

Una introducción a la vegetación de la región de Madidi

Alfredo Fuentes¹

¹Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología,
Universidad Mayor de San Andrés - Missouri Botanical Garden, Casilla 10077,
La Paz, Bolivia, lpb.madidi@accelerate.com

Resumen

Se presenta un avance preliminar de los tipos de vegetación detectados hasta la fecha en la zona de influencia de las áreas protegidas Madidi, Apolobamba y Pilon Lajas, a partir de datos obtenidos en las expediciones botánicas efectuadas por el proyecto "Inventario florístico de la región de Madidi" y complementada con la revisión de literatura. La delimitación de las unidades considera aspectos bioclimáticos, geobotánicas, fisonómicos y florísticos. Para cada tipo de vegetación se mencionan sus condicionantes ecológicos como bioclima, piso ecológico y fisiografía, citando sus respectivas especies características, dominantes y/o frecuentes.

Palabras clave: Bolivia, Madidi, Vegetación, geobotánica, bioclima.

Abstract

Based on both botanical expeditions' data and literature's revisions a preliminary and general description of vegetation types represented in the protected area complex - Madidi, Apolobamba and Pilon Lajas - and its surrounding area here is presented. The delimitation of vegetation types is based on features regarding bioclimatic, geobotany, physionomy, and floristic. Each type of vegetation characterized by its ecological conditions like bioclimate, ecological belt and physiography, as well as dominant and/or frequent species.

Key words: Bolivia, Madidi, Vegetation, Geobotany, Bioclimate.

Introducción

Desde que la región de Madidi fue reconocida como uno de los centros de diversidad más importantes del Neotrópico (Parker & Bailey 1991), ha recibido mucha atención por parte de instituciones nacionales y foráneas para promover la conservación y desarrollo sostenible en su entorno. Siguiendo este interés generalizado es que se desarrolló el proyecto "Inventario Florístico de la Región de Madidi" para colaborar con insumos básicos como información sobre su flora y vegetación. Uno

de los elementos fundamentales para cualquier actividad de uso o conservación es la zonificación ecológica basada en el aspecto más perceptible de los ecosistemas: la vegetación (Ibisch et al. 2003a, Mateucci & Colma 1981).

El presente capítulo es un avance preliminar semidetallado sobre los principales tipos de vegetación de la región de Madidi que pretende contribuir en la mejora de los avances ya propuestos en este sentido (Seibert 1993, Beck et al. 2003, Navarro et al. 2004,) y promover discusiones relativas a las metodologías,

conceptos y terminología sobre aspectos de la vegetación, para tratar de llegar a un consenso al respecto.

Área de estudio

La región de estudio, denominada aquí como Región de Madidi (RDM) en alusión al área protegida más conocida, abarca aproximadamente 111.000 km² en la parte norte del Departamento de la Paz (en las provincias Iturralde, Franz Tamayo, Saavedra, Muñecas, Larecay y Sud Yungas) y oeste del Beni (provincia Ballivián). En esta región se encuentran tres áreas protegidas: el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi (18.854 km²), el Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba (4.765 km²) y la Reserva de la Biósfera y Territorio Indígena Pilon Lajas (4.027 km²).

Fisiografía

La fisiografía en la RDM es compleja e incluye desde llanuras situadas a 200 m de altitud hasta cordilleras elevadas por encima de los 6.000 m. Siguiendo a Miranda et al. (1994) se pueden distinguir tres grandes unidades o provincias fisiográficas:

Cordillera Oriental

Comprende la faja montañosa entre el Altiplano al oeste y el subandino al este. Dentro de esta unidad podemos encontrar cordilleras altas con nieve permanente (Apolobamba), piedemonte modelado por procesos glaciales donde son comunes los bofedales (que se relacionan con el Altiplano), serranías altas y bajas con valles estrechos, a veces con profundos y paisajes de colinas bajas y depresiones amplias.

Subandino

La faja subandina constituye el borde oriental de la cordillera andina y es un complejo sistema de serranías longitudinales estrechas separadas

por valles sinclinales. En la RDM se halla formada por serranías altas paralelas, colinas convexas moderadamente altas a bajas con pendientes escarpadas, y valles amplios con niveles de terrazas aluviales como los de los ríos Tuichi y Beni.

Llanura chaco-beniana

En el sector de la RDM corresponde a las llanuras aluviales formadas por los ríos Beni y Madre de Dios. Esta unidad es una sucesión de llanuras antiguas y recientes libres o expuestas a inundaciones periódicas, surcadas por ríos meándricos que han modelado sistemas de terrazas con paleocauces, diques elevados y lagunas correspondientes a meandros abandonados. Hacia el extremo norte se pueden distinguir llanuras suavemente onduladas con interfluvios planos conformadas por depósitos holocénicos laterizados. En el contacto con el subandino se diferencia una franja de piedemonte o “glacis” coluvio-aluvial con pendiente suave.

Geología

En la región existe predominio de rocas sedimentarias con presencia de rocas metamórficas y volcánicas en sectores localizados. A continuación se describen los grandes rasgos de la geología por provincia fisiográfica, extraídos de Suárez (2001).

En la Cordillera Oriental se presentan de oeste a este: depósitos fluvio glaciales y fluvio lacustres pleistocénicos en las laderas occidentales de la cordillera de Apolobamba (Seibert 1993), areniscas lutitas y limolitas del Devónico intercalados con calizas del Pérmico, además de un área relativamente pequeña de depósitos volcánicos del Neógeno al oeste de Curva y Charazani. Las litologías de esta unidad fisiográfica concluyen hacia el oeste en una franja ancha más o menos homogénea compuesta por areniscas, limolitas, cuarcitas y pizarras del Ordovícico (Suárez 2001).

En el Subandino, la situación es más compleja, existiendo una franja interna con areniscas, ortocuarcitas, lutitas y limolitas del Ordovícico; una franja media con predominio de areniscas lutitas y limolitas del Devónico hacia el oeste, y areniscas conglomerados, lutitas y limolitas del Paleógeno–Neógeno hacia el este (Suárez 2001). Entre éstas se encuentran intercaladas franjas paralelas de conglomerados del Carbonífero; areniscas, arcilitas y limolitas del cretácico; y calizas, margas y areniscas del Devónico en menor proporción. En contacto con la llanura hacia el norte del río Beni existe un complejo de areniscas, ortocuarcitas y lutitas del Ordovícico.

La llanura amazónica consta de depósitos aluviales cuaternarios acarreados por los sistemas hidrográficos de los ríos Beni y Madre de Dios. Hacia el norte se distinguen depósitos holocénicos laterizados, y en el piedemonte andino se presentan depósitos coluvio–aluviales.

Hidrografía

El sistema hidrográfico en la cordillera oriental corresponde a las cuencas altas de los ríos de la llanura y son primordialmente de tipo dendrítico. Los cauces mayores tienen una orientación E–W a NE–SW, cambiando su curso en el Subandino a favor de valles o sinclinales situados entre las cordilleras paralelas de esta unidad fisiográfica, que tienen una orientación NW–SE. Los ríos principales de la llanura son de tipo meandriforme y junto con el sistema de ríos y arroyos asociados de tipo paralelo a subparalelo forman llanuras de inundación; también son responsables de la formación de pequeños sistemas de lagunas, lagunetas y pantanos. En el Subandino se destacan las lagunas de Santa Rosa y Chalalán, localizadas en la llanura aluvial del río Tuichi y en la Cordillera de Apolobamba son frecuentes las lagunas de origen glacial. El sistema hidrográfico de la ladera occidental de Apolobamba forma parte de la cuenca interna o del Altiplano, mientras que los sistemas

restantes son parte de la cuenca amazónica (Montes de Oca 1997).

Clima

El clima es el principal condicionante para la distribución de la vegetación (Köppen 1931, Tröll 1964, Holdridge 1967, Woodward 1987, Rivas–Martínez *et al.* 1999, Navarro 2002). En la RDM dada la compleja fisiografía podemos encontrar una impresionante variedad de climas. Las precipitaciones extremas van desde los 100–400 mm promedio anuales en el sector de la cuenca alta del río Camata hasta los aproximadamente 3.500 mm en la parte norte del piedemonte andino en torno a los ríos Madidi y Heath. La temperatura promedio anual oscila entre los 25°C en las tierras bajas orientales hasta unos –2,5–0,5 °C en las cimas de Apolobamba (Rafiqpoor *et al.* 2003). El período seco varía desde un mes en la zona más húmeda del piedemonte subandino al norte, hasta cuatro meses en el valle seco del Tuichi y el valle del río Quillwaqula al NE de Charazani (ver Müller *et al.* 2003).

Vegetación

Se pueden encontrar referencias sobre la vegetación de la zona en trabajos generales como los de Unzueta (1975), Ellenberg (1981), Ribera (1992), Beck *et al.* (1993), Ribera *et al.* (1996) e Ibisch *et al.* (2003a), quienes definen los grandes ecosistemas presentes en Bolivia (formaciones vegetales, ecoregiones o zonas de vida). Otros aportes con cierto nivel de detalle a reseñar son los trabajos de Ibisch *et al.* (2003b) sobre los bosques andinos de Bolivia y el de Müller *et al.* (2002) en los bosques yungueños (sin incluir los “Yungas tucumano–bolivianos”).

Para el área de estudio, Killeen *et al.* (en este número) presentan un mapa general de vegetación a partir de la clasificación automatizada de imágenes satélite, con unidades equivalentes a ecoregiones en su

mayor parte. Beck *et al.* (2003) describen la vegetación del Parque Madidi basándose fundamentalmente en la fisionomía, presentando un mapa de vegetación algo más detallado. Por otro lado, se cuenta con descripciones y cartografía detallada de la vegetación altoandina y de ceja de monte del sector de Ulla Ulla (Seibert 1993).

Estudios más o menos puntuales en la región son las evaluaciones rápidas de Parker & Bailey (1991) en distintas localidades del Parque Madidi; Seidel (1995), De Walt *et al.* (1999) y Flores *et al.* (2002) en bosques amazónicos de piedemonte; Kessler & Helme (1999) en el bosque seco del Tuichi; Haase & Beck (1989) y Haase (1989, 1990) en sabanas próximas al río Beni; Acebey & Krömer (2001) sobre especies epífitas de bosques amazónicos; y Kessler (2001) sobre grupos indicadores de tipos de bosque en Pilón Lajas. Información detallada para los tipos de vegetación presentes en la región puede ser obtenida del estudio de Navarro (2002), sobre la vegetación de Bolivia, con avances en Navarro *et al.* (2004), en la definición de unidades para el área del biocorredor Amboró-Madidi, donde se presentan mapas de vegetación detallados (vegetación potencial, sistemas de paisaje), con trabajo de corroboración en campo.

Biogeografía

Siguiendo la reciente tipología biogeográfica propuesta por Rivas-Martínez y Navarro (2000), en el área de estudio están representadas dos grandes regiones biogeográficas: la Amazónica y la Andina.

Región amazónica

La vegetación amazónica de la zona de estudio forma parte de la Provincia Biogeográfica Acre-Madre de Dios o amazónica Suroccidental (Rivas-Martínez & Navarro 2000), que equivale en mayor o menor grado a la Provincia Ucayali de Morrone (2001), “Sector Suroeste

Amazónico” de Prance (1977) y al “Sector Suroeste/Acre” de Rizzini (1963). Dentro de esta provincia, Navarro (2002) diferencia el sector Madre de Dios correspondiente a los ecosistemas de la llanura aluvial aproximadamente al norte de la población de Ixiamas y el sector amazónico preandino que incluye la vegetación amazónica situada en colinas, serranías bajas y el piedemonte, con incursiones a la llanura en contacto. En las serranías marginales altas del subandino por encima de los 1100–1200 m se pueden encontrar islas de vegetación andino-yungueña.

Región andina

Los ecosistemas andinos de la región forman parte de las provincias biogeográficas de la Puna peruana y Yungas peruano-bolivianos (Navarro 2002). Los límites de la provincia de la Puna peruana difieren sustancialmente con los de la provincia puneña de Cabrera & Willink (1973), pero coinciden mejor con el denominado “Moist Puna Belt” o Puna húmeda de Tröll (1968). Incluye primordialmente a vegetación de pajonal y matorral con escasos relictos de bosques de *Polylepis*, desde las laderas orientales de la cordillera de Apolobamba empezando en el piso altoandino y hacia el oeste, donde forma parte de uno de los territorios con mayor alteración antropógena desde la antigüedad.

La Provincia de los Yungas peruano-bolivianos corresponde en cierta medida al tercio central de la provincia de los Yungas de Cabrera & Willink (1973). Engloba a la vegetación boscosa principalmente húmeda de las laderas orientales de la cordillera oriental y faja subandina, limitando al este con los bosques amazónicos y al oeste con la vegetación altoandina de la Puna peruana.

