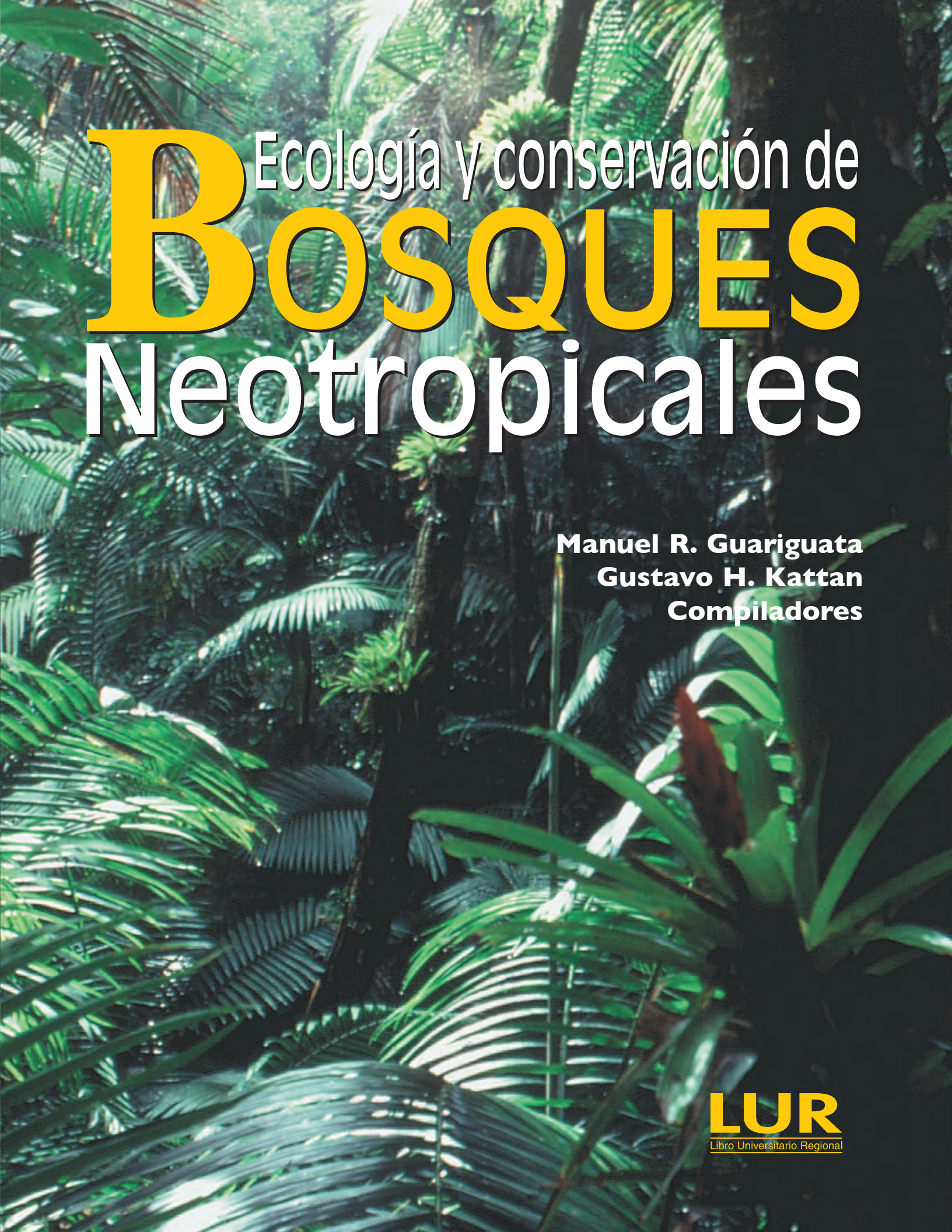


Ecología y conservación de Bosques Neotropicales

Manuel R. Guariguata
Gustavo H. Kattan
Compiladores

LUR
Libro Universitario Regional

Ecología y conservación de BOSQUES Neotropicales

Ecología y conservación de BOSQUES Neotropicales

Manuel R. Guariguata - Gustavo H. Kattan
Editores

LUR
Libro Universitario Regional

Libro Universitario Regional
Primera edición 2002
Primera reimpresión 2003

Ecología y conservación de bosques
neotropicales / Manuel R. Guariguata,
Gustavo H. Kattan, Editores. -- 1a. ed. --
Cartago : Ediciones LUR, 2002.

692 p. ilus.
Clasificación sugerida: 574.52642
ISBN 9968-801-11-9

1. Bosques 2. Ecología
3. Neotrópico 4. Ecosistemas naturales

Consejo Editorial del LUR

Mario Castillo M., Presidente	Costa Rica
Rodrigo Carazo Odio	Costa Rica
José Castilho Marques Neto	Brasil
Guillermina Araiza Torres	México
René Gotthelf	Argentina

La publicación de esta obra se ha realizado dentro del convenio de cooperación gubernamental entre Costa Rica y Alemania, ejecutado por la Asociación de Editoriales Universitarias de América Latina y el Caribe (EULAC) y la Agencia de Cooperación Técnica Alemana (GTZ).

Centro de producción (pre-prensa): Editorial Tecnológica de Costa Rica.

© Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ)
Apartado postal 159-7050, Cartago, Costa Rica
Tel. (506) 550-2297 / 550-2392
Fax (506) 552-5354
Hecho el depósito de ley.
Impreso en Costa Rica.

Coeditores

Dirección General de Publicaciones
y Fomento Editorial. UNAM
(México)

Editorial Tecnológica de Costa Rica
(Costa Rica)

Universidad de Colima A.C.
(México)

Dirección de Publicaciones
Universidad de los Andes
(Mérida, Venezuela)

Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo
(Argentina)

Universidad Regional del Sureste A.C.
(Oaxaca, México)

Editora Universidade Estadual Paulista. UNESP
(Brasil)

Instituto Smithsonian
de Investigaciones Tropicales
(Panamá)

Organización para Estudios Tropicales - OET
(Costa Rica)

Universidad Estatal a Distancia - UNED
(Costa Rica)

Convenio de Cooperación Universidad
Tecnológica de Pereira / Agencia Alemana GTZ
-Convenio UTP/GTZ-
(Colombia)

Ponticia Universidad Javeriana.
Centro Editorial Javeriano -Ceja-
(Colombia)

Centro Agronómico Tropical
de Investigación y Enseñanza -CATIE-
(Costa Rica)

Escuela de Agricultura
de la Región Tropical Húmeda -EARTH-
(Costa Rica)

Participantes especiales

ASOCIACION DE EDITORIALES
UNIVERSITARIAS DE AMERICA
LATINA Y EL CARIBE

DEUTSCHE GESELLSCHAFT
FÜR TECHNISCHE
ZUSAMMENARBEIT (GTZ) GMBH

Editorial Tecnológica
de Costa Rica

Universidad de Colima

UNAM

TEC
Instituto Tecnológico de Costa Rica

Contenido

Presentación 11
Ernesto Medina

Presentación 15
Cristián Samper K.

Prefacio 17

Introducción 19

Sección I
El bosque neotropical: pasado y presente 21

1. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica 23
   Frederick N. Scatena
2. Paleoecología de la flora boscosa 43
   Henry Hooghiemstra, Thomas Van der Hammen y Antoine Cleef
   Recuadro por Mark B. Bush
3. Biogeografía de los bosques neotropicales 59
   Gary S. Hartshorn
4. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura 83
   Paul E. Berry
5. El legado de la actividad humana en los bosques neotropicales contemporáneos 97
   Diana C. García-Montiel

Sección II
Interacciones entre el ambiente abiótico y la vegetación 117

6. La luz solar: consecuencias biológicas y su medición 119
   Kevin P. Hogan y José Luis Machado

7. Procesos hidrológicos 145
Jaime Cavelier y Gustavo Vargas

8. Reciclaje de nutrientes 167
Florencia Montagnini y Carl F. Jordan

9. Los factores edáficos y la distribución de las plantas 193
David B. Clark

Sección III
Procesos ecofisiológicos 223

10. La adquisición de carbono en las plantas 225
Robin L. Chazdon y Rebecca A. Montgomery

11. El flujo de agua en los árboles del dosel: mecanismos y patrones 251
Guillermo Goldstein, Frederick C. Meinzer y José Luis Andrade
Recuadro por Marco V. Gutiérrez

12. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas 271
Gerhard Zotz y José Luis Andrade

Sección IV
Dinámica de poblaciones y comunidades 297

13. La estructura genética de las poblaciones de árboles 299
John D. Nason
Recuadro por Oscar J. Rocha

14. La regulación de las poblaciones de mamíferos 329
Gregory H. Adler

15. Ecología de semillas 345
James W. Dalling
Recuadros por Kyle Harms, Eugene W. Schupp

16. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea 377
Nigel M. Asquith
Recuadros por Pierre-Michel Forget, Rodolfo Dirzo

17. Patrones fenológicos 407
Guadalupe Williams-Linera y Jorge Meave
Recuadro por S. Joseph Wright

Sección V
Interacciones planta-animal 433

18. Interacciones entre microorganismos y plantas 435
Gregory S. Gilbert

19. Herbivorismo y las defensas de las plantas 465
John A. Barone y Phyllis D. Coley

20. Ecología de la polinización 493
Carolina Murcia

21. Frugivoría 531
Carla Restrepo

Sección VI

Efectos ecológicos de la influencia humana contemporánea 559

22. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies 561
Gustavo H. Kattan
Recuadros por Nicholas Brokaw, William F. Laurance, Luis M. Renjifo

23. Sucesión secundaria 591
Manuel R. Guariguata y Rebecca Ostertag
Recuadros por Peter Bellingham, Eduardo S. Brondizio, David Kaimowitz, Lawrence R. Walker

24. Teledetección del bosque 625
Jesús Danilo Chinea

Lista de autores 647

Glosario 663

Indice 677



Distribución aproximada del bosque húmedo y lluvioso neotropical

Presentación

Ernesto Medina

La enseñanza de una disciplina científica requiere de una secuencia de transmisión de información sistematizada, por lo general enmarcada dentro de un modelo teórico. Aspectos descriptivos y funcionales se conjugan para proveer de un cuerpo doctrinario consistente. Frecuentemente este enfoque no estimula una actitud creativa, pues no destaca las lagunas de conocimiento y los caminos mas prometedores para el descubrimiento de nuevas estructuras y procesos, que apoyen, rechacen, o modifiquen el paradigma vigente dentro del campo. En el caso de la ecología esta situación es particularmente compleja, por la diversidad de temas que deben ser abarcados y por su carácter multidisciplinario. La descripción de la estructura y funcionamiento de poblaciones, comunidades y ecosistemas es de una extensión tal que satura los períodos asignados al dictado de cursos introductorios. La formulación y puesta a prueba de modelos teóricos que ensamblen las interacciones dentro y entre niveles de organización orgánica, hace de este enfoque una tarea fatigosa y erudita. A pesar de fundamentarse en una inmensa masa de conocimiento factual, ella resulta poco fructífera en la formación de recursos humanos orientados al descubrimiento y exploración de áreas nuevas.

Uno de los aspectos esenciales en la enseñanza de la ciencia es mostrar la conexión entre el cuerpo de conocimiento disponible y su interpretación teórica con la forma de obtener ese conocimiento. Frecuentemente discutimos en clase representaciones gráficas o tablas exhaustivas que describen la respuesta de un organismo a un determinado factor, o la distribución de comunidades a lo largo de presuntos gradientes ambientales. La discusión teórica explica el fenómeno, pero quedan ocultos los procedimientos necesarios para su registro y evaluación. Técnicas y procedimientos son cada vez más críticos por el rápido avance de las tecnologías disponibles, como se observa en las exigencias para una selección correcta de la escala de análisis y de la técnica estadística apropiada para la evaluación de experimentos y observaciones.

Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales es una obra que incorpora varios de los requisitos de enseñanza y formación delineados más arriba. Diseñar un libro de ecología de bosques redactado por múltiples autores es una empresa difícil, por lo que representa el ensamblar estilos y enfoques diferentes para la presentación de áreas científicas especializadas. El contenido del libro cubre el conjunto de áreas ecológicas en las cuales se investiga activamente en la región neotropical. Los temas son tratados por autores que han contribuido, en mayor o menor grado, al desarrollo de su respectiva especialidad.

El libro no puede considerarse como un texto tradicional de ecología, sino mas bien como una introducción a la teoría y práctica de la ecología de bosques neotropicales. Aunque la obra no hace una presentación exhaustiva de todo el campo, lleva al lector desde los conceptos básicos de los diferentes niveles de organización ecológica, hasta los problemas que están sobre el tapete de la investigación de frontera. Estimo que **Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales** se convertirá en una referencia para estudiantes e investigadores activos, considerando la extensión de la revisión bibliográfica, la cual, con pocas excepciones, es excelente. Una característica relevante de esta obra es que cada capítulo termina con una visión en perspectiva de desarrollo para el futuro inmediato: líneas de investigación prometedoras, planteamiento de problemas de difícil resolución que requieren de avances en la metodología, o de concepciones teóricas novedosas. Encuentro que esas secciones serán de gran utilidad en cursos formales de pre- y postgrado en carreras de biología.

Varios capítulos, además, incluyen de manera concentrada una descripción de los desarrollos tecnológicos que han permitido avances rápidos en el entendimiento de procesos ecológicos. El uso de isótopos estables, estadística multivariada, análisis múltiple de nutrientes, sistemas de posicionamiento geográfico, teledetección, y una amplia gama de técnicas bioquímicas, subrayan los requerimientos de dotación que se requieren actulmente para la formación de recursos humanos en el área de ecología. Dentro del esquema temático no se incluyen capítulos específicos sobre modelos ecológicos a diferentes niveles, análisis climático (fenómenos episódicos como huracanes y movimientos de tierra), ecología molecular. Sin embargo, estos aspectos son tocados en alguno o varios de los capítulos, y todos ellos han sido incluidos en las referencias bibliográficas.

Un elemento que no puede pasar desapercibido durante la lectura de esta obra, es el hecho de que la mayoría de los trabajos citados en los diferentes capítulos han sido desarrollados en áreas protegidas. La mayoría de ellas corresponden a Centroamérica y el Caribe y otras se encuentran en la Amazonia. Estas áreas bajo protección a largo plazo han jugado un papel determinante en la promoción de investigaciones ecológicas en condiciones naturales. Dentro del escenario actual de destrucción acelerada de ecosistemas naturales en el neotrópico, debe destacarse el papel que tendrá en el futuro inmediato la red de estaciones para estudios ecológicos a largo plazo que se está expandiendo en América Latina. Esta red, desarrollada por estímulo del proyecto "Longterm Ecological Research Sites" de la Fundación para la Ciencia de los Estados Unidos, puede alcanzar singular relevancia para profundizar el entendimiento de la estructura y funcionamiento de sistemas naturales, registrar el impacto ecológico del cambio de uso de la tierra y los cambios climáticos que se acentuan progresivamente y experimentar métodos y procedimientos para restauración y rehabilitación de áreas degradadas. Para poder cumplir estas funciones es indispensable el concurso decisivo de los Consejos de Investigación de los países latinoamericanos.

Finalmente, esta obra va a tener una influencia notable en la enseñanza de la Ecología en América Latina por publicarse en castellano. La rapidez con que se genera el conocimiento actualmente, y la realidad de ser el idioma inglés el vehículo internacional para la comunicación científica, ha generado una especie de híbrido idiomático en nuestras universidades, que además de ser muy poco elegante, resulta frecuentemente incorrecto e innecesario. En el

presente libro se ha hecho un esfuerzo en utilizar un léxico apropiado. Esto no debería ser difícil si se considera que la gran mayoría de los términos técnicos en inglés se derivan del latín o del griego, raíces de las lenguas romances. En mi opinión la expansión del vocabulario hará mas efectivo la transmisión de conocimientos en países de habla hispana.

Ernesto Medina
Investigador Titular
Centro de Ecología
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas
Altos de Pipe, Venezuela
Noviembre 2000

Presentación

Cristián Samper K.

Los bosques neotropicales han llamado la atención de los investigadores desde hace siglos. Los primeros exploradores del continente americano plasmaron en sus relatos y descripciones la enorme fascinación que les producía la exuberancia y riqueza de sus bosques. Por ejemplo, Alexander von Humboldt describía su llegada a las costas de Venezuela en el año de 1799 de la siguiente manera:

> *"Cuando por primera vez penetra un viajero…en las selvas de la América Meridional, se le exhibe la naturaleza de una manera inesperada. Si es sensible a la belleza de los sitios agrestes, cuéstale trabajo darse cuenta de los sentimientos diversos que experimenta. No sabe cómo discernir lo que más excita su admiración, si la belleza individual y el contraste de las formas, o la fuerza y verdor de la vida vegetal que caracterizan a los trópicos"*

Desde la llegada de Humboldt, muchos han sido los investigadores que han continuado esta ardua labor de descubrir y describir los secretos encerrados en los bosques neotropicales a lo largo de los últimos dos siglos. Generaciones de investigadores oriundos de nuestros países latinoamericanos, así como un gran número de colaboradores de otros continentes han dedicado sus vidas al estudio de esta riqueza tropical. A pesar de este esfuerzo nuestro conocimiento es aun incipiente. En la actualidad posiblemente conocemos sólo el 10% de los seres vivos que habitan estas selvas, y nuestra comprensión sobre las interacciones ecológicas entre ellos es precaria.

Los avances en el conocimiento sobre la ecología de los bosques neotropicales se han centrado principalmente en un número reducido de estaciones de investigación, en torno a las cuales se han aglutinado un gran número de investigadores. Algunos ejemplos son estaciones como Los Tuxtlas (México), La Selva (Costa Rica), Monteverde (Costa Rica), Barro Colorado (Panama), Luquillo (Puerto Rico), La Planada (Colombia), Manu (Peru) y Manaus (Brasil), entre otras. En cada uno de estos lugares los esfuerzos de investigación durante las últimas décadas han permitido

completar buena parte de los inventarios básicos, para dar paso a investigaciones ecológicas, y así develar lentamente las interacciones entre las especies y la dinámica de los ecosistemas.

Este libro es un esfuerzo importante para avanzar en la síntesis del conocimiento actual sobre la ecología de los bosques neotropicales, y en este sentido es algo que hemos esperado durante muchos años. Por una parte los editores han logrado reunir un grupo sobresaliente de autores, reconocidos en sus campos de investigación a nivel mundial y con un compromiso de muchos años hacia el estudio del neotrópico. Nadie mejor que este selecto grupo de autores para analizar los resultados de cientos de trabajos hechos en distintos lugares, identificar los aspectos más sobresalientes, e intentar una síntesis del estado del conocimiento en cada tema. El esfuerzo adicional que han realizado los editores para agrupar estos capítulos en grandes temas permite trazar un panorama que integra los temas del libro, como lo hacen las notas introductorias a cada una de las secciones.

Desde hace años hemos necesitado un libro sobre ecología de bosques neotropicales, editado por latinoamericanos para latinoamericanos. He tenido la fortuna de conocer a Manuel R. Guariguata y Gustavo H. Kattan hace años, y la oportunidad de seguir de cerca su desarrollo profesional. Ambos adelantaron sus estudios doctorales en universidades de Estados Unidos, y retornaron a América Latina para continuar su trabajo. A lo largo de los años hemos compartido muchos momentos en el campo, cuando ofrecíamos cursos en ecología tropical y biología de la conservación, y soñábamos con tener un texto en español que sirviera para capacitar a las nuevas generaciones de ecólogos de América Latina. En este sentido, este libro es un sueño hecho realidad, y un regalo para todos los que trabajamos en este tema.

América Latina es un continente de enorme riqueza biológica, el mayor patrimonio de nuestras naciones. Es una región que está en pleno desarrollo, aquejada en los últimos años por infinidad de problemas sociales y económicos. Una región con grandes talentos humanos e instituciones de investigación, que se han visto afectados por el rezago de la inversión en ciencia y tecnología. A pesar de estas dificultades muchos reconocemos en nuestro continente un mundo lleno de oportunidades, así como un compromiso para contribuir en la búsqueda de un desarrollo que conserve y aproveche esta riqueza natural. En este proceso de construcción del futuro que anhelamos, libros como éste son fundamentales ya que nos dan elementos para conocer, conservar y utilizar nuestro entorno natural.

Cristián Samper K.
Director
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt
Villa de Leyva, Colombia
Noviembre de 2000

Prefacio

Los estudios descriptivos y taxónomicos, al igual que aquellos que se dedican a dilucidar los procesos biológicos que tienen lugar en el tiempo y el espacio, constituyen los pilares fundamentales del desarrollo de la ecología del bosque tropical como disciplina científica. Es sólo cuando se estudia una localidad intensamente y por largo tiempo que se justifica producir una obra detallada y que ofrezca una visión lo más completa posible de la ecología de los bosques de un sitio en particular. En el neotrópico, tal es el caso del Bosque Experimental de Luquillo en Puerto Rico (*A Tropical Rain Forest: a Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico. U. S. Atomic Energy Commission, USA, 1970*), la Estación Biológica La Selva en Costa Rica (*La Selva: Ecology and Natural History of a Tropical Rain Forest. The University of Chicago Press, USA, 1994*), la Isla de Barro Colorado en Panamá (*Ecología de un Bosque Tropical. Smithsonian Tropical Research Institute, Panama, 1990*), y el bosque montano de Monteverde, también en Costa Rica (*Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest. Oxford University Press, USA, 2000*). Sin embargo, hasta el momento no existe una obra que sitúe al bosque húmedo y lluvioso neotropical dentro de un contexto regional, y que resalte los principales factores abióticos y bióticos que moldean su estructura y funcionamiento. Una de las pocas obras de tal corte que han sido producidas (*Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA, 1990*) tiene un enfoque eminentemente taxonómico.

El presente libro busca, entonces, subsanar esa deficiencia pero busca sobre todo poner a disposición de la audiencia latinoamericana una obra que facilite el aprendizaje y la enseñanza de la ecología del bosque húmedo y lluvioso neotropical. Esperamos, pues, que sea de utilidad en los cursos de pregrado y de posgrado, y en los diversos cursos de campo en biología y conservación que regularmente se dictan en la región. Hemos incluido los temas que nos parecieron más relevantes para entender la estructura y la dinámica del bosque neotropical húmedo y lluvioso. Los procesos y las interacciones bióticas, examinados desde una perspectiva de poblaciones y comunidades, ocupan un papel central en el libro. Pero se incluyen, además, aspectos relativos a la influencia del hombre en la ecología del bosque, influencia que puede conducir a la desaparición misma de la vegetación. En

verdad creemos que una obra como ésta es un producto largamente esperado por la comunidad estudiantil y profesional de Latinoamérica, y nos complace enormemente poder ofrecerla. Les estamos profundamente agradecidos a todos los autores por dedicar el tiempo necesario a escribir sus capítulos, por creer en la trascendencia de esta obra y por aceptar la mayoría de nuestras sugerencias y comentarios.

Quizás la única obra previa a este libro que haya tratado de resumir en español el estado del conocimiento sobre la ecología del bosque húmedo y lluvioso neotropical es el Suplemento a la *Revista de Biología Tropical* titulado *"Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos"*, publicado en 1987. En el prefacio a dicha obra, los editores mencionan que una de sus metas fue la de poner a disposición de "la cada vez mayor comunidad de investigadores y estudiantes de habla hispana" los resultados de las investigaciones que, en ecología y ecofisiología de plantas, se llevaban a cabo en una serie de estaciones biológicas en Panamá, Costa Rica y México. El papel de esas estaciones biológicas como generadoras de conocimiento no ha cambiado desde entonces y, de hecho, una gran cantidad de la información que se incluye en este libro proviene de tales sitios. Lo que sí ha aumentado desde 1987 es el número de estudiantes e investigadores hispanohablantes (nos incluimos los editores). Esperamos, pues, que este libro sirva de soporte intelectual a esta nueva oleada de científicos, cuyos intereses posiblemente oscilarán entre la ecología "pura" y la ecología aplicada al manejo forestal, a la conservación de los bosques, y a la solución de los problemas ambientales que en estos momentos aquejan al trópico húmedo y lluvioso americano.

