, sector Alto Madera	114 ± 3		465 ± 14		Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2015*
Bolivia, Pando, sector Alto Madera	152 ± 8		507 ± 18		Pardo-Molina <i>et al.</i> 2020
<b>Bolivia, Pando, San José (PPM-03)</b>	<b>116</b>	<b>38</b>	<b>488</b>	<b>24.94</b>	<b>Presente estudio</b>
<b>Bosque inundable</b>					
Bolivia, Pando (Igapo)	52 ± 7	26 ± 3	591 ± 33		Mostacedo <i>et al.</i> 2006*
<b>Bolivia, Pando, Palacios (PPM-01)</b>	<b>94</b>	<b>31</b>	<b>658</b>	<b>23.65</b>	<b>Presente estudio</b>
Bolivia, Pando	91 ± 8	37 ± 2	627 ± 28		Mostacedo <i>et al.</i> 2006*
Bolivia, Beni, Alto Ivon (Igapo)	94	30	649		Boom 1987
Bolivia, Pando	98				Balcázar and Montero 2002
Bolivia, La Paz, Chalalan	118	42	702	38.8	Silman <i>et al.</i> 2005
Bolivia, La Paz, Madidi, Rio Heath	122	41	559	25.6	Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2012
<b>Bolivia, Pando, E.B. Tahuamanu (PPM-06)</b>	<b>126</b>	<b>38</b>	<b>653</b>	<b>25.69</b>	<b>Presente estudio</b>
<b>Bolivia, Pando, E.B. Tahuamanu (PPM-05)</b>	<b>130</b>	<b>38</b>	<b>659</b>	<b>27.2</b>	<b>Presente estudio</b>
Bolivia, La Paz, Rio Hondo	132	40	519	23.1	De la Quintana 2005
Bolivia, La Paz, Rudidi	137	42	587	28.8	Calzadilla & Cayola 2006

De acuerdo con Campbell *et al.* (1986), los bosques de várzea en el río Xingu (Brasil) son menos diversos en especies arbóreas que los bosques de tierra firme. Esta es una declaración relativa, ya que en nuestro estudio los bosques de várzea pueden albergar una mayor diversidad de especies (Estación Biológica de Tahuamanu) que los bosques de tierra firme, con excepción de Palacios (Tabla 2) en la margen derecha del río Tahuamanu. También, Wittmann *et al.* (2006) demuestra con su trabajo en el este, oeste y centro de la Amazonia que estas formaciones de bosques de várzea pueden ser tan diversas como los bosques de tierra firme, esta última afirmación coincide con nuestro trabajo.

El bosque de várzea tiene como especies arbóreas de mayor importancia ecológica a *Attalea phalerata*, *Socratea*

*exorrhiza*, *Virola pavonis*, *Theobroma cacao*, *Sorocea briquetii*, *Sloanea guianensis*, *Spondias mombin*, *Brosimum lactescens*, *Drypetes variabilis*, *Sarcaulus brasiliensis*, *Quararibea* sp., *Guarea macrophylla*, *Hura crepitans*, *Ampelocera ruizii*, *Terminalia oblonga* y *Pseudolmedia laevis* (Tabla 5). La mayoría de estas especies también están presentes entre las 15 especies con mayor importancia ecológica de la várzea en otros estudios realizados (Balcázar & Montero 2002; Calzadilla & Cayola 2005; De la Quintana 2005; Araujo-Murakami *et al.* 2012) en várzea (Tabla 9).

Levis *et al.* (2017) observa que la riqueza relativa de las especies de árboles domesticados es más alta en el suroeste de la Amazonia, lo que refleja el impacto de las personas a lo largo del tiempo. En nuestra parcela en Palacios (várzea), la especie con el IVI más alto fue *Theobroma cacao*. Siendo

lógico pensar que esta especie haya sido plantada en el pasado, esto se correlaciona con Guèze *et al.* (2015), por el cual la diversidad de árboles forestales parece verse afectada por las culturas indígenas en la Amazonia boliviana. No obstante, se ha demostrado que el Cacao Nacional Boliviano (CNB) tiene un perfil genético único de otras poblaciones de cacao amazónico en otras partes del Amazonas (Zhang *et al.* 2012).

