

Diversidad, estructura y distribución de bosques con cedro en el noroeste de Argentina y sur de Bolivia

Malizia, L.R.^{1,2,3}; C. Blundo^{1,2} y S. Pacheco^{1,2}

¹Fundación ProYungas, CC 34 (4107), Yerba Buena, Tucumán, Argentina.

²Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (LIEY, UNT).

³International Center for Tropical Ecology, University of Missouri - St. Louis.

Describimos la riqueza y composición de especies de árboles y la estructura del bosque en las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo y brindamos información sobre abundancia, parámetros estructurales y distribución de *Cedrela balansae* y *C. lilloi*. Los muestreos se realizaron en 30 parcelas de 1 ha cada una en 4 elevaciones aproximadas (600, 1.100, 1.600 y 2.100 m). La composición de especies varió relativamente poco entre parcelas en una misma elevación, pero hubo un recambio casi total entre parcelas ubicadas en los extremos del gradiente altitudinal. La riqueza de especies, géneros y familias disminuyó con la altitud, con un pico leve a los 1.100 m. La estructura del bosque también varió con la altitud, siendo mayor el área basal y menor la altura del dosel a los 2.100 m. Las especies de cedro presentaron abundancias intermedias en relación a las otras especies de árboles censadas. *C. balansae* fue registrada entre los 500 m y 1.100 m, con mayor densidad y área basal a los 600 m. *C. lilloi* se encontró entre los 1.000 m y 2.100 m, con mayor densidad a los 2.100 m y mayor área basal a los 1.600 m. Basados en modelos de distribución, estimamos que *C. balansae* ocupa unos 8.500 km² y *C. lilloi*, 9.200 km² en el área de estudio, y que ambos se presentan en simpatria sobre una superficie de aproximadamente 600 km², entre los 1.000 y 1.100 m. Finalmente, analizamos los factores que podrían determinar los patrones estructurales y de diversidad encontrados, y analizamos posibles estrategias de conservación y uso sustentable del cedro en la región.

We describe tree species richness and composition, and forest structure in the Yungas of the Upper Bermejo River Basin and provide information on abundance, distribution and structural parameters for *Cedrela balansae* and *C. lilloi*. We sampled 30 1-ha plots at four main elevations (600, 1100, 1600 and 2100 m). Species composition varied relatively little among plots at the same elevation, but showed high turnover among plots located at the extremes of the altitudinal gradient. Species, genera and family richness decreased with elevation, with a minor peak at 1100 m. Forest structure also varied with elevation, with highest basal area and lowest canopy height at 2100 m. *Cedrela* species showed intermediate abundances compared with other censused tree species. *C. balansae* was found between 500 and 1100 m, with highest density and basal area at 600 m. *C. lilloi* was found between 1000 and 2100 m, with highest density at 2100 m and highest basal area at 1600 m. Based on ecological niche models, we estimated that *C. balansae* occupied 8500 km² and *C. lilloi* 9200 km² in the study area, and that they occurred in sympatry over an area of about 600 km², between 1000 and 1100 m. We finally discuss the factors that may determine the structural and diversity patterns found, and analyze possible conservation and sustainable-use strategies for *Cedrela* in the region.

INTRODUCCION

La información disponible sobre diversidad de árboles (i.e. riqueza y composición de especies) y estructura (i.e., densidad y área basal) del bosque de las Yungas Subtropicales (sur de Bolivia y noroeste de Argentina) es relativamente escasa. Estudios realizados en otras regiones de bosque montano tropical muestran un empobrecimiento en la riqueza de especies con aumentos en la elevación, una alta tasa de recambio de especies entre pisos altitudinales, y marcados cambios en los parámetros estructurales del bosque, como por ejemplo una disminución en la altura de los árboles con la elevación, o un incremento en área basal hacia las partes altas (Richards 1952, Grubb 1974, Grubb y Stevens 1985, Proctor *et al.* 1988, Gentry 1995, Lieberman *et al.* 1996, Vázquez y Givnish 1998). Existen estudios previos para las Yungas Subtropicales que analizan la riqueza y composición de especies arbóreas (Brown *et al.* 1985, Brown 1986, Brown y Ramadori 1989, Brown 1995, Grau y Brown 1995, Morales *et al.* 1995, Grau 1999) y unos pocos que consideran aspectos de estructura del bosque en el gradiente altitudinal (Brown 1986, Grau *et al.* 1997, Grau y Brown 1998). Sin embargo, estos estudios han sido basados en tamaños de muestreo relativamente pequeños y no han puesto énfasis en la Alta Cuenca del Río Bermejo, el área de mayor diversidad de las Yungas Subtropicales (Grau y Brown 2000).

Las Yungas Subtropicales comprenden un rango altitudinal que se extiende de aproximadamente desde los 400 a los

2.500 ms.n.m. Este gradiente altitudinal está asociado con cambios en las condiciones ambientales, principalmente en precipitación y temperatura, a los cuales la vegetación arbórea responde con cambios bien marcados en composición específica y probablemente en características estructurales a lo largo del gradiente. En base a la composición de especies se diferencian de modo aproximado tres pisos altitudinales de vegetación: el piso inferior de Selva Pedemontana, el piso intermedio de Selva Montana y el piso superior de Bosque Montano (Brown 1995, Brown *et al.* 2001).

Las Yungas Subtropicales albergan dos especies de cedro, el cedro orán (*Cedrela balansae*) y el cedro coya (*C. lilloi*). En términos generales, *C. balansae* se distribuye principalmente en la Selva Pedemontana, mientras que *C. lilloi* está presente en la Selva Montana y el Bosque Montano. Recientemente se ha sugerido la presencia adicional de una tercera especie para la región, *C. saltensis* (Zapater *et al.* 2004), muy afín es su morfología con *C. balansae* (Grau *et al.* este volumen). Esta nueva especie no es considerada en este trabajo, ya que su descubrimiento fue posterior al trabajo de campo. Este hecho evidencia las limitaciones de la información disponible, que se profundizan al considerar parámetros más específicos como la distribución espacial, la abundancia, la distribución de tamaños y el área basal de estas especies.

Los cedros se destacan por la calidad de su madera, que está entre las más cotizadas del mercado regional (aproximadamente US\$ 170-300/m³ para *C. lilloi* y US\$ 140-

200/m³ para *C. balansae* como madera no aserrada), lo que los ha expuesto a un régimen de extracción intenso por parte de la industria forestal, sin una planificación que asegure la sustentabilidad económica y biológica de este recurso. Las dificultades de las autoridades competentes para ordenar el uso del recurso maderero y la escasez de información básica, dificultan la posibilidad de desarrollar programas de aprovechamiento sustentable a nivel regional para estas especies. En el mejor de los casos, la información que se genera sobre densidad y estructura es a nivel predial, lo que permite realizar planes de aprovechamiento a esta escala, pero sin un contexto regional que conduzca los planes locales. Todo esto resulta en que no existan estrategias de uso y conservación de las especies de cedro (ni de ninguna otra especie maderable) a escala regional.

