

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

Amparo Acebey & Thorsten Krömer

Resumen: Se realizó el primer estudio de diversidad y distribución vertical de epífitas en bosque piedemonte (250-500 m elevación) en el Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia, registrándose un total de 147 epífitas. En los alrededores del campamento río Eslabón se hicieron 8 relevamientos de 20 x 20 m que incluían cada uno inventarios completos de las plantas epífitas y hemiepífitas de un árbol maduro y aquellas del sotobosque. En estos se encontraron 89 especies de epífitas (60% del total registrado) siendo las orquídeas, las pteridófitas y las aráceas los grupos más importantes con una alta diversidad α . Las epífitas muestran ciertas preferencias en su distribución vertical que se relaciona varios factores como ser el microclima y la estructura del forofito.

Abstract: Diversity and vertical distribution of epiphytes in the surroundings of the río Eslabón camp and the Chalalán lagoon, Madidi National Park, Depto. La Paz, Bolivia. An investigation of the diversity and vertical distribution of epiphytes in the Aean foothill forest (250-500 m elevation) in MADidi National Park, Dept. LA Paz, Bolivia, yielded a total of 147 species of epiphytes. An analysis of 8 whole trees and understorey vegetation in eight 20 x 20 m plots (one tree per plot) yielded 89 species (60%). Orchids, ferns, and aroids are the most important epiphytic groups, each with high α diversity. Within their vertical distribution on the tree, the epiphitic species usually show special niche preferences, which correlate with microclimate and structural characters of the phorophyte.

Palabras clave: Epífitas, diversidad, bosque piedemonte, Bolivia.

1. Introducción

Los bosques tropicales de los Andes están entre los hábitats más ricos en diversidad botánica en el mundo (MYERS 1988, CHURCHILL et al. 1995, BARTHLOTT et al. 1996). Un elemento importante de estos bosques son las plantas epífitas, por ejemplo IBISCH (1996) concluye que estas representan aproximadamente el 25% de las plantas vasculares en 1 ha de bosque montano húmedo. Este mismo autor presenta una lista preliminar que incluye 637 especies de epífitas registradas para los Yungas de Bolivia. Por lo tanto, epífitas y hemiepífitas, es decir aquellas plantas que crecen sobre otras plantas para

acceder a mayores niveles de luz, juegan un papel importante, no sólo por su riqueza de especies (GENTRY & DODSON 1987 a, b) sino también en el círculo de nutrientes (NADKARNI 1981). Según KRESS (1989), a nivel mundial se estima que aproximadamente 29.000 especies de epífitas vasculares representarían el 10-12 % del total de plantas vasculares.

Una de las razones que explica la alta diversidad de epífitas es su distribución y crecimiento sobre los árboles hospederos o forofitos dentro del bosque. Estos representan un

hábitat verticalmente ordenado como ser la base, el tronco y la copa con ramas de diferentes diámetros conocidas como las zonas de JOHANSSON (1974). En estas zonas los gradientes de factores abióticos determinan las condiciones de crecimiento de las epífitas y cuales preferencias del microhábitat son determinantes para el patrón de distribución vertical (NIEDER et al. 1999). Por ejemplo, la luz disminuye y la humedad aumenta del dosel hacia el estrato bajo del bosque así que la parte superior del dosel está frecuentemente expuesta a la sequía principalmente al medio día (PARKER 1995). Otro factor importante es la disposición de material orgánico que se concentra principalmente en las ramas gruesas horizontales disminuyendo hacia los extremos de las ramas pequeñas.

La mayoría de los estudios de la diversidad de epífitas en Sudamérica fueron realizados en bosques montanos (SUDGEN & ROBINS 1979, BØGH 1992, KELLY 1994, RAUER 1995, IBISCH 1996, NOWICKI 1998, ENGWALD 1999) y en bosques amazónicos (GRUBB et al. 1963, TER STEEGE & CORNELISSEN 1989, EK et al. 1997, ENGWALD 1999). Estos estudios muestran una alta diversidad de epífitas en bosques andinos en comparación con aquellos de la Amazonia, debido a que las características del hábitat son más favorables incluyendo un clima húmedo y temperaturas moderadas. Sin embargo, los bosques submontanos y piedemonte que son los más influenciados por el hombre y por lo tanto altamente amenazados carecen de estudios de epífitas. En los últimos años una gran parte de éstos ya ha sido deforestado, especialmente en países como Colombia y Ecuador (FAO 1993). Esta destrucción del bosque constituye un gran daño para las comunidades bióticas y sus funciones en el ecosistema (GRAINGER 1992).

Debido a que plantas epífitas frecuentemente requieren árboles de gran porte para su desarrollo, la degradación de estos bosques afecta a las epífitas de manera especial.

En este estudio presentamos los resultados de un inventario de plantas epífitas vasculares de los alrededores del río Eslabón y la laguna Chalalán que forma parte del Parque Nacional Madidi que es considerado como uno de los más diversos de Bolivia y Latinoamérica. Su ubicación geográfica incluye varios ecosistemas como el bosque de neblina, el bosque húmedo montano y submontano, el bosque piedemonte, el bosque seco y la sabana. Debido a su inaccesibilidad e infraestructura vial, el conocimiento de la diversidad florística del parque se limita principalmente a las investigaciones realizadas por el Rapid Assessment Program (RAP) en 1992 y 1997. Pero estos estudios pusieron mayor énfasis en árboles, arbustos y hierbas, por lo cual se tiene una lista muy reducida de plantas epífitas para el parque. Por lo tanto, este es el primer estudio de este tipo no sólo para este área, sino para la zona de piedemonte andina.

2. Metodología

2.1. Área de estudio

El estudio fue realizado en el Parque Nacional Madidi en los alrededores del campamento río Eslabón (14°27' Sur, 67°56'Oeste) y de la laguna Chalalán (14°25' Sur, 67°55'Oeste) que forman parte del bosque pie de monte que se encuentra entre los 250-500 m (Fig. 1). Esta ecoregión húmeda se distribuye a manera de un cinturón que corre paralelo al pie de las últimas estribaciones andinas. La precipitación anual está por encima de los 2.000 mm, con un rango de