Phillips *et al.* (2002) mostraron un aumento en el número y área basal de lianas por hectárea, en los últimos 20 años. En comparación con Perú y Ecuador, Bolivia tuvo los números más altos, con un promedio de 17 por hectárea y un área basal de 0.23 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. Nuestras parcelas (con la excepción de Palacios) son muy similares (Tabla 7).

El bosque de tierra firme tiene como especies de mayor importancia ecológica a *Tetragastris altissima*, *Pseudolmedia laevis*, *Bertholletia excelsa*, *Cecropia sciadophylla*, *Metrodorea flavida*, *Alseis reticulata*, *Brosimum lactescens*, *Heisteria nitida*, *Chrysophyllum lucentifolium*, *Rinoreaocarpus ulei*, *Phenakospermum guyannense*, *Euterpe precatória*, *Pourouma minor*, *Siparuna decipiens*, *Hevea brasiliensis*, *Amphiodon effusus* y *Talisia retusa* (Tabla 6). La mayoría de estas especies también están presentes entre las 15 especies con mayor importancia ecológica de los bosques de tierra firme en otros estudios realizados (Balcazar & Montero 2002, Licona *et al.* 2007, Araujo-Murakami *et al.* 2012) (Tabla 10).

Tabla 9. Especies reportadas con el IVI más alto en bosques de várzea de la región. Las especies marcadas con \* están presentes en sitios del presente estudio.

Nº	Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2012	IVI %	De la Quintana 2005	IVI %	Calzadilla & Cayola 2005	IVI %	Balcazar & Montero 2002	IVI %
1	<i>Pseudolmedia laevis</i> *	9.65	<i>Iriartea deltoidei</i>	5.40	<i>Iriartea deltoidei</i>	14.82	<i>Pouteria sp.</i>	4.61
2	<i>Astrocaryum gratum</i> *	4.30	<i>Astrocaryum garum</i> *	5.10	<i>Attalea phalerata</i> *	3.84	<i>Brosimum lactescens</i> *	4.07
3	<i>Rinorea viridifolia</i>	4.17	<i>Pseudolmedia laevis</i> *	4.60	<i>Quararibea wittii</i> *	3.40	<i>Socratea exorrhiza</i> *	3.94
4	<i>Brosimum lactescens</i> *	3.12	<i>Hirtella sp.</i>	3.40	<i>Terminalia amazonia</i> *	2.71	<i>Theobroma cacao</i> *	3.93
5	<i>Sorocea briquetii</i> *	2.97	<i>Pouteria trilocularis</i> *	3.20	<i>Astrocaryum gratum</i> *	2.63	<i>Tapura cf. acreana</i>	3.67
6	<i>Attalea speciosa</i> *	2.88	<i>Pentaplaris davidsmithii</i>	3.10	<i>Euterpe precatória</i>	2.63	<i>Attalea phalerata</i> *	3.51
7	<i>Clarisia biflora</i> *	2.88	<i>Quararibea wittii</i> *	2.90	<i>Pseudolmedia laevis</i> *	2.63	<i>Tapura sp.</i>	3.31
8	<i>Attalea phalerata</i> *	2.87	<i>Luehea sp.</i>	2.70	<i>Guarea gomma</i> *	2.39	Indet.	2.68
9	<i>Euterpe precatória</i> *	2.66	<i>Lunania parviflora</i>	2.60	<i>Lunania parviflora</i>	2.28	<i>Euterpe precatória</i> *	2.44
10	<i>Eriotheca microphylla</i>	2.64	<i>Attalea phalerata</i> *	2.30	<i>Ficus coerulescens</i> *	2.12	<i>Sorocea briquetii</i> *	2.38
11	<i>Ficus trigona</i> *	2.45	<i>Duguetia spixiana</i> *	2.20	<i>Inga bourgonii</i> *	2.11	<i>Ficus yopimensis</i>	2.38
12	<i>Guatteria glauca</i>	2.05	<i>Oenocarpus bataua</i>	2.00	<i>Virola sebifera</i> *	2.04	Indet.	2.36
13	<i>Socratea exorrhiza</i> *	2.02	<i>Celtis schipii</i>	1.90	<i>Socratea exorrhiza</i> *	1.82	<i>Trichilia cf. septentrionalis</i>	2.31
14	<i>Mabea anadena</i> *	1.96	<i>Triplaris poeppigiana</i>	1.70	<i>Trichilia pleeana</i> *	1.73	<i>Quararibea wittii</i> *	2.26
15	<i>Cordia acutifolia</i>	1.94	<i>Mabea anadena</i> *	1.60	<i>Hasseltia floribunda</i>	1.71	Indet.	2.20