Los editores les estamos agradecidos a nuestras instituciones por el apoyo brindado para que este libro saliera a la luz: la Agencia Suiza para el Desarrollo y la Cooperación (COSUDE) y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) en Costa Rica, y Wildlife Conservation Society (WCS) en los Estados Unidos de Norteamérica. El Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF, Oficina Regional para Centroamérica) aportó fondos para cubrir gastos de traducción. De igual forma, el Instituto Internacional de Dasonomía Tropical (IITF), en Puerto Rico, apoyó financieramente la producción del libro a través de un convenio de cooperación internacional entre IITF y CATIE.

Les agradecemos también a los revisores y a otras personas que ofrecieron comentarios a las versiones iniciales de los capítulos: James Ackerman, T. Mitchell Aide, Marcelo Aizen, Janice Alers-García, Humberto Alvarez-López, Gerardo Aymard, Zdravko Baruch, José Joaquín Campos, Nélida Carnevale, Deborah Clark, Richard Condit, Elvira Cuevas, Jennifer Davidson, Selvadurai Dayanandan, James Dalling, Julie Denslow, Diane De Steven, Joost Duivenvoorden, Peter Feinsinger, Melibea Gallo, Kyle Harms, Lynne Hartshorn, Kaoru Kitajima, Egbert Leigh, Bette Loiselle, Teresita Lomáscolo, Ariel Lugo, Robert Marquis, Stephen Mulkey, Lucio Pedroni, Ricarda Riina, María Rivera, Madeline Romero, Frederick Scatena, David Shoch, Miles Silman, John Terborgh, y Lawrence Walker.

Manuel R. Guariguata
Gustavo H. Kattan
Agosto 2000
Cali, Colombia

Introducción

El presente volumen ofrece una visión general del conocimiento actual sobre la ecología de los bosques húmedos y lluviosos del neotrópico. Nuestra intención ha sido la de seleccionar los temas más representativos para ilustrar la compleja dinámica de estos bosques, pero necesariamente se han quedado algunos temas importantes por fuera. Además, algunos capítulos presentan revisiones básicas, mientras que otros ofrecen un análisis quizás más profundo de un tema en particular. En un libro de esta naturaleza es prácticamente inevitable alguna heterogeneidad en la presentación de la información y aunque hemos hecho lo posible para uniformar el tratamiento de los diferentes temas, hemos querido respetar la visión y el legado que ha querido transmitir cada uno de los autores. Por lo tanto, es probable que existan capítulos en donde el lector necesite de ayuda adicional para interpretar cabalmente la información presentada. Hemos provisto un glosario al final del libro, pero esto no reemplaza la necesidad de acudir a textos básicos para suplir algunos vacíos.

Además, el lector notará que existe una cierta repetición de algunos temas en varios capítulos. Esto refleja parcialmente la compleja red de interacciones que se tejen entre todos los elementos que constituyen el bosque neotropical. Por ejemplo, el modelo de Janzen y Connell, propuesto para explicar la coexistencia de una gran diversidad de especies de árboles del bosque emerge en varios capítulos, ya que es un mecanismo que puede explorarse desde el punto de vista de diferentes procesos (dinámica poblacional de las semillas, interacciones planta-patógeno, o interacciones planta-herbívoro). Otro tema que se manifiesta repetidamente en varios capítulos es el del efecto de las actividades humanas sobre los bosques, ya que es un factor omnipresente y enfrentado por la mayoría de los investigadores del bosque neotropical.

El libro está organizado en seis secciones. Las dos primeras secciones presentan una descripción básica del escenario sobre el cual se desarrolla el bosque neotropical. En la Sección I se describe la evolución del bosque, comenzando con los fenómenos geológicos y de cambio climático global que han dictado la distribución y estructura de este ecosistema a gran escala espacial y temporal, y terminando con los factores históricos que han operado a escalas espacio-temporales menores. La Sección II discute algunos de los

factores abióticos más importantes en la biología del bosque, como son la luz, el agua y los nutrientes, y su interacción con la vegetación. En conjunto, estas dos secciones presentan una visión comprensiva de los factores que determinan los patrones de distribución, estructura y diversidad de los bosques húmedos y lluviosos neotropicales a múltiples niveles de organización biológica.

En las dos siguientes secciones se integran una serie de procesos que operan igualmente a distintos niveles de organización (genético, organísmico, poblacional y de comunidades) y se discute cómo estos procesos contribuyen a mantener la diversidad del bosque. La Sección III se enfoca principalmente a nivel de organismo y presenta algunos procesos ecofisiológicos esenciales como son la adquisición de carbono atmosférico por parte de las plantas y los patrones de flujo de agua a través de ellas, y examina en particular la ecofisiología de epífitas y hemiepífitas, las cuales constituyen una parte importante del bosque, en términos de diversidad de especies y en el control de ciertos procesos del ecosistema. En la Sección IV se enfatizan algunos aspectos de la dinámica poblacional de organismos como árboles y mamíferos, y cómo esta dinámica se traduce en patrones a nivel de comunidad. La Sección V se centra en las interacciones entre organismos que modulan algunos de los principales procesos bióticos del bosque neotropical, como son las interacciones entre microorganismos y plantas, la herbivoría y las defensas de las plantas, la polinización y la frugivoría. Estas interacciones representan la quintaesencia de este ecosistema y han sido tema de intenso estudio por varias décadas.

Finalmente, el libro cierra con una sexta sección que explora ciertos aspectos de la interacción contemporánea entre la población humana y la ecología del bosque. El primer capítulo de esta sección ilustra las consecuencias de la fragmentación de los bosques sobre la diversidad biológica, mientras que el segundo describe cómo se recuperan la estructura y la función del bosque por medio de la sucesión secundaria luego de la deforestación. El último capítulo expone de manera resumida el desarrollo de una importante técnica de estudio, la teledetección, la cual puede ser de gran ayuda para evaluar, a gran escala, los procesos de deforestación y, a la vez, para intentar mitigar los efectos de esta deforestación. Esperamos, entonces, que este libro sirva de fuente de conocimiento e inspiración para el desarrollo de futuras investigaciones.

El bosque neotropical: pasado y presente

Durante mucho tiempo los ecólogos visualizaron el bosque tropical como una comunidad "clímax", inmutable y capaz de autoregenerarse. Se consideraba que donde las condiciones de precipitación y temperatura lo permitieran, y en ausencia de perturbaciones externas, se desarrollaría un bosque complejo y maduro que llegaría a un estado estable, sin cambios futuros. Esta visión estática del bosque tropical dio lugar a la hipótesis de la estabilidad climática, la cual proponía que el proceso de especiación se había dado ininterrumpidamente por cientos de miles de años. Sin embargo, en las últimas décadas se ha abierto paso una visión dinámica que concibe al bosque como un ente en continuo estado de cambio, y estos cambios ocurren en una amplia gama de escalas espaciales y temporales. En los capítulos que componen esta sección se discuten, precisamente, los factores que han afectado la evolución del bosque neotropical, desde los grandes eventos geológicos que han determinado su distribución y estructura a escala continental y a lo largo de millones de años, hasta las actividades humanas que han dejado su huella durante los últimos siglos. El factor común a todas las escalas es el extremo dinamismo espacio-temporal del ecosistema boscoso.

En el primer capítulo, Scatena examina el papel que juegan algunos factores ambientales que operan a distintas escalas espaciales y temporales sobre la estructura y dinámica del paisaje. La vegetación que se desarrolla sobre un paisaje determinado estaría influenciada por tres factores: la estructura geológica, los gradientes ambientales y los regímenes de perturbación natural. La estructura geológica puede concebirse a diferentes escalas espaciales y temporales: desde la escala continental, en la que la distribución y la estructura de la vegetación está determinada por procesos geológicos que han tenido lugar a lo largo de millones de años y en áreas extensas, hasta la escala local, en la que la principal influencia la tienen los procesos como el claro que produce un árbol al caer. Una lección importante que deja este capítulo es que para entender la dinámica del bosque es vital tener en cuenta la escala espaciotemporal a la que tienen lugar los diferentes procesos.

La evolución de los bosques neotropicales vista a la luz de los eventos geológicos y climatológicos de escala global que han ocurrido durante los últimos 25 millones de años constituye el tema del capítulo de Hooghiemstra, Van der Hammen y Cleef. La principal herramienta para estudiar esta evolución es el polen fosilizado, el cual ha permitido dilucidar la forma en que fue cambiando la flora neotropical, tanto en su composición de especies como en su distribución espacial. Tres eventos han ejercido gran influencia en la evolución de la flora neotropical: el surgimiento de la cordillera de los Andes, el intercambio biótico con Norteamérica luego de la formación del istmo centroamericano, y las fluctuaciones climáticas de

la época geológica del Pleistoceno. El surgimiento de los Andes dio origen a las grandes cuencas hidrográficas modernas y fraccionó la biota de las tierras bajas en dos dominios: un dominio cisandino (bosques húmedos amazónicos) y un dominio transandino (bosques húmedos del Chocó y Centroamérica). Finalmente, las variaciones climáticas del Pleistoceno, relacionadas con la oscilación del eje terrestre, causaron una serie de fluctuaciones sucesivas en los patrones de precipitación y temperatura a escala continental. Estos cambios climáticos generaron, a su vez, una serie de modificaciones en los límites altitudinales de la vegetación, así como la formación de un "mosaico" de áreas secas y húmedas, que probablemente tuvieron un efecto importante sobre los patrones de especiación y radiación de diferentes taxones de plantas.

En el siguiente capítulo, Hartshorn describe el papel determinante que cumplen los factores físicos (p.ej., fisiografía, clima y suelos) en la estructura de la vegetación y en la distribución de los bosques neotropicales contemporáneos. Estos factores físicos, en diferentes combinaciones, han constituido la base para diversos sistemas de clasificación. Hartshorn presenta una reseña de estos sistemas y expone la necesidad de diseñar un sistema comprensivo de clasificación de la vegetación del bosque neotropical. Finalmente, el autor ofrece una descripción de las principales características de estructura, fisionomía y composición de los principales tipos de bosques del neotrópico húmedo y lluvioso.

Habiendo descrito el escenario geológico y físico de los bosques neotropicales en estos tres primeros capítulos, Berry expone, en el capítulo 4, los patrones actuales de diversidad florística de los bosques neotropicales, haciendo hincapié en el componente arbóreo. Un mensaje importante de este capítulo es que la diversidad de una especie y su amplitud geográfica o su aparente especificidad por un tipo de suelo particular, bien puede depender de la escala espacial a la que se realice el estudio. Berry argumenta, además, que el conocimiento que se tiene acerca de los patrones de diversidad y de distribución de la flora boscosa neotropical es todavía sumamente escaso y fragmentado, debido a que las colectas realizadas, así como el número de especímenes catalogados en cada censo, se encuentran fuertemente sesgados hacia unas pocas localidades. Si a esto se le añade la falta de uniformidad metodológica en los estudios florísticos, es clara la dificultad para interpretar y extrapolar la información a escala regional, en particular cuando se trata de determinar el grado de diversidad o de endemismo de un área dada.