EPIFITAS EN EL PARQUE NACIONAL MADIDI

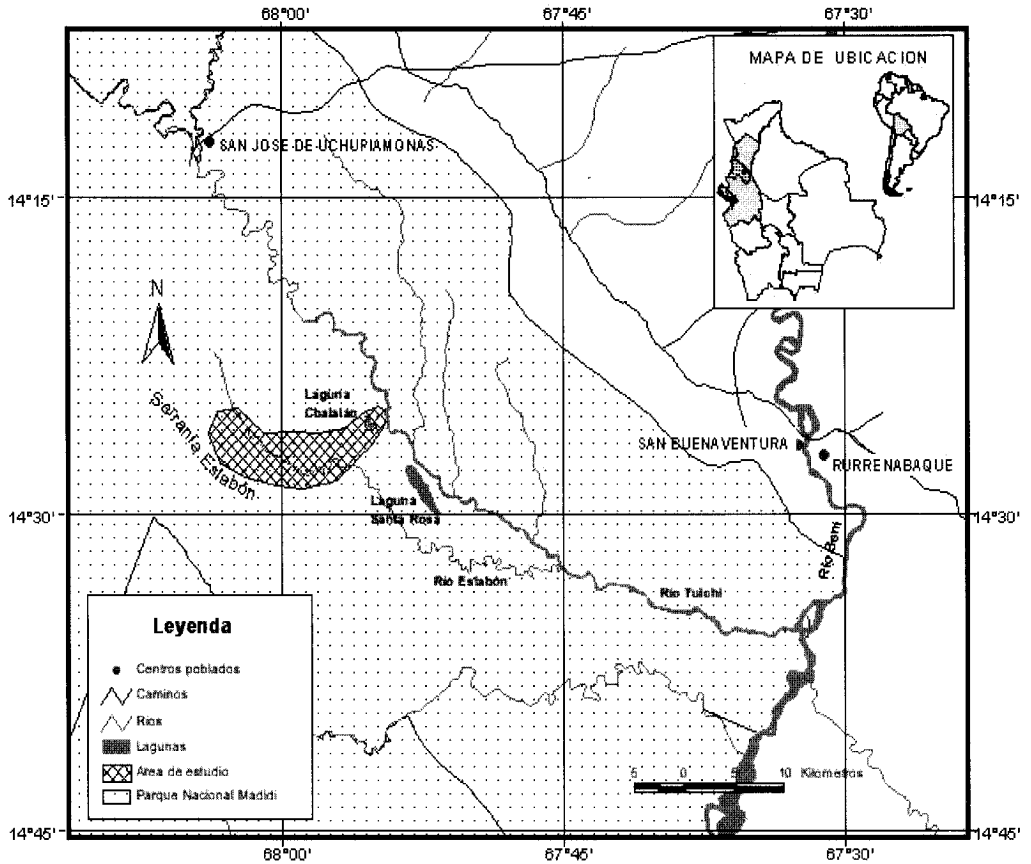


Fig. 1: Mapa de ubicación del área de estudio.

El bosque de esta zona es alto y ricamente diversificado, la altura del dosel puede alcanzar los 30 m en promedio, con emergentes que con frecuencia sobrepasan los 40 m, cuyas raíces en muchos casos forman aletones grandes (RIBERA 1992). Entre las especies más comunes se mencionan *Cedrela odorata*, *Ficus ssp.*, *Spondias mombin*, *Ceiba pentandra*, *Hura crepitans* y *Poulsenia armata*. Las palmeras son de gran importancia en la estructura del bosque, tipificando el denso estrato intermedio. Entre las especies más importantes se encuentran *Attalea phalerata*, *Astrocaryum spp.*, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*. En ciertos sectores diversas especies del género *Geonoma* forman densos jatatales.

2.2. Muestreo

El trabajo de campo se realizó desde el 20 de abril hasta el 2 de mayo 2000. El primer lugar corresponde a una área de aproximadamente 1 km² en los alrededores del campamento río Eslabón.

Allí se hicieron ocho relevamientos de 20 x 20 m que incluían cada uno inventarios completos de las plantas epífitas y hemiepífitas de un árbol maduro y aquellas del sotobosque.

Los árboles median entre 25-35 (40) m de altura, con un diámetro a la altura del pecho (DAP) de 0,54-0,86 m. Estos fueron trepados desde la base hasta la copa usando cuerdas y equipo modificado de alpinismo (*Single Rope Technique*) introducido por PERRY (1978) para estudios de doseles tropicales y mejorado por DIAL & TOBIN (1994).

Las epífitas en su mayoría consisten de plantas de porte pequeño a mediano, por lo cual es posible encontrar un número casi ilimitado de individuos y especies en áreas pequeñas (BACH et al. 1999). La distribución vertical de todas las especies fue registrada dividiendo esquemáticamente el árbol en las cinco zonas según JOHANSSON (1974) (ZJ 1-5) (Fig. 2).

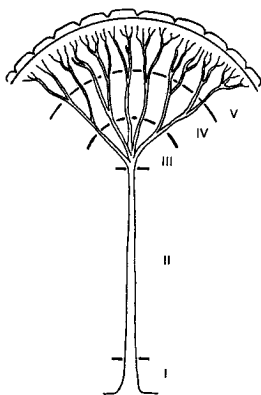


Fig. 2: Esquema de las zonas de JOHANSSON (1974): ZJ1 base del tronco, ZJ2 tronco, ZJ3 dosel inferior/ramificaciones principales, ZJ4 dosel medio/ramas secundarias y ZJ5 dosel superior ramitas.

EPIFITAS EN EL PARQUE NACIONAL MADIDI

También se anotaron datos de la forma de vida y tipo de crecimiento. Para completar la lista de especies del área se colectaron epífitas del sotobosque siguiendo la senda antigua del RAP desde el campamento río Eslabón a 300 m hasta los 500 m de la serranía y los circuitos ecoturísticos en los alrededores del Refugio Ecológico y la laguna Chalalán (Fig. 3), mediante el uso de un “pico de loro”.

2.3. Análisis de datos

Para la delimitación del área del muestreo se realizó la determinación del área mínima, relacionando el número de especies por superficie muestreada (Fig. 4). Además se estimó el número total de especies de las familias más importantes usando el método de CHAO (1984) con la fórmula Chao I:

$$S_1 = S_{obs} + (a''/2b)$$



Fig. 3: Vista del bosque piedemonte alrededor de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi.

Con S_1 número estimado de especies, S_{obs} número observado de especies, a número de especies registrado una sola vez y b número de especies observado 2 veces. Esta prueba da una estimación aproximada del número total en un área.

Para analizar los datos de diversidad se

utilizaron los conceptos de diversidad alpha (α) y beta (β) según WHITTAKER (1977). De acuerdo a estas definiciones la diversidad α corresponde al número de especies dentro de un hábitat homogéneo (“within-hábitat-diversity”) mientras la diversidad β describe el cambio de las especies (“species-turnover”) a lo largo de un gradiente ecológico y se usa para comparar varios hábitats.

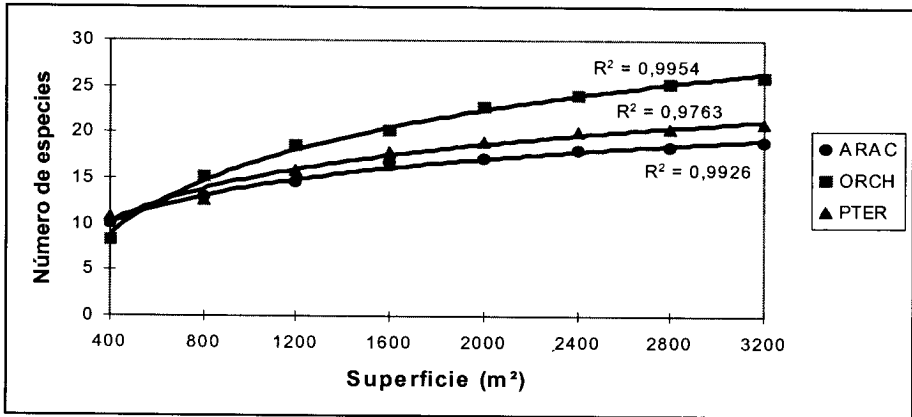


Fig. 4: Curva de área mínima de los grupos principales: aráceas (ARAC), orquídeas (ORCH) y pteridófitas (PTER).