Metodología

La presente descripción de vegetación de la RDM está basada fundamentalmente en un

modelo de clasificación climática, para el que existen diferentes sistemas, como los de Köppen (1936), Thorntwaite (1948), Holdridge (1967), Walter (1977) y Lauer (1995), los cuales han sido empleados con resultados dispares (Fernández 1997) y poco comparables. Nosotros optamos por seguir el modelo bioclimático de Rivas–Martínez *et al.* (1999) que utiliza parámetros climáticos simples como los valores de temperatura y precipitación promedio, obteniéndose índices bioclimáticos, cuyos valores definen los macrobioclimas y, dentro de éstos, a los bioclimas y pisos bioclimáticos que guardan una fuerte correlación con la vegetación, teniendo un alto valor predictivo en ambos sentidos.

Este modelo ya ha sido empleado en la clasificación de la vegetación y ecosistemas de Bolivia (Navarro 1997, 1999, 2002), demostrando ampliamente su utilidad práctica. Habiéndose corroborado la relación entre los distintos tipos de vegetación con los diferentes bioclimas que se presentan en Bolivia - a partir de datos de las estaciones meteorológicas existentes - con los cuales se pueden hacer extrapolaciones a zonas que carecen de estaciones climáticas como la mayor parte del Madidi. Además, el reciente trabajo de Müller *et al.* (2002) presenta un mapa con el número de meses áridos para los bosques montanos de Yungas que concuerda en gran medida con los tipos bioclimáticos definidos por Navarro (2002) y Navarro *et al.* (2004) para la RDM (Tabla 1).

En virtud de lo anterior y considerando los avances de Navarro (1997, 2002) en la clasificación bioclimática de Bolivia, el macrobioclima para la RDM, como para todo el país, es tropical (Beck *et al.* 1993, Rafiqpoor *et al.* 2003), con los siguientes bioclimas:

Pluvial

No existe un marcado período seco, las lluvias son abundantes y regulares a lo largo del año, su ocurrencia en la RDM se debe a la presencia de cadenas montañosas orientadas de NW a SE, prácticamente perpendiculares a la dirección predominante de los vientos alisios húmedos como las primeras grandes estribaciones subandinas. Estas cordilleras resultan ser barreras efectivas donde los vientos alisios descargan su humedad.

Pluviestacional

Es el bioclima predominante en la RDM y se caracteriza por la considerable disminución de las precipitaciones debido a la influencia de los anticiclones subtropicales durante el periodo invernal. En algunos sectores esta estacionalidad climática se ve acentuada por efectos de sombra de lluvia.

Xérico

Un clima xérico se caracteriza por una estación seca prolongada y marcada. En la RDM su

Tabla 1: Equivalencia aproximada entre el número de meses áridos para los bosques montanos de Yungas y su tipo bioclimático.

Nº meses áridos (Müller <i>et al.</i> 2002)	Bioclima (Rivas–Martínez <i>et al.</i> 1999)
0.5 – 1.5 (2)	Pluvial
(2) 2.5 – 3.5	Pluviestacional
> 3.5	Xérico

ocurrencia está ligada a fenómenos de sombra de lluvia por efecto de barreras orográficas, siendo las únicas zonas con este bioclima el valle seco del Tuichi al norte de Apolo y algún sector del valle de Charazani (ver mapa de meses áridos de Müller *et al.* 2002).

La definición y nomenclatura de los pisos ecológicos es variable según los autores. En esta contribución utilizamos la propuesta de Navarro (2002), quien compatibiliza la terminología utilizada en el sistema bioclimático de Rivas–Martínez *et al.* (1999) con terminología aplicada en el Neotrópico. La combinación de estos pisos ecológicos con los diferentes bioclimas define prácticamente los tipos de vegetación existentes. En la tabla 2 se muestran los pisos ecológicos presentes en la RDM y en la tabla 3 sus equivalentes aproximados con los de otros sistemas empleados en Bolivia.

En cada piso de vegetación, con su correspondiente bioclima el factor condicionante

que sigue en orden de importancia es el geomorfológico que condiciona el grado de drenaje, erosión y/o acumulación de sustrato y nutrientes. De esta manera las comunidades o series de vegetación se estructurarían según condiciones ideales (tabla 4). En la práctica estas situaciones ideales no siempre son fáciles de encontrar en la naturaleza. Por ejemplo, para los filos de cerro con suelos superficiales y drenaje excesivo, en la mayor parte de los casos la pendiente no es la suficiente para propiciar dichas condiciones y el gradiente no resulta extremo como para dar lugar a la formación de una comunidad diferente de la de laderas.

Para la definición y nomenclatura de los tipos de vegetación empleamos el sistema de clasificación que sigue las bases conceptuales de la moderna geobotánica dinámico–catenal (Rivas–Martínez 1976, Géhu 1988; Navarro 2002). Así los tipos de vegetación equivalen en su mayor parte a series de vegetación, concepto que implica el conjunto de

Tabla 2: Pisos ecológicos presentes en la región de Madidi con sus rangos altitudinales, bioclimas incluidos y provincias fisiográficas en los que se encuentran (extraído de Navarro 2002).

Piso ecológico	Provincia fisiográfica	Bioclima	Intervalo altitudinal (m)
Preandino	Subandino	Pluviestacional	<500
Subandino	Subandino	Pluvial, pluviestacional, xérico	500–800 a 1.800–2.000
Montano	Subandino y Cordillera Oriental	Pluvial, pluviestacional	1.800–2.000 a 2.800–3.100
Ceja de monte	Cordillera Oriental	Pluviestacional	2.800–3.100 a 4.100–4.200
Puna	Altiplano, Cordillera Oriental	Pluviestacional	3.100–3.300 a 3.900–4.000
Altoandino	Cordillera Oriental, Altiplano	Pluviestacional	3.900–4.000 a 4.600–4.700
Subnival	Cordillera Oriental	Pluviestacional	4.600–4.700 a 5.100–5.200
Nival	Cordillera Oriental	Pluviestacional	>5.100–5.200

Tabla 3: Pisos ecológicos o de vegetación de Navarro (2002) y sus equivalentes aproximados con otros sistemas utilizados en Bolivia.

Navarro 2002 Piso	Altitud (m)	Seibert 1993 Piso	Altitud (m)	Beck et al. 2003 Piso	Altitud (m)	Müller et al. 2002 Piso	Altitud (m)
Preandino	<500–800	Colino	< 800	Llanura y piedemonte	150–500	Llanura y piedemonte	0–750
Subandino	500–800 a 1.800–2.000	Montano	800–2.000	Montano inferior Montano medio	500–1.500 1.500–2.000	Montano bajo	750–1.750
Montano	1.800–2.000 a 2.800–3.100	Oreal	2.000–2.800	Montano superior	2.000–3.000	Montano	1.750–2.750
Ceja de monte inferior	2800–3000 a 3600–3700	Subandino I	2.800–3.500	Ceja de monte	2.500–3.500	Altimontano	2.750–3.500
Ceja de monte superior	3600–3700 a 4100–4200	Subandino II	3.500–3.900	Páramo– Yungueño	3.000–4.000	—	—
Puna	3.100–3.300 a 3.900–4.000	—	—	Puna	3.500–4.500	—	—
Altoandino	3.900–4.000 a 4.600–4.700	Andino	3.900–4.800	Altoandino	4.000–5.200	—	—
Subnival	4.600–4.700 a 5.100–5.200	Subnival	4.800–5.200	—	—	—	—
Nival	>5.100–5.200	Nival	> 5.200	—	—	—	—

Tabla 4: Situaciones topográficas ideales y su tipo de drenaje.

Fisiografía	Situación topográfica	Drenaje
Montañas	Filo de cerro	Excesivo
	Ladera	Medio
	Fondo de valle	Deficiente
Llanura	Altura o tierra firme	Medio
	Semialtura	Deficiente
	Bajío	Obstruido

comunidades de las etapas de sucesión más la etapa de vegetación madura o clímax. Carecemos de datos propios para algunas unidades de vegetación a las que no hemos podido acceder, por lo que su descripción es sintética (p.e. bosques subandinos y montanos estacionales). Por otra parte, existen unidades en las que hemos trabajado más y describimos de manera somera algunas de sus etapas sucesionales (p.e. bosque montano pluvial).

La presente descripción de vegetación está basada primordialmente en Navarro (2002), concretada y precisada en parte con las colecciones botánicas, evaluaciones cuantitativas y observaciones realizadas en las expediciones efectuadas por el proyecto “Flora y vegetación de la región de Madidi”, complementada con la consulta de fuentes bibliográficas y bases de datos para formaciones a las que no se ha podido acceder o no se ha evaluado en detalle. En este sentido, han sido importantes las bases de datos Tropicos VAST del Jardín Botánico de Missouri (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>) y el extracto de colecciones para la RDM (<http://mobot1.mobot.org/website/madidi/viewer.htm>, <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/madidi/madidifr.html>), incluso para corroborar reseñas sobre la distribución y ecología de algunas especies que figuran en el texto.

Resultados

Describimos a la vegetación separándola por región biogeográfica (amazónica y andina). Dentro de éstas, describimos primero la vegetación boscosa y luego la vegetación no boscosa (saxícolas, sabanas, vegetación altoandina, subnival). Menciones sobre la estructura, diversidad abundancia y/o dominancia en las descripciones de algunos tipos de bosques están basadas en evaluaciones cuantitativas de leñosas con diámetro mayor o igual a 2.5 cm a la altura del pecho en parcelas de 0.1 ha.

Vegetación Amazónica Boscosa

Los bosques amazónicos de la RDM forman parte de la Amazonía Suroccidental, constituyendo el extremo meridional de esta región biogeográfica que llega hasta el Parque Nacional Amboró en Santa Cruz, por el sur. Se localizan en la llanura Chaco-Beniana y en las primeras colinas y serranías bajas del sistema andino, hasta aproximadamente 1.200-1.400 m m de altitud y se dividen en siete unidades. Se caracterizan en su mayor parte por un clima estacional húmedo y una consecuente disminución de la diversidad con relación a formaciones similares más al norte. Los árboles más importantes encontrados aquí, como

Astrocaryum murumuru, *Brosimum lactescens*, *Celtis schippii*, *Duguetia spixiana*, *Guarea kunthiana*, *Iriartea deltoidea*, *Leonia glycyarpa*, *Protium rhynchophyllum*, *Pseudolmedia laevis*, *Quararibea wittii*, *Rinorea viridifolia*, *Sloanea guianensis*, *Socratea exorrhiza* y *Tetragastris altissima* (Seidel 1995, Araujo *et al.* y Quisbert & Macía en este número) son en su mayoría especies con un óptimo de distribución en la Amazonía suroccidental. La abundancia de la palma *Iriartea deltoidea* es otra característica notoria de los bosques amazónicos de la región, especialmente en el sector amazónico preandino (Fig. 1A), donde además se encuentran árboles endémicos como *Cecropia annulata*, *Eschweilera andina*, *Pentaplaris davidsmithii*, *Triplaris poeppigiana* y *T. setosa*.

Por la distinta geomorfología en esta región, suponemos que los bosques del piedemonte subandino son distintos a los de la llanura aluvial, de los que se carece de estudios publicados. Los bosques al norte de las pampas del Heath (al norte del Departamento de La Paz), por ejemplo, probablemente tengan similitud con los bosques de castaña (*Bertholletia excelsa*) del departamento de Pando por su proximidad geográfica. A su vez, dentro de la formación de bosques del piedemonte existen diferencias florísticas entre la parte norte (río Madidi, Tumupasa, Ixiamas) y sur, posiblemente debida a factores biogeográficos y climáticos (mayor precipitación hacia el norte y noreste). *Cedrelinga cateniformis*, *Huberodendron swietenoides* y *Aspidosperma parvifolium* por ejemplo, son especies comunes en la parte norte con bioclima pluvial, que faltan o son muy raros en el sector sur con bioclima pluviestacional (Navarro 2002). Los resultados de los inventarios efectuados hasta el momento corresponden principalmente al sector sur.

Bosques de tierra firme

Los bosques de tierra firme situados en laderas y terrazas bien drenadas, se caracterizan por la

presencia y abundancia de *Cavanillesia umbellata*, *Copaifera reticulata*, *Eritrochyton fallax*, *Mouriri myrtilloides*, *Pentaplaris davidsmithii*, *Protium rhynchophyllum*, *Pterygota amazonica*, *Pseudolmedia macrophylla*, *Rinorea* spp, *Ruizodendron ovale* y *Tetragastris altissima* (Quisbert & Macía en este número). En laderas con pendiente pronunciada y afloramientos rocosos se pueden encontrar especies típicas de bosques semidecíduos como *Anadenanthera colubrina*, *Aspidosperma cylindrocarpon* y *Caesalpinia pluviosa*, que podrían representar indicios de la estacionalidad climática presente o de fluctuaciones climáticas pasadas con avances de la vegetación estacional del Brasil central. Al norte de las pampas del Heath y en plena llanura aluvial, los bosques de tierra firme se caracterizan por la presencia de *Bertholletia excelsa*.