Tabla 10. Especies con el IVI más alto en los bosques de tierra firme de la región. Las especies marcadas con \* están presentes en sitios del presente estudio.

Nº	Araujo-Murakami <i>et al.</i> 2012	IVI %	Balcazar & Montero 2002	IVI %	Licona <i>et al.</i> 2007	IVI %	Balcazar & Montero 2002	IVI %
1	<i>Pseudolmedia laevigata</i> *	12.87	<i>Tetragastris altissima</i> *	6.18	<i>Brosimum lactescens</i> *	3.53	<i>Pseudolmedia laevis</i> *	6.99
2	<i>Oenocarpus bataua</i> *	11.88	<i>Iriartea deltoidei</i> *	4.65	<i>Pseudolmedia laevis</i> *	3.01	<i>Brosimum lactescens</i> *	4.89
3	<i>Bertholletia excelsa</i> *	9.97	<i>Pseudolmedia laevis</i> *	4.07	<i>Euterpe precatória</i> *	2.99	<i>Phenakospermum guyanense</i> *	3.81
4	<i>Pseudolmedia macrophylla</i> *	3.39	<i>Euterpe precatória</i> *	3.55	<i>Hirtella bicornis</i>	2.97	<i>Sclerobium rugosum</i>	3.13
5	<i>Attalea maripa</i>	3.13	<i>Siparuna decipiens</i> *	3.51	<i>Tetragastris altissima</i> *	2.51	<i>Oenocarpus bataua</i> *	3.07
6	<i>Helicostylis tomentosa</i> *	2.87	<i>Brosimum lactescens</i> *	2.80	<i>Sclerobium paniculatum</i>	2.46	<i>Protium sp.</i>	2.95
7	<i>Jacaranda copaia</i> *	2.40	<i>Iryanthera juruensis</i> *	2.57	<i>Dialium guianense</i> *	2.32	<i>Iryanthera juruensis</i> *	2.86
8	<i>Pourouma mollis</i>	2.25	<i>Sclerobium rugosum</i>	2.33	<i>Protium carnosum</i>	2.19	<i>Euterpe precatória</i> *	2.83
9	<i>Clarisia racemose</i> *	2.12	<i>Eschweilera coriacea</i> *	2.09	<i>Metrodorea flavida</i> *	2.12	<i>Eschweilera coriacea</i> *	2.79
10	<i>Socratea exorrhiza</i> *	2.06	<i>Protium sp.</i>	1.94	<i>Pouteria sp.</i>	1.98	<i>Hirtella racemosa</i>	1.99
11	<i>Virola calophylla</i> *	2.05	<i>Oenocarpus bataua</i> *	1.83	<i>Hevea brasiliensis</i> *	1.85	<i>Tetragastris altissima</i> *	1.85
12	<i>Xylopia peruviana</i>	2.04	<i>Pausandra trianae</i> *	1.80	<i>Apuleia leiocarpa</i> *	1.43	<i>Attalea butyracea</i>	1.83
13	<i>Genipa Americana</i>	2.00	<i>Phenakospermum guyanense</i> *	1.70	<i>Galipea sp.</i>	1.43	<i>Oenocarpus mapora</i> *	1.76
14	<i>Amaioua guianensis</i> *	1.98	<i>Pourouma minor</i> *	1.66	<i>Celtis schipii</i> *	1.35	<i>Clarisia racemose</i> *	1.67
15	<i>Dialium guianense</i> *	1.74	<i>Hirtella racemosa</i> *	1.61	<i>Bertholletia excelsa</i> *	1.34	<i>Pourouma minor</i> *	1.64