3. Resultados

En los alrededores del campamento río Eslabón y la laguna Chalalán se registraron un total de 147 especies de plantas epífitas y hemiepífitas en 19 familias (ver Anexo 1, Lista de especies), siendo las orquídeas la familia más diversa con 53 especies (36,1%).

Otras familias importantes son las aráceas con 21 especies (14,3%), las polypodiáceas (15 especies; 10,2%), las piperáceas con el género *Peperomia* (13; 8,8%) y las bromeliáceas (9; 6,1%). El grupo de las pteridófitas contiene un total de 43 especies (29,3%). A nivel genérico las orquídeas cuentan con 28 géneros, las pteridófitas con 22, las bromelias con seis y las aráceas con cinco (Fig. 5).

En los 8 relevamientos se encontraron un total de 89 especies de epífitas, incluyendo 27 (30,3%) orquídeas, 21 (23,6%) pteridófitas, 19 (21,3%) aráceas, 10 (11,2%) peperomias, 7 (7,9%) bromelias y otras 5 familias (Fig. 5).

El número máximo de especies registrado en un relevamiento fue de 41 y el mínimo de 24, teniendo un promedio de 32,5. El mayor número de especies obtenidas en un árbol fue de 34 y el menor de 12, con un promedio de 22,3. Analizando el número de especies en función a la superficie (Fig. 4), se observa que después de 8 relevamientos la curva mantiene un valor más o menos constante indicando que el incremento del número de especies es mínimo.

De la misma forma la prueba de Chao estima para los grupos importantes 8 especies más del total registrado (2 Araceae, 4 Orchidaceae y 2 Pteridófitas), estimando un 9% más.

La distribución vertical a nivel de los grupos estudiados en los relevamientos muestran que las aráceas son dominantes en la zona ZJ1 con 14 especies que representan el 56% de un total de 25 que se distribuyen en dicha zona (Fig. 6). También en la zona ZJ2 las aráceas cuentan todavía con el mayor número de especies (19),

EPIFITAS EN EL PARQUE NACIONAL MADIDI

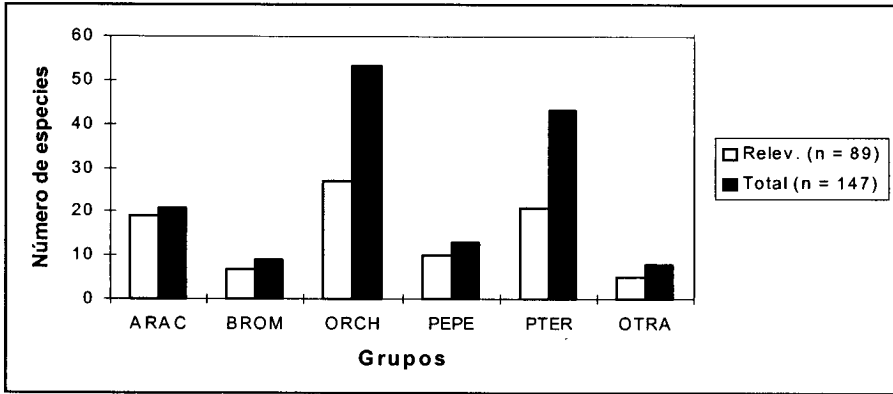


Fig. 5: Número de especies de epífitas de aráceas (ARAC), bromelias (BROM), orquídeas (ORCH), peperomias (PEPE), pteridofitas (PTER) y otras familias (OTRA) en los ocho relevamientos y en total.

seguidas muy cerca por las pteridófitas y orquídeas con 17 cada una. Estos 3 grupos ya representan más del 75% de un total de 68 especies aunque las peperomias y bromeliáceas en esta zona alcanzan su valor máximo con 8 y 5 especies respectivamente.

En las zonas ZJ3 y ZJ4 las orquídeas con 23 especies que ocupan el dosel, representan casi la mitad de un total de 48. Las pteridófitas por su parte en estas zonas mantienen un número relativamente alto (10 y 21%), mientras que los de aráceas disminuye drásticamente hasta llegar a una ausencia en la zona ZJ4 (Fig. 6).

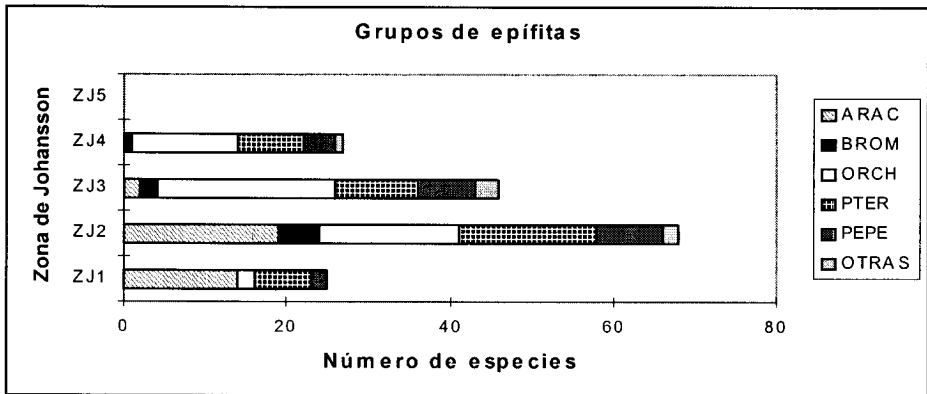


Fig. 6: Diversidad de epífitas de acuerdo a su distribución vertical: aráceas (ARAC), bromelias (BROM), orquídeas (ORCH), peperomias (PEPE), pteridofitas (PTER) y otras familias (OTRA).

En la ZJ5 no se encontró ninguna especie adulta o identificable sólo algunos juveniles de bromeliáceas probablemente del género *Guzmania*.

A nivel de especies la distribución vertical muestra que existen ciertas preferencias de estas hacia determinadas zonas de Johansson.

Algunos ejemplos de las especies más frecuentes en los relevamientos se ilustran en las figuras 7 A-D: *Philodendron ernestii* así como el 95% de las aráceas crecen en la zona ZJ1 y ZJ2 (Fig. 7 A).

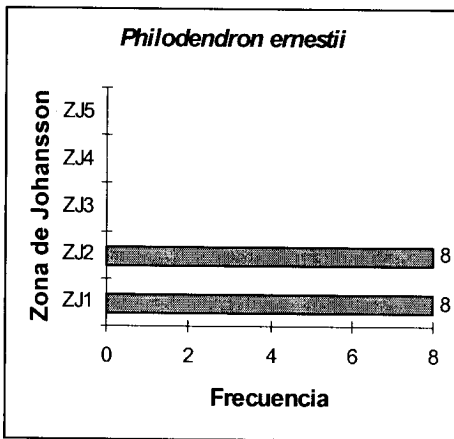


Fig. 7A: Distribución vertical de *Philodendron ernestii* (ARAC).