En este trabajo, presentamos aspectos de la diversidad (considerando número de especies, géneros y familias y composición y recambio de especies) y de la estructura del bosque (incluyendo densidad, área basal y altura máxima) a lo largo del gradiente altitudinal de Yungas del noroeste de Argentina y sur de Bolivia. Además, determinamos la importancia en términos estructurales (densidad, abundancia relativa y área basal) y modelamos el área de distribución de *C. balansae* y *C. lilloi* para este sector de Yungas.

MÉTODOS

Este estudio se enfoca principalmente en la Reserva de la Biosfera de las Yungas y zonas aledañas, abarcando una superficie

aproximada de 2 millones de ha. Allí establecimos 30 parcelas de 1 ha cada una entre noviembre de 2002 y abril de 2004. Las parcelas se ubicaron desde el Parque Nacional Baritú, en el norte de la Provincia de Salta, y la Reserva de Flora y Fauna de Tariquía, en el sur de Bolivia, hasta la Serranía de Zapla, en el sur de la Provincia de Jujuy (Fig. 1). Estas parcelas fueron distribuidas en cuatro elevaciones aproximadas: 600, 1.100, 1.600 y 2.100 m s.n.m. (ocho parcelas en cada una de las dos elevaciones inferiores y siete parcelas en cada una de las dos superiores) (Apéndice). Todas las parcelas midieron 20 x 500 m, corregidas por pendiente para cubrir 1 ha (Condit 1998).

En cada parcela identificamos a nivel de especie y medimos todos los árboles ≥ 10 cm de diámetro a 1,30 m del suelo (i.e., diámetro a la altura del pecho o DAP). Cada árbol fue marcado con una chapa de aluminio numerada y se le midió DAP y altura total. Además, registramos el número de tocones (árboles aserrados) por parcela para hacer una estimación de la intensidad de la extracción forestal ocurrida en los distintos bosques.

Para cada parcela determinamos la riqueza (i.e., número) de especies, géneros y familias; la estructura del bosque en términos de densidad, área basal y altura máxima considerando todas las especies; y la intensidad de uso (número de tocones). Correlacionamos estos parámetros con la elevación de las parcelas. Debido a que algunas variables no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, utilizamos correlaciones

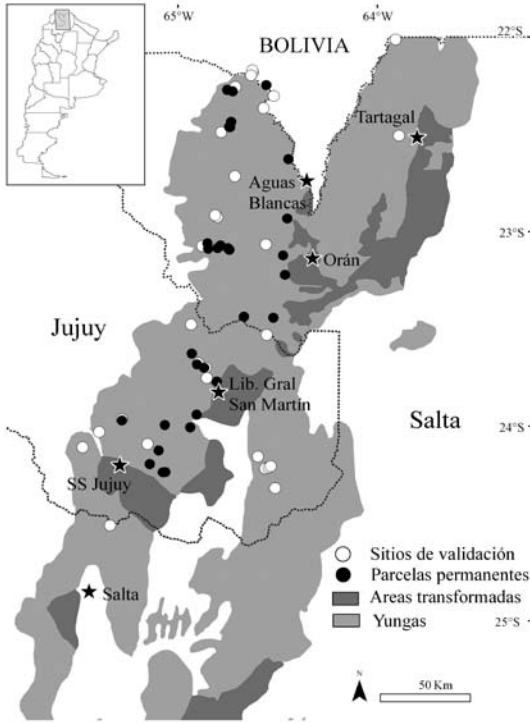


FIGURA 1. Mapa de distribución de la vegetación en la Alta Cuenca del Río Bermejo, incluyendo la distribución de las 30 parcelas permanentes de muestreo y los 29 sitios de validación para los modelos de distribución de GARP (ver Métodos).

no paramétricas (Spearman). Analizamos la composición florística en el gradiente altitudinal empleando datos de presencia-ausencia de especies en un ordenamiento no-métrico de escalamiento multidimensional (NMDS) basado en el índice de similitud de Sørensen, utilizando el programa PC-ORD (McCune y Mefford 1999). Finalmente, calculamos el recambio de especies entre elevaciones mediante el

índice de similitud de Sørensen, utilizando el programa EstimateS (Colwell 2000).

Para cada especie de cedro, determinamos densidad, abundancia relativa, área basal y distribución de tamaños (diámetros) y correlacionamos (Spearman) las tres primeras variables con la posición en el gradiente altitudinal de las parcelas. Además, comparamos las variables estructurales medidas para los cedros en parcelas ubicadas en áreas protegidas y en propiedades privadas, utilizando el test no paramétrico de comparación de medias (U de Mann-Whitney).

Describimos la distribución de cedros a nivel regional (21°-25.5°S, ~65.000 km²) utilizando el modelo de nicho ecológico GARP (Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction; <http://biodi.sdsc.edu/>), calculado con el programa Desktop GARP (disponible en <http://beta.lifemapper.org/desktop-garp/>). GARP busca asociaciones no aleatorias entre las característi-

cas ambientales de los sitios donde se encuentra presente la especie de interés y las características de toda el área de estudio (Stockwell y Noble 1992, Stockwell y Peters 1999). Luego de generar 100 modelos GARP para cada especie de cedro, obtuvimos un mapa hipotético de distribución de cada especie resumiendo los 20 mejores modelos (Anderson *et al.* 2003, Levine *et al.* 2004). De este modo, cada punto

(píxel) del mapa de distribución muestra un valor predictivo de presencia: 20 es el valor máximo donde todos los modelos seleccionados predicen la presencia de la especie y 0 es el valor mínimo donde ningún modelo predice la presencia de la especie.

La obtención de los modelos se hizo en dos etapas. Primero generamos los modelos de distribución con GARP usando los datos de presencia de las 30 parcelas de muestreo (datos de “entrenamiento”). Luego verificamos la validez de estos modelos utilizando otras 29 parcelas de muestreo independientes (datos de “validación”). Los sitios de validación se ubicaron en lugares que no habían sido muestreados previamente (Fig. 1). Cada sitio cubrió aproximadamente 0,8 km², que es el tamaño de píxel que se usó en la generación de los modelos (ver más abajo). En los sitios de validación sólo registramos presencia-ausencia de especies. Evaluamos la significancia de los modelos de distribución de cada especie usando la prueba estadística no paramétrica de dos muestras de Mann-Whitney (Elith y Burgman 2002). Básicamente, evaluamos si los sitios con presencia confirmada (según los datos de validación) presentaron valores de GARP mayores que los sitios donde la especie no fue encontrada (según los datos de validación). Esta prueba es recomendable porque brinda una medida del desempeño del modelo que no depende de un umbral prefijado (Elith y Burgman 2002).