Estos cuatro capítulos muestran, entonces, cómo la estructura y la fisionomía del bosque, al igual que los patrones de diversidad y de distribución espacial de las especies, pueden explicarse por una conjunción de factores físicos y bióticos. En el último capítulo de esta sección, García-Montiel rescata la necesidad de incorporar una perspectiva histórica en los estudios ecológicos, y la importancia de aproximarse con cautela a cualquier bosque que a primera vista pareciera "prístino" o "virgen". Un bosque con tales características fisionómicas no necesariamente implica la ausencia de actividades de manejo o incluso de deforestación en el pasado. El legado que han dejado las actividades humanas pasadas en los diferentes procesos ecológicos contemporáneos es algo que los ecológos deben tomar en cuenta a la hora de interpretar su información. Se trata de una huella a veces difícil de percibir, pero de gran importancia para una cabal comprensión del funcionamiento del bosque neotropical, ahora y en el futuro.

1

El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica

Frederick N. Scatena

Introducción

Los bosques tropicales son ecosistemas dinámicos que se encuentran sujetos a la influencia de un amplio espectro de procesos ambientales. Dicho espectro incluye desde episodios como la formación de montañas, que pueden tardar millones de años y cubrir miles de kilómetros cuadrados, hasta las fluctuaciones que se observan en la intensidad de la luz que llega al sotobosque, lo cual ocurre en cuestión de segundos y abarca tan sólo unos metros cuadrados. El propósito de este capítulo es presentar una revisión de las diferentes escalas espaciales y temporales dentro de las cuales se llevan a cabo los diferentes procesos ambientales que influyen o han influido en el bosque húmedo y lluvioso neotropical. Examinar los procesos ecológicos de una manera jerárquica resulta útil desde el punto de vista conceptual, y ayuda además a desarrollar estrategias apropiadas de diseño experimental y de investigación, tanto básica como aplicada.

Base conceptual

A finales del siglo XIX y principios del siglo XX, los marcos teóricos utilizados por los naturalistas para estudiar la distribución de la vegetación suponían que, tanto las comunidades de plantas, como las geoformas (rasgos físicos de la superficie de la tierra: colinas, planicies, cordilleras) sobre las que se desarrollan estas comunidades, evolucionaban a lo largo de una secuencia ordenada y predecible a través del tiempo (Davis 1899, Clements 1916, O'Neill *et al.* 1986, Osterkamp & Hupp 1996). En los trópicos, esta forma de pensar condujo al desarrollo de investigaciones que solían describir, de

manera estática, las distintas características de las geoformas típicas de los climas tropicales (Gupta 1993), así como las relaciones entre el clima tropical y la estructura y composición del bosque (Whitmore 1995).

Existe, no obstante, una dificultad fundamental para aplicar este enfoque, ya que éste supone que, en un determinado lugar, las condiciones ambientales son uniformes y estables por largos períodos de tiempo. Para subsanar esta limitación, muchas investigaciones se orientaron, más bien, hacia el papel que juega el dinamismo ambiental en la formación del paisaje tropical y la estructura del bosque, reconociendo, eso sí, que estos procesos dependen de la "escala de observación" adoptada (Watt 1947, Schumm & Lichty 1965, Webb *et al.* 1972, Wolman & Gerson 1978, Gentry 1988, Scatena 1995, Church 1996). Por ejemplo, los factores (estructura horizonal y vertical del dosel; ver capítulo 6) que provocan variaciones en la radiación solar que entra al sotobosque (variaciones a corto plazo y en unos cuantos metros) son muy diferentes de los factores (posición topográfica, por ejemplo) que causan variaciones en el promedio anual de radiación solar que reciben los valles y las cimas de las montañas. En resumen, los procesos ambientales que afectan al ecosistema boscoso varían a lo largo de un gradiente espacio-temporal. Las jerarquías, los gradientes ambientales y los regímenes de perturbación son conceptos útiles para identificar tales escalas espaciales y temporales, así como para hacer comparaciones entre estudios diferentes. A continuación se describen estos conceptos que, si bien se centran en el bosque húmedo y lluvioso neotropical, pueden aplicarse a todo tipo de ecosistema natural.

Jerarquías y escalas de observación

Resulta útil ver los sistemas naturales en términos de jerarquías y escalas de observación (Odum 1971, Odum 1995, O'Neill *et al*. 1986, Naveh & Lieberman 1984, De Boer 1992, Steel & Henderson 1994). Una jerarquía es una estructura abstracta de tipo organizacional en la que cada miembro es un ente estable, integrado al sistema y definido por sus características físicas y temporales. Las jerarquías se diferencian de las escalas de observación porque entre los miembros de una jerarquía se da un intercambio, ya sea de materia, de energía o de información. Las escalas de observación más utilizadas son de tipo espacial (cm^2, m^2, km^2, etc.), temporal (segundos, horas, días, meses, años, siglos, etc.) y físicas (miligramos, gramos, kilogramos, etc.). En cambio, las jerarquías más empleadas son de tipo biológico (gen, célula, organismo, población, comunidad), taxonómico (especies, género, familia, orden, phylum), basadas en el tamaño de la planta (semilla, plántula, juveniles, adultos), en la fisiografía (sitio, geoforma, montaña, cordillera, continente) o en términos sociopolíticos (individuo, grupo, comunidad, poblado, nación).

En los últimos años, el enfoque jerárquico se ha utilizado para estudiar la relación entre la historia geológica del mar Caribe y la distribución de ciertas especies (Rosen 1985), la dinámica de los cauces de los ríos en los bosques amazónicos (Salo *et al.* 1986), los claros producidos por la caída de los árboles y los ciclos de corta de madera en bosques manejados (Odum 1995), los procesos dinámicos de las cadenas alimenticias (Reagan & Waide 1996) y la sucesión vegetal que ocurre en los derrumbes (Myster *et al.* 1997). En todos estos estudios, las escalas de observación y las jerarquías pertinentes se seleccionan de acuerdo con el aspecto o problema a estudiar. En ningún caso, un miembro de la jerarquía es más o menos importante que el otro, y cada nivel esta ligado a otras escalas, mayores y menores, por medio del intercambio de información, materia y/o energía.

Los tipos básicos de jerarquías se definen con base en las relaciones que se establecen entre sus miembros. En una jerarquía "anidada", los niveles más altos contienen a los niveles inferiores (p. ej., el bosque está compuesto por árboles y estos, a su vez, por raíces, ramas y hojas). En una jerarquía "no anidada" el nivel más alto no contiene a los niveles inferiores (p. ej., las cadenas tróficas: carnívoros, herbívoros,

descomponedores). En la mayoría de las jerarquías de tipo ecológico, los niveles inferiores se rigen por procesos bióticos que ocurren en un lapso de tiempo muy corto, los niveles intermedios por perturbaciones naturales mediadas de forma biótica o abiótica, y los niveles superiores por procesos que ocurren muy lentamente, llamados, por lo general, procesos geológicos y/o evolutivos (Holling 1992, Scatena 1995). En cada nivel, la respuesta del sistema a un evento ambiental particular (insumo) depende de las condiciones del sistema previas al evento y de la magnitud del evento.

El principal propósito de este capítulo es describir un modelo conceptual de las interacciones que ocurren al interior de una jerarquía anidada en un paisaje natural boscoso (Fig. 1.1). En esa jerarquía, los principales aportes son atmosféricos, tectónicos y de manejo (Scatena 1995). Los subsistemas de la jerarquía anidada son las macroformas –grandes regiones fisiográficas compuestas por agregados de montañas contiguas, cuencas de ríos y/o planicies–; las mesoformas –que se encuentran en las macroformas–; las microformas –rasgos detectables a escala del suelo y que se encuentran en las geoformas (o las cubren)–, y la comunidad biótica que crece en las microformas. En la Figura 1.1, las flechas que conectan los diferentes subsistemas indican las interacciones y los flujos de energía y/o materia que se dan entre ellos. En ese modelo simplificado, el levantamiento geológico de las montañas (causado por fuerzas tectónicas) produce las macroformas (sobre las que existen otros miembros de la jerarquía) y los insumos atmosféricos son modificados por la interacción entre los diferentes subsistemas. Los insumos, a su vez, afectan el componente biótico del paisaje. Por su parte, la biota y otros subsistemas del paisaje afectan el desarrollo, la forma y la estructura de los mismos a través del reciclaje de nutrientes y el transporte de sedimentos. Nótese que la escala espacial de los miembros de la jerarquía anidada puede variar según el problema en cuestión. En la Figura 1.1 y para los propósitos de este capítulo, la jerarquía macroforma-mesoforma-microforma corresponde a una cordillera, las laderas y los valles de esa cordillera, y la vegetación boscosa y el componente de suelos. No obstante, este modelo general puede servir para otras jerarquías anidadas, tales como la pendiente de una loma, el espacio creado por la caída de uno o muchos árboles en esa pendiente, y el suelo y las plántulas que crecen en ese espacio.

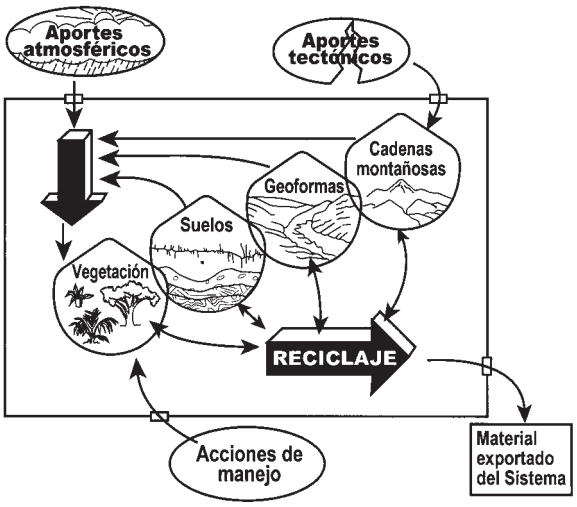


FIGURA 1.1 Modelo jerárquico simplificado de las principales unidades de paisaje y sus relaciones. Los óvalos representan aportes de energía externos, los cuales afectan el paisaje contenido dentro del rectángulo. Los semicírculos puntiagudos representan diferentes niveles jerárquicos a escala espacial. Las flechas que entran y salen de estos diferentes niveles indican la dirección de los flujos de materia y energía mediados por perturbaciones naturales. Modificado de Scatena (1995).

Gradientes ambientales

Un gradiente es un cambio cuantitativo y susceptible de medir de un rasgo físico o ambiental en función de una variable dada. La mayoría de los gradientes ambientales se expresan como tasas de cambio con respecto al espacio o el tiempo, tales como: el cambio de temperatura de acuerdo a la altitud o las variaciones diarias en la tasa de fotosíntesis de una planta. Los gradientes pueden ser continuos (p. ej., temperatura, precipitación), bióticos (grado de herbivorismo; ver capítulo 19) o

abstractos (frecuencia de perturbaciones naturales, estadio sucesional; ver capítulos 16, 23). Los gradientes se pueden extender dentro de los miembros de una jerarquía o entre ellos, y cubrir un amplio espectro de escalas espaciales y temporales. Por ejemplo, la temperatura del aire puede cambiar de los polos al ecuador, del centro de un claro abierto al bosque cerrado, y por espacio de minutos o milenios (ver capítulo 2). Los gradientes, entonces, deben definirse de acuerdo con las jerarquías espaciales y temporales pertinentes al tipo de ecosistema y problema que se pretende abordar.

El concepto de gradiente ambiental se ha utilizado en numerosos estudios destinados a explorar la influencia de un factor específico en la estructura y función del bosque neotropical. Normalmente, la riqueza de especies y la composición florística se han comparado a lo largo de gradientes de altitud, latitud, precipitación y fertilidad del suelo (ver capítulos 4, 9). Estas comparaciones han demostrado que tanto la diversidad como la composición florística son muchas veces predecibles a lo largo de un amplio espectro de gradientes ambientales (Beard 1949, 1955; Grubb & Whitmore 1966, 1967; Holdridge 1967, Gentry 1988, Weaver & Murphy 1990). Otros estudios han observado la forma en que la productividad del bosque y su estructura varían a lo largo de gradientes en el contenido de nutrientes, altitud, humedad y luminosidad (Grubb 1977, Vitousek 1984, Jordan 1985, Kelly *et al.* 1988, Silver 1994, Myster & Fernández 1995). Los gradientes de precipitación, temperatura y evapotranspiración potencial también se usan para delimitar los diferentes tipos de bosque (zonas de vida) en el famoso sistema de clasificación de Holdridge (Holdridge 1967; ver capítulo 3). De igual forma, los gradientes latitudinales y de precipitación se han utilizado para clasificar, por ejemplo, los principales tipos de bosque de Venezuela (Fig. 1.2).