Killeen *et al.* (1993) muestran que las especies que caracterizan el bosque de tierra firme en Bolivia son almendro (*B. excelsa*), siringa (*Hevea brasiliensis*), miso colorado (*Couratari guianensis*), tamarindo e monte (*Dialium guianense*), toco (*Parkia* spp.), caucho (*Castillaulei*), palosantos (*Tachigali* spp.) e itauba (*Mezilaurus itauba*), que presentan un gran tamaño y le dan al bosque la majestuosidad que lo caracteriza. De los 50 árboles más comunes (estimados) en el Amazonas (ter Steege *et al.* 2013), 22 especies estuvieron presentes en nuestras parcelas.

### Conclusión

La diversidad florística no presenta diferencias estadísticas significativas entre los bosques de tierra firme y várzea en términos del número de especies, géneros, familias e índice de diversidad. Por lo tanto, se puede concluir que, en el oeste de Pando, los bosques de várzea son tan diversos como los bosques de tierra firme. Sin embargo, la estructura, expresada por la densidad de árboles y tamaño máximo en diámetro de los árboles, y la composición florística (Sørensen y Bray Curtis) difieren significativamente.

### Agradecimientos

El proyecto Futuros del Bosque o Forests Futures (KEW-USZ-HERENCIA) fue financiado por la Fundación Darwin del Reino Unido. También, agradecemos a la Dirección General de Biodiversidad de Bolivia, que otorgó los permisos para el desarrollo del proyecto. Agradecemos a la comunidad siringuera de Palacios y las comunidades castañeras de Irak, Motacusal y San José por su apoyo y acceso. Finalmente, agradecemos a los responsables y guardas forestales de la Estación Biológica Tahuamanu de la Universidad Amazónica de Pando.

### Referencias

APG (Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.

Araujo-Murakami, A., F. Bascopé, V. Cardona-Peña, D. De La Quintana, A. Fuerte, P.M. Jørgensen, C. Maldonado, T. Miranda, N. Paniagua & R. Seidel. 2005A. Composición florística y estructura del bosque amazónico preandino en el sector del Arroyo Negro, Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40(3): 281–292.

Araujo-Murakami, A., V. Cardona, A. Fuentes, P.M. Jørgensen, C. Maldonado, N. Paniagua & R. Seidel. 2005B. Estructura y diversidad de leñosas en el bosque amazónico preandino del sector del Río Quendeque, Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40(3): 304–324.

Araujo-Murakami, A., N. Paniagua, L. Cayola, P.M. Jørgensen, O. Valdés, E. Macuapa & M.H. Calzadilla-Tomianovich. 2009. Diversidad y estructura florística del bosque de llanura y palmar de pantano amazónico preandino en el sector de Chalalan, Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Kempffiana* 5: 3–27.

Araujo-Murakami, A., A.G. Parada, J.J. Terán, T. Baker, T.R. Feldpausch, O.L. Phillips & R.J.W. Brienen. 2011. Necromasa de los bosques de Madre de Dios, Perú; una comparación entre bosques de tierra firme y de bajíos. *Revista Peruana de Biología* 18: 113–118.

Araujo-Murakami, A., A. Poma-Chura, A. Palabral, R. Salvatierra & F. Hurtado. 2012. Composición florística de los bosques amazónicos de tierra firme e inundable en las proximidades de las pampas del Sonene (río Heath), Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Kempffiana* 8(1): 3–21.

Araujo-Murakami, A., D. Villarroel, G. Pardo, V.A. Vos; G.A. Parada, L. Arroyo & T. Killeen. 2015. Diversidad arbórea de los bosques de tierra firme de la Amazonía boliviana. *Kempffiana* 11(1): 1–28.

Araujo-Murakami, A., W. Milliken, B.B. Klitgaard, A.M. Carrión-Cuellar, S. Vargas-Lucindo, R. Parada-Arias. 2016. Biomasa y carbono en los bosques amazónicos de tierra firme e inundable (várzea) en el oeste de pando. *Kempffiana* 12: 3-19.