Aproximadamente un tercio de las especies en dichas zonas tienen un hábito hemiepífítico incluyendo la mayoría de las aráceas y algunas pteridófitas como *Polybotrya caudata*, *Lomariopsis japurensis*, *Lomagramma guianensis*. Estas constituyen un elemento característico del sotobosque por su abundancia

y diversidad. Junto a las hemiepífitas, varios helechos epífitos mantienen una preferencia a la parte inferior del tronco, consideradas especies trepadoras como *Campyloneurum fuscusquamatum* y algunas especies higromorfas de la familia Hymenophyllaceae. Existen muy pocas orquídeas, como p. ej. *Chaubardia klugii* que pueden tolerar los niveles bajos de luz en este estrato.

Microgramma percussa tiene una distribución vertical más amplia, encontrándose en la zonas ZJ2 hasta ZJ4 siendo la especie con mayor cobertura en el dosel (Fig. 7 B).

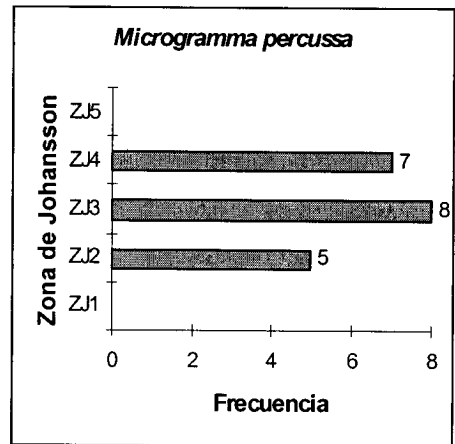


Fig. 7B: Distribución vertical de *Microgramma percussa* (PTER).

En estas mismas zonas, pero menos abundantes, están los helechos *Pecluma consimilis* y *Asplenium auritum*. Especies características del dosel son *Polypodium polypodioides* (Fig. 7 C), *P. bombycinum* y *Elaphoglossum laminarioides*. Las especies de orquídeas en general, no son ni muy frecuentes

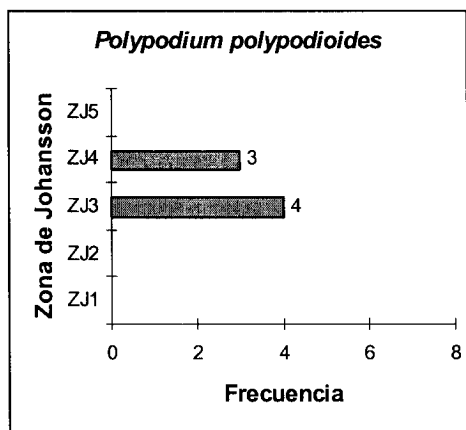


Fig. 7C: Distribución vertical de *Polypodium polyodioides* (PTER).

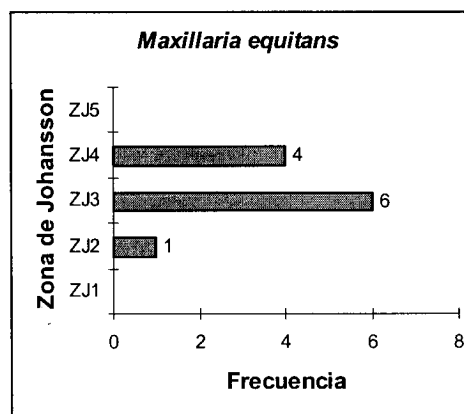


Fig. 7C: Distribución vertical de *Maxillaria equitans* (ORCH).

ni muy abundantes. La distribución vertical de *Maxillaria equitans* (Fig. 7 D) es un ejemplo para la mayoría de las orquídeas, mostrando una amplia distribución desde la parte alta de la zona ZJ2 pero con preferencia en las zonas ZJ3 y ZJ4. La frecuencia de cada una de las especies registradas en los relevamientos se muestra en el Anexo 1.

La forma de vida y crecimiento de todas las especies registradas es muy diversa pero muestra algunas tendencias dentro de los grupos estudiados. Dentro de las aráceas 20 especies (95%) son hemiepífitas trepadoras (he-trep), que germinan en el suelo para después trepar los troncos de los árboles y sólo *Anthurium gracile* es epífita obligatoria (holoepífita). En las bromeliáceas, 8 especies son epífitas en forma de roseta (ep-ros) y tan sólo una especie (*Tillandsia paraensis*) es de forma bulbosa (ep-bulb).

A excepción de una especie hemiepífita trepadora (*Vanilla cf. chamissonis*), las orquídeas son epífitas obligatorias con 30 especies (60%) que crecen de manera erecta (ep-errec), 14 (28%) son epífitas colgantes (ep-colg) y 5 (10%) son rastreras (ep-rast). En el grupo pteridófito predominan las epífitas obligatorias de crecimiento colgante (15 spp., 35%) seguidas por las especies rastreras (10 spp., 23%), erectas (7 spp., 16%), trepadoras (ep-trep) (6 spp., 14%) y en forma de roseta o “nido” (1 sp., 2%). Tan sólo 4 especies (9%) de los helechos son hemiepífitos trepadores (Anexo 1).

4. Discusión

4.1. Número de especies

El número total de 147 especies registradas en este estudio sobrepasa en un 50% de aquellas mencionadas en la lista de IBISCH (1996) para bosques de piedemonte.

El área de estudio a pesar de encontrarse a una altitud entre 250-500m, tiene una diversidad de especies epifíticas relativamente alta comparada con el número de epífitas en bosque amazónico, aunque todavía no se puede comparar a aquella de bosques montanos húmedos como p. ej. Sehuencas en Bolivia y La Carbonera en Venezuela (Tabla 1).

La curva de área mínima (Fig. 4) y la prueba del Chao demuestran que un plot pequeño de 8 relevamientos de 20x20 m contiene ya más del 90% del total de especies estimadas en una área determinada como ser en 1 km² en los alrededores del campamento río Eslabón. Sin embargo, un aumento de la superficie muestreada y por lo tanto de la heterogeneidad del hábitat siempre da como

Tab. 1: Elevación (m) total de especies y familias de (hemi-)epífitas en diferentes áreas de estudio y número de especies por grupos seleccionados: aráceas (ARAC), bromeliáceas (BROM), orquídeas (ORCH), peperomias (PEP), peridofitas (PTER) y otras familias (OTRAS)

Area de estudio, país (Fuente)	Elevación (m)	No. de (hemi-) epífitas/familias	Arac	Brom	Orch	Pep	Pter	Otras
Río Surumoni (plot 1,5 ha), Venezuela (ENGWALD 1999)	100	53/10	14	2	19	1	11	6
Río Surumoni y alrededores, Venezuela (ENGWALD 1999)	100	118/13	25	8	45	6	21	13
Campamento río Eslabón (plot 0,32 ha), Bolivia (este estudio)	350	89/14	19	7	27	10	21	5
Río Eslabón y Chalalán , Bolivia (este estudio)	250-500	147/19	21	9	53	13	43	8
Sehuencas (plot 0,08 ha), Bolivia (IBISCH 1996)	2100-2200	156/17	2	15	75	12	41	11
Valle de Sehuencas, Bolivia (IBISCH 1996)	2100-2300	204/17	2	16	117	16	42	11
La Carbonera (plot 0,09 ha), Venezuela (ENGWALD 1999)	2300	120/18	4	7	59	9	34	7
Bosque La Carbonera-San Eusebio, Venezuela (ENGWALD 1999)	2200-2700	191/20	7	10	95	12	57	10

resultado un incremento en el número de especies epifíticas.