Existe la suposición de que, a lo largo de un gradiente, los organismos viven y se reproducen en un espectro específico de condiciones ambientales (Whittaker 1967, Hall *et al.* 1992, Austin & Gaywood 1994); sin embargo, no todos los gradientes influyen en un organismo o

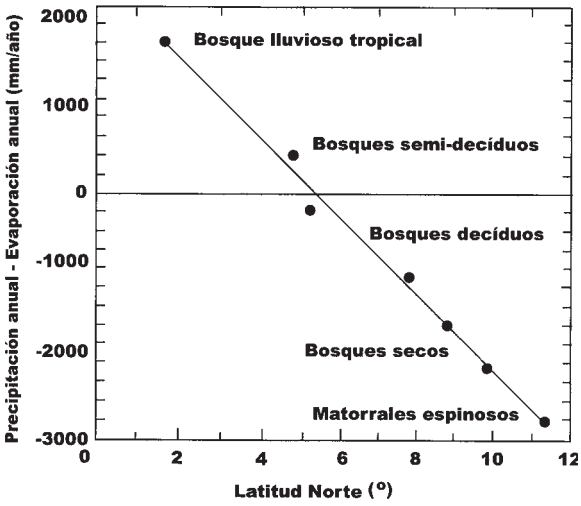


FIGURA 1.2 Principales tipos de bosque de Venezuela a lo largo de un gradiente latitudinal y en función de la diferencia entre precipitación y evaporación. Modificado de Medina (1983).

ecosistema del mismo modo. Igualmente, cuando los organismos se encuentran en su rango ambiental "óptimo" (por lo general, donde alcanzan su mayor abundancia) responden de una manera diferente a los cambios ambientales que cuando se encuentran en una situación adversa. El primer reto para entender un sistema ecológico radica en identificar la importancia de los diferentes gradientes ambientales que actúan sobre el sistema y esa importancia viene dada en función de la tolerancia ambiental que presentan los organismos que componen ese sistema. Al mismo tiempo, es preciso recordar que, como se describe a continuación, las perturbaciones naturales modifican las condiciones ambientales de los ecosistemas.

Perturbaciones naturales

Una perturbación natural es un evento relativamente discreto en el tiempo y en el espacio que cambia la disponibilidad de los recursos y/o el ambiente físico a nivel de ecosistema, población o comunidad biótica (White & Pickett 1985). Las perturbaciones transfieren masa y energía de una parte del ecosistema a otra, y entre ellas podemos

mencionar cambios en la intensidad lumínica, en los nutrientes o en la biomasa vegetal que se encuentra sobre el suelo. Los tipos de perturbación varían a lo largo de un continuo que va desde un extremo autogénico o determinado por las propiedades biológicas del sistema (p. ej., la senilidad que produce la muerte de un árbol y crea un claro en el dosel del bosque) hasta un extremo alogénico o causado por factores ambientales externos (p. ej., viento, precipitación). Las perturbaciones naturales que afectan o han afectado a los bosques neotropicales incluyen erupciones volcánicas, terremotos, huracanes, derrumbes, caídas de árboles y fuegos. Las perturbaciones más comunes de tipo antropogénico incluyen, entre otras, cambios en el uso de la tierra (deforestación), explotación selectiva de madera y construcción de carreteras.

La cuantificación de la magnitud y la frecuencia de las perturbaciones naturales sobre el desarrollo de las geoformas y el ecosistema vegetal que éstas soportan ha sido un tema importante para la geomorfología y la ecología por varias décadas (Wolman & Miller 1960, Connell 1978). Estos estudios han generado el paradigma de que los paisajes terrestres son producto de la magnitud y la frecuencia de los procesos que actúan sobre ellos (O'Neill *et al.* 1986, Urban *et al.* 1987, Scatena 1995). Por otra parte, las perturbaciones también juegan un papel importante en el mantenimiento de la productividad del bosque y de la diversidad de especies a diferentes escalas (Denslow 1987, Lodge *et al.* 1994; ver capítulos 2, 16).

En la actualidad se reconoce que el potencial que tiene una perturbación natural para afectar la morfología del paisaje o la estructura de un ecosistema depende de varios factores, entre ellos, el tipo de perturbación (inundación, incendio, derrumbe, patógeno), su fuerza (velocidad del viento y su duración, cantidad de precipitación, magnitud del terremoto), el componente del ecosistema directamente impactado (suelo, dosel, animales), el área total afectada y la distribución espacial del efecto (valles, topes de colinas), el período de retorno o frecuencia de la perturbación, la condición inicial del ecosistema, y la velocidad a la cual el ecosistema se recupera o reconstruye entre una perturbación y otra. Las perturbaciones de cierta frecuencia están usualmente asociadas con escalas particulares, y el hecho de que una perturbación sea "catastrófica" o no dependerá del nivel jerárquico en consideración (p. ej., la caída de un árbol puede ser mortal para éste, pero no para el hongo que va a descomponer la madera) y de la percepción humana (p. ej., una inundación no suele considerarse una inundación, aunque cubra un área muy extensa, sino cuando la propiedad privada se ve afectada). En general, la frecuencia (escala temporal) y la extensión de la perturbación (escala espacial) se correlacionan: perturbaciones poco frecuentes en el tiempo impactan áreas grandes, mientras que perturbaciones más frecuentes actúan sobre escalas espaciales menores (Fig. 1.3). Seguidamente se mencionan los principales efectos de las perturbaciones naturales en términos de su aporte de masa y energía al ecosistema boscoso neotropical.

Aportes ambientales

Aportes tectónicos

La fuerzas orogénicas de escala global asociadas al movimiento de placas tectónicas controlan la morfología de los continentes y las geoformas y, a su vez, influyen en la tasa de erosión y el moldeado del paisaje. Entre esas fuerzas se encuentran las erupciones volcánicas, los terremotos, los levantamientos tectónicos y el desplazamiento de la corteza terrestre a lo largo de las fallas geológicas. En general, las regiones tectónicamente activas, como la cordillera de los Andes y las montañas de Centroamérica, se caracterizan por pendientes pronunciadas y por presentar perturbaciones como derrumbes y terremotos (Stallard 1988). En estas áreas, la superficie de la tierra se levanta a una tasa de 10 a 100 m por cada mil años, mientras que la tasa de erosión es similar o menor a esa tasa de levantamiento. En áreas tectónicamente estables, como las planicies costeras, las fuerzas orogénicas no producen levantamientos; por

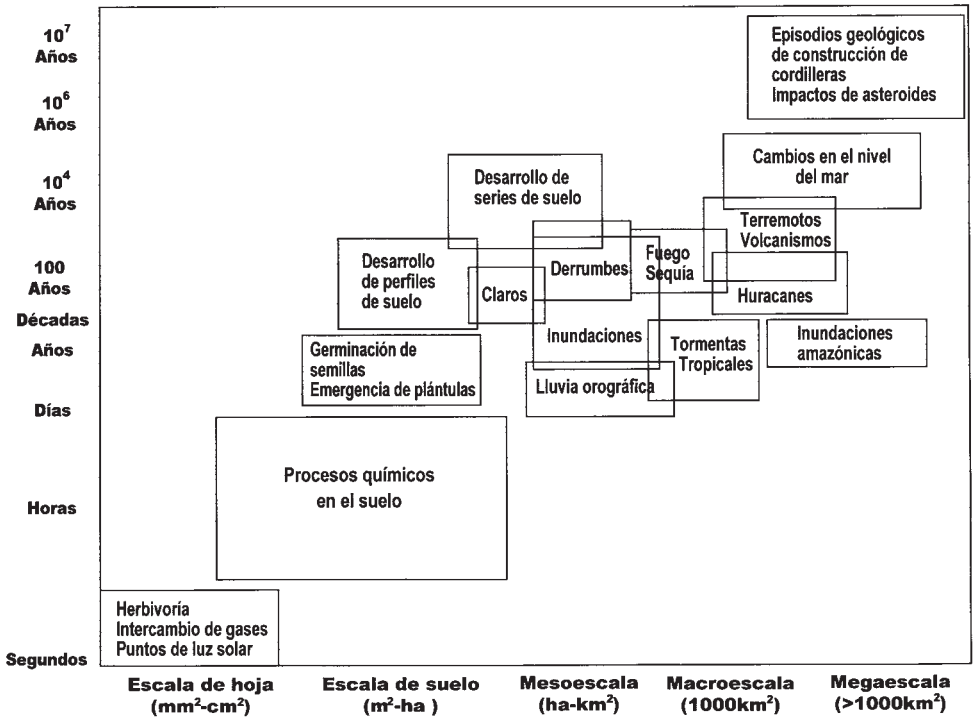


FIGURA 1.3 Perturbaciones naturales en función de su escala de acción y de su intervalo temporal de retorno (frecuencia) en los ecosistemas terrestres, particularmente en los bosques húmedos y lluviosos neotropicales. (El término "puntos de luz solar" que aparece en el primer rectángulo equivale al término "destellos de luz", descrito en los capítulos 6 y 10.)

consiguiente, la acción del mar ejerce un mayor control sobre el relieve y el moldeado del paisaje. En Suramérica, por ejemplo, la tasa promedio de levantamiento tectónico en áreas "geológicamente estables" es de 10 a 20 mm por cada mil años, y es similar a la tasa de erosión.

Volcanes

Solo en Centroamérica existen unos 80 volcanes activos o geológicamente jóvenes (Cunningham *et al.* 1984). El impacto del vulcanismo es variable: puede cubrir completamente el paisaje con acumulaciones de lava o provocar mortalidades localizadas como consecuencia de una caída leve de ceniza (Whittaker & Walden 1992). Uno de los ejemplos mejor conocidos del efecto del vulcanismo sobre el bosque húmedo neotropical lo proporciona el volcán Soufriere, en el mar Caribe (Beard 1945, Sheridan 1991, Richards 1996). En 1902 una erupción del volcán mató a 2 000 personas y quemó por completo, o enterró bajo lava, grandes áreas de bosque. Diez años después, lianas, hierbas y unos pocos arbustos (Beard 1945) ya se habían establecido. Treinta años más tarde, en algunos lugares existía algo de bosque con dosel cerrado, pero ninguna especie de planta vascular se había establecido en las partes más altas de la montaña.

Terremotos

Los terremotos son perturbaciones frecuentes en las áreas tectónicamente activas de América tropical, sobre todo en Centroamérica. En esta región, muchas ciudades han sido destruidas por grandes terremotos, procesos éstos importantes desde el punto de vista geomórfico y económico. El terremoto de 1972 en Managua, Nicaragua, por ejemplo, mató a más de 11 000 personas y destruyó el 75% de las viviendas (Cunningham *et al.*1984). En dicha región, se espera que ocurran terremotos de una magnitud semejante a intervalos de unas pocas décadas. Los terremotos

más destructivos de la región neotropical ocurren en depresiones topográficas asociadas a volcanes o valles, o cerca de los ríos que siguen el curso de una falla geológica. Cuando esto sucede, se producen numerosos derrumbes sobre grandes áreas. Los derrumbes asociados al terremoto de 1976 en Panamá cubrieron aproximadamente el 12% de un área total de 450 km^2 de bosque de bajura (Garwood *et al.* 1979). Se estima que en esa región los derrumbes asociados a terremotos arrasan con un 2% del área boscosa cada 100 años. En Papúa Nueva Guinea, entre un 8 y un 16% del área boscosa puede ser arrasada cada 100 años por derrumbes provocados por terremotos (Simonett 1967). En Puerto Rico también existen evidencias de derrumbes en el bosque ocasionados por un terremoto de gran magnitud (Reid & Taber 1919).