Bosques mal drenados

Los bosques mal drenados se localizan en terrazas, sistemas de abanicos aluviales y glaciales del piedemonte andino que no se inundan por las crecidas de los ríos pero pueden sufrir encharcamiento temporal por la presencia de horizontes edáficos subsuperficiales de texturas finas, con niveles freáticos oscilantes poco profundos buena parte del año, que impiden un buen drenaje. Comparten especies con los bosques de tierra firme caracterizándose por la abundancia de palmas como *Astrocaryum murumuru*, *Attalea phalerata*, *Bactris major*, *Oenocarpus mapora* y *Socratea exorrhiza*, además de la presencia y abundancia de árboles como *Quararibea whittii*, *Aspidosperma rigidum*, *Dipteryx odorata*, *Duguetia spixiana*, *Ficus* spp, *Hura crepitans*, *Hieronyma alchorneoides*, *Inga* spp, *Poulsenia armata*, *Sapium marmieri*, *Swietenia macrophylla* y *Terminalia amazonica*.

Bosques de várzea

Otro tipo de bosque presente en la región especialmente en la llanura chaco-beniense es

el bosque de várzea estacionalmente inundado por aguas blancas, donde es frecuente y abundante *Hura crepitans*, siendo además característicos *Gustavia augusta*, *G. hexapetala*, *Manilkara surinamensis* y *Calycophyllum spruceanum*, en el sotobosque es notoria la abundancia de *Heliconia* spp. (Navarro 2002). En el sector del Heath se presenta también *Manilkara inundata* como especie característica de estos bosques. En el Preandino se restringe a las llanuras aluviales recientes de los ríos Tuichi, Hondo y Beni. Es un tipo de bosque que cuenta con escasas evaluaciones cuantitativas.

Palmares de pantano

Los palmares de pantano caracterizados por la palma real (*Mauritia flexuosa*), se localizan en lagunas y cauces senescentes de aguas negras o mixtas, acompañadas por especies características como la palma colonial *Mauritiella armata* (Killeen 1998), las melastomatáceas *Aciotis* sp., *Rhynchanthera bracteata* y *R. grandiflora*, además de *Tabebuia insignis* en las pampas del Heath (<http://mobot1.mobot.org/website/madidi/viewer.htm>). En el Preandino y por la topografía predominantemente colinosa y montañosa no suelen tener gran cobertura a excepción de localidades como la laguna Chalalán y Santa Rosa, donde ocurren en mayor o menor grado hacia sus bordes (Fig. 1B). Fuera de estas lagunas se observan manchas o individuos dispersos de *Mauritia flexuosa*, ya sea en lagunetas o en paleocauces y paleocanales al interior de bosques mal drenados.

Chaparrales amazónicos de suelos pobres

Los chaparrales son bosques bajos localizados en las sabanas, mayormente inundables por aguas de lluvia (sartenejales sobre arcillas expandibles montmorilloníticas) de la llanura aluvial, donde ocupan las alturas o semialturas sobre suelos pobres. Las especies presentes en

estas situaciones son *Bellucia grossularioides*, *Cardiopetalum calophyllum*, *Miconia albicans*, *Ocotea gracilis*, *Vochysia rufa*, *Qualea grandiflora*, *Simarouba amara* y *Xylopia aromatica*, entre otras (Haase & Beck 1989). En las pampas del Heath se encuentran además *Matayba guianensis*, *Roupala montana*, *Miconia tiliifolia*, *Vismia cayennensis*, *Bowdichia virgilioides*, *Ternstroemia candolleana*, *Emmotum nitens* y *Maprounea guianensis* (<http://mobot1.mobot.org/website/madidi/viewer.htm>). Por el parecido estructural y cierta similitud florística con el Cerrado propiamente dicho del Escudo Precámbrico y serranías marginales en Bolivia, Ibisch *et al.* (2003a) han llamado a esta formación y a las sabanas circundantes, como la ecoregión del Cerrado paceño.

Bosques bajos de filos de cerro

Es un tipo de vegetación que se restringe a áreas con suelos superficiales rocosos de algunos filos de cerro, mayormente sobre pendientes escarpadas y probablemente afectados por fuegos naturales o antropogénicos, donde en altitudes aproximadamente mayores a 600 m se pueden encontrar especies típicas de bosques húmedos yungueños. Se tienen pocos datos de este tipo de vegetación aparentemente heterogénea. Foster (1991) menciona diferencias florísticas debidas a la altitud y tipo de roca en el sector de Alto Madidi, citando a especies de *Clusia*, *Calyptanthus* y Myrtaceae para zonas húmedas alcanzadas por las nubes; en sitios secos y bajos se presentan *Rinorea* spp y rutáceas como *Erytrochiton*, *Galipea* y *Esenbeckia*; mientras que sobre sustratos cuarcíticos ocurren especies de *Graffenrieda*, *Freziera*, *Styrax* y *Maprounea*.

En un filo de cerro de arenisca rojiza próximo a la localidad de Rurrenabaque observamos la presencia de una arboleda baja de cerrado con *Qualea multiflora*, *Warszewiczia coccinea*, *Pseudobombax longiflorum* y *Roupala montana* entre otras, a aproximadamente 400 m. de altitud (Fig. 1C), muy distinto de lo reportado

por Foster (1991) para el Alto Madidi. Esta diferencia puede ser atribuible a la menor precipitación y altitud en este sector, además de la naturaleza del sustrato.

Bosques ribereños

Se localizan en las terrazas aluviales recientes, caracterizándose por la presencia y abundancia de *Cecropia membranacea*, *C. concolor* y *Ochroma pyramidale*, además de *Inga nobilis*, *I. ruiziana*, *Pleurothyrium poeppigii* y *Erythrina poeppigiana* en el dosel (Fig. 1F). En el sotobosque es frecuente la presencia de *Acalypha* spp y *Urera* spp, siendo comunes también trepadoras herbáceas. En estados de sucesión mas avanzados se puede encontrar a *Ficus insipida* en el dosel.

Vegetación Amazónica no boscosa

Aquí se destacan cuatro unidades que se describen a continuación:

Vegetación ribereña sucesional

La vegetación ribereña pionera amazónica de la región se ordena siguiendo prácticamente el mismo patrón que se repite en la mayor parte de los ríos de aguas blancas del Subandino, Preandino y zonas de contacto en las llanuras aluviales. Las unidades diferenciadas siguiendo el orden sucesional son las siguientes:

Cañuelares y herbazales pioneros

Vegetación herbácea dominada por gramíneas de porte mediano localmente llamadas "cañuelas", como *Hymenachne amplexicaulis* e *H. donaciiifolia*, acompañados por dicotiledóneas como *Polygonum* spp., que colonizan márgenes de ríos con sedimentos areno-limosos.

Arbustales y matorrales ribereños

En playas con sustratos areno-limosos, se encuentran dominados por *Tessaria integrifolia* y *Baccharis salicifolia*, a las que se añade de forma dispersa *Salix humboldtiana*. En cambio en bordes de ríos con sustratos de piedras y cantos rodados la especie dominante es *Calliandra angustifolia* (Fig. 1D), con una etapa más temprana o pionera caracterizada por el subarbusto *Adenaria floribunda*. Además se observa ocasionalmente otra comunidad riparia conformada por *Alchornea castaneifolia*.

Cañaverales ribereños

Compuestos por la caña *Gynerium sagittatum* (Fig. 1E), que suele formar una faja entre los arbustales y los bosques ribereños.

Arbustales de bambú

Colonias de bambú (*Guadua* spp.) de hasta 8–10 m de altura se observan con cierta frecuencia en terrazas elevadas, a veces mezcladas con bosques secundarios y no parecen formar parte de la sucesión "normal" de la vegetación ribereña. Su presencia puede estar asociada a eventos de grandes e intempestivas crecidas de los ríos que producen claros en el bosque ribereño, o a actividades humanas (Foster 1991).

Sabanas

En esta región están representadas cuatro tipos de sabanas que se describen a continuación.

Sabanas de serranías

Existen complejos de sabanas y matorrales bien drenados restringidos a las cimas de algunas serranías hasta aproximadamente los 1.200–1.300 m. Su presencia en estas situaciones probablemente se deba a la combinación de factores como escasa profundidad de los suelos por la elevada

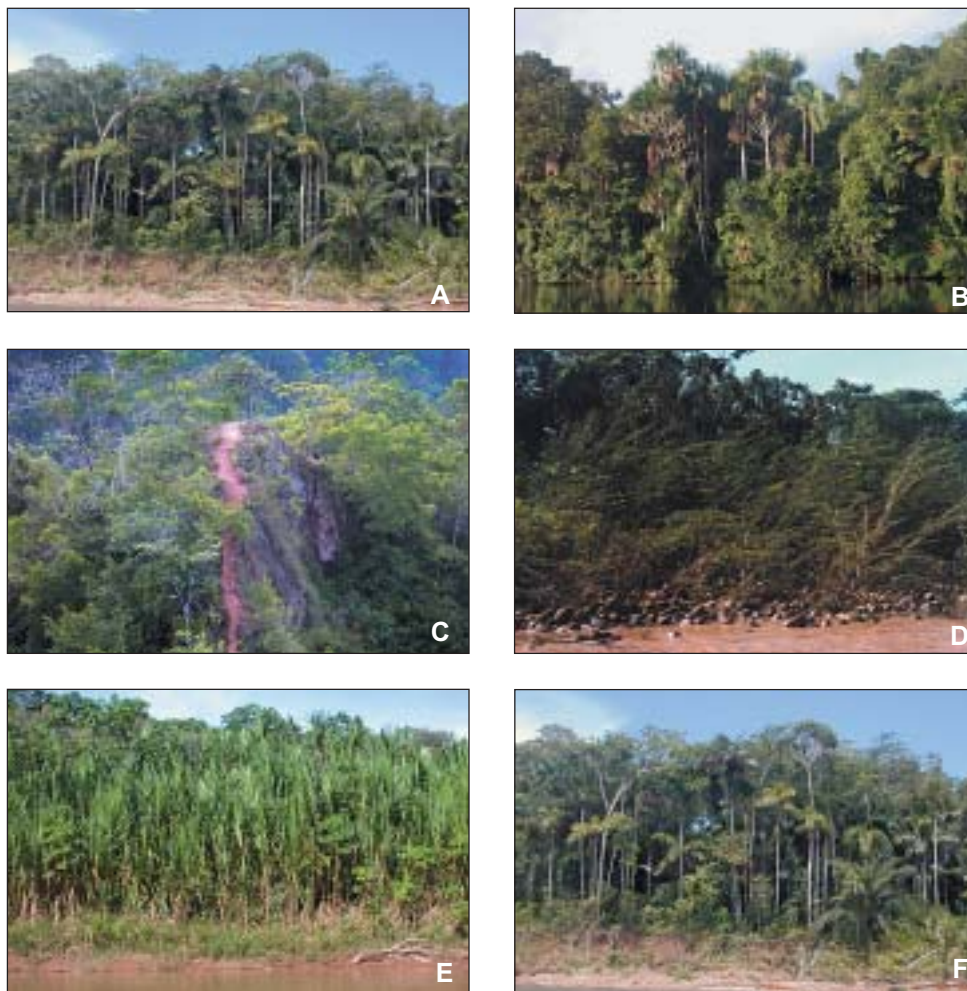


Fig. 1: A: Bosque amazonico preandino, río Hondo; B: Palmar de pantano con *Mauritia flexuosa*, laguna Chalalán; C: Bosque de filo de cerro, Rurrenabaque; D: Arbustada riparia pionera con *Calliandra angustifolia*, río Hondo; E: Cañaveral ribereño pionero de *Gynerium sagittatum*, río Hondo; F: Bosque ribereño pionero con *Cecropia membranacea*, río Hondo.

pendiente (sabanas edafoxerofíticas), elevada precipitación y ocurrencia de fuegos naturales y/o inducidos por el hombre. Este tipo de vegetación, fue observado en la cima de la serranía de Toregua, entre los 900 a 1.100 m, donde predominan elementos de tierras bajas, algunos de los cuales son compartidos con las sabanas montanas de Apolo como *Miconia albicans* y *Chamaecrista desvauxii*, pudiéndose encontrar ocasionalmente algunos elementos andinos como *Cavendishia bracteata* y *Puya* sp. La estructura dominante en esta localidad es un matorral de aproximadamente 1.5 m de altura, dominado por *Dicranopteris flexuosa* junto con *Microlicia* sp, *Sebastiania hispida* y *Macairea pachyphylla* (Fig. 2A). De esta matriz sobresalen arbolitos de *Clusia* sp y *Byrsonima* sp. En las zonas culminantes el matorral es gradualmente reemplazado por un pajonal ralo con especies como *Thrasya* sp. y *Axonopus canescens*.