Especialmente las orquídeas que muestran una distribución localizada y poco abundante alcanzan un mayor número de especies tan sólo en áreas grandes (Tabla 1).

En la mayoría de los estudios con epífitas en Sudamérica, estas ocupan el primer lugar en riqueza de especies debido a que el 60% de la

flora epifítica pertenece a esta familia (KRESS 1989).

En bosques montanos húmedos y piedemonte las pteridófitas ocupan el segundo lugar de importancia, mientras que las aráceas sólo alcanzan una mayor diversidad en tierras bajas y bosque submontano, mostrando una disminución drástica a elevaciones mayores hacia los 2.000 m (Tabla 1). La alta diversidad de especies de aráceas en Chalalán se relaciona con el gran

número de especies del género *Philodendron* que en sudamérica tiene su centro máximo de distribución en la Amazonía por debajo de los 500 m (ENGWALD 1999). En este estudio, las bromeliáceas y las piperáceas (género *Peperomia*) al igual como en otros estudios, alcanzan valores menores al 10%. Otras familias son todavía de menos importancia debido a la ausencia de familias como p. ej. Ericaceae o Gesneriaceae, que en bosques montanos pueden alcanzar altos porcentajes.

De acuerdo a este estudio la diversidad α de epifitas y sobre todo de aráceas, orquídeas pteridófitas es alta con relativamente muchas especies en superficies pequeñas (Tabla 1). Resaltando el hecho de que en un relevamiento de 20x20 m ya se pueden encontrar hasta el 46% del total de 89 especies registradas para los 8 relevamientos. La diversidad β de las orquídeas y pteridófitas es también alta, encontrándose muchas especies diferentes al aumentar la superficie de muestreo, ya que después de ocho relevamientos no se obtuvo ni el 50% del total de las especies registradas. Las aráceas al contrario muestran una diversidad β muy baja, donde ya un plot pequeño (0,32 ha) contiene el 90% de las especies.

4.2. Distribución vertical

Un hecho notable es que la zona ZJ2 contiene el mayor número de especies epifíticas, con un tercio más que la ZJ3. Esto se debe al gran aporte de las hemiepifitas, sobre todo las aráceas que en este tipo de bosque alcanzan una alta diversidad y abundancia al igual que las pteridófitas, bromeliáceas y peperomias que alcanzan su máxima diversidad en dicha zona. Por el contrario, los troncos en los bosques amazónicos en general cuentan con muy pocas

epifitas y sólo las aráceas juegan un papel importante (TER STEEGE & CORNELISSEN 1989, ENGWALD 1999).

Considerando sólo las holoeépifitas las zonas ZJ2 y ZJ3 alcanzan un mismo número de especies lo que concuerda con los datos de IBISCH (1996) para el bosque húmedo montano de Sehuenas. Tomando en cuenta que la mayoría de las orquídeas y helechos de la ZJ2 crecen en la parte superior del tronco, esto sugiere que en el centro del árbol se concentra la mayor diversidad de epifitas (Fig. 8). Este resultado coincide con los trabajos de TER STEEGE & CORNELISSEN (1989) e IBISCH (1996). La alta diversidad en la parte inferior del dosel que se extiende hacia la parte superior del tronco se ve favorecida por una mayor acumulación de material orgánico y humedad en las bifurcaciones principales, así como por el desarrollo de cojines de briófitas principalmente sobre las ramas anchas, horizontales.

En la zona ZJ 4 la diversidad de epifitas es menor debido a una disminución del material orgánico, superficie y humedad. Sólo se encuentran pequeñas matas de musgos que sirven como sustrato en el cual se pueden depositar las diásporas principalmente de orquídeas y helechos. En la zona ZJ 5 casi existe una ausencia de epifitas. Sobre las ramitas sólo crecen líquenes costrosos y unas plantas juveniles de bromelias que probablemente no van a sobrevivir en estas condiciones. Las epifitas de la parte superior del dosel están sometidas a una mayor luminosidad, períodos de sequía y altas temperaturas, mostrando en general adaptaciones especiales para un mejor aprovechamiento del agua disponible como ser la presencia de hojas suculentas y pseudobulbos en orquídeas así como

escamas y tricomas en helechos. En bosques húmedos montanos la zona extrema ZJ5 todavía es ocupada por algunas bromeliáceas y pteridófitas pero principalmente por pequeñas orquídeas suculentas llamadas "twig-orchids" (IBISCH 1996), que están especializadas para este tipo de hábitat y tienen un ciclo de vida muy corto (CHASE 1987).

5. Conclusiones

Este trabajo muestra que el bosque en la región del río Esclabón y Chalalán, Parque Nacional Madidi cuenta con una alta diversidad de epífitas principalmente de las aráceas, orquídeas y pteridófitas. Esta diversidad y abundancia de las epífitas se relaciona con varios factores como ser la disponibilidad del sustrato, superficie, humedad, luz y temperatura. Tanto el microclima como la estructura del forofito determinan la distribución vertical de las especies. En este sentido los árboles altos y maduros albergan la mayor diversidad de epífitas porque ofrecen las mejores condiciones de crecimiento. Los datos obtenidos en este estudio muestran que el bosque piedemonte por su alta diversidad epifítica merece una especial atención y conservación.

Actualmente este es uno de los más amenazados por las actividades humanas, principalmente por la extracción selectiva de madera que se concentra en los árboles viejos y afecta de manera particular a las epífitas, cuyas poblaciones necesitan décadas para recuperarse en bosques intervenidos y probablemente no logran reestablecerse en bosques secundarios.

El hecho de ser el primer estudio de bosque piedemonte en los Andes y el descubrimiento de 2 especies nuevas de aráceas (T. CROAT, com.

pers.) y 5 nuevos registros para el país (ver Anexo 1), muestran la falta de conocimiento y un déficit en la investigación. Para lo cual se requieren más estudios en este ecosistema así como en bosques andinos en general. Aparte de la realización de más inventarios de especies para conocer más acerca de la distribución y biogeografía, se requieren también estudios que incluyan aspectos ecológicos como ser: microclima, interacción planta-animal, fenología, sucesión. Un aspecto mejor aplicado es la conservación y el uso sostenible de ciertas especies de epífitas que tengan valor ornamental y de las cuales las comunidades campesinas podrían obtener un aprovechamiento.