Las bases de datos ambientales (coberturas de SIG) usadas para crear los modelos incluyeron variables climáticas, topográ-

ficas y de cobertura de la vegetación. En total utilizamos 10 variables: temperatura media anual, isothermalidad (rango medio diario/rango anual), estacionalidad térmica (desvío estándar anual de las temperaturas mensuales medias), orientación de la ladera (utilizando transformaciones de seno y coseno), pendiente, elevación y tres variables estimadas de NDVI (Normalized Difference Vegetation Index, ver más abajo). Empleamos los datos de temperatura de WORLDCLIM (<http://biogeoberkeley.edu/worldclim/worldclim.html>), disponibles en una grilla con resolución de 30 arco segundos (~1 km² en el ecuador y ~0.72 km² en el área de estudio) (Hijmans *et al.* 2004). Utilizamos datos digitales de elevación producidos por la NASA (<ftp://edcsgs9.cr.usgs.gov/pub/data/srtm/>), disponibles a escala global a una resolución de 3 arco-segundos (~90 m x 90 m en el ecuador). A partir de esta superficie de elevación calculamos pendiente media, orientación media y elevación media a una resolución de 30 arco segundos. Obtuvimos datos de NDVI del Land Processes Distributed Active Archive Center (<http://edcdaac.usgs.gov/1KM/1kmhomepage.html>), disponibles a una resolución aproximada de 1,1 km². NDVI es una medida de la reflectividad de la vegetación de la superficie de la tierra (Lillesand y Keifer 2000) y es representativa de la productividad de la vegetación (Chong *et al.* 1993). Basándonos en valores mensuales máximos, calculamos el valor máximo de NDVI, la estacionalidad anual y una medida intermedia de “verdor” (para más detalles consultar Parra *et al.* 2004). Todas

las grillas de NDVI fueron re-calculadas a una resolución de 30 arco segundos para que coincidan con las grillas climáticas y de elevación.

RESULTADOS

Diversidad de especies

Censamos un total de 15.028 árboles ≥ 10 cm de DAP pertenecientes a 138 especies, 115 géneros y 53 familias. El número promedio de especies a los 600 y 1.100 m s.n.m. fue de aproximadamente 39 especies/ha y luego disminuyó con la altitud ($rS = -0,76$, $P < 0,001$, $n = 30$) (Tabla 1, Fig. 2). El mismo patrón se repitió considerando número de géneros ($rS = -0,76$, $P < 0,001$, $n = 30$), lo cual refleja el hecho de que el 90% de los géneros encontrados estuvieron representados por una única especie. El número promedio de familias presentó un pico a los 1.100 m s.n.m. y luego disminuyó hasta los 2.100 m s.n.m., mostrando una correlación negativamente menos marcada con la altitud ($rS = -0,55$, $P < 0,01$, $n = 30$) (Tabla 1, Fig. 2). El 49% de las familias estuvo representada por un sólo género, mientras

que unas pocas familias estuvieron representadas por un número medio a alto de géneros: Anacardiáceas (4), Rubiáceas (4), Sapindáceas (4), Euforbiáceas (6), Mirtáceas (6) y Leguminosas (14). El número total de especies, géneros y familias por elevación alcanzó un valor máximo a los 1.100 m s.n.m. y luego disminuyó con la elevación (Tabla 1).

Composición y recambio de especies

La composición de especies varió claramente a lo largo del gradiente altitudinal, como se observa en el ordenamiento no-métrico de escalamiento multidimensional (Fig. 3). El primer eje de este ordenamiento explicó el 77% de la variación de los datos, mientras que el eje 2 sólo explicó el 5% de la variación de los datos. Las parcelas de muestreo se dispusieron a lo largo del eje 1 aproximadamente en 4 grupos de puntos correspondientes con su elevación, desde los 600 a los 2.100 m s.n.m. Este agrupamiento de las parcelas sugiere que la composición de especies responde marcadamente a factores ambientales que cambian con la elevación.

TABLA 1. Promedio (\pm error estándar) de especies, géneros y familias por hectárea de árboles ≥ 10 cm DAP para cada elevación de las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo, noroeste de Argentina y sur de Bolivia. En corchetes se indica el número total de especies, géneros o familias por elevación.

	Elevación aproximada (m)			
	600 (n = 8)	1.100 (n = 8)	1.600 (n = 7)	2.100 (n = 7)
Número de especie	39,0 \pm 2,9 [78]	39,6 \pm 2,4 [95]	28,2 \pm 2,4 [63]	14,2 \pm 2,0 [38]
Número de géneros	36,2 \pm 2,9 [70]	36,7 \pm 2,1 [81]	26,0 \pm 2,2 [56]	13,2 \pm 1,7 [35]
Número de familias	22,1 \pm 1,5 [34]	26,6 \pm 1,2 [42]	21,1 \pm 1,2 [36]	12,5 \pm 1,3 [27]

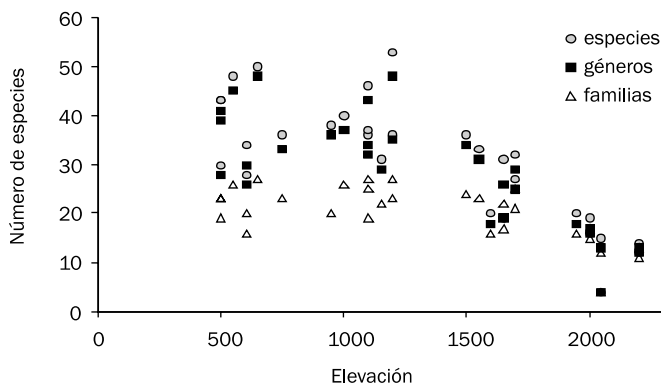


FIGURA 2. Número de especies, géneros y familias por elevación en las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia).

La Selva Pedemontana (ca. 600 m s.n.m.) estuvo caracterizada por *Anadenanthera colubrina* (13,8% de todos los individuos censados en este piso altitudinal), *Phyllostylon rhamnoides* (10,9%), *Trichilia hieronymi* (7,2%), *Parapiptadenia excelsa* (5,9%), *Calycophyllum multiflorum* (5,5%), *Astronium urundeuva* (5,2%) y *Ruprechtia apetala* (4,2%). Con excepción de *T. hieronymi*, son todas especies deciduas que pasan la temporada seca sin follaje, respondiendo a la marcada estacionalidad climática del pedemonte. La Selva Montana (ca. 1.100 m s.n.m.) estuvo caracterizada por *Miconia molybdea* (16,3%), *Croton densiflorus* (5,6%), *Siphoneugenia occidentalis* (4,5%), *Blepharocalyx salicifolius* (4,3%), *Inga marginata* (3,9%), *Parapiptadenia excelsa* (2,9%) y *Nectandra pichurin* (2,7%). La transición entre Selva Montana y Bosque Montano (i.e., 1.600 m s.n.m.) estuvo caracterizada por *Allophylus edulis* (13,8%), *Podocar-*

pus parlatoresi (13,4%), *Blepharocalyx salicifolius* (11,8%), *Parapiptadenia excelsa* (6,1%), *Myrcianthes pseudomato* (5,7%), *Juglans australis* (4,2%) e *Ilex argentina* (4,1%). En fuerte contraste con la Selva Pedemontana, la mayoría de las especies dominantes en la Selva Montana son perennifolias (con excepción de *P. excelsa* y *J. australis*), lo que probablemente responde a una mayor disponibilidad de agua durante la época seca, en parte en forma de neblina. Finalmente, las especies típicas del Bosque Montano (ca. 2.100 m s.n.m.) fueron *Podocarpus parlatoresi* (43,4%), *Prunus tucumanensis* (13,3%), *Viburnum seemenii* (11,2%), *Ilex argentina* (7,7%), *Crinodendron tucumanum* (5,2%), *Cedrela lilloi* (3,1%) y *Alnus acuminata* (2,7%). Muchas de estas especies son de origen austral o boreal, lo que explicaría su adaptación a las bajas temperaturas invernales a las que están sometidas en este piso de vegetación. A esta