Sabanas de llanura

Las mayores extensiones de este tipo de sabanas en la región corresponden a las pampas de Ixiamas en el noreste, las sabanas en torno a la población de Reyes al sureste y las pampas de Heath al norte, que constituyen en conjunto el extremo occidental del gran núcleo de las sabanas inundadas del Beni. Estas sabanas se encuentran en las llanuras de inundación de los ríos Undumo, Madidi, Heath y Beni, donde forman complejos de vegetación junto con bosques bajos bien drenados, bosques estacionalmente inundados, bosques ribereños o de galería, palmares de pantano y vegetación acuática herbácea y subarborescente. Por ser los mejores sitios para la ganadería su mantenimiento y formación se puede asociar en algunos casos a esta actividad, sin embargo, pampas como las del Heath se encuentran en estado prístino y representan una prioridad de estudio considerando además la escasa prospección botánica en este sector (Parker & Bailey 1991).

En general, los estudios en las sabanas de la región son escasos, apenas se cuentan con referencias generales y listas parciales de especies como las de Parker & Bailey (1991). La única localidad que cuenta con estudios detallados es Luisita en la estancia El Dorado, situada en la llanura de inundación del río Beni. Las descripciones presentadas a continuación son un extracto del reporte preliminar de Haase & Beck (1989) para este sector, complementada con aportes propios basados en datos de las colecciones efectuadas en las pampas del Heath incluidos en la base de datos Tropicos VAST, a partir de los cuales se pueden inferir similitudes florísticas con diferencias probablemente debidas a las distintas historias de uso. Las comunidades vegetales de sabana se diferencian dependiendo de la presencia o ausencia de inundación, del periodo de inundación a que se encuentran sometidas, del tipo de sustrato, el tipo de aguas (blancas o negras), y de la dinámica de uso referida al pastoreo y quemas (Navarro & Gutierrez 1995). De manera general se las puede separar en dos grandes grupos:

Sabanas bien drenadas

Las sabanas bien drenadas o “de altura” se distribuyen a manera de mosaico sobre diques y promontorios elevados, en los que son frecuentes pastos como *Trachypogon plumosus*, *Leptocoryphium lanatum*, *Paspalum lineare*, *Thrasya petrosa* y *Mesosetum penicillatum*, además de arbolitos y arbustos resistentes al fuego como *Curatella americana*, *Tabebuia ochracea*, *Vernonia* y *Miconia*. En las pampas del Heath se encuentran además los pastos *Axonopus* sp. y *Elionurus muticus*.

Sabanas inundadas

Se hallan representadas por distintas comunidades herbáceas que permanecen inundadas durante periodos variables. Se distinguen dos tipos principales de sabanas

inundadas, localmente llamadas “bajíos”: los de aguas blancas y los de aguas negras. Los bajíos de aguas blancas tienen como dominantes a *Rhynchospora trispicata*, *R. viridilutea*, *Otachyrium versicolor*, *Paspalum virgatum* y *Andropogon bicornis*; son comunes además las leguminosas *Mimosa debilis* y *Aeschynomene pratensis* var. *caribaea*. En las sabanas del Heath existen comunidades análogas dominadas por ciperáceas con presencia de *Eriocaulon* spp., *Syngonanthus caulescens* y *Xyris* spp. Mientras que los bajíos de aguas negras, con *Paratheria prostrata* como dominante, junto con *Eleocharis minima* y *Luziola* cf. *peruviana* ocupan los sitios que permanecen inundados por más tiempo; *Andropogon lateralis* y *Tibouchina spruceana* forman una comunidad que puede alcanzar hasta dos metros de altura en áreas inundadas por periodos más cortos.

Vegetación acuática

En los cuerpos de agua del piedemonte no se han reportado comunidades de vegetación acuática herbácea. Para la llanura en las pampas de Luisita se reportan comunidades de plantas flotantes (pleustófitas) con *Eichhornia azurea*; comunidades de gramíneas o “cañuelas” ribereñas con *Hymenachne amplexicaulis*, *H. donacifolia* y *Paspalum repens*; además, comunidades con *Thalia geniculata*, *Leersia hexandra*, *Oryza latifolia*, *Mayaca fluviatilis*, *Echinodorus grisebachii*, *Pontederia subovata*, *Marsilea* sp., *Nymphaea humboldtiana* y *Sagittaria latifolia*, en su mayor parte especies de aguas pobres en nutrientes u oligotróficas, lo que demuestra la poca antropización de estas sabanas (Haase & Beck 1989).

Vegetación saxícola

Es la que se desarrolla sobre sustratos rocosos, ya sea en concavidades o grietas donde se forma algo de suelo de manera incipiente, o directamente sobre la roca. En las tierras bajas se observan pequeñas manchas, más notorias a

lo largo de las orillas de ríos, en paredes rocosas, bloques rocosos o en taludes pedregosos.

Grupos de plantas característicos de estas situaciones son bromeliáceas y helechos. Entre las bromeliáceas son frecuentes *Fosterella* spp. y *Pitcairnia lanuginosa*, además de *Tillandsia* spp. en situaciones de mayor exposición. Son hábitats aislados que reúnen condiciones para procesos de especiación (Kruckeberg 1986), siendo en consecuencia sitios potenciales para encontrar especies nuevas y endémicas. Por ejemplo, en los últimos años nueve especies de *Fosterella* endémicas, coleccionadas en hábitats rocosos, han sido descritas para Bolivia (Ibisch et al. 1999, Ibisch et al. 2002).

Vegetación Andina Boscosa

La vegetación andina ocupa un amplio rango altitudinal y climático, en la región existen extensas zonas de confrontación con la vegetación amazónica de tierras bajas siendo a veces difícil separar formaciones de ambas regiones biogeográficas. Navarro (2002) menciona que el cambio entre los bosques amazónicos y los andino-yungueños se da aproximadamente a 1.200 m en las serranías más exteriores (p. ej. Pílon Lajas), mientras que en cadenas algo más internas, ocurre casi a unos 1.400 m. Aunque al interior de la región Andina se pueden encontrar bosques incluso desde los 800–900 m como en el valle seco del Tuichi, los cuales representarían relictos de vegetación de otras regiones biogeográficas que han quedado aisladas debido a fluctuaciones climáticas pasadas. Siguiendo el orden de los pisos ecológicos de mayor a menor altitud, tenemos los siguientes 12 tipos de bosques:

Bosques puneños pluviestacionales subhúmedo- húmedos

La vegetación potencial para el sector del Altiplano norteño en torno a la cuenca del Titicaca y laderas occidentales de la Cordillera

Real en el rango altitudinal de 3.400–4.000 m son bosquecillos de *Polylepis besseri* subsp. *incarum*. En la actualidad se encuentran prácticamente extintos, convertidos en pajonales antropogénicos, dada la tradición histórica de uso del Altiplano, quedando como testimonio apenas algunos arbolillos o rodales dispersos cuya presencia esta asociada al cuidado humano en la mayoría de los casos (Kessler & Driesch 1993, Navarro 2002).

Bosques yungueños de la ceja de monte

La ceja de monte inferior entre los 3.000 a 3.700 m está representada por bosques bajos, subúmedos a húmedos, dominados por especies con troncos retorcidos y hojas esclerófilas que marcan el límite de la vegetación boscosa hacia las laderas orientales de la cordillera de Apolobamba, en los que es notoria la abundancia de especies epífitas, especialmente de briófitos, que cubren las ramas y troncos de los árboles (Fig. 2B).

En una localidad evaluada al norte de Pelechuco entre los 3.200–3.500 m de altitud, este bosque tiene como familias dominantes en orden de importancia a Cunnoniaceae, Melastomataceae y Clethraceae; las especies dominantes son *Weinmannia fagaroides*, *Clethra cuneata* y *Miconia theaezans*, seguidas por *Myrsine dependens* y *Miconia* spp. (ver capítulo sobre bosques de ceja de monte de Araujo *et al.* en este número); otros elementos característicos encontrados aquí son *Polylepis sericea*, *Brunellia rhoides*, *Desfontainia obovata*, *Vallea stipularis*, *Saracha punctata*, *Ilex* spp. y *Oreopanax rusbyi*. Navarro (2002) menciona a *Polylepis racemosa* subsp. *triacontandra* como especie característica de este bosque en la región de Charazani en un área pluviestacional, donde ha sido reemplazado por cultivos, pajonales y matorrales con *Mutisia acuminata* var. *hirsuta*, *Schinus andinus*, *Salvia haenkei*, *Trichocereus lageniformis*, *Corryocactus melanotrichus*, *Clinopodium vanum* y *Colletia spinosissima*.

Kessler & Driesch (1993) indican también la existencia de rodales de *Polylepis racemosa* subsp. *triacontandra* al noroeste de Pelechuco. Beck *et al.* (2003) reportan además la presencia de *Buddleja montana*, *Escallonia myrtilloides*, *Sambucus peruviana* y *Gaultheria* spp. en localidades próximas.

En la ceja de monte superior pluvial por encima de los 3.700 hasta 4.200 m, en el sector de Keara y Puina se pueden encontrar fragmentos de bosques dominados por *Polylepis peppei* y *Gynoxis asterotrichia* rodeados por pajonales antropogénicos.

En la RDM es uno de los tipos de bosque más afectado por actividades humanas, quedando reducidos a manchas en situaciones protegidas. Su destrucción ha dado lugar a formaciones de pajonales y matorrales conocidos en Bolivia como páramo yungueño, por compartir elementos florísticos montanos de distribución amplia con el páramo verdadero de las zonas montañosas pluviales húmedas a hiperhúmedas de Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú.

Según el mapa de vegetación del biocorredor Amboró–Madidi de Navarro *et al.* (2004), la totalidad del piso de ceja de monte en la RDM (al N del valle de Consata), es pluviestacional. Sin embargo, analizando la composición florística de estos bosques al noreste de Pelechuco (Araujo *et al.* en este número), así como el mapa de vegetación y de meses áridos de Müller *et al.* (2002), los bosques de ceja de monte en la franja al E Pelechuco corresponden a una combinación florística pluvial (G. Navarro com. pers. 2005).

Bosque yungueño montano pluvial

Bosque característico del piso montano inferior con bioclima pluvial que se desarrolla en laderas húmedas entre los 1.900–2.100 hasta 2.300–2.400 m. (Fig. 2C). Se evaluó en el sector de Chiriuno 30 km al E de Apolo, donde presenta estructura de bosque bajo, con dosel entre 6–8 m y emergentes de 12–15 m. La

diversidad del componente leñoso es media (promedio de 51 spp./0,1 ha), siendo Melastomataceae, Lauraceae y Rubiaceae las familias más diversas. Las especies dominantes son *Alchornea triplinervia* var. *boliviana*, *Ilex* sp., *Clusia multiflora*, *Myrsine coriacea* y *Nectandra cuspidata*; otros elementos característicos son *Hieronyma moritziana*, *Nectandra membranacea*, *N. laurel*, *Miconia brittonii*, *Podocarpus oleifolius*, *Richeria grandis*, *Ruagea* spp., *Tapirira guianensis* subsp. *subandina*, *Psychotria bangii*, *Cavendishia bracteata* y *Chusquea* sp., las dos últimas son indicadoras de alteraciones, probablemente deslizamientos de tierra; en el sotobosque es frecuente la bromeliácea *Guzmania marantoidea*. En el borde del bosque se puede encontrar un arbustal preforestal con *Morella pubescens*, *Chusquea* sp. y *Asteraceae* spp.; y en la transición hacia las sabanas tiene lugar un matorral dominado por el helecho pirófito, *Pteridium arachnoideum*. En Bascope & Jørgensen (presente número) se presenta mayor información sobre el componente leñoso de este bosque.

Bosque yungueño montano pluvial de filos de cerro

Bosque de cimas de cerro con suelos poco profundos, evaluado en las proximidades del arroyo Chiriuno, aproximadamente a 40 km al NE de Apolo sobre los 2.400 m, donde tiene un dosel bajo de apenas 4 m (Fig. 2D). La diversidad es baja, con 26 especies en 0.1 ha. La especie dominante en la localidad inventariada es claramente *Clusia* cf. *multiflora*, seguida de *Ilex goudotii*, *Ternstroemia subserrata*, *Myrsine coriacea* y *Weinmannia ovata*. En los claros es notoria la abundancia de una especie delgada de *Chusquea*, la gramínea trepadora *Arthrostyidium ecuadorensis* y el helecho *Blechnum schomburgkii*. En claros encharcados de este ambiente se coleccionó *Xyris confusa*, nuevo registro para Bolivia, anteriormente conocido sólo de las montañas del Perú.