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por Conservación Internacional (CI) y la Wildlife Conservation Society (WCS) como parte del Proyecto Evaluación de Biodiversidad Madidi. Nuestra gratitud al Ing. Boris Fernández por su ayuda en la coordinación y logística de este trabajo, al Lic. Freddy Miranda por la elaboración del mapa, al Dr. M. Kessler y al Prof. S. R. Gradstein por la revisión del manuscrito, así también por su apoyo a los funcionarios del Herbario Nacional de Bolivia. Agradecemos también a nuestros ayudantes de campo Elio Valdéz y Abdón Palomeque y al personal del Albergue Ecológico Chalalán. Por las identificaciones agradecemos a los especialistas de los siguientes grupos: Dr. T. Croat (Araceae), R. Vásquez (Orchidaceae), Dr. R. Callejas (*Peperomia*) y Dr. A. Smith (Pteridophyta).

Bibliografía

- BACH, K., M. KESSLER & J. GONZALES. 1999. Caracterización preliminar de los bosques deciduos andinos de Bolivia en base a grupos indicadores botánicos. *Ecología en Bolivia* 32: 7-22.
- BARTHLOTT, W., W. LAUER & A. PLACKE. 1996. Global distribution of species diversity in vascular plants:

EPIFITAS EN EL PARQUE NACIONAL MADIDI

- towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde* 50: 317-327.
- BØGH, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana* 13: 25-34.
- CHAO, A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Stat.* 11: 265-270.
- CHASE, M.W. 1987. Obligate twig epiphytism in the *Oncidiinae* and other neotropical orchids. *Selbyana* 10: 24-30.
- CHURCHILL, S.P, BALSLEV, H., E. FORERO & J.L. LUTEYN (eds.). 1995. Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. The New York Botanical Garden.
- DIAL, R. & S.C. TOBIN 1994. Description of arborist methods for forest canopy access and movement. *Selbyana* 15(2): 24-37.
- EK, R.C., H. TER STEEGE & K.C. BIESMEIJER 1997. Vertical distribution and associations of vascular epiphytes in four different forest types in the Guianas. En: TROPENBOS (ed.), *Botanical diversity in the tropical rain forest of Guyana*. TROPENBOS, Utrecht: 65-89.
- ENGWALD, S. 1999. Diversität und Ökologie der vaskulären Epiphyten eines Berg- und eines Tieflandregenwaldes in Venezuela. *Libri - books on demand*, Hamburg.
- FAO 1993. Forest resources assessment, 1990: Tropical countries. FAO Forestry Paper 112, Rom.
- GENTRY, A.H., & C.H. DODSON 1987a. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- GENTRY, A.H. & C.H. DODSON 1987b. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233.
- GRAINGER, A. 1992. *Controlling tropical deforestation*. Earthscan, London.
- GRUBB, P.J., J.R. LLOYD, T.D. PENNINGTON & T.C. WHITMORE. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology* 51: 567-601.
- IBISCH, P.L. 1996. Neotropische Epiphytendiversität - das Beispiel Bolivien. Martina Galunder-Verlag. Wiehl. Alemania.
- JOHANSSON, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suec.* 59: 1-136.
- KELLY, D.L., E.V.J. TANNER, E.M. LUGHADHA & V. KAPOS. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *J. of Biogeogr.* 21: 421-440.
- KRESS, W.J., 1989. The systematic distribution of vascular epiphytes. En: LÜTTGE, U. (ed.), *Vascular plants as epiphytes*. Springer-Verlag, Berlin: 243-261.
- MYERS, N. 1988. Threatened biotas: "Hotspots in tropical forests. *The Environmentalist* 8: 187-207.
- NADKARNI, N.M. 1981. Canopy roots: Convergent evolution in rainforest nutrition cycles. *Science* 214: 1023-1024.
- NIEDER, J., S. ENGWALD & W. BARTHLOTT. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20(1): 66-75.
- NOWICKI, C. 1998. Diversität epiphytischer und terrestrischer Pflanzen eines ecuadorianischen Bergnebelwaldes im Vergleich. Tesis no publicada, Universidad de Bonn, Alemania.
- PARKER, G.G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. En: LOWMAN, M.D. & N.M. NADKARNI (eds.), *Forest canopies*. Academic Press, San Diego: 73-106.
- PERRY, D.R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10(2): 155-157.
- RAUER, G. 1995. Epiphytische Orchidaceae eines westandinen Bergregenwaldes in Ecuador. Tesis no publicada, Universidad de Bonn, Alemania.
- RIBERA, M.O. 1992. Regiones ecológicas. En: MARCONI, M. (ed.), *Conservación de la diversidad biológica en Bolivia*. Centro de Datos para la Conservación, USAID/Bolivia, La Paz: 9-72.
- SUDGEN, A.M. & R.J. ROBINS. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forest forests. I. The distribution of the epiphytic

- flora. *Biotropica* 11: 173-188.
- TER STEEGE, H. & J.H.C. CORNELISSEN. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21(4): 331-339.
- WHITTAKER, R.H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary Biology* 10: 1-67.

Dirección de los autores: Amparo R. Acebey, Herbario Nacional de Bolivia, Casilla 10077, La Paz, Bolivia; Thorsten Krömer, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften der Universität Göttingen, Abteilung Systematische Botanik, Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen, Alemania. tkroemer@gmx.de.

EPIFITAS EN EL PARQUE NACIONAL MADIDI

Anexo

Lista de especies del campamento río Eslabón y de la laguna Chalachán incluyendo forma de vida (F. de vida: ep = epífita, he = hemiepífita, ter = terrestre, bulb = bulbosa, colg = colgante, erect = erecta, trep = trepadora, rast = rastrera y ros = roseta), zonas de Johansson (ZJ) y frecuencia (Frec.).

ANGIOSPERMAE

Familia	Género	Especie	Autor	F. de vida	ZJ	Frec.
Araceae	<i>Anthurium</i>	<i>clavigerum</i>	Poepp.	he-trep	1,2	6
	<i>Anthurium</i>	<i>gracile</i>	(Rudge) Schott	ep-erect	2,3	4
	<i>Anthurium</i>	spec. nov. *		ter		
	<i>Anthurium</i>	<i>oxycarpum</i>	Poepp.	he-trep		
	<i>Anthurium</i>	<i>paraguayense</i> cf.	Engl.	ter-ros		
	<i>Anthurium</i>	<i>kunthii</i>	Poepp.	he-trep	1,2	1
	<i>Dieffenbachia</i>	sp. nov. *		ter		
	<i>Monstera</i>	<i>adansonii</i>	Schott	he-trep	1,2	7
	<i>Monstera</i>	<i>dubia</i>	(H.B.K.) Engl.	he-trep	1,2	3
	<i>Monstera</i>	<i>obliqua</i>	Miq.	he-trep	1,2	7
	<i>Monstera</i>	<i>subpinnata</i>	(Schott) Engl.	he-trep	1,2	4
	<i>Monstera</i>	<i>spruceana</i>	(Schott) Engl.	he-trep		
	<i>Philodendron</i>	<i>camposportoanum</i>	G.M. Barroso	he-trep	1,2	2
	<i>Philodendron</i>	<i>caudatum</i>	K. Krause	he-trep	1,2	6
	<i>Philodendron</i>	<i>chinchamayense</i> cf.	Engl.	he-trep	1,2	4
	<i>Philodendron</i>	<i>ernestii</i>	Engl.	he-trep	1,2	8
	<i>Philodendron</i>	<i>lechlerianum</i>	Schott	he-trep	2	1
	<i>Philodendron</i>	<i>brandtianum</i>		he-trep	1,2,3	8
	<i>Philodendron</i>	<i>heterophyllum</i>	Poepp.	he-trep	1,2	2
	<i>Philodendron</i>	<i>megalophyllum</i>	Schott	he-trep	2	1
<i>Philodendron</i>	<i>divaricatum</i>		he-trep	2	2	
<i>Rhodospatha</i>	<i>brachypoda</i>	G.S. Bunting	he-trep	1,2	8	
<i>Rhodospatha</i>	<i>latifolia</i>	Poepp.	he-trep	1,2	8	