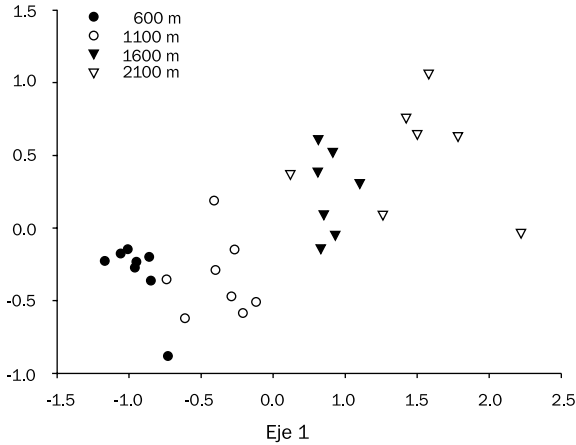


FIGURA 3. Cambio en la composición de especies a lo largo del gradiente altitudinal de bosques en la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia), evidenciado a partir de un ordenamiento no-métrico de escalamiento multidimensional (NMDS) con datos de presencia y ausencia de especies de árboles ≥ 10 cm de DAP.

altitud, entre las más abundantes encontramos tanto especies perennifolias (las cuatro especies más abundantes) como caducifolias (*C. tucumanun*, *C. lilloi* y *A. acuminata*).

La composición de especies varió relativamente poco al interior de un mismo piso altitudinal, particularmente dentro de la Selva Pedemontana (similitud de especies entre parcelas de 1 ha: $0,64 \pm 0,03$ EE), con un pico de variación de la composición en el bosque montano ($0,46 \pm 0,03$ EE) (Tabla 2). El recambio de especies fue mayor entre elevaciones, con una disminución de los índices de similitud al aumentar la separación altitudinal entre parcelas (Tabla 2). De este modo, los sitios ubicados en elevaciones distantes tendieron a compartir menos especies y en consecuencia fueron menos similares

en términos de composición de especies que los sitios ubicados en elevaciones adyacentes.

Estructura del bosque

La densidad de individuos no varió en función de la altitud ($rS = 0,19$, $P = 0,31$, $n = 30$), aunque fue mayor en promedio en el Bosque Montano (1.600 y 2.100 m s. n.m.), alcanzando un máximo de 573,7 ind/ha a los 1.600 m s.n.m. (Tabla 3). El área basal aumentó significativamente con la altitud ($rS = 0,58$, $P < 0,001$, $n = 30$), mientras que la altura máxima de los árboles disminuyó significativamente con la altitud ($rS = -0,72$, $P < 0,0001$, $n = 28$). Además, encontramos una tendencia a la disminución en el número de tocones por ha a medida que aumenta la altitud ($rS = -0,36$, $P = 0,05$, $n = 30$) (Tabla 3).

TABLA 2. Variación en la composición de especies dentro y entre elevaciones en las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia), estimada con el índice de similitud de Sørensen promediado entre parcelas de 1 ha, considerando árboles ≥ 10 cm DAP.

Comparaciones	Similitud promedio \pm EE
Dentro de cada elevación	
600 m	0,64 \pm 0,03
1100 m	0,54 \pm 0,02
1600 m	0,57 \pm 0,02
2100 m	0,46 \pm 0,03
Entre dos elevaciones consecutivas	
600 m - 1100 m	0,40 \pm 0,01
1100 m - 1600 m	0,31 \pm 0,02
1600 m - 2100 m	0,39 \pm 0,02
Una elevación de por medio	
600 m - 1600 m	0,10 \pm 0,01
1100 m - 2100 m	0,12 \pm 0,01
Dos elevaciones de por medio	
600 m - 2100 m	0,05 \pm 0,002

Parámetros estructurales y distribución de las especies de cedro

La densidad y la abundancia relativa por hectárea de los cedros (*C. balansae* y *C. lilloi* considerados juntos) aumentó significativamente con la elevación (densidad: $rS = 0,47$, $P < 0,02$, $n = 26$; abundancia relativa: $rS = 0,47$, $P < 0,02$, $n = 26$; Tabla 4). Analizando cada especie por separado, se

observa que ocupan rangos altitudinales diferentes. Por un lado, *C. balansae* alcanza su densidad máxima en la Selva Pedemontana (600 m s.n.m.), llegando algunos individuos al sector basal de la Selva Montana (1.100 m s.n.m.). Por otro lado, *C. lilloi* se distribuye a partir de la Selva Montana (1.100 m s.n.m.), alcanzando densidades máximas en el bosque montaño (2.100 m s.n.m.) (Tabla 4). Dentro de sus rangos de distribución característicos, *C. lilloi* presentó mayores densidades que *C. balansae* (Tabla 4). En relación a otras especies de árboles de las Yungas, *C. lilloi* fue relativamente común en las parcelas de muestreo en tres pisos de vegetación (247 individuos censados; posición número 15 en orden decreciente de abundancia considerando el total de individuos censados), mientras que *C. balansae* sólo se presentó en dos pisos de vegetación y a su vez fue menos común en cada uno (60 individuos censados, posición número 53 en orden decreciente de abundancia).

La distribución de tamaños de los cedros nos muestra que la mayoría de los individuos midieron menos de 50 cm de DAP (Fig. 4). El 5% de los individuos de *C. balansae* y el 9% de los individuos de *C. lilloi* medidos en las parcelas de muestreo presentaron diámetros por arriba del tamaño mínimo de corta de 60 cm de DAP dispuesto para ambas especies por la Provincia de Jujuy. En el caso de la Provincia de Salta, donde el diámetro mínimo de corta es de 40 cm, el 30% de los individuos de *C. balansae* y el 22% de los individuos de *C. lilloi* presentaron DAP por arriba del diámetro mínimo legal.

TABLA 3. Promedio (\pm error estándar) por hectárea de densidad, área basal y altura máxima de árboles ≥ 10 cm DAP, y número de tocones en el gradiente altitudinal de las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia). (*) Correlaciones significativas ($P < 0,05$) con la altitud.

Parámetros por ha	Elevación aproximada (m)			
	600 (n = 8)	1100 (n = 8)	1600 (n = 7)	2100 (n = 7)
Densidad (ind/ha)	473,5 \pm 27,5	458,3 \pm 30,0	573,7 \pm 34,3	508,3 \pm 70,5
Area basal (m ² /ha)*	25,7 \pm 1,3	27,5 \pm 2,1	33,1 \pm 1,9	36,0 \pm 1,0
Altura máxima (m)*	24,8 \pm 1,4	20,1 \pm 1,1	19,7 \pm 0,9	14,8 \pm 0,6
Num. de tocones (ind/ha)	3,8 \pm 1,6	2,9 \pm 1,0	1,7 \pm 0,5	0,1 \pm 0,1

La densidad, la abundancia relativa y el área basal de los cedros no varió de modo significativo entre parcelas ubicadas en áreas protegidas y en propiedades privadas (no protegidas) (densidad: $U = 48,0$, $P = 0,5$; abundancia relativa: $U = 42,5$, $P = 0,3$; área basal: $U = 47,0$, $P = 0,4$).