Bosque yungueño montano pluvial estacional

Este tipo de bosque no fue evaluado por nosotros y cuenta con escasas referencias bibliográficas para la RDM. Navarro (2002), menciona la presencia de especies características como *Clethra cuneata*, *Weinmannia fagaroides*, *W. crassifolia*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Ceroxylon parvifrons* y *Escallonia resinosa* entre otros, situado en el piso montano estacional entre los 1.900–2.900 m, en las cuencas altas de los ríos Consata, Camata y Tuichi, en la actualidad reducido a fragmentos en situaciones poco accesibles.

Bosque yungueño subandino superior pluvial

Bosques o bosques-palmares que tienen lugar en áreas con climas pluviales del piso ecológico Subandino superior, entre 1.200–1.400 hasta 1.900–2.100 m. Se caracterizan por la presencia de la palma *Dictyocaryum lamarckianum* que confiere la fisionomía particular a esta formación (Fig. 2E). Se evaluó en Mamacona, una localidad situada 40 km al NE de Apolo. Las familias más diversas en esta localidad son Melastomataceae, Rubiaceae, Lauraceae, Moraceae y Myrtaceae. Las especies dominantes son *Dictyocaryum lamarckianum*, *Protium altsonii*, *Alchornea glandulosa*, *Cyathea caracasana* y *Psychotria tinctoria*; otras especies características son *Podocarpus oleifolius* y la palma *Euterpe luminosa*, primer reporte de la especie para Bolivia (Moraes 2004). La diversidad es media, con un promedio de 61 especies en 0.1 ha. A estas altitudes, la influencia de la flora amazónica todavía es considerable, con especies como *Pourouma minor*, *Hieronyma alchorneoides*, *Pseudolmedia laevis* y *Virola sebifera*, entre otras. Una característica notoria que diferencia este tipo de bosque de los amazónicos es la escasez de trepadoras leñosas, las pocas especies presentes como *Dalbergia* cf. *tomentosa*, *Mutisia lanata* y *Cissus trianae* son típicas de

bosques andinos húmedos. Otras localidades donde observamos este tipo de bosque son las serranías altas entre las localidades Correo y Quita Calzón en Apolobamba y entre Pata y Santa Cruz del Valle Ameno en Madidi. Cabrera (en este número), detalla información sobre el componente leñoso de este bosque en la localidad de Mamacona.

Bosque yungueño subandino inferior pluvial

Bosque alto húmedo que se instala en el piso subandino inferior pluvial por debajo de los 1.200–1.400 m. Fisionómicamente se caracteriza por la abundancia de la palma *Oenocarpus bataua* (Fig. 2F). En este bosque hay una mezcla de elementos amazónicos y andinos con cierta predominancia de los primeros, representando la transición hacia la Amazonía. Es la formación boscosa andina con mayor cobertura en la región pero cuenta con pocas evaluaciones cuantitativas. En una parcela de 0.1 ha. evaluada en Paujeyuyo (ANMI Apolobamba) registramos 54 especies y 23 familias de individuos con $dap \geq 2.5$ cm, siendo las familias más abundantes Melastomataceae, Rubiaceae, Arecaceae, Moraceae y Cyatheaceae; las especies más abundantes Rubiaceae sp., *Miconia* spp., *Oenocarpus bataua* y *Cyathea caracasana*; presentándose también *Podocarpus oleifolius*, *Vochysia boliviana*, *Ilex vismiifolia*, *Eschweilera coriacea* y *Matayba steinbachii*; las familias más diversas son Melastomataceae, Lauraceae, Myrtaceae y Arecaceae. Entre los elementos típicamente amazónicos presentes en estos bosques destacan *Hevea brasiliensis*, *Caryocar microcarpum*, *Balizia pedicellaris* y *Parkia nitida*.

Bosque yungueño subandino superior pluvial húmedo

Bosque caracterizado por el Nogal (*Juglans boliviana*) que se sitúa en el piso subandino

superior en áreas con bioclima puvial húmedo, en el rango altitudinal de 1.100–1.200 hasta 1.900–2.100 m. Es el bosque más afectado por actividades humanas en el sector de Apolo y alrededores donde ha quedado reducido a pequeñas islas en las quebradas, rodeados por una matriz predominantemente sabanera (Navarro 2002). Considerando las colecciones efectuadas en los relictos al este de Apolo podemos mencionar a las siguientes especies como características de esta formación: *Alchornea pearcei*, *Allophylus floribundus*, *Dendropanax arboreus*, *Ceiba boliviana*, *Buchenavia oxycarpa*, *Cedrela odorata*, *Cyathea delgadii*, *Erythrina falcata*, *Hieronyma moritziana*, *Machaerium pilosum*, *Saurauia spectabilis*, *Mauria heterophylla*, *Matayba boliviana*, *Myrcia fallax*, *M. mollis*, *Ouratea angulata*, *Rollinia williamsii*, *Siphoneugena* cf. *occidentalis* y *Vochysia mapirensis*.

Bosque yungueño subandino superior pluvial subhúmedo

Bosques semidecíduos situados en el piso Subandino superior con clima pluvial subhúmedo entre los 1.100–1.200 a 1.800 m de altitud (Fig. 3A), prácticamente en el mismo piso y bioclima que el anterior, del que se diferencia por ocupar áreas con ombroclima subhúmedo. Contiene mayoritariamente elementos de los bosques semidecíduos del arco pleistocénico como *Amburana cearensis*, *Astronium urundeuva*, *Anadenanthera colubrina*, *Caesalpinia floribunda*, *Capparis coimbrana*, *Casearia gossypiosperma*, *Luehea tomentella*, *Maclura tinctoria*, *Myrocarpus frondosus*, *Sweetia fruticosa*, *Pachystroma longifolium* y *Copaifera reticulata*; se añaden ocasionalmente especies yungueñas como *Cinchona calisaya*, *Juglans boliviana* y *Hedyosmum angustifolium* entre las más frecuentes. Ejemplos de esta formación en la RDM se encuentran en los valles pluviales subhúmedos del Tuichi y Camata.

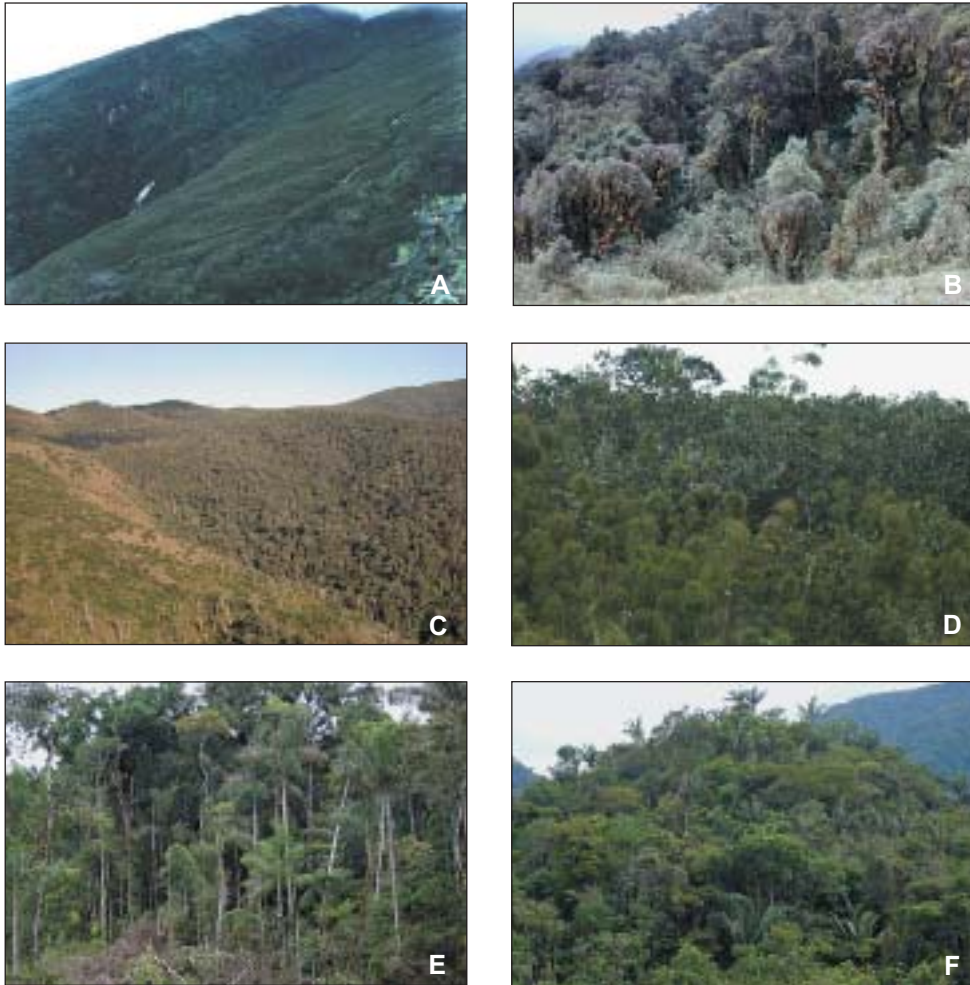


Fig. 2: A: Matorral de fillos de cerro, serranía Toregua; B: Bosque yungueño de ceja de monte, Tambo Quemado; C: Bosque yungueño montano pluvial, Chiriuno; D: Bosque yungueño montano pluvial de fillos de cerro con *Clusia* y *Chusquea*, Chiriuno; E: Bosque subandino superior pluvial con *Dictyocaryum lamarckianum*, Piedra Blanca; F: Bosque yungueño subandino inferior pluvial con *Oenocarpus bataua*, Paujeyuyo.

Bosque yungueño subandino inferior pluviestacional subhúmedo

Bosques semidecuidos del piso Subandino subhúmedo inferior y preandino, por debajo de los 1.000 m de altitud, compuestos por una mezcla de especies de bosques semidecuidos y especies de los bosques amazónicos. Elementos característicos de esta formación son: *Acacia polyphylla*, *Cavanillesia umbellata*, *Cupania cinerea*, *Aspidosperma cylindrocarpon*, *Bougainvillea modesta*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Caesalpinia pluviosa*, *Anadenanthera colubrina*, *Eritrochyton fallax* y la especie endémica *Pouteria longifolia*. En afloramientos rocosos se puede encontrar a *Kielmeyera paniculata* endemismo notable del sector y especies como *Ximenia americana*, *Manihot anomala* y *Cereus* sp. La zona núcleo de esta formación en la RDM corresponde al sector en torno a la población de Guanay y los ríos Mapiri y Kaka.

Bosque yungueño subandino xérico

Bosques bajos deciduos situados en el piso Subandino por debajo de los 1.200–1.300 m, en valles con clima xérico. En la RDM se restringen al valle del Tuichi. Florísticamente es bastante similar al bosque subandino pluviestacional subhúmedo con el cual comparte especies, pero se diferencia por la presencia de cactáceas endémicas de estos valles como *Cleistocactus* spp., *Pereskia weberiana* y *Samaipaticereus inquisivensis* (Navarro 2002), además de arbolitos y arbustos como *Trichilia catigua*, *Capparis polyantha*, *Erythrina amazonica* y *Amyris* sp. Las evaluaciones realizadas por nosotros en el valle del Tuichi muestran un predominio de las familias Fabaceae, Meliaceae y Ulmaceae (Fuentes *et al.* 2004), hecho que difiere con otros bosques secos emparentados florística y estructuralmente como los de la Chiquitanía, en los que las familias dominantes suelen ser Fabaceae, Apocynaceae y Bignoniaceae (Killeen *et al.*

1998). Las especies dominantes son *Phyllostylon rhamnoides*, *Anadenanthera colubrina*, *Trichilia catigua*, *T. elegans* y *Capparis coimbrana*; las familias más diversas son Fabaceae, Bignoniaceae y Malpighiaceae (Fuentes *et al.* 2004). Hacia los fondos de valle son frecuentes *Gallesia integrifolia*, *Chrysophyllum gonocarpum* y *Acacia loretensis*; mientras que sobre suelos rocosos poco profundos es característica la presencia y abundancia del arbusto *Calliandra chulumania* y bromeliáceas como *Fosterella* spp. en el sotobosque.