ACEBEY & KRÖMER

	<i>Syngonium</i>	<i>podophyllum</i>	Schott	he-trep	1,2	5
Bromeliaceae	<i>Aechmea</i>	<i>angustifolia</i>	Poepp. & Endl.	ep-ros	2	1
	<i>Aechmea</i>	<i>bromeliifolia</i>	(Rudge) Baker	ep-ros		
	<i>Aechmea</i>	<i>fuerstenbergii</i>	E. Morren & Wittm.	ep-ros	2,3	2
	<i>Billbergia</i>	<i>robert-readii</i>	E. Gross & Rauh	ep-ros	2	1
	<i>Guzmania</i>	<i>calothyrsus</i> cf.	Mez	ep-ros	2	2
	<i>Guzmania</i>	<i>tarapotina</i>	Ule	ep-ros	2	2
	<i>Pitcairnia</i>	<i>lanuginosa</i> cf.	Ruiz & Pav.	ter		
	<i>Tillandsia</i>	<i>paraensis</i>	Mez	ep-bulb	4	1
	<i>Vriesea</i>	<i>heliconioides</i>	(Kunth) Hook. ex Walp.	ep-ros		
	<i>Werauhia</i>	<i>sanguinolenta</i>	J.R Grant	ep-ros	3	1
Cactaceae	<i>Epiphyllum</i>	<i>phyllanthus</i>	(L.) Haw.	ep-colg	3	1
	<i>Pseudorhipsalis</i>	<i>ramulosa</i>	(Salm-Dyck) Barthlott	ep-colg	3,4	1
	<i>Rhopsalis</i>	<i>baccifera</i>	(Muell.) Stearn	ep-colg		
Clusiaceae	<i>Clusia</i>	sp.		ep-colg	2	1
Cyclanthaceae	<i>Thoracocarpus</i>	<i>bissectus</i>	(Vell.) Harl.	ep-colg		
Gesneriaceae ?	Gen.	sp.		ep-rast		
Marcgraviaceae	<i>Marcgravia</i>	sp.		ep-colg	3	1
Orchidaceae	<i>Beloglottis</i> cf.	sp. 1		ter		
	<i>Beloglottis</i> cf.	sp. 2		ep-erec	2,3	2
	<i>Brassia</i>	sp.		ep-erec		
	<i>Cattleya</i>	<i>luteola</i>	Lindl.	ep-rast		
	<i>Cischweinfia</i>	<i>kroemeri</i>	Vásquez & Dodson		ep-colg	
	<i>Cryptarrhena</i>	<i>kegelii</i>	Rchb. f.	ep-erec		
	<i>Chaubardia</i>	<i>klugii</i>	(C. Schw.) Garay	ep-erec	1	3
	<i>Dichaea</i>	<i>campanulata</i> aff.	C. Schweinf.	ep-colg		
	<i>Dichaea</i>	<i>kegelii</i> cf.	Rchb. f.	ep-colg		
	<i>Dichaea</i>	sp.		ep-colg		
	<i>Encyclia</i>	<i>pygmaea</i>	(Hook.) Dressler	ep-rast		

EPIFITAS EN EL PARQUE NACIONAL MADIDI

<i>Epidendrum</i>	<i>anceps</i>	Jacq.	ep-erec	2,3	2
<i>Epidendrum</i>	<i>armeniacum</i>	Lindl.	ep-erec		
<i>Epidendrum</i>	<i>prostratum</i>	(Lindl.) Rchb. f.	ep-rast	1,2,3	3
<i>Epidendrum</i>	<i>rigidum</i>	Jacq.	ep-erec		
<i>Epidendrum</i>	sp. 1		ep-colg		
<i>Epidendrum</i>	sp. 2		ep-erec	2,3,4	4
<i>Kefersteinia</i>	<i>sanguinolenta</i>	Rchb. f.	ep-erec		
<i>Koellensteinia</i>	<i>graminea*</i>	(Lindl.) Rchb. f.	ep-erec		
<i>Masdevallia</i>	<i>omorenoi</i>		ep-erec	3,4	4
<i>Masdevallia</i>	<i>wendlandiana</i>	Rchb. f.	ep-erec	2,3,4	3
<i>Masdevallia</i>	sp. 1		ep-erec		
<i>Maxillaria</i>	<i>camaridii</i>	Rchb. f.	ep-colg	2,3,4	3
<i>Maxillaria</i>	<i>conferta</i>	(Grieseb.) Schweinf.	ep-colg	2,3,4	4
<i>Maxillaria</i>	<i>equitans</i>	(Schltr.) Garay	ep-colg	2,3,4	6
<i>Maxillaria</i>	<i>rufescens</i>	Lindl.	ep-erec	2,3,4	4
<i>Maxillaria</i>	<i>scorpioidea</i>	Krzl.	ep-colg	3	1
<i>Maxillaria</i>	<i>violaceopunctata</i>	Rchb. f.	ep-erec	2,3,4	3
<i>Maxillaria</i>	sp. 1		ep-erec	3,4	2
<i>Maxillaria</i>	sp. 2		ep-colg	3	1
<i>Mormodes</i>	sp.		ep-erec	2	1
<i>Myoxanthus</i>	<i>affinis</i>	(Lindl.) Luer	ep-erec	3,4	3
<i>Octomeria</i>	sp. 1		ep-erec		
<i>Octomeria</i>	sp. 2		ep-erec		
<i>Oncidium</i>	<i>nanum</i>	Lindl.	ep	2,3	2
<i>Ornithocephalus</i>	<i>kruegeri</i> aff.	Rchb. f.	ep-colg		
<i>Pleurothallis</i>	<i>aphtosa</i>	Lindl.	ep-erec		
<i>Pleurothallis</i>	<i>flexuosa</i>	(Poepp. & Endl.) Lindl.	ep-erec	2,3,4	4
<i>Pleurothallis</i>	<i>gracilentata</i>	Luer & Vásquez	ep-erec	2	1
<i>Pleurothallis</i>	<i>polygonioides</i>	Grieseb.	ep-rast	2,3,4	4