Aportes atmosféricos

La energía solar, el viento, el agua y los nutrientes son los principales aportes de tipo atmosférico al bosque neotropical. A escalas temporales y espaciales de miles de años y de miles de km^2, los cambios globales que ha experimentado el clima han afectado directamente los aportes atmosféricos. Por ejemplo, y como se explica en detalle en el capítulo 2, los cambios en la circulación y en la temperatura del océano Atlántico en el ecuador se han relacionado con una variación cíclica de la órbita del sol, la cual ocurre cada 20 000 años (Molfino & McIntyre 1990, Thompson 1995, McIntyre & Molfino 1996). Durante la época del Pleistoceno una gruesa capa de hielo cubría gran parte de los hemisferios norte y sur. La temperatura de la superficie del océano Atlántico ecuatorial disminuyó, provocando un cambio en los patrones climáticos, lo que, a su vez, alteró la distribución de los bosques montanos y de tierras bajas (Whitmore & Prance 1987, Piperno *et al.* 1991, Slowey & Curry 1992, Guilderson *et al.* 1994, ver capítulo 2). Se cree, además, que, durante los últimos 10 000 años, el trópico americano pasó de un período relativamente seco a uno relativamente húmedo (entre 2 000 y 8 000 años antes del presente), para volver, en las últimas décadas, a condiciones otra vez secas (Servant *et al.* 1993). A una escala temporal menor (de años a décadas), la variación en la precipitación y en la frecuencia de los huracanes que afectan directamente al bosque húmedo neotropical se ha relacionado con la retirada de los glaciares de la cordillera de los Andes, con los bajos niveles de agua en el lago Chad en Africa, con la actividad del fenómeno de El Niño (ver capítulo 7) y con precipitaciones en el Sahara (Rodgers 1988, Reading 1990). Aunque las características físicas y químicas de los aportes atmosféricos varían con el tipo de sistema (vientos alisios, precipitación orográfica, tormentas de polvo, huracanes; Próspero & Nees 1986, Mc Dowell *et al.* 1990), el único aporte atmosférico común a todos los bosques húmedos y lluviosos neotropicales es la intensa precipitación. En Jamaica, por ejemplo, se obtuvieron las siguientes cifras "récord" de precipitación: 1 109 mm en un día y 2 789 mm en tres días (Gupta 1988). No es sorprendente que tales tormentas hayan provocado una gran cantidad de derrumbes, inundaciones y cambios en el curso de los ríos.

Viento y huracanes

El viento constituye otro aporte atmosférico importante al bosque húmedo y lluvioso neotropical, y puede variar desde una suave brisa que promueve la transpiración en la superficie de las hojas, hasta un viento huracanado capaz de arrancar los árboles de raíz. Los huracanes son procesos de escala continental y global. En América tropical ocurren principalmente en la parte norte de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT; ver capítulos 3 y 7) y en el mar Caribe.

Los huracanes, como todas las perturbaciones naturales, afectan las distintas partes de un paisaje de manera diferente y a diferentes escalas. A escala de macroforma (o escala regional), la configuración espacial de costas y montañas ayuda a predecir la trayectoria de una tormenta huracanada y la forma en que ésta se debilitará cuando llegue a tierra (Boose *et al.* 1994). En esa misma escala, los factores que determinan el grado de daño al bosque incluyen el tamaño y la intensidad del huracán, y la

presencia o no de cadenas montañosas. A escala de montañas individuales, el patrón espacial de daño al bosque se correlaciona, en gran medida, con el grado de orientación respecto a los vientos predominantes y con el tipo de bosque (Walker *et al.* 1991). Por lo general, el daño causado al bosque por un huracán es más uniforme en un paisaje suavemente ondulado, y más heterogéneo en un terreno accidentado y montañoso.

A escala de geoforma, la variación en el grado de daño causado por un huracán obedece, sobre todo, a diferencias en la exposición topográfica y a la modificación de la velocidad del viento provocada por esas mismas geoformas. Por ejemplo, es probable que un valle orientado en dirección paralela a los vientos huracanados reciba más daño que uno ubicado perpendicularmente a ellos. La defoliación que produce un huracán, así como la violenta tasa de transferencia de materia orgánica hacia el suelo (por la caída de hojarasca), pueden alterar súbitamente los procesos de reciclaje de nutrientes a escala de geoforma (Lodge *et al.* 1994, Scatena *et al.* 1996). A esta escala, los huracanes también alteran la estructura y la composición del bosque, y generan cambios que pueden ser detectados incluso décadas después (Crow 1980, Weaver 1986). A escala de árbol individual, la gravedad del daño se relaciona con la especie, la morfología del árbol, su edad y tamaño. En general, las especies con madera de bajo peso específico son más susceptibles a la rotura que aquellas de madera más dura (Putz *et al.* 1983, Zimmerman *et al.* 1994; ver además el Recuadro 23.2).

Sequías e incendios

Con frecuencia se subestima el efecto que tienen los incendios y las sequías prolongadas en el bosque neotropical húmedo y lluvioso. La evidencia paleoclimática proveniente de la Amazonia, de Guyana, Centroamérica y el Caribe indica que sus bosques han experimentado numerosos períodos secos durante los últimos 10 000 años (Sanford *et al.* 1985, Whitmore & Prance 1987, Hodel *et al.* 1991, Servant *et al.* 1993). A escala continental, la estacionalidad de las sequías y su frecuencia, varía con la posición relativa de la Zona de Convergencia Intertropical, los vientos alisios y el grado de proximidad al océano. Por lo general, las áreas cercanas a la costa reciben más lluvia orográfica y tienen menos estacionalidad y menor frecuencia de sequías, que otras áreas similares que no reciben humedad oceánica directa, sino que dependen de otros aportes (p. ej., lluvia de tipo convectivo; ver capítulo 7).

A una escala de unas cuantas hectáreas de bosque, la ocurrencia de períodos relativamente secos influyen en la abundancia poblacional de los animales (Reagan 1996, Lawrence 1996, Pfeiffer 1996, Zou & Borges 1996). Estudios realizados en las montañas de Luquillo, en Puerto Rico, indican que la abundancia de ranas se correlaciona negativamente con el número de días con menos de 3 mm de precipitación; después de tres días sin lluvia, el 60% de las ranas presenta sus estómagos vacíos (Stewart & Woolbright 1996). Por otra parte, a una escala temporal corta, los ciclos de sequía y de lluvia pueden estimular el crecimiento de la biomasa microbiana del suelo (Lodge *et al.* 1994). Las sequías prolongadas también se han relacionado con la mortalidad masiva de epífitas y con una alta mortalidad de árboles (Whitmore 1984, Condit *et al.* 1996).

También asociados a sequías se encuentran los incendios forestales contemporáneos, lo cual se ha documentado en algunos sitios de la Amazonia y las Guyanas (Cochrane & Schulze 1998, Hammond & ter Steege 1998). Además, la presencia de carbón vegetal prehistórico en suelos que actualmente sirven de sustento a vegetación boscosa "intacta" o "prístina" sugiere que los incendios han sido un proceso ambiental importante a través del tiempo, en el bosque húmedo y lluvioso neotropical (Sanford *et al.* 1985, Horn & Sanford 1992).

Unidades del paisaje a diferentes escalas

Escala de suelo

El suelo se define como un cuerpo tridimensional de material no consolidado

situado entre una capa de hojarasca y un lecho rocoso no meteorizado. A escala global, el clima parece ser el factor más importante en los procesos de formación de suelo (Jenny 1980). En cambio, a escalas más pequeñas, en las que los factores climáticos son más homogéneos, la biota, la topografía, la roca madre y el tiempo aparecen como los factores dominantes. Además, las fuerzas gravitacionales relacionadas con las diferencias topográficas redistribuyen materia y energía, e influyen, también, en la forma y en la distribución de los diferentes tipos de suelo. Debido a las múltiples variaciones que pueden presentar todos estos factores, los suelos del bosque húmedo y lluvioso neotropical son sumamente variables y complejos. Los únicos atributos comunes a todos los suelos de este ecosistema son: la ausencia de grandes variaciones estacionales en la temperatura, la ausencia de la acción del hielo, una intensa meteorización mediada por procesos abióticos y bióticos, y un constante cambio en su composición y en sus propiedades a través del tiempo y el espacio.

Jerarquías del suelo

Las jerarquías del suelo están basadas en su organización espacial y en la importancia relativa de los procesos involucrados en su formación. Entre los miembros de la jerarquía espacial se incluyen átomos, minerales, partículas, agregados, horizontes, perfiles, asociaciones y series de suelos. Por lo general, los materiales orgánicos e inorgánicos forman agregados (capas) cuyos arreglos, horizontal y vertical, constituyen, respectivamente, los horizontes y los perfiles. Las propiedades químicas de los agregados y su disposición en los perfiles, dependen, en gran medida, del material subyacente, de la cantidad de tiempo que este material ha estado sometido a la meteorización y de los aportes de materia y energía al perfil. Un grupo de perfiles con propiedades similares forma una serie, la unidad básica en la elaboración de mapas de suelo (Young 1976). Las series son específicas a un sitio y, por lo general, reciben el nombre del pueblo o del área en donde los perfiles están mejor representados. Además, las series se pueden subdividir en asociaciones (cuando las propiedades dentro de una serie varían sistemáticamente a lo largo de gradientes de roca madre o topográficos). A un nivel más alto de generalización, las series de suelo se diferencian a nivel de orden (ver Tabla 9.1) y esto se hace tomando en cuenta la presencia o ausencia de horizontes diagnósticos, o mediante rasgos que reflejen las diferencias en el tipo de procesos dominantes en la formación del suelo.

Escala de geoforma

La superficie de la Tierra, vista en cualquier momento, es el resultado de una serie de fuerzas orogénicas que se originan tanto dentro ella (fuerzas tectónicas) como fuera de ella (meteorización y erosión). Las geoformas son los rasgos físicos superficiales que reflejan la interacción de esas fuerzas. A lo largo del siglo XX, se identificaron numerosas asociaciones de especies o comunidades boscosas neotropicales relacionadas con diferentes geoformas; algunas de ellas son: las cimas de las montañas, las laderas rocosas, los deslizamientos, las áreas pantanosas, los valles y las áreas fluviales (Shreve 1914, Gleason & Cook 1927, Davis & Richards 1933, 1934; Beard 1945, Wadsworth 1953, Knight 1975, Medina & Cuevas 1989, Basnet 1992, Scatena & Lugo 1995). En general, las geoformas más antiguas y estables tienden a tener mayor biomasa vegetal y horizontes de suelos bien diferenciados, mientras que las áreas más jóvenes y geológicamente inestables presentan una mayor densidad de fustes, una biomasa menor y perfiles edáficos pobremente desarrollados. Las geoformas estables tienden a poseer ciclos de nutrientes mediados a través de vías orgánicas y bióticas (ver capítulo 8); las geoformas jóvenes e inestables dependen más del aporte abiótico de nutrientes. Por ejemplo, en los bosques montanos de Puerto Rico se observó que en los derrumbes recién ocurridos, los nutrientes necesarios para el crecimiento vegetal se obtenían directamente de la lluvia o del desgaste del material parental (saprolita); sin embargo, una vez que el derrumbe presentaba un estadio sucesional más avanzado, la descomposición microbiana de la hojarasca constituía la fuente más importante de nutrientes (Zarin & Johnson 1995a).