Chaparrales yungueños subandinos pluviestacionales (Cerrado subandino)

En la región andina de la zona de estudio existen bosques bajos sobre suelos pobres en áreas intensamente degradadas por las actividades humanas donde comparten el paisaje con sabanas como en las pampas de Apolo y el valle del Machariapo (Foster 1991). Sin embargo, no todos corresponden a bosques del Cerrado, los cuales se desarrollan mejor en áreas con bioclima pluviestacional subhúmedo del piso Subandino por debajo de los 1.300 m de altitud en los que la vegetación potencial corresponde a bosques semidecuidos. Por tanto, la mitad sur de las sabanas de Apolo no representan restos de Cerrado como supone Foster (1991), porque en esta área la vegetación potencial son bosques subandinos pluviales (Navarro 2002). Extensiones considerables de chaparrales subandinos estacionales se encuentran entre las poblaciones de Pata y Virgen del Rosario, en laderas que dan al valle seco del río Tuichi (Fig. 3B). Aquí los ecosistemas han sufrido una fuerte presión desde antaño, ya que Pata es una de las poblaciones más antiguas de la región y los chaparrales presentes son etapas de sustitución del bosque semidecuido que se desarrollan prácticamente sobre la roca madre. Como es de esperarse, la diversidad en los chaparrales de esta localidad es muy

baja con un promedio de apenas 13 especies en 0.1 ha.; las especies dominantes son *Vochysia mapirensis*, *Qualea grandiflora*, *Plathymenia reticulata*, *Maprounea guianensis* y *Byrsonima crassifolia*, que son frecuentes en el Cerrado de tierras bajas; en el sotobosque son frecuentes *Miconia* spp., *Eugenia* spp., *Palicourea rigida* y *Ananas ananassoides*; a estos se añaden especies andino-yungueñas como *Cinchona calisaya*, *Persea buchtienii* y *Tersntroemia asymmetrica*.

Vegetación Andina no boscosa

Finalmente en este grupo se tiene a seis unidades que son detalladas respectivamente.

Vegetación andina ribereña

Desconocemos las causas de la aparente falta de vegetación ribereña en los pisos prepuneño, montano y de ceja de monte en la región de estudio, para los que apenas se menciona la presencia de un matorral ribereño de *Kaunia longipetiolata* donde ocasionalmente se encuentra *Alnus acuminata* (Seibert 1993), especie que en otras áreas yungueñas llega a formar los característicos bosques ribereños de aliso. Probablemente estos bosques hayan sido talados en el pasado, pero no descartamos la posibilidad de encontrarlos en áreas remotas poco accesibles. En estos pisos de vegetación es más frecuente encontrar pajonales ribereños dominados por *Cortaderia jubata*. En el piso subandino inferior se pueden encontrar cañaverales de *Gynerium sagittatum*, arbustales de *Tessaria integrifolia* y arbustales de *Guadua* sp. que también se encuentran en las tierras bajas amazónicas, además de bosques ribereños dominados por especies de *Cecropia*, *Ficus*, *Inga*, *Croton* y *Piper*.

Vegetación del piso subnival

El piso subnival comprende desde los 4.600–4.700 m hasta los 5.200 m de altitud, la

vegetación presente en este piso es rala y a mayores altitudes ya no crecen plantas vasculares (Beck & García 1991). En suelos poco o no geliturbados se pueden encontrar céspedes de *Deyeuxia minima* o *D. curoula* acompañados por *Azorella diapensoides*, *Nototriche azorella* y *Werneria pectinata*, que se constituiría en la vegetación potencial con mayor cobertura en este piso (Seibert 1993). En sitios geliturbados son frecuentes *Werneria ciliolata*, *Senecio algens*, *S. puchii*, *Chaetanthera boliviensis* y *Valeriana nivalis* (Navarro, 2002). En áreas permanentemente encharcadas es posible encontrar bofedales con *Werneria marcida* y *Distichia filamentosa* (Seibert 1993).

Vegetación altoandina

Las formaciones de pajonales altoandinos de la RDM localizados en la Cordillera de Apolobamba forman parte de la llamada Puna semihúmeda y húmeda. Se sitúan por encima de los 3.900–4.000 m, altitudes donde las condiciones ambientales no permiten el desarrollo de vegetación leñosa. Frecuentemente la especie dominante en los pajonales altoandinos poco o nada intervenidos sobre suelos bien drenados es *Festuca dolichophylla*, acompañada por otras gramíneas de los géneros *Deyeuxia*, *Stipa* y *Poa* (Fig. 3C), además de almohadillas del género *Azorella*, restringiéndose en la actualidad a laderas poco accesibles protegidas de la influencia humana (Seibert 1993, Navarro 2002). Los pajonales altos, por efecto de pastoreo y quemadas se transforman en praderas de baja talla, dominadas por *Aciachne acicularis* (Fig. 3D) y acompañadas por especies como *Gentiana sedifolia* y *Oreithales integrifolia*. Es la etapa más extendida en este piso de vegetación en la RDM, que por mal manejo pueden degenerar en pajonales ralos donde se incrementa la frecuencia de especies poco palatables (Seibert 1993).

Hacia las depresiones topográficas se presentan los característicos bofedales



Fig. 3: A: Bosque subandino pluviestacional subhúmedo, río Charazani; B: Cerrado subandino, Virgen del Rosario; C: Pajonal altoandino, Pacobamba; D: Pradera altoandina; Pacobamba; E: Sabana subandina, E de Apolo; F: farallon con vegetación saxícola, E de Apolo.

altoandinos permanentemente encharcados constituidos por cojines densos y compactos de *Distichia muscoides* o *Plantago* spp.; bordeando estos bofedales o en situaciones de encharcamiento temporal se pueden encontrar pajonales higrofiticos dominados por *Festuca humilior* y *F. rigescens* acompañados por especies de claras preferencias higrofiticas como *Eleocharis* spp., *Hypochaeris taraxacoides*, *Juncus* spp.; por uso ganadero se añaden además *Lachemilla pinnata* y *Trifolium amabile* (Navarro 2002).

Sabanas subandinas y montanas

En los pisos subandino (500–800 a 1.800–2.000 m) y montano (1.800–2.000 a 2.000–3.100 m) la vegetación potencial corresponde a bosques y la casi totalidad de sabanas presentes en la región son de origen antropogénico (Müller *et al.* 2002, Navarro *et al.* 2002). Las mayores extensiones de sabanas en estos pisos se encuentran en áreas con poblaciones antiguas y con mayor densidad de población como Apolo, el valle del río Camata y las faldas de la cordillera de Apolobamba, donde las quemadas excesivas y sobrepastoreo están causando serios problemas en la productividad de los ecosistemas.

Sabanas de este tipo fueron evaluadas al este de Apolo entre los 1.700 y 2.200 m de altitud (Fig. 3E), intercaladas en sectores con relictos de bosques y vegetación secundaria asociada. Esta zona ofrece condiciones para estudiar su estructura y composición en distintos rangos altitudinales, climas (estacional al N, pluvial al S) y tipos e intensidad de usos (p.e. fuegos, ganadería). Entre las especies más comunes tenemos a *Axonopus canescens*, *Thrasya* cf. *thrasyoides*, *Bulbostylis rugosa*, *Rhynchospora holoschoenoides*, *Baccharis aphylla*, *Polygala leptocaulis*, *Hypericum andinum* y *Xyris* cf. *lacerata* (Miranda *et al.* en prep.). En sitios rocosos con poco suelo es frecuente la presencia de *Puya pearcei*, *Epidendrum secundum* y *Oncidium* sp. En áreas sometidas con más frecuencia a los

fuegos domina *Bulbostylis paradoxa*, especie pirófila poco palatable para el ganado. Por último, hacia el contacto con los bosques donde el suelo conserva parcialmente capas de materia orgánica, se presentan además subarbustos o matas del helecho *Pteridium arachnoideum*, *Bejaria aestuans*, *Cavendishia bracteata* y *Microlicia* sp. La mayor parte de las especies presentes en estas sabanas son de distribución amplia en el Neotrópico pero tienen su óptimo en relieves rocosos, existiendo también especies típicas de bosques montanos, especialmente entre las dicotiledóneas subarbutivas, algunas especies de Cerrado y endemismos como *Hemipogon andinum*, *Ilex boliviana* y *Puya pearcei*. *Axonopus flabelliformis* es una gramínea no registrada por Renvoize (1999) en el tratamiento de gramíneas de Bolivia y *Cuphea nivea* S.A. Graham (Lythraceae) coleccionada en estas sabanas es nueva para la ciencia (Graham 2004).

En algunos sectores de estas sabanas, se pueden observar matorrales y arbustales secundarios dominados por *Miconia albicans*, *Alchornea triplinervia*, *Myrsine umbellata* y varias especies de Asteraceae. Apenas el sector noreste de las sabanas de Apolo cuenta con evaluaciones cuantitativas y colecciones intensivas, siendo necesarios más estudios de este tipo en otros sectores como la parte sur que fisiológicamente se diferencia por la frecuencia de *Schefflera morototoni* en el componente leñoso y ecológicamente por la menor altitud y mayores precipitaciones.

Vegetación saxícola

Existen diferentes tipos de vegetación saxícola dependiendo de las condiciones microclimáticas locales y del piso altitudinal en que se encuentran. En los pisos puneño y montano Seibert (1993) menciona comunidades de epífitas xerófilas en farallones rocosos con *Tillandsia sphaerocephala* y *T. usneoides* para el valle seco de Charazani entre los 2.700–3.400 m y en laderas con bloques rocosos cita a *Puya ferruginea* y *Trichocereus peruvianus*. A partir de nuestras observaciones,

podemos mencionar también a *Notholaena nivea*, *Cheilanthes pruinata*, *Ephedra rupestris*, *Echinopsis maximiliana* y *Peperomia galioides* para los farallones rocosos. Por su parte, observamos además una comunidad de farallones dominada por *Tillandsia rubella*, especie de hojas colectoras con *T. usneoides*, y *Elaphoglossum* sp. en un sector más húmedo del piso de ceja de monte en la parte occidental del valle de Camata. En el piso subandino, especialmente en áreas con clima estacional, es posible encontrar comunidades de paredones rocosos conformadas por bromeliáceas de gran porte como *Tillandsia australis* y *T. samaipatana* (Fig. 3F); en laderas pedregosas son frecuentes comunidades con *Puya* spp. y orquídeas de los géneros *Epidendrum* y *Oncidium*.

Vegetación acuática

La mayor parte de la zona andina en la RDM no ofrece las condiciones para la formación de cuerpos de agua lénticos, a excepción de las planicies altoandinas. Esto se refleja en las escasas referencias bibliográficas sobre vegetación acuática en el área de estudio. Seibert (1993) cita para el piso altoandino en la región de Ulla-Ulla, además de los bofedales descritos anteriormente en la vegetación altoandina, a comunidades de helófitos de orillas de arroyos con *Cotula mexicana*, *Juncus imbricatus* y *Nasturtium officinale*; una comunidad de helófitos en bordes de laguna compuesta por *Juncus arcticus*; y otra comunidad de hidrófitos sumergidos dominada por *Myriophyllum quitense*. En este piso hemos observado además comunidades de hidrófitas constituidas por *Isoetes* spp.

En el piso Subandino las comunidades de plantas acuáticas no son muy conspicuas, pues los cuerpos de agua son preponderantemente lóticos, los cuales propician condiciones adversas para el establecimiento de vegetación pues los flujos y caudales son muy variables durante el año. En estas situaciones se pueden encontrar comunidades de plantas reófilo-

reofíticas como la observada por nosotros en el ANMI Apolobamba, compuesta por *Apinagia boliviana* una curiosa especie de la familia Podostemaceae que se desarrolla en lechos rocosos de arroyos correntosos de aguas claras.

Discusión

La gran variedad de metodologías y enfoques empleados en el estudio de la vegetación y ecosistemas en Bolivia dificulta la comunicación y difusión de sus resultados, provocando confusión entre los usuarios. En los últimos años, son cada vez más los estudios de vegetación en nuestro medio que se basan en metodologías geobotánicas y fitosociológicas (Pedrotti et al. 1988, Haase 1989, 1990, Navarro 1993, 2002, Fernandez 1997, De La Barra 1998, Arrazola et al. 2000, Fuentes & Navarro 2000), complementadas con modelos bioclimáticos, dando lugar a clasificaciones más detalladas y causales que las producidas siguiendo los clásicos sistemas fisionómico-fisiográficos.

Los mapas de vegetación o ecoregiones elaborados hasta la fecha (Ellenberg 1981, Beck 1988, Ribera 1992, Beck et al. 1993, Ribera et al. 1994, Ibisch et al. 2003) han sido y son de gran utilidad en la creación y diseño de las áreas protegidas. Sin embargo, su utilidad disminuye cuando se consideran las escalas en que han sido referenciadas y por ello no se aplica el nivel de detalle requerido. En la tabla 5 se pueden observar las equivalencias entre nuestras unidades y las de otros autores que clasificaron la vegetación en la RDM. Las diferencias existentes se deben por una parte a la escala empleada, probablemente condicionada por la logística y los recursos invertidos en dichos estudios y por otra, a que utilizan con variantes el sistema de clasificación fisionómico de la UNESCO (1973).