Balcázar, J. & J.C. Montero. 2002. Estructura y composición florística de los bosques en el sector de Pando-Informe II. Documento técnico 108/2002. BOLFOP, Santa Cruz.

Boom, B.M. 1987. Un inventario selvático en la Amazonía de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 10: 1–14.

Bray J.R. & J.T. Curtis. (1957): An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographies* 27: 325-349.

Calzadilla-Tomianovich, M. & L. Cayola. 2006. Estructura y composición florística de un bosque amazónico de pie de monte, Área Natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz–Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41(2): 117–129.

Campbell, D.G., D.C. Daly, G.T. Prance & U.N. Maciel. 1986. Qualitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Río Xongu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38: 369–393.

Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11(4): 265-270

Curtis, J. & R. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin (en línea). *Ecology* 32(3): 476–496. DOI: <https://doi.org/10.2307/1931725>.

- De la Quintana, D. 2005. Diversidad florística y estructura de una parcela permanente en un bosque amazónico preandino del sector del Río Hondo, Área Natural de Manejo Integrado Madidi (La Paz, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 40(3): 418–442.
- Finegan, B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba.
- Feldpausch, T.R., L. Banin, O.L. Phillips, *et al.* 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8: 1081–1106.
- Feldpausch, T.R., J. Lloyd, S.L. Lewis, R.J.W. Brienen, E. Gloor, A. Monteagudo Mendoza, G. Lopez-Gonzalez, L. Banin, K. Abu Salim, K. Affum-Baffoe *et al.* *Biogeosciences* 9: 3381–3403.
- Flores-Valencia, M., A. Araujo-Murakami, P.G. Cabrera-Severich, D.C. Zuck, A. Molina-Oliveira & M. Lazarte-Chispa. 2016. Diversidad y composición florística de los bosques amazónicos del sur de la Amazonia en el sector Kenia, Guarayos, Bolivia. *Kempffiana* 12: 20–46.
- Guèze, M., A.C. Luz, J. Paneque-Gálvez, M.J. Macía, M. Orta-Martínez, J. Pino & V. Reyes-García, V. 2015. Shifts in indigenous culture relate to forest tree diversity: a case study from the Tsimane', Bolivian Amazon. *Biological Conservation* 186: 251–259.
- Killeen, T.J., S.G. Beck & E. Garcia. 1993. Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia & Missouri Botanical Garden, La Paz.
- Levis, C., F.R.C. Costa, F. Bongers, M. Peña-Claros, R. Clement, A.B. Junqueira, E.G. Neves, E. K. Tamanaha, O.G. Figueiredo, H. Ter Steege *et al.* 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* 355: 925–931.
- Licona Vasquez, J.C., M. Peña Claros & B. Mostacedo. 2007. Composición florística, estructura y dinámica de un bosque Amazónico aprovechado a diferentes intensidades en Pando, Bolivia. Proyecto BOLFOR / Instituto Boliviano de Investigación Forestal, Santa Cruz. Informe no publicado.
- Margalef, R. 1951. Diversidad de especies en las comunidades naturales. *Publicaciones Instituto de Biología Aplicada Barcelona* 6: 59–72.
- Mostacedo, B., J. Balcázar & J.C. Montero. 2006. Tipos de bosques, diversidad y composición florística en la Amazonía sudoeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 42(1): 99–116.
- Navarro, G. & W. Ferreira. 2009. Biogeografía de Bolivia. pp. 23–39. En: VMABCC-Biodiversity (eds.) Libro Rojo de Parientes Silvestres de Cultivos de Bolivia, La Paz.
- Phillips, O.L., R.V. Martinez, L. Arroyo, T.R. Baker, T. Killeen, S.L. Lewis, Y. Malhi, A. Monteagudo Mendoza, D. Neill, P. Nuñez *et al.* 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770–774.
- Phillips, O., T. Baker, T. Feldpausch & P. Brienen. 2016. RAINFOR manual de campo para la remediación y establecimiento de parcelas. Revisado enero de 2016 [http://www.rainfor.org/upload/ManualsSpanish/Manual/RAINFOR\\_field\\_manual\\_version2016\\_ES.pdf](http://www.rainfor.org/upload/ManualsSpanish/Manual/RAINFOR_field_manual_version2016_ES.pdf)
- Puhakka, M. & R. Kalliola. 2001. La vegetación en áreas de inundación en la selva baja de la amazonia peruana. Pp. 113–138. En R. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy. (eds.) Amazonia Peruana, Vegetación Húmeda Tropical en el Llano Subandino. Proyecto Amazonia, Universidad de Turku & Oficina nacional de evaluación de recursos naturales del Perú, Jyväskylä.
- Quesada, C.A., O.L. Phillips, M. Schwarz, C. Czimczik, T.R. Baker, S. Patiño, N.M. Fyllas, M.G. Hodnett, R. Herrera, S. Almeida *et al.* 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9: 2203–2246.
- Quisbert, J. & M. Macía. 2005. Estudio comparativo de la composición florística y estructura del bosque de tierra firme en dos sitios de tierras bajas de Madidi. *Ecología en Bolivia* 40(3): 339–364.
- Rollet, B. 1980. Informe sobre el estado de los conocimientos en ecosistemas de los bosques tropicales. UNESCO/PNUMA/FAO, Roma.
- Seidel, R. 1995. Inventario de los árboles en tres parcelas de bosques en la Serranía de Marimonos, Alto Beni. *Ecología en Bolivia* 25: 1–35.
- SENAMHI (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología). 2012. <http://www.senamhi.gob.bo/meteorologia.php>
- Silman, M.R., A. Araujo-Murakami, D.H. Urrego, M.B. Bush & H. Pariamo. 2005. Estructura de las comunidades de árboles en el límite sur de la Amazonía occidental: Manu y Madidi. *Ecología en Bolivia* 40(3): 443–452.
- Shannon, C.E. & W. Weaver. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Illinois.
- Smith, D.N. & T.J. Killeen. 1995. A comparison of the structure and composition of montane and lowland tropical in the Serranía Pilón Lajas, Beni, Bolivia. Pp. 687–706. En: Dalmaier, F. & I.A. Comiskey (eds.) Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring. Man and Biosphere series, UNESCO and the Parthenon, Washington DC.
- Sørensen T. 1948. A method of establishing group of equal amplitude in plant sociology based on similarity in species content and application to analyses of the