Los modelos de distribución desarrollados con GARP para cada una de las especies de cedro fueron significativos

(pruebas de dos muestras de Mann-Whitney: *C. balansae*, $U = 185,5$, $P = 0,0002$; *C. lilloi*, $U = 160,0$, $P = 0,0025$), sugiriendo que reflejan de modo adecuado la distribución de estas especies en la región. Considerando sólo los píxel con una probabilidad de ocurrencia $> 90\%$, *C. balansae* abarcaría una superficie de aproximadamente 8.500 km² en el área de estudio, mientras que *C. lilloi* abarcaría

TABLA 4. Promedio (\pm error estándar) por hectárea de densidad, abundancia relativa y área basal para las especies de cedro, considerando árboles ≥ 10 cm DAP, en el gradiente altitudinal de las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia). (*) Correlaciones significativas ($P < 0,05$) con la altitud, considerando ambas especies en forma conjunta

Parametros por especie		Elevación aproximada (m)			
		600	1100	1600	2100
Densidad (ind./ha)*	<i>C. balansae</i>	5 \pm 1,3	3 \pm 1,7		
	<i>C. lilloi</i>		9,7 \pm 6,3	15,7 \pm 1,3	22,2 \pm 11,5
Abundancia (proporción) *	<i>C. balansae</i>	0,01 \pm 0,002	0,005 \pm 0,003		
	<i>C. lilloi</i>		0,03 \pm 0,02	0,03 \pm 0,02	0,04 \pm 0,02
Area basal (m ² /ha)	<i>C. balansae</i>	0,5 \pm 0,1	0,3 \pm 0,2		
	<i>C. lilloi</i>		0,9 \pm 0,4	2,6 \pm 0,3	1,1 \pm 0,7

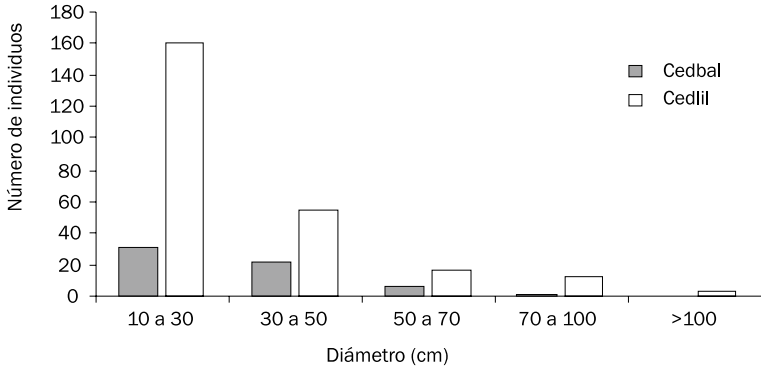


FIGURA 4. Distribución de diámetros (medidos a 1,3 m de altura) de *Cedrela balsanae* (Cedbal) y *C. lilloi* (Cedlil) en las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia).

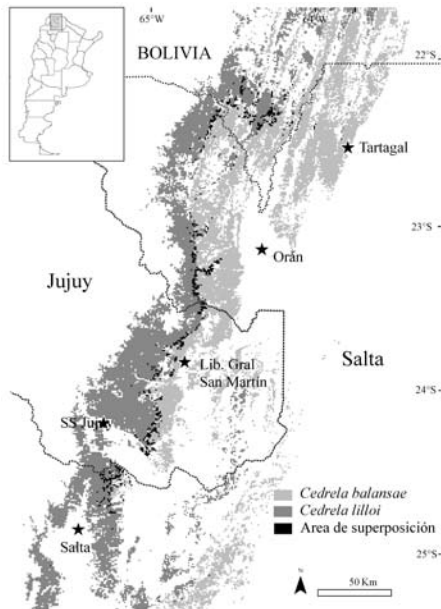


FIGURA 5. Área de distribución de *C. balsanae* y de *C. lilloi* y área de superposición de ambas especies en las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia), determinada a partir de modelos de nicho ecológico GARP.

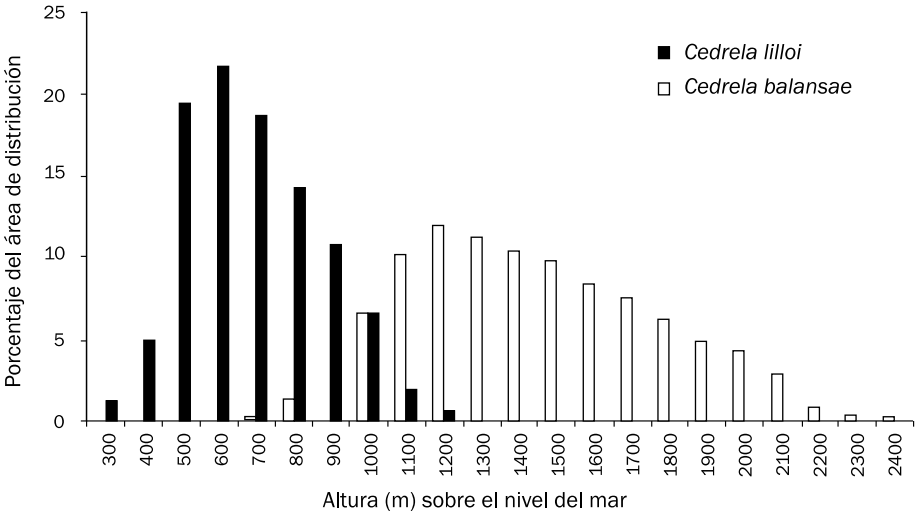


FIGURA 6. Area de distribución de *Cedrela lilloi* y *C. balansae* en el gradiente altitudinal de las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia), determinada a partir de modelos de nicho ecológico GARP.

una superficie aproximada de 9.200 km² en el área de estudio (Fig. 5). En toda el área de estudio (aproximadamente 50.000 km²) sólo existirían, según los modelos, 600 km² de superposición en la distribución de ambas especies, principalmente entre los 1.000 y los 1.100 m s.n.m. (Fig. 5). Según los modelos de distribución, *C. balansae* se distribuiría desde los 400 hasta los 1.400 m s.n.m., encontrándose el 90% del área de distribución entre los 500 y los 1.100 m s.n.m. (Fig. 6). La distribución de *C. lilloi* sería más amplia y abarcaría desde los 700 hasta los 2.500 m s.n.m., con el 90% del área de distribución entre los 1.000 y los 2.100 m s.n.m. (Fig. 6).