La propuesta cartográfica más acorde con las unidades descritas en el presente trabajo (además de la de Navarro et al. 2004), es la de Müller et al. (2002), pues estos autores consideran la estacionalidad climática

Tabla 5: Equivalencias entre los principales tipos de vegetación diferenciados en este estudio y los de otros trabajos que cubren la región de Madidi (excepto Navarro *et al.*, 2004).

Presente estudio	Beck. et al. 2003	Killeen et al. este número	Müller et al. 2002
Bosque amazónico estacional de tierra firme	B. húmedo de llanura, B. montano inferior	B. húmedo de tierras bajas	B. siempreverde de llanura y piedemonte, B. siempreverde montano bajo
B. amazónico estacional de bajo	B. húmedo de llanura	B. húmedo de tierras bajas	B. siempreverde de llanura y piedemonte
B. amazónico estacional de varzea	B. húmedo de llanura	B. inundadizo	B. siempreverde de llanura y piedemonte
Palmar amazónico de pantano	Sabana de llanura	Sabanas inundadas, Humedales y pantanos, Bosque inundadizo	B. siempreverde de llanura y piedemonte
Chaparral amazónico de llanura	Sabana de llanura	Sabanas inundadas	—
B. amazónico de filos de cerro	B. montano inferior	B. montano	B. siempreverde montano bajo
B. amazónico ribereño	B. ribereño, B. húmedo de llanura, B. montano inferior	B. húmedo de tierras bajas, B. inundadizo	B. siempreverde de llanura y piedemonte, B. siempreverde montano bajo
Sabanas de serranías	—	—	—
Sabanas de llanura	Sabana de llanura	Sabanas inundadas	—
B. puneño estacional	Puna húmeda	Puna altoandina	—
B. yungueño de ceja de monte inferior	B. nublado de ceja	Paramo yungueño	B. siempreverde altimontano, B. siempreverde estacional altimontano
B. yungueño montano pluvial	B. montano húmedo superior, B. montano húmedo medio	B. montano	B. siempreverde muy húmedo montano, B. siempreverde montano
B. yungueño montano pluvial de filos de cerro	B. montano húmedo superior, B. montano húmedo medio	B. montano	B. siempreverde muy húmedo montano, B. siempreverde montano
B. yungueño montano estacional	B. montano húmedo superior, B. montano húmedo medio	B. montano	B. siempreverde estacional montano
B. yungueño subandino superior pluvial	B. montano húmedo superior, B. montano húmedo medio, B. montano inferior	B. montano	B. siempreverde montano bajo

continuación Tabla 5:

Presente estudio	Beck. et al. 2003	Killeen et al. este número	Müller et al. 2002
B. yungueño subandino inferior pluvial	B. montano húmedo inferior	B. montano	B. siempreverde montano bajo
B. yungueño subandino superior estacional húmedo	B. montano húmedo superior, B. montano húmedo medio, B. montano inferior	B. montano	B. siempreverde estacional montano bajo
B. yungueño subandino superior estacional subhúmedo	B. montano húmedo superior, B. montano húmedo medio, B. montano inferior	B. montano	B. siempreverde estacional montano bajo
B. yungueño subandino inferior estacional húmedo	B. montano húmedo inferior	B. montano	B. siempreverde estacional montano bajo
B. yungueño subandino xerico	B. montano seco	B. seco andino	B. mayormente deciduo montano bajo
Chaparral subandino estacional subhúmedo	B. montano seco	B. seco andino	B. mayormente deciduo montano bajo
Vegetacion altoandina	Puna, Vegetación altoandina	Puna altoandina	—
Vegetacion subnival	Vegetacion altoandina	Puna altoandina	—
Sabanas subandinas y montanas	Sabana de montaña	Sabanas andinas	—

(expresada en el número de meses áridos), como uno de los condicionantes fundamentales para la distribución de la vegetación en los Yungas, también fuertemente ponderado en el sistema climático de Rivas–Martínez et al. (1999), seguido por nosotros. Sin embargo, el trabajo citado de Müller carece de descripciones florísticas detalladas para los tipos de bosques diferenciados.

El límite que separa a los bosques amazónicos de tierras bajas de los andino–yungueños resulta algo controvertido, pues varía según los autores. Esto es debido a la mezcla de especies que ocurre en amplias zonas

de contacto entre ambas formaciones. Beck et al. (2003) y Killeen et al. (en este número) sitúan el límite por encima de los 500 m y Müller et al. (2002) sobre los 750 m, quizás porque consideran más importantes los factores fisionómicos y fisiográficos que los biogeográficos, florísticos y ecológicos. Navarro (2002) menciona que este límite se localiza a aproximadamente a 1.200 m, concordando con las observaciones de campo efectuadas por nosotros en la serranía de Toregua.

Los bosques amazónicos mal drenados o de bajo descritos en el presente trabajo no son diferenciados en los otros estudios

considerados, situación comprensible porque es una unidad que comparte elementos con el bosque de tierra firme (Navarro 2002) y no es tan fácil de diferenciar en el campo si solo se utilizan especies dominantes y no características diferenciales. Se necesitan más estudios cuantitativos respaldados con análisis de suelos para poder clarificar la entidad florística y ecológica de este tipo de bosque y precisar las diferencias o similitudes con el bosque de tierra firme y el de várzea.

Las sabanas de llanura o sabanas inundadas de la RDM, a pesar de ser fácilmente cartografiables a gran escala, son en la realidad un complejo de comunidades vegetales condicionadas por el periodo de inundación, topografía, tipo de suelo y grado de impacto por el fuego y ganadería entre otros (Killeen 1993, Navarro & Gutierrez 1995), que requieren de estudios detallados para poder caracterizarlas. Por su parte las denominadas por nosotros como “sabanas amazónicas de serranías” posiblemente sean adscribibles más bien a comunidades sabaneras subandinas como las de Apolo y requieren lo mismo de más trabajo de campo para definir su entidad.

La separación de los distintos tipos de bosques andinos o de montaña es la que presenta más discordancia (Tabla 5), aunque los rangos altitudinales de los pisos ecológicos no difieren sustancialmente (Tabla 2). A excepción de la propuesta de Navarro (2002) y la de Müller et al. (2002), el resto de los autores no separa de forma clara ni precisa los bosques de montaña estacionales de los pluviales, cuya diferencia fisionómica y florística es lo suficientemente clara en campo. Killeen et al. (en este número) concientes de las dificultades que entraña la separación de diferentes tipos de bosques montanos por medio de la clasificación automática de imágenes satélite, incluyen dentro de la unidad o complejo de bosque montano a todas las formaciones boscosas no secas comprendidas entre 500 y 3.500 m de altitud y proponen insumos elaborados con la ayuda de herramientas de

sistemas de información geográfica que podrían integrarse para intentar diferenciar los distintos tipos de bosques de montaña. Dentro de los bosques montanos, los bosques secos son los que presentan menor dificultad en su definición y cartografía por presentar una flora y características espectrales que difieren notoriamente de los otros tipos de bosques.

Nuestra unidad de bosque de ceja monte inferior incluiría al bosque nublado de ceja de monte y al páramo yungueño de Beck et al. (2003). Según estos autores, sus rangos altitudinales se sobreponen parcialmente en las laderas orientales de la Cordillera Real, lo cual induce a pensar que se encuentran dinámicamente ligadas, es decir, que representan una sola unidad de vegetación potencial.

Hemos considerado a los chaparrales subandinos estacionales (Cerrado subandino) por su importancia biogeográfica como un tipo diferente de vegetación a pesar que se observa claramente que corresponde a una etapa de sustitución del bosque yungueño estacional subhúmedo. Ya que ambos tipos de vegetación son un posible indicio de fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, pues comparten bastantes elementos con los bosques de la Chiquitanía al E de Santa Cruz (Kessler & Helme 1999, Navarro 2002, Fuentes et al. 2004), donde también se alternan bosques semidecíduos, bosques ralos y sabanas del Cerrado (Killeen et al. 1990).

En cuanto a la vegetación andina de los pisos superiores (ceja de monte, puna, altoandino, subnival), el grado de alteración en éstos dificulta la interpretación de la vegetación potencial. La mayor parte de las estructuras actuales se hallan representadas por etapas de degradación de la vegetación original pues estos pisos han sido los más utilizados por el hombre andino (Dollfus 1996). Seibert (1993) propone una vegetación potencial zonal de pajonales de *Festuca dolichophylla* para el piso altoandino y praderas de *Deyeuxia curvula* para el piso subnival. Mientras que para el piso de la

ceja de monte inferior pluviestacional Navarro (2002) indica una vegetación potencial de bosques de *Polylepis racemosa* var. *triacontandra*. Sin embargo, dada la variabilidad climática en la zona entre los 2.000 a 4.000 m de altitud, es posible que se encuentren otros tipos de formaciones boscosas potenciales además de las descritas por nosotros y las mencionadas en la literatura.

El término estepa empleado para referirse a formaciones de pajonales altoandinos en Bolivia (Unzueta 1975, Lara 1997) y en particular en el área de la RDM (Seibert 1993), no resulta adecuado, pues las estepas propiamente dichas son formaciones extratropicales con marcada continentalidad afectadas por dos periodos secos vinculados a los solsticios de verano e invierno (Rivas-Martínez et al. 1999).

Los “matorrales y restos de bosque de cabeceras de valle” de Beck et al. (2003) no representan, en nuestra opinión, una unidad natural de vegetación homogénea; a juzgar por los datos de altitud y de las especies características que mencionan, esta unidad corresponde al bosque de ceja de monte y a sus etapas de degradación.

De igual manera las unidades de “bosques nublados” ampliamente citados en la literatura ecológica en el neotrópico (Kappelle & Brown 2001) y en nuestro medio, corresponden a una variedad de tipos de bosque en distintos pisos altitudinales y regímenes climáticos que se localizan generalmente en las cimas de las serranías (Killeen et al. en este número). Según Brown & Kappelle (2001), los bosques nublados ocupan un rango altitudinal entre (500) 1.000 hasta 3.500 m, con precipitaciones entre 500 hasta 10.000 mm promedio anuales. Dicho de esta manera, para el área de estudio los “bosques nublados” incluirían desde bosques amazónicos preandinos pluviales hasta bosques yungueños de ceja de monte que tienen poco en común. El “bosque nublado de serranías” descrito por Beck et al. (2003) equivale en nuestro criterio a una variante más húmeda del bosque amazónico preandino.

Conclusiones

En este trabajo hemos corroborado la mayor parte de las unidades descritas por Navarro (2002) y Navarro et al. (2004) para la RDM. Al presente se está avanzando en la clasificación delimitación y definición de los tipos de vegetación en la RDM, pero falta un nivel de detalle más fino que se puede avanzar con la realización de inventarios fitosociológicos, pues los inventarios cuantitativos (p.e. parcelas permanentes y no permanentes, líneas de interceptación) son muy costosos en tiempo y logística y suelen concentrarse en localidades puntuales.

Existen niveles de difusión y a nivel científico o de gestión el utilizar terminologías sencillas y laxas para la definición de los tipos de vegetación no nos parece conveniente, pues se incurre en imprecisiones conceptuales que dan lugar a confusiones y van en detrimento de la calidad de un manejo con bases científicas de los recursos naturales. Obviamente las decisiones o planes de manejo sugeridos por los gestores deben ser difundidos a pobladores locales a los que la terminología científico-técnica les es ajena, por lo que se debe efectuar un esfuerzo adicional para rescatar terminología local así como las visiones particulares que los distintos grupos humanos tienen respecto a los ecosistemas, para compatibilizarla con los conceptos y terminología científica.

En principio son importantes las aproximaciones preliminares detalladas o semidetalladas de las comunidades vegetales presentes en determinado territorio para luego con esta base diseñar los muestreos cuantitativos en las unidades o formaciones diferenciadas.

Agradecimientos

A Gonzalo Navarro, Peter Jørgensen y Freddy Zenteno por sus consejos comentarios y discusión sobre la vegetación del Madidi.