Jerarquías de geoformas

Las geoformas han sido clasificadas con base en su geometría (inclinación, orientación, relieve), origen (volcánico, fluvial) y proceso de formación (erosivo, deposicional). Las geoformas también se pueden definir con base en el grado de intercambio de masa, y así se tienen áreas "fuente" de sedimentos, áreas de deposición y zonas de transporte. Las áreas "fuente" de sedimentos son áreas susceptibles de erosión y experimentan una pérdida neta de material durante un determinado período de tiempo; las áreas de deposición "ganan" material durante ese mismo período, y las zonas de transporte intercambian material sin ganancia o pérdida netas. En los sistemas fluviales, las laderas son fuente de sedimento, las bajuras y estuarios, zonas de deposición, y los cauces de los ríos y quebradas, zonas de transporte. Desde el punto de vista geomorfológico las montañas se pueden dividir en tres unidades básicas: filas, laderas y valles. Las filas son geoformas que desde el punto de vista jerárquico no reciben ningún aporte de materia o energía de ambientes adyacentes. Las laderas reciben y transmiten ese aporte y son a su vez fuente de sedimentos y zona de transporte. Los valles son áreas donde el flujo de materia y energía se acumula. Como en todas las clasificaciones, estos niveles dependen de la escala espacial y temporal considerada. Por ejemplo, los valles pueden acumular sedimentos durante largos períodos, pero convertirse en fuente de material durante una tormenta violenta. Igualmente, dentro de los cauces de los riachuelos y en las laderas, se pueden identificar áreas de erosión, deposición y transporte de sedimentos.

Procesos ambientales y vegetación a escala de geoforma

Las geoformas afectan la estructura y la composición florística del bosque, pues influyen en la distribución espacio-temporal de la materia y la energía. Una serie de estudios realizados en el "bosque de tabonuco" (dominado por la especie *Dacryodes excelsa*, Burseraceae), en las montañas de Luquillo en Puerto Rico, demostró que estas relaciones varían según la escala de observación adoptada. Por ejemplo, a escala individual, el crecimiento en área basal de algunas de las especies de este bosque se ha relacionado con su posición topográfica (valle, ladera), el grado de inclinación del terreno y el tamaño de la copa del árbol (Parresol 1995). A escala de geoforma, el tipo de suelo se correlaciona con la posición topográfica, el patrón de movimiento del agua a través de la ladera y la composición florística (Johnston 1992). Los patrones de uso de la tierra también se asocian en este bosque a geoformas específicas; tal es el caso de las plantaciones de café en las laderas soleadas y de las plantaciones de plátanos y tubérculos en áreas riparias, húmedas y a la sombra (García-Montiel & Scatena 1994; ver capítulo 5). A escala de cuenca hidrográfica, la composición y el almacenamiento de nutrientes en el suelo se ha correlacionado con la posición topográfica, la edad y composición del bosque, las condiciones edáficas y la frecuencia de perturbaciones naturales (Tabla 1.1). A escala de las 5 787 ha correspondientes al bosque de tabonuco, se han identificado asociaciones vegetales que se pueden correlacionar con el tipo

TABLA 1.1. Estructura de la vegetación y del suelo, y frecuencia de perturbaciones naturales en función de su posición topográfica. Cuenca Bisley, Bosque Experimental de Luquillo, en Puerto Rico. Tomado de Scatena y Lugo (1995). En cada columna, los valores seguidos con la misma letra no difieren a un nivel de significancia estadística del 5%.

Posición topográfica	Biomasa aérea (Mg/ha)	Densidad de fustes (no./ha)	Materia orgánica en el suelo (Mg/ha)	Frecuencia de claros (no./ha/año)	Frecuencia de derrumbes (no./ha/año)
Filas	312.1a	1772a	210a	0.9	0
Laderas	185.5b	1547a	163a	0.5	0.05
Quebradas	119.1b	778b	131b	1.7	0.16
Toda la cuenca	221.3	1480	170	0.8	0.04

de uso anterior de la tierra y con la posición topográfica (Crow & Grigal 1979).

Derrumbes

Los derrumbes constituyen una perturbación relativamente común a nivel de geoforma en los bosques montanos húmedos y lluviosos del neotrópico. En muchas áreas, estos movimientos de tierra constituyen una de las perturbaciones más graves que afectan a la vegetación, ya que modifican tanto el suelo como las geoformas mismas. Los derrumbes se clasifican según el tipo de material removido (lecho rocoso, suelo superficial), la forma de erosión producida por el derrumbe (plana, cóncava) y la velocidad con que se mueve el sedimento (Varnes 1958). Esta velocidad puede ser lenta (unos milímetros al año) pero continua (Lewis 1974) o alcanzar decenas de kilómetros por hora. Sin embargo, por lo general, los derrumbes ocurren rápidamente y producen parches cóncavos, con forma de "anfiteatro". Dichos parches tienen gradientes bien definidos de luz y de fertilidad del suelo, así como de la vegetación que con el tiempo se desarrolla en ellos (Guariguata 1990, Myster & Fernández 1995).

Un derrumbe puede ser desencadenado por un terremoto, una precipitación intensa o la acción del hombre, pero el tiempo y el espacio en que suceden no es aleatorio. Los derrumbes son muy comunes en áreas montañosas y en áreas tectónicamente activas. También suelen ocurrir a lo largo de fallas geológicas y en áreas asociadas a procesos de formación de montañas (Ahmad *et al.* 1993). A escala de montaña, la variación en la frecuencia temporal y en la morfología de los derrumbes se debe a variaciones en la geología del lecho rocoso, la precipitación y el grado de cobertura de la vegetación. Por ejemplo, en las montañas de Luquillo, en Puerto Rico, los derrumbes son más comunes a elevaciones altas, en pendientes que se encuentran sobre un tipo particular de lecho rocoso y a lo largo del cauce de los riachuelos (Guariguata 1990, Larsen & Torres-Sánchez 1992, Scatena & Lugo 1995). Entre los factores antropogénicos que pueden propiciar un derrumbe se encuentran: la construcción de puentes, edificios y carreteras, la sedimentación de embalses y la tala del bosque (Larsen & Parks 1997).

En un derrrumbe, la velocidad de recuperación de la vegetación (sucesión) varía de acuerdo con los gradientes ambientales y la perspectiva desde la cual se analice el paisaje. Vista desde la escala del derrumbe individual, la trayectoria de la sucesión vegetal depende de la microtopografía del derrumbe, la cual afecta las propiedades físicas y químicas del suelo (por lo general, los derrumbes constan de una parte superior donde se encuentran expuestos la roca o el material parental meteorizado, y de una zona inferior o de deposición, normalmente con restos de materia orgánica y semillas viables; Guariguata 1990, Zarin & Johnson 1995a,b; Myster & Fernández 1995). Sin embargo, cuando se comparan derrumbes a una escala espacial más grande (p.ej., un área montañosa), la orientación, la elevación y el origen geológico del lecho rocoso son los factores que determinan la trayectoria de la sucesión vegetal (Myster *et al.* 1997).

Escala de macroformas

Las macroformas son conjuntos de geoformas contiguas, tales como cordilleras, llanuras extensas y grandes cuencas hidrográficas. La influencia de las macroformas sobre la vegetación del bosque húmedo neotropical se aprecia, de manera indirecta, al analizar las primeras clasificaciones que se hicieron del bosque neotropical. Allí la la palabra "montaña" (montano alto, montano bajo, premontano) forma parte de la terminología empleada.

Jerarquías a escala de macroforma

Normalmente, las macroformas se clasifican con base en el relieve (tierras bajas, montañas), la distancia de la zona costera (costero, interior) y la orientación con respecto a los aportes atmosféricos (barlovento, sotavento); sin embargo, también pueden agruparse según el tipo de lecho rocoso dominante, su origen (volcánica, tectónica) o su estructura geológica (falla).

Los procesos ambientales y la vegetación a escala de macroforma

Los gradientes climáticos que más afectan a las macroformas neotropicales se relacionan, básicamente, con la elevación y la prevalencia de los vientos. En general, la precipitación incrementa con la elevación (hasta un cierto nivel) y luego decrece. En Centroamérica el nivel máximo está cerca de los 1 000 m, o sea, aproximadamente a la mitad de la elevación promedio de los picos más altos (Coen 1983). El grado de inclinación de la pendiente y la orientación de las laderas también influye en la cantidad de energía solar que recibe un punto geográfico cualquiera y, por lo tanto, puede modificar la temperatura diurna y la humedad a escala de macroforma (Sarmiento 1986). Estas diferencias son más marcadas durante el día que durante la noche.

Las montañas mismas pueden actuar como agentes de control climático, cosa que ocurre cuando son lo suficientemente grandes como para desviar o bloquear la trayectoria de los vientos. Por lo general, las tierras altas y las tierras bajas que se encuentran orientadas en dirección al viento predominante muestran un patrón de precipitación similar (desde el punto de vista de la estacionalidad). Sin embargo, se dan interacciones que a veces resultan complejas. Por ejemplo, cada una de las cuatro cadenas montañosas (> 4 000 m altitud) que circundan la ciudad de Mérida, en Venezuela, muestra un patrón de precipitación distinto –ello en función de la elevación y de los aportes atmosféricos que recibe– (Sarmiento 1986). Las laderas que miran al sureste, hacia las extensas llanuras del río Orinoco, muestran dos estaciones lluviosas al año y la precipitación máxima se concentra entre los 400 y los 800 m de elevación; en cambio, las laderas que miran al noroeste, hacia el gran lago de Maracaibo, tienen cuatro períodos lluviosos y la precipitación máxima ocurre entre los 2 000 y los 2 500 m de elevación. Una complejidad similar se observa en las Antillas Mayores del mar Caribe.

Entre los procesos a escala de macroforma que afectan al bosque húmedo y lluvioso neotropical, el efecto de "elevación de masas", o *Massenerhebung*, es uno de los más conocidos (Grubb 1971, Bruijnzeel *et al.* 1993, Flenly 1995). Este efecto explica la presencia, en picos pequeños y aislados, o en montañas costeras (p. ej., Cerro Santa Ana en Venezuela; Serranía de Macuira en Colombia), de vegetación boscosa con características florísticas y fisonómicas similares a las que se observan a una altitud mucho mayor en las grandes cadenas montañosas continentales. Tal fenómeno obedece a que, en general, en los picos aislados la temperatura del aire es más fría, a una determinada elevación, que en las cordilleras continentales.

Procesos fluviales

Los ríos que drenan el bosque son un recurso importante que dota de agua, vida acuática, transporte y recreación a grandes sectores de la América tropical. Sin embargo, como las riberas de los ríos suelen albergar recursos madereros valiosos y como son propicias para la agricultura, son pocos los boques riparios de esta región que no han sido intervenidos. Los procesos fluviales que afectan el bosque húmedo y lluvioso neotropical tienen lugar dentro de una amplia gama de escalas temporales y espaciales. A escala continental, por ejemplo, la distribución de la cadenas montañosas y su levantamiento controla la distribución de los grandes ríos, así como su morfología, y los ríos, a su vez, pueden influir en la diferenciación regional que se establece entre poblaciones y comunidades (Rasanen *et al.* 1987, Salo & Rasanen 1989). En las zonas montañosas, la morfología de los ríos, y los procesos que en ellos se llevan a cabo, cambian a lo largo de un gradiente que abarca desde los pequeños riachuelos en las partes altas hasta los grandes ríos en las zonas costeras. Por lo general, la forma de los riachuelos es el resultado de la interacción entre la estructura geológica de la macroforma y la magnitud y estacionalidad de la precipitación (Ahmad *et al.* 1993). Por ejemplo, en las Montañas Azules de Jamaica, se observan áreas de drenaje fluvial que, pese a tener el mismo origen geológico y una precipitación anual similar, presentan una morfología diferente, y ello a causa de la estacionalidad tan distinta que muestran en

cuanto a su precipitación (Gupta 1975). Las distintas morfologías presentan, a su vez, distintas comunidades de vegetación riparia.

La escala de macroforma también influye en la composición química del agua a nivel local. Las diferentes regiones geológicas de la cuenca del Amazonas, por ejemplo, determinan las propiedades químicas del agua de sus riachuelos (Stallard 1988). En la Amazonia peruana, se observó que los ríos que presentaban propiedades químicas contrastantes, presentaban, también, comunidades boscosas muy diferentes en cuanto a su composición florística (Puhakka & Kalliola 1993). En Costa Rica, la actividad geotérmica asociada a los procesos volcánicos de la región también afecta la composición química del agua de ríos y riachuelos. Por ejemplo, los riachuelos que fluyen a través de bosques cuyo suelo es el resultado de las erupciones de lava de la época del Pleistoceno (ver Tabla 2.1) presentan un mayor contenido de fósforo que los riachuelos que fluyen sobre depósitos de otro origen geológico (Pringle *et al.* 1990, Pringle 1991).