DISCUSION

La diversidad de especies de árboles en las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo tendió a disminuir con la elevación. Existió además un marcado recambio de especies entre elevaciones, debido probablemente a las diferencias climáticas que se presentan a lo largo del gradiente altitudinal y a diferentes factores biogeográficos históricos relacionados con cada piso altitudinal de vegetación. La disminución de la diversidad de especies con la altitud ha sido reportada para otros bosques montañosos del Neotrópico (Gentry 1988, Lieberman *et al.* 1996, Vásquez y Givnish 1998) y para otras regiones del mundo (Beaman y Beaman 1990, Kitayama 1992). Para las Yungas del noroeste de Argentina, tam-

bién se ha reportado previamente este patrón (Brown 1986, Grau y Brown 1995, Brown *et al.* 2001). Esta disminución de especies a lo largo de gradientes altitudinales no ocurre necesariamente de forma monotónica, sino que usualmente presenta un pico de riqueza a elevaciones intermedias (Rosenzweig y Abramsky 1993, Rosenzweig 1995, Rahbek 1997, 1995). Nuestros resultados apoyan la existencia de un pico de riqueza de especies a elevaciones intermedias (1.100 m s.n.m.), particularmente considerando el número total de especies censadas por piso altitudinal (Tabla 1). Considerando el número promedio (Tabla 1) o el número total de especies por hectárea, no hubo diferencias significativas entre la Selva Pedemontana (600 m s.n.m.) y la Selva Montana (1.100 m s.n.m.). De modo similar, Gentry (1992) encontró picos de riqueza de especies entre los 1.000 y los 1.500 m s.n.m. para los bosques andinos, y sugiere que este patrón está explicado por factores históricos que determinan la confluencia de especies de diversos orígenes biogeográficos, causando una superposición de especies en estas elevaciones intermedias. En el caso de las Selvas Montanas del noroeste de Argentina y sur de Bolivia (1.000-1.500 m s.n.m.), encontramos que allí confluyen especies más típicas de los bosques montanos (e.g., *C. lilloi*, *J. australis*, *P. tucumanensis*, *Sambucus peruviana*), que pertenecen a familias de origen Holártico (e.g., Meliaceae, Juglandaceae, Rosaceae y Caprifoliaceae, respectivamente), con especies de origen Gondwánico (e.g., *Roupala cataractarum*) y tropical (e.g., *Clethra scabra*,

Cinnamomun porphyria, *Styrax subargenteus*, *Miconia molybdea*, *Trichilia hieronymi*). Esta diversidad de orígenes podría ser una respuesta a la variedad de situaciones climáticas que se presentan en el gradiente altitudinal de los Andes, y la confluencia de estas especies en la Selva Montana podría explicar el pico de riqueza encontrado a elevaciones intermedias.

La estructura del bosque también varió con la altitud: el área basal y la densidad tendieron a aumentar, mientras que la altura máxima de los árboles tendió a disminuir con incrementos en la elevación. Estos patrones son similares a los encontrados en otros bosques montanos del Neotrópico (Lieberman *et al.* 1996, Vázquez y Givnish 1998). En relación a una menor área basal a elevaciones bajas, Vázquez y Givnish (1998) sugieren que esto es una consecuencia de la actividad forestal, que sería más intensa en las partes bajas y planas. De modo similar, Lieberman *et al.* (1996) explican los bajos valores de área basal encontrados en algunas parcelas con la ocurrencia de disturbios en el pasado, aunque no mencionan una asociación entre área basal y elevación. Según nuestro estudio, el mayor número de tocones encontrados en la Selva Pedemontana y la Selva Montana evidencia una mayor intervención forestal en las elevaciones bajas (Tabla 3). La combinación de un mayor número de especies de interés forestal y la topografía plana o con poca pendiente de la Selva Pedemontana facilitan en términos prácticos y económicos una mayor intensidad de la actividad forestal en el piso inferior de Yungas (Brown *et al.* 2001).

Se han desarrollado varias hipótesis para explicar la disminución de la altura del dosel a medida que se asciende por el gradiente altitudinal (revisión de Stevens y Fox 1991). Las condiciones climáticas, las características edáficas y las interacciones bióticas son los principales factores que influyen en la captación de recursos (luz, agua y nutrientes) y en la inversión de estos recursos en crecimiento aéreo o subterráneo. Por un lado, las bajas temperaturas (heladas y nevadas), el viento y los suelos con bajo contenido de agua y/o nutrientes, propiciarían menor crecimiento aéreo para enfrentar las condiciones climáticas adversas, y mayor crecimiento subterráneo para facilitar la absorción de nutrientes en las raíces. Por otro lado, las altas temperaturas y la competencia por luz, propiciarían un mayor crecimiento aéreo para aumentar la captación de luz y dióxido de carbono, limitando el desarrollo del sistema radicular y el crecimiento subterráneo. En el área de estudio, las altas temperaturas y los suelos profundos de la parte baja del gradiente propiciarían el crecimiento en alto de los árboles, mientras que la disminución en temperatura y los vientos más intensos de la parte alta del gradiente serían responsables de la menor altura de los árboles.

Las dos especies de cedro estudiadas se segregan espacialmente a lo largo del gradiente altitudinal de las selvas de montaña del noroeste de Argentina y sur de Bolivia. *C. balansae* ocupa la parte baja del gradiente, mientras que *C. lilloi* ocupa los sectores más elevados, y ambas especies se presentan en simpatria en el sector basal de las Selvas Montanas (principalmen-

te entre los 1.000 y 1.100 m s.n.m.). Ambas especies ocupan una superficie similar de aproximadamente 9.000 km² en el área de estudio, calculada a partir de modelos de distribución de GARP que sintetizan el nicho ecológico observado de las especies.

Es posible que en nuestros muestreos de campo, alguno de los ejemplares censados de *C. balansae* correspondan a *C. saltensis*, una nueva especie para la ciencia descrita recientemente (Zapater *et al.* 2004) y que es muy afín en su morfología foliar y aspecto general a *C. balansae* (Grau *et al.* este volumen). De modo interesante, la distribución de *C. saltensis* (Grau *et al.* este volumen) coincidiría en gran medida con el área de simpatria de *C. balansae* y *C. lilloi* modelada en este trabajo con GARP (Fig. 5). Este hecho sugiere un origen híbrido para *C. saltensis*, que debería ser evaluado con estudios filogenéticos para las especies de *Cedrela* en la región.

Los modelos de nicho ecológico como GARP, si bien resultan extremadamente útiles para describir la distribución de las especies a escala regional, no brindan información sobre abundancia relativa de las especies, ni especifican cuales de las variables ambientales consideradas tienen un mayor peso relativo. Futuros estudios en esta dirección serán esenciales para entender mejor la relación entre distribución espacial, abundancia relativa e influencia de los factores ambientales. Estos datos, combinados con datos estructurales como densidad y área basal, permitirán mejorar las estrategias de conservación y uso sus-

tentable de las especies de cedro (y otras) a nivel regional. Asimismo, información sobre el efecto de las variables ambientales en la distribución y abundancia de las especies permitirá evaluar los impactos del cambio climático en la diversidad biológica de la región.