Referencias

- Acebey, A. & T. Krömer. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Bototánica* 3(1/2): 104–123.
- Arrazola, S., W. Ferreira, M. Mercado & N. De La Barra. 2000. Caracterización de las unidades ambientales y evaluación de la degradación de la vegetación en la zona petrolera de Carrasco–Cochabamba, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 7: 93–114.
- Beck, S.G. & E. García. 1991. Flora y vegetación en los diferentes pisos altitudinales. pp. 65–108. En: E. Forno & M. Baudoin (eds). *Historia Natural de un Valle en los Andes: La Paz*. Instituto de Ecología. La Paz, Bolivia.
- Beck, S.G., T.J. Killeen & E. García. 1993. Vegetación. pp. 6–24. En: T.J. Killeen, S.G. Beck, & E. García (eds). *Guía de Árboles de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia & Missouri Botanical Garden, Editorial Quipus, La Paz.
- Beck, S.G., E. García & F. Zenteno. 2003. Plan de Manejo 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.
- Brown, A.D. & M. Kapelle. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico. pp. 25–40. En: M. Kapelle & A.D. Brown (eds). *Bosques Nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia.
- Cabrera, A.L. & A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Organización de los Estados Americanos (OEA), Washington, D.C. 120 p.
- De La Barra, N. 1998. Reconstrucción de la vegetación original de la ciudad de Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 4: 3–37.
- De Walt, S., G. Bourdy, L.R. Chavez de Michel & C. Quenevo. 1999. Ethnobotany of the Tacana: Quantitative inventories of two permanent plots of northwestern Bolivia. *Economic Bototany* 53(3): 237–260.
- Dollfus, O. 1996. Los Andes como memoria. pp. 11–29. En: P. Morlon (compilador y coordinador). *Comprender la Agricultura Campesina en los Andes Centrales, Perú–Bolivia*. Institut Français d'Études Andines & Centro de Estudios Regionales Andinos Bartolomé de Las Casas, Lima.
- Ellenberg, H. 1981. Mapa simplificado de ecorregiones de Bolivia. *Desarrollar sin destruir*. Instituto de Ecología, La Paz. 55 p.
- Fernández, E. 1997. Estudio fitosociológico de los bosques de kewiña (*Polylepis* spp., Rosaceae) en la Cordillera de Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 2: 49–65.
- Fernández, F. 1997. Bioclimatología. pp. 607–682. En: J. Izco, E. Barreno, M. Brugués, M. Costa, J. Devesa, F. Fernández, T. Gallardo, X. Llimona, E. Salvo, S. Talavera & B. Valdés (eds). *Botánica*. McGraw–Hill–Interamericana de España, Madrid.
- Flores, J.G., C. Batte & J. Dapara. 2002. Caracterización de la vegetación del Río Undumo y su importancia para la conservación de la fauna silvestre. *Ecología en Bolivia* 31 (1): 23–48.
- Foster, R. 1991. Plants communities of Alto Madidi, Bajo Tuichi, and the foothill ridges. pp. 15–19. En: T.A. Parker III & B. Bailey (eds). *A biological assessment of the Alto Madidi Region*. RAP Working Papers 1, Conservation International, Washington, D.C.
- Fuentes, A., A. Araujo, H. Cabrera, F. Canqui, L. Cayola, C. Maldonado & N. Paniagua.

2004. Estructura composición y variabilidad del bosque subandino xérico en un sector del valle del río Tuichi, ANMI Madidi, La Paz (Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 15: 41–62.
- Fuentes A. & G. Navarro. 2000. Estudio fitosociológico de la vegetación de una zona de contacto Chaco–Cerrado en Santa Cruz (Bolivia). *Lazaroa* 21: 73–109.
- Géhu, J. M. 1988. L'analyse symphytosociologique et géosymphytosociologique de l'espace. *Theorie et metodologie. Colloq. Phytosoc.* 17: 11–28.
- Graham, S. A. *Cuphea nivea* (Lythraceae), a new species from Bolivia. *Novon* 15(1): 136–138.
- Haase, R. 1989. Plant communities of a savanna in northern Bolivia I. Seasonally flooded grassland and gallery forest. *Phytocoenologia* 18(1): 55–81.
- Haase, R. 1990. Plant communities of a savanna in northern Bolivia II. Palm swamps, dry grassland and shrubland. *Phytocoenologia* 18(2/3): 343–370.
- Haase, R. & S.G. Beck. 1989. Structure and composition of savanna vegetation in Northern Bolivia: a preliminary report. *Brittonia* 41(1): 80–100.
- Holdridge, L. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San José. 206 p.
- Ibisch, P.L., S.G. Beck, B. Gerkmann & A. Carretero. 2003a. Ecoregiones y ecosistemas. pp. 47–88. En: P. Ibisch & G. Mérida (eds). *Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia. Estado de Conocimiento y Conservación*. Fundación Amigos de la Naturaleza, Santa Cruz de la Sierra.
- Ibisch, P.L., A. Carretero, S.G. Beck, S. Cuellar, S.D. Espinoza & N.V. Araujo. 2003b. El caso de los bosques andinos. pp. 272–285. En: P. Ibisch & G. Mérida (eds.). *Biodiversidad: La riqueza de Bolivia. Estado de Conocimiento y Conservación*. Editorial Fundación Amigos de la Naturaleza, Santa Cruz de la Sierra.
- Ibisch, P.L., R. Vásquez & E. Gross. 1999. More novelties of *Fosterella* L. B. Smith (Bromeliaceae, Pitcarnioideae). *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 2(2): 117–132.
- Ibisch, P.L., R. Vásquez, E. Gross, T. Krömer & M. Rex. 2002. Novelties in Bolivian *Fosterella* (Bromeliaceae) *Selbyana* 23(2): 204–219.
- Kappelle, M. & A.D. Brown (eds). 2001. *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia. 704 p.
- Kessler, M. 2001. Diversidad y endemismo de grupos selectos de plantas en la Serranía de Pilón Lajas, dpto. Beni, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 3(1/2): 64–103.
- Kessler, M. & N. Helme. 1999. Floristic diversity and phytogeography of the central Tuichi valley, an isolated dry forest locality in the Bolivian Andes. *Candollea* 54: 341–366.
- Kessler, M. & P. Driesch. 1993. Causas e historia de la destrucción de bosques altoandinos en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 21: 1–18.
- Killeen, T.J. 1998. Vegetación y flora del Parque Nacional Noel Kempff Mercado. pp. 86–111. En: T.J. Killeen & T.S. Schulenberg (eds). *A Biological Assesment of Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Bolivia*. RAP Working Papers 10, Conservation International, Washington, D.C.
- Killeen, T.J., A. Jardim, F. Mamani, N. Rojas, & P. Saravia. 1998. Diversity, composition, and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 14: 803–827.
- Killeen, T.J., B.T. Louman & T. Grimwood. 1990. La ecología paisajística de la región de Concepción y Lomerío en la provincia de Ñuflo de Chavez, Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 16:1–45.

- Köppen, W. 1931. Grundriss der Klimakunde. Walter de Gruyter, Berlin. 388 p.
- Kruckeberg, A.R. 1986. An essay: The stimulus of unusual geologies for plant speciation. *Syst. Bot.* 11(3): 455–463.
- Lauer, W. 1995. *Klimatologie. Geographisches Seminal*, Braunschweig. 262 p.
- Matteucci, S. & A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Serie de biología, monografía N° 22. Secretaría General de la OEA, Washington D.C. 128 p.
- Miranda, T., P.M. Jørgensen & A. Fuentes. En preparación. Composición y estructura de la vegetación de acuerdo a un gradiente altitudinal en el sector norte de las sabanas montanas de Apolo (La Paz–Bolivia).
- Miranda, V., J. Córdova & M. Quisberth (eds). 1994. Mapa de provincias fisiográficas de Bolivia (1:1.000.000) y memoria explicativa. Instituto Federal de Geociencias y Recursos Naturales (Alemania) & Servicio Geológico de Bolivia, La Paz. 77 p.
- Montes de Oca, I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. 3ª edición. EDOBOL. La Paz. 614 p.
- Moraes, M. 2004. Flora de palmeras de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 262 p.
- Morrone, J.J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M & T–Manuales & Tesis SEA, volumen 3. CYTED, ORCYT–UNESCO & SEA. Zaragoza. 150 p.
- Müller, R., S.G. Beck & R. Lara. 2002. Vegetación potencial de los bosques de Yungas en Bolivia, basado en datos climáticos. *Ecología en Bolivia* 37(2): 5–14.
- Navarro, G. 1993. Vegetación de Bolivia: el Altiplano meridional. *Rivasgodaya* 7: 69–98.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas. Pp. 1–500. En: G. Navarro & M. Maldonado (eds). *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro de Ecología Simón I. Patiño–Departamento de Difusión, Cochabamba.
- Navarro, G. 1999. Aproximación a la tipificación biogeográfica–ecológica de los sistemas acuáticos y palustres de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 6: 95–110.
- Navarro, G. 1997. Contribución a la clasificación ecológica y florística de los bosques de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 2: 3–37.
- Navarro, G. & E. Gutierrez. 1995. Tipificación, caracterización ecológica y potencialidad ganadera del sector meridional de las Pampas de Moxos (Beni–Bolivia). Memoria y mapa de vegetación (1:142.000). Documento inédito, CIDDE–Beni, Trinidad. 28 p.
- Navarro, G., W. Ferreira, S. Arrazola, C. Antezana y R. Vargas. 2004. Zonificación ecológica del corredor Amboró–Madidi. CISTEL–WWF–USAID, editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra. 216 p.
- Parker III, T. A. & B. Bailey (eds). 1991. A biological assessment of the Alto Madidi region. RAP Working Papers 1, Conservation International, Washington, DC. 108 p.
- Pedrotti, F., R. Venanzoni & E. Suárez. 1988. Comunidades vegetales del valle de Capinota (Cochabamba–Bolivia). *Ecología en Bolivia* 11: 25–45.
- Prance, G.T. 1977. The phytogeographic divisions of Amazonia and their influence on the selection of biological reserves. Pp. 195–213. In: G.T. Prance & T. Elias (eds). *Extinction is Forever*. New York Botanical Garden, Bronx.
- Prado, D.E. & P.E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 902–927.
- Rafiqpoor, D., C. Nowicki, R. Villarpando, A. Jarvis, E.P. Jones, H. Sommer & P.L.

- Ibisch, 2003. El factor abiótico que más influye en la distribución de la biodiversidad: El clima. pp 31–46. En: P.L. Ibisch & G. Mérida (eds). Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia. Estado de Conocimiento y Conservación. Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra.
- Renvoize, S.A. 1998. Gramíneas de Bolivia. The Royal Botanic Gardens, Kew. 644 p.
- Ribera, M. 1992. Regiones ecológicas de Bolivia. pp. 9–70. En: M. Marconi (editor). Conservación de la diversidad biológica en Bolivia. CDC–Bolivia & USAID, La Paz.
- Ribera, M., M. Libermann, S. Beck & M. Moraes. 1996. Vegetación de Bolivia. Pp. 169–222 + mapa de vegetación y áreas protegidas de Bolivia (escala 1:1.500.000). En: K. Mihotek (coordinador). Comunidades, territorios indígenas y biodiversidad en Bolivia. Centro de Investigación y Manejo de Recursos Naturales Renovables, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz.
- Rivas–Martínez, S. 1976. Sinfitosociología, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 33: 179–188.
- Rivas–Martínez, S. & G. Navarro. 2000. Mapa biogeográfico de América del Sur. Pp. 42–43. En: G. Navarro & M. Maldonado (eds) *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro de Ecología Simón I. Patiño–Departamento de Difusión, Cochabamba.
- Rivas–Martínez, S., D. Sanchez–Mata & M. Costa. 1999. North American new phytosociological classes. *Itinera Geobot.* 13: 349–352.
- Rizzini, C.T. 1963. Nota previa sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasil. Geogr.* 1(25): 1–64.
- Seibert, P. 1993. La vegetación de la región de los Kallawayá y del altiplano de Ulla Ulla en los Andes bolivianos. *Ecología en Bolivia* 20: 1–84.
- Seidel, R. 1995. Inventario de los árboles en tres parcelas de bosque primario en la Serranía de Marimonos, Alto Beni. *Ecología en Bolivia* 25: 1–35.
- Suárez, R. (coordinador). 2001. Mapa geológico de Bolivia. Servicio Nacional de Geología y Minería & Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, La Paz.
- Thorntwaite, C.W. 1948. An approach towards a rational classification of climate. *Geogr. Rev.* 38: 55–94.
- Tröll, C. 1964. Karte der Jahrzeiten–klimate der Erde. *Erdkunde* 17: 5–28.
- Tröll, C. 1968. The cordilleras of the tropical Americas, aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. Pp. 15–56. En: C. Tröll (ed.). *Geo–Ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas*. Ferd. Dümmlers Verlag, Bonn.
- UNESCO. 1973. Clasificación internacional y cartografía de la vegetación. Serie Ecología y Conservación. UNESCO, Ginebra. 92 p.
- Unzueta, O. 1975. Mapa ecológico de Bolivia. Memoria explicativa. Ministerio de Asuntos Campesinos, La Paz. 312 p.
- Walter, H. 1977. Zonas de vegetación y clima. Omega, Barcelona. 245 p.
- Woodward, F.I. 1987. Climate and plant distribution. Cambridge University Press, Melbourne. 190 p.