- vegetation on danish commons. *Danske Vidensk Selsk* 5: 1–34.
- ter Steege, H., N.C.A. Pitman, A. Sabatier, C. Baraloto, R.P. Salomão, J.E. Guevara, O.L. Phillips, C.V. Castillo, W.E. Magnusson, J.F. Molino *et al.* 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342: DOI 10.1126/science.1243092.
- Toledo, M., L. Poorter, M. Peña-Claros, A. Alarcon, J. Balcazar, J. Chuvina, C. Leños, J.C. Licona, H. Ter Steege & F. Bongers. 2009. Patrones Florísticos en las tierras bajas de Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 5(1): 15–23.
- Tuomisto H. & K. Ruokolainen. 2001. Variación de los bosques naturales en áreas piloto a lo largo de los transectos y en imágenes satelitales. P 63-96. En: Duivenvoorden, J.F., H. Balslev, J. Cavellier, C. Grandez, H. Tuomisto & R. Valencia (eds.). *Evaluación de Recursos no Maderables en la Amazonía Noroccidental*. Instituto for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Wittmann, F., J. Schongart, J.C. Montero, T. Motzer, W.J. Junk, M.T.F. Piedade, H.L. Queiroz & M. Worbes. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33 (8): 1334–1347.
- Zhang, D., W.J. Martínez, E.S. Johnson, E. Somarriba, W. Phillips-Mora, C. Astorga, S. Mischke & L.W. Meinhardt. 2012. Genetic diversity and spatial structure in a new distinct *Theobroma cacao* L. population in Bolivia. *Genetic Resources and Crop Evolution* 59: 239-252.