En nuestro estudio, no encontramos diferencias significativas en los parámetros estructurales medidos entre parcelas establecidas dentro de áreas protegidas y en fincas privadas. Esto probablemente se debió a que nuestras parcelas de muestreo estuvieron ubicadas en sitios de bosque relativamente bien conservados, tanto en áreas protegidas como en áreas privadas, por lo que esperábamos no encontrar diferencias marcadas entre estas áreas.

C. lilloi es probablemente la especie maderable más atractiva en términos económicos de las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo, ya que es relativamente común (Tabla 3 y Fig. 4) y tiene un alto valor de mercado (US\$ 170-300/m³ en el mercado interno Argentina, Noviembre 2005). Como contraparte, el acceso a muchos de los sitios donde se encuentra puede resultar complicado, ya que se distribuye principalmente entre los 1.000 y 2.100 m s.n.m., con un pico en área basal aproximadamente a los 1.500 m s.n.m. (Tabla 4). *C. balansae* es también una especie maderable importante, aunque con un precio de mercado menor a *C. lilloi*. Aunque esta especie fue mucho menos abundante en el área de estudio (Tabla 3 y Fig. 4), sus sitios de distribución son generalmente más accesibles, ya que se distribuye principalmente entre los 500 y los

1.100 m s.n.m., con un pico en área basal en la parte baja de su distribución (Tabla 4). Además, las tasas de crecimiento de esta especie son probablemente mayores que las de *C. lilloi*, al encontrarse a menor elevación donde las temperaturas anuales son mayores.

Las actividades forestales pueden provocar cambios significativos en la dinámica y estructura de las poblaciones de árboles, especialmente para aquellas especies con alto valor forestal como los cedros. Tradicionalmente, estas especies han sido taladas indiscriminadamente sin planes de manejo que contemplen la sustentabilidad económica y ambiental de esta actividad, incluso en el corto plazo (Grau y Brown 2000). Las consecuencias directas de esto se relacionan con una disminución sistemática en los volúmenes aprovechables de madera, la pérdida de árboles semilleros y consecuente pérdida de variabilidad y calidad genética, la desaparición de árboles de gran porte que almacenan información climática de siglos (e.g., 300-500 años) en sus anillos de crecimiento y la degradación del bosque en general (incluyendo la fauna asociada) por uso de técnicas de aprovechamiento inadecuadas. Es de esperar que la generación de información de base sobre las especies arbóreas de las Yungas, junto con programas que incentiven el aprovechamiento sustentable de los recursos forestales y un rol más comprometido del Estado en su tarea de regulador del uso de los recursos naturales, permitan mejorar el uso y la conservación de las especies de cedro en el noroeste de Argentina y sur de Bolivia. En última instancia, esto debe-

ría traducirse en una mejora sustentable y equitativa de la calidad de vida de los habitantes de la región.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los que colaboraron en el establecimiento de las parcelas: Claudio Aguirre, Eneas Toranzo, María José Tulli, Erica Cuyckens, Gabriela Quintana, Uriel

Colina y Rolando Guevara. El apoyo financiero para realizar este estudio estuvo provisto por la National Science Foundation (Investigador principal: John G. Blake), el International Center for Tropical Ecology (University of Missouri-St. Louis), la Fundación ProYungas e IdeaWild.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, R.; D. Lew, y A. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211-232.
- Beaman, J.H., y R.S. Beaman. 1990. Diversity and distribution patterns in the Flora of Mount Kinabatu. En: Baas, P.; K. Kalkman y R. Geesink (Eds.). *The Plant Diversity of Malesia*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp: 147-160.
- Brown, A.D. 1986. Autoecología de bromeliaceas epifitas del noroeste argentino y su relación con *Cebus apella*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires.
- Brown, A.D. 1995. Fitogeografía y conservación de las selvas de montaña del noroeste de Argentina. En: Churchill, S.P.; H. Baslev; E. Forero y J.L. Luteyn (Eds.). *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden, New York. pp: 663-672.
- Brown, A.D. y E.D. Ramadori. 1989. Patrón de distribución, diversidad y características ecológicas de especies arbóreas de las selvas y bosques montanos del noroeste de la Argentina. *Anales VI Congreso Forestal Argentino*. pp: 177-181.
- Brown, A.D.; S.C. Chalukian y L.M. Malmierca. 1985. Estudio florístico-estructural de un sector de selva semidecidual del noroeste argentino. I. Composición florística, densidad y diversidad. *Darwiniana* 26: 27-41.
- Brown, A.D.; H.R. Grau; L.R. Malizia y A. Grau. 2001. Argentina. En: Kappelle, M. y A.D. Brown (Eds.). *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. pp: 623-659.

- Chong, D.; S. Mougin y J. Gastellu-Etchegorry. 1993. Relating the global vegetation index to net primary productivity and actual evapotranspiration over Africa. *International Journal of Remote Sensing* 14: 1517-1546.
- Colwell, R. K. 2000. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 5. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Condit, R. 1998. Field guide for tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. Springer-Verlag, Berlin.
- Elith, J. y M. Burgman. 2002. Predictions and their validation: rare plants in the Central Highlands, Victoria, Australia. En: Scott, J.; P. Heglund; M. Morrison; J. Haufler; M. Raphael; W. Wall y F. Samson (Eds.). *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington, DC. pp. 303-313.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gentry, A.H. 1995. Tropical Forest Biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63: 19-28.
- Grau, A. y A.D. Brown. 2000. Development threats to biodiversity and opportunities for conservation in the mountain ranges of the Upper Bermejo River Basin, NW Argentina and SW Bolivia. *Ambio* 29: 445-450.
- Grau, A.; M.A. Zapater y R.A. Neumann. 2006. Botánica y distribución del género *Cedrela* en el Noroeste de Argentina. En: Pacheco, S. y A.D. Brown (Eds.). *Ecología y producción de los cedros (género Cedrela) en las Yungas australes*. pp.19-30.
- Grau, H.R. 1999. Disturbances and tree species diversity along the elevational gradient of a subtropical montane forest of NW Argentina. Tesis de Doctorado, Departamento de Geografía, University of Colorado at Boulder, USA.
- Grau, H.R. y A.D. Brown. 1995. Patterns of tree species diversity along latitudinal and altitudinal gradients in the Argentinian Subtropical montane Forest. En: Churchill, S.P.; H. Baslev; E. Forero y J.L. Luteyn (Eds.). *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden, New York. pp: 295-300.