ACEBEY & KRÖMER

	<i>Pleurothallis</i>	<i>sicariopsis</i>	Luer	ep-erec		
	<i>Pleurothallis</i>	<i>xanthochlora</i>	Rchb. f.	ep-erec	2,3	3
	<i>Pleurothallis</i>	sp. 1		ep-erec	3	
	<i>Pleurothallis</i>	sp. 2		ep-erec	3	1
	<i>Polystachya</i>	<i>concreta</i> cf.	(Jacq.) Garay & Sweet	ep-erec	4	1
	<i>Rodriguezia</i>	sp.		ep-colg		
	<i>Scaphyglottis</i>	<i>boliviensis</i>	(Rolfe) B. Adams	ep-colg		
	<i>Scaphyglottis</i>	<i>prolifera</i>	Cogn.	ep-erec	2	2
	<i>Sigmatostalix</i>	<i>amazonica</i>	Schltr.	ep-erec		
	<i>Stelis</i>	sp.		ep-erec		
	<i>Stenia</i>	<i>pallida</i>	Lindl.	ep-erec	3	1
	<i>Trichosalpinx</i>	<i>egleri</i>	(Pabst) Luer	ep-colg	3	2
	<i>Vanilla</i>	<i>chamissonis</i> cf.	Kl.	he-trep		
	<i>Xylobium</i>	sp.		ep-erec		
Piperaceae	<i>Peperomia</i>	<i>albostriata</i>	C. DC.	ep-erec		
	<i>Peperomia</i>	<i>cardenasii</i>	Trel.	ep-erec	2,3,4	2
	<i>Peperomia</i>	<i>cyclophylla</i>	Miq.	ep-rast	3	1
	<i>Peperomia</i>	<i>macrostachya</i>	(Vahl.) A. Dietr.	ep-colg	2	1
	<i>Peperomia</i>	<i>psilostachya</i>	C. DC.	ep-rast	2,3,4	3
	<i>Peperomia</i>	<i>quadrifolia</i>	(L.) HBK.	ep-erec	3	1
	<i>Peperomia</i>	<i>rhombea</i>	R. & P.	ep-rast	1,2,3,4	5
	<i>Peperomia</i>	<i>rotundifolia</i>	(L.) HBK.	ep-rast	2,3,4	8
	<i>Peperomia</i>	<i>serpens</i>	(Sw.) Loud	ep-rast		
	<i>Peperomia</i>	sp. 1		ep-colg	2,3	3
	<i>Peperomia</i>	sp. 2		ep-colg		
	<i>Peperomia</i>	sp. 3		ep-erec	2	1
	<i>Peperomia</i>	sp. 4		ep-rast	1,2	1
Rubiaceae	<i>Hillia</i>	sp.		ep-colg	2	1

PTERIDOPHYTA

EPIFITAS EN EL PARQUE NACIONAL MADIDI

Aspleniaceae	<i>Asplenium</i>	<i>angustum</i>	Sw.	ep-erec		
	<i>Asplenium</i>	<i>auritum</i>	Sw.	ep-erec	2,3,4	6
	<i>Asplenium</i>	<i>cuneatum</i> *	Lam.	ep-erec	1	1
	<i>Asplenium</i>	<i>juglandifolium</i>	Lam.	ep-erec		
	<i>Asplenium</i>	<i>serratum</i>	L.	ep-ros	2,3,4	8
	<i>Asplenium</i>	<i>pteropus</i>	Kaulf.	ep-trep		
Davalliaceae	<i>Nephrolepis</i>	<i>pendula</i>	(Raddi) J. Sm.	ep-colg		
Dryopteridaceae	<i>Polybotrya</i>	<i>caudata</i>	Kunze	he-trep	1,2	8
Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum</i>	<i>lehmannii</i> *	Hieron.	ep-rast		
	<i>Trichomanes</i>	<i>polypodioides</i>	L.	ep-rast		
	<i>Trichomanes</i>	<i>punctatum</i>	Poir.	ep-rast		
	<i>Trichomanes</i>	<i>angustatum</i>	Carm.	ep-trep	2	2
	<i>Trichomanes</i>	<i>collariatum</i>	Bosch	ep-trep		
	<i>Trichomanes</i>	<i>rupestre</i>	(Raddi) Bosch	ep-trep		
	<i>Trichomanes</i>	<i>pyxidiferum</i>	L.	ep-rast		
Lomariopsidaceae	<i>Bolbitis</i>	<i>nicotianifolia</i>	(Sw.) Alston	he-trep		
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>laminarioides</i>	(Fée) T. Moore	ep-colg	3	1
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>raywaense</i>	(Jenman) Alston	ep-colg		
	<i>Elaphoglossum</i>	sp. 1		ep-colg		
	<i>Elaphoglossum</i>	sp. 2		ep-colg		
	<i>Lomagamma</i>	<i>guianensis</i>	(Aubl.) Ching	he-trep	1,2	2
<i>Lomariopsis</i>	<i>japurensis</i>	(Mart.) J. Sm.	he-trep	1,2	8	
Lycopodiaceae	<i>Huperzia</i>	<i>linifolia</i>	(L.) Trevisan	ep-colg		
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum</i>	<i>chlorolepis</i>	Alston	ep-colg	2	1
	<i>Campyloneurum</i>	<i>phyllitidis</i>	(L.) C. Presl	ep-erec	2,3,4	4
	<i>Campyloneurum</i>	<i>fuscusquamatum</i>	Lellinger	ep-trep	1,2	7
	<i>Dicranoglossum</i>	<i>subnudum</i>	(C. Chr.) Stolze	ep-colg		
	<i>Microgramma</i>	<i>lycopodioides</i>	(L.) Copel.	ep-rast		
	<i>Microgramma</i>	<i>percussa</i>	(Cav.) de la Sota	ep-rast	2,3,4	8
	<i>Microgramma</i>	<i>tecta</i>	(Kaulf.) Alston	ep-rast		

ACEBEY & KRÖMER

	<i>Niphidium</i>	<i>crassifolium</i>	(L.) Lellinger	ep-erec		
	<i>Pecluma</i>	<i>consimilis</i> *	(Mett.) M. G. Price	ep-colg	2,3,4	7
	<i>Pleopeltis</i>	<i>laciniata</i>	(Stolze) comb. ined.		ep-rast	
	<i>Polypodium</i>	<i>bombycinum</i>	Maxon	ep-colg	3,4	3
	<i>Polypodium</i>	<i>decumanum</i>	Willd.	ep-rast	2	1
	<i>Polypodium</i>	<i>triseriale</i> cf.	Sw.	ep-erec		
	<i>Polypodium</i>	<i>polypodioides</i>	(L.) Watt	ep-rast	3,4	6
	<i>Polypodium</i>	<i>caceresii</i>	Sodirol	ep-trep	2	2
Psilotaceae	<i>Psilotum</i>	<i>nudum</i>	(L.) Pal. Beauvois	ep-colg		
Vittariaceae	<i>Ananthacorus</i>	<i>angustifolius</i>	(Sw.) Underw. & Maxon	ep-colg	2,3,4	4
	<i>Anetium</i>	<i>citrifolium</i>	(L.) Splitg.	ep-colg	1,2	2
	<i>Polytaenium</i>	<i>cajenense</i>	(Desv.) Benedict	ep-colg	1,2	3
	<i>Vittaria</i>	<i>lineata</i>	(L.) Sm.	ep-colg	2,3	3

* nuevas especies para la ciencia y nuevos registros para Bolivia