- Grau, H.R.; M.F. Arturi; A.D Brown y P.G. Aceñolaza. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinian subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 95: 161-171.
- Grau, H.R. y A.D. Brown. 1998. Structure, composition and inferred dynamics of a subtropical Montane Forest of northwest Argentina. En: Dallmeier, F. y J.A. Comiskey (Eds.). *Forest biodiversity in north, central and south America and the Caribbean*. Man and the Biosphere Series, Vol. 21. UNESCO y The Parthenon Publishing Group. pp: 715-726.
- Grubb, P.J. 1974. Factors controlling the distribution of forest-types on tropical mountains: new facts and a new perspective. En: Flenley, J.R. (Ed.). *Altitudinal Zonation in Malesia*. Third Aberdeen-Hull Symposium on Malesia Ecology, University of Aberdeen. pp: 13-46.
- Grubb, P.J. y P.F. Stevens. 1985. The forest of the Fatima Basin and Mt. Kerigomna and a review of Montane and Sub-alpine Forest elsewhere in Papua New Guinea. Departamento de Biogeografía y Geomorfología, Australian National University, Canberra, Australia.
- Hijmans R.J.; S. Cameron y J. Parra. 2004. WorldClim, versión 1.2. A square kilometer resolution database of global terrestrial surface climate. <http://bioge.berkeley.edu/>
- Kitayima, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation of Mount Kinabatu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Levine, R.; A. Peterson y M. Benedict. 2004. Geographic and ecological distributions of the *Anopheles gambiae* complex predicted using a genetic algorithm. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 70:105-109.
- Lieberman, D.; M. Lieberman; R. Peralta y G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Lillesand T. y R. Keifer. 2000. *Remote sensing and image interpretation*, 4 edition. Wiley.
- McCune, B. y M. Mefford. 1999. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, versión 4.01. MjM Software Design.
- Morales, J.M.; J. Sirombra y A.D. Brown. 1995. Riqueza de árboles en las Yungas argentinas. En: Brown, A.D. y H.R. Grau (Eds.). *Investigación, conservación y desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. Laboratorio de Investigaciones

Ecológicas de las Yungas (UNT) y Proyecto de Desarrollo Agroforestal. Tucumán. pp: 157-162.

- Parra, J.; C. Graham y J. Freile. 2004. Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography* 27:350-360.
- Proctor, J.; Y.F. Lee; A.M. Langley; W.R.C. Munro y F.M. Robertson. 1988. Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah. I. Environment, forest structure and floristics. *Journal of Ecology* 76: 320-340.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Journal of Biogeography* 18: 200-205.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist* 149: 876-902.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, London.
- Rosenzweig, M.L. y Z. Abransky. 1993. How are diversity and productivity related? En: Ricklefs, R. y D. Schlater (Eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago. pp: 52-65.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, New York.
- Stevens, G.C. y J.F. Fox. 1991. The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 177-191.
- Stockwell, D. y I. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Math. Comput. Simul.* 33: 385-390.
- Stockwell, D. y D. Peters. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* 13: 143-158.
- Vázquez, G. y T.J. Givnish. 1998. Altitudinal gradient in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Zapater, M.A.; E.M. del Castillo y T.D. Pennington. 2004. El género *Cedrela* (Meliaceae) en la Argentina. *Darwiniana* 42: 347-356.

APENDICE: Lista de parcelas permanentes de muestreo en las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo (noroeste de Argentina y sur de Bolivia), con datos del número de individuos y número de especies por hectárea, y ubicación de las parcelas, incluyendo elevación, coordenadas geográficas en su punto de inicio y localidad (propiedad privada [PP], área protegida [AP]).

Sitio	Indiv. por ha	Especies por ha	Elevación (m)	Lat. S (grados)	Long. O (grados)	Localidad
Tepetrol	533	43	500	22° 55.9'	64° 27.0'	Finca Abra Grande, Orán, Salta (PP)
Tabacal	420	43	500	23° 13.3	64° 27.7'	Ingenio Tabacal, Orán, Salta (PP)
Yuchán	434	30	500	23° 56.4'	64° 54.3'	Ingenio Ledesma, L. G. San Martín, Jujuy (PP)
Abra Grande	468	48	550	23° 7.3'	64° 28.3'	Finca Abra Grande, Orán, Salta (PP)
Candado Chico	439	34	600	22° 37.6'	64° 26.7'	Finca Candado Chico, Orán, Salta (PP)
San Martín	460	28	600	23° 46.2'	64° 48.3'	Ingenio Ledesma, L. G. San Martín, Jujuy (PP)
Valle Morado 1	638	50	650	23° 26.5'	64° 31.2'	Finca Urundel, Urundel, Salta (PP)
Aibal	396	36	750	24° 0.3'	64° 56.2'	Finca El Aibal, Fraile Pintado, Jujuy (PP)
Valle Morado 2	462	38	950	23° 26.2'	64° 40.0'	Finca Urundel, Urundel, Salta (PP)
Maroma	469	40	1000	23° 5.6'	64° 44.5'	Finca San Andrés, Orán, Salta (PP)
Sidras	637	46	1100	22° 14.8'	64° 33.4'	Reserva Nacional Tariquía, Tarija, Bolivia (AP)
Casabindo	402	36	1100	23° 5.1'	64° 44.8'	Finca San Andrés, Orán, Salta (PP)
Fortuna	416	37	1100	23° 59.6'	65° 3.9'	Finca El Aibal, Fraile Pintado, Jujuy (PP)
Hondura	355	31	1150	24° 11.7'	65° 8.4'	Finca Forestal Norteña, Palpalá, Jujuy (PP)
Mesada	426	36	1200	23° 42.0'	64° 52.1'	Parque Nacional Calilegua, Jujuy (AP)

Sitio	Indiv. por ha	Especies por ha	Elevación (m)	Lat. S (grados)	Long. O (grados)	Localidad
Mesada	426	36	1200	23° 42.0'	64° 52.1'	Parque Nacional Calilegua, Jujuy (AP)
Lipeo	499	53	1200	22° 26.1'	64° 43.9'	Parque Nacional Baritú, Salta (AP)
Loma Chata	655	36	1500	23° 5.1'	64° 48.0'	Finca San Andrés, Orán, Salta (PP)
Toro Overo	448	33	1550	23° 4.2'	64° 47.1'	Finca San Andrés, Orán, Salta (PP)
Zapla 1	559	20	1600	24° 14.2'	65° 4.5'	Serranía de Zapla, Palpalá, Jujuy (PP)
Escaleras	496	31	1650	24° 7.4'	65° 5.7'	Las Escaleras, Jujuy (PP)
Nogalar 1	699	19	1650	22° 16.7'	64° 43.5'	Reserva El Nogalar, Los Toldos, Salta (AP)
Baritú	629	32	1700	22° 27.7'	64° 44.5'	Parque Nacional Baritú, Salta (AP)
Monolito	530	27	1700	23° 40.9'	64° 54.2'	Parque Nacional Calilegua, Jujuy (AP)
Aparicio	727	20	1950	23° 3.6'	64° 51.1'	Finca San Andrés, Orán, Salta (PP)
Baritú	629	19	2000	22° 27.8'	64° 44.3'	Parque Nacional Baritú, Salta (AP)
Ocloyas	511	16	2000	23° 58.2'	65° 16.8'	Finca El Duraznal, Ocloyas, Jujuy (PP)
Tablada	675	4	2050	23° 5.2'	64° 50.9'	Finca San Andrés, Orán, Salta (PP)
Zapla 2	460	15	2050	24° 14.1'	65° 3.7'	Serranía de Zapla, Palpalá, Jujuy (PP)
Pino Hachado	208	14	2200	23° 37.6'	64° 55.8'	San Francisco, Jujuy (PP)
Nogalar 2	348	12	2200	22° 16.3'	64° 45.1'	Reserva El Nogalar, Los Toldos, Salta (AP)