Dos procesos estrechamente relacionados y comunes a todas las geoformas fluviales sobre las cuales se asienta la vegetación de bosque húmedo y lluvioso neotropical son el cambio de curso de los ríos y las inundaciones. En los ríos grandes, como el Amazonas, estos cambios morfológicos incluyen la migración lateral del curso principal del río, la desaparición de ciertos rasgos morfológicos a lo largo del canal del río y un cambio en la forma de las islas. En los ríos pequeños, una inundación puede ocasionar el ensanchamiento del cauce, la erosión de las planicies de inundación (y de su vegetación), la deposición de arena gruesa en los canales y en las áreas inundables, y la formación de bancos de grava y diques (Gupta 1988). El resultado de estos cambios es la aparición continua de un mosaico de hábitats con diferentes tipos de suelo, relieve, edad y, en consecuencia, con distinta vegetación (Salo *et al.* 1986).

Los bosques que bordean los cursos de agua del neotrópico húmedo y lluvioso presentan una composición diferente, una mayor densidad de fustes y una mayor cantidad de epífitas, lianas, hierbas y árboles con gambas, que los bosques de zonas no inundables (Shreve 1914, Davis & Richards 1933, 1934; Golley *et al.* 1975). Estas dos zonas también se diferencian en cuanto al régimen de perturbaciones naturales (tasa de formación de claros), las condiciones edáficas, los nutrientes en el suelo y sus tasas de reciclaje (Foster 1990, McDowell *et al.* 1992, Scatena & Lugo 1995). Además, muchas de las especies del bosque húmedo y lluvioso neotropical han desarrollado una cierta tolerancia a las inundaciones (Junk 1989, Lamotte 1990). La flora pionera que germina en áreas recién inundadas con depósitos de sedimento frescos está, en su mayoría, constituida por hierbas perennes de amplia distribución geográfica (Foster 1990, Kalliola *et al.* 1991, Thompson *et al.* 1992).

Escala continental y global

La distribución de los continentes y la distribución de los rasgos de las macroformas dentro de los continentes (p. ej., tierras altas y tierras bajas) es el resultado directo del proceso de tectónica de placas (Cox & Hart 1986). A su vez, desde una perspectiva continental, la distribución de la vegetación boscosa húmeda y lluviosa neotropical refleja, en términos generales, la interacción entre los patrones de precipitación y la amplia gama de rasgos fisiográficos que exhiben los continentes (Beard 1955, Sarmiento 1972).

Jerarquías a escala continental y a escala global

A escala gobal, los océanos y los continentes constituyen el nivel más elevado de las unidades de geoformas (Ritter 1978). Los continentes pueden subdividirse en cordilleras, montañas, planicies, llanuras interiores y llanuras costeras. Las diferentes áreas que componen un continente pueden, a su vez, clasificarse en tectónicamente estables o activas. En las áreas tectónicamente "activas" son comunes las erupciones volcánicas, los terremotos y otros procesos asociados a la formación de montañas, y es precisamente en este escenario a escala continental donde se desarrolla el bosque neotropical húmedo y lluvioso (ver capítulo 3).

Los procesos ambientales y la vegetación a escala continental

Entre los procesos físicos de mayor escala espacial y temporal que han afectado al bosque húmedo neotropical figuran la colisión de meteoros, la formación de montañas y las fluctuaciones que ha experimentado el nivel del mar (Fig. 1.3). La colisión de un meteoro es un evento que tiene repercusiones continentales y globales (Toon *et al.* 1997). Por ejemplo, en la cuenca del mar Caribe un impacto de este tipo se ha podido relacionar con eventos masivos de extinción biológica de escala global (Hildebrand & Boynton 1990, Florentin *et al.* 1991). A nivel local, la colisión de un meteoro se traduce en terremotos, ondas explosivas, tsunamis e incendios. Otros efectos secundarios, como acumulación de partículas de polvo a grandes altitudes, humo y lluvia ácida pueden afectar al planeta entero. Las perturbaciones ambientales asociadas al impacto de un meteoro tienen una frecuencia de retorno de unos 60 000 años y se predice que pueden afectar áreas del orden de 10^4 a 10^5 km^2 (Toon *et al.* 1997). Esto sería un área semejante al total de las planicies inundables de la Amazonia peruana. Si un meteoro de ese tamaño cae en el océano, podría provocar una inundación que llegaría hasta un kilómetro tierra adentro a lo largo de la costa. Impactos con una frecuencia de retorno de 2 millones de años o más pueden tener repercusiones globales de una magnitud mucho mayor. Eventos como esos son raros, pero si consideramos que los rasgos físicos de gran parte del neotrópico datan de unos 70 millones de años atrás, entonces es factible pensar que sus bosques han estado estado expuestos hasta una docena de veces al impacto de un meteoro, y cientos de veces al impacto de un tsunami.

Los episodios de formación de montañas (eventos que tardan millones de años en ocurrir y cubren miles de kilómetros cuadrados) pueden tener consecuencias directas e indirectas en los bosques. En Suramérica, por ejemplo, la formación de la cordillera de los Andes (Fig. 2.3) es responsable de la forma en que se encuentran distribuidas actualmente las cuencas de los grandes ríos, de la dinámica que presentan las comunidades boscosas (Rasanen *et al.* 1987, Salo & Rasanen 1989) y del aislamiento biogeográfico que se observa al oriente y al occidente de la cordillera (Gentry 1988; ver capítulo 4).

Conclusiones

Como se ilustra en este capítulo, el escenario que sirve de soporte al bosque húmedo y lluvioso neotropical está conformado por una serie de procesos que ocurren a distintas escalas espacio-temporales. Cuando el área analizada es pequeña y el período de observación corto, se considera que el bosque es "estable" (en relación con el ciclo de vida de los organismos individuales que lo componen, incluido el ser humano). A esa escala, la vegetación responde a perturbaciones pequeñas y localizadas (claros, derrumbes de tipo erosional); en cambio, cuando se consideran escalas temporales y espaciales mucho más grandes, entran en juego los procesos tectónicos y climáticos (procesos responsables de erosionar y moldear las geoformas sobre las cuales descansa el bosque). Desde esa perspectiva, el clima y el paisaje se encuentran en constante cambio y el escenario ambiental del bosque ha estado lejos de ser estable. Percepciones tan distintas como estas no hacen sino destacar la importancia de escoger apropiadamente la escala espacio-temporal para poder lograr una buena interpretación de los rasgos ambientales del bosque. Por ejemplo, y como se plantea en los capítulos 4, 9 y 16, la diversidad florística del bosque húmedo y lluvioso neotropical puede analizarse a distintas escalas espaciales, y, dependiendo de la escala adoptada, un área puede o no ser sumamente diversa. Por otra parte, la gran diversidad de especies, tanto animales como vegetales, de que hace gala el neotrópico podría perderse o no a causa de la fragmentación, ya que el proceso también opera a diferentes escalas espaciales (ver capítulo 22). Se espera que este capítulo haya proporcionado una base conceptual útil para visualizar distintos procesos ecológicos, muchos de los cuales tienen cabida en este volumen.

Literatura citada

Ahmad, R., F.N. Scatena, & A. Gupta. 1993. Morphology and sedimentation in Caribbean montane streams: examples from Jamaica and Puerto Rico. Sedimentary Geology **85**: 157-169.

Austin, M.P. & M.J. Gaywood. 1994. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. Journal of Vegetation Science **5**: 473-482.

Basnet, K. 1992. Effect of topography on the spatial pattern of trees in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. Biotropica **24**: 31-42.

Beard, J.S. 1945. The progress of plant succession on the Soufriere of St. Vincent. Journal of Ecology **33**: 1-9.

Beard, J.S. 1949. The natural vegetation of the windward and leeward islands. Oxford Forestry Memoirs **21**: 173-192.

Beard, J.S. 1955. The classification of Tropical American vegetation types. Ecology **36**: 89-100.

Boose, E.R., D.R. Foster & M. Fluet. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. Ecological Monographs **64**: 396-400.

Bruijnzeel, L.A., M.J. Waterloo, J. Proctor, A.T. Kuiters, & B. Kotterink. 1993. Hydrological observations in montane forests on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the "Massenerhebung" effect. Journal of Ecology **81**: 145-167.

Church, M. 1996. Space, Time and the Mountain-How Do we Order What We See. Pp. 147-170 *en* B. L. Roads & C. E. Thorn, editores. The Scientific Nature of Geomorphology. Proceedings of the 27th Binghamton Symposium in Geomorphology. John Wiley & Sons, USA.

Clements, F.E. 1916. Plant Succession- an analysis of the Development of Vegetation. Carnegie Institution of Washington Publication 242, Washington D.C., USA.

Cochrane, M. A. & M. D. Schulze. 1998. Forest fires in the Brazilian Amazon. Conservation Biology **12**: 948-950.

Coen, E. 1983. Climate. Pp. 35-46 *en* D. H. Janzen, editor. Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press,USA.

Condit R., S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1996. Changes in tree species abundance in neotropical forest: impact of climate change. Journal of Tropical Ecology **12**: 231-256

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science **199**: 1302-1210.

Crow, T.R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. Biotropica **12**: 42-55.

Crow, T.R. & D.F. Grigal. 1979. A numerical analysis of arborescent communities in the rain forest of the Luquillo Mountains, Puerto Rico. Vegetatio **40**: 135-146.

Cox, A. & R.B. Hart. 1986. Plate tectonics: how it works. Blackwell Scientific, UK.

Cunningham, C.G., R.W. Fary, M. Guffanti, D. Laura, M.P. Lee, C.D. Master, R.L. Miller, F. Quiñones, R.W. Pebbles, J.A. Reinemund, & D.P. Russ. 1984. Earth and Water Resources and Hazards in Central America. U.S. Geological Survey Circular **925**: 1-40.

Davis, W.M. 1899. The Geographic Cycle. Geographical Journal **14**: 481-504.

Davis, T.A. & P.W. Richards. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I. Journal of Ecology **21**: 350-384.

Davis, T.A. & P.W. Richards. 1934. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: An ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part II. Journal of Ecology **22**: 106-155.

DeBoer, D.H. 1992. Hierarchies and spatial scale in process geomorphology: a review. Geomorphology **4**: 303-318.

Denslow, J.S. 1987. Tropical treefall gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics **18**: 431-451.

Flenly, J.R. 1995. Cloud forests, the Massenerhebung effect, and ultraviolet isolation. Pp. 150-155 *en* L. S. Hamilton, J.O. Juvik, & F.N. Scatena, editores. Tropical Montane Cloud Forests. Ecological Studies **110**. Springer-Verlag, USA.

Florentin, J.M., R. Maurrasse, & S. Gautam. 1991. Impacts, tsunamis, and the Haitian Cretaceous-Tertiary Boundary Layer. Science **252**:1690-1692.

Foster, R. B. 1990. The floristic composition of the Rio Manu floodplain forest. Pp 99-111 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.

Garcia-Montiel, D. & F.N. Scatena. 1994. The effect of human activity on the structure and composition of a tropical forest in Puerto Rico. Forest Ecology and Management **63**: 57-78.

Garwood, N.C., D.P. Janos, & N. V. L. Brokaw. 1979. Earthquake-caused landslides: a major disturbance to tropical forests. Science **205**: 997-999.

Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals or the Missouri Botanical Garden **75**: 1-34.

Gleason, H.A. & M.Y. Cook. 1927. Plant ecology of Porto Rico. Pp 1-173 *en* Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands.Volume VII-Part 1, New York Academy of Sciences, USA.

Golley, F.B., J.T. McGinnis, R.G. Clements, G.I. Child, & M.J. Duever. 1975. Mineral cycling in a tropical moist ecosystem. University of Georgia Press, USA.

Grubb, P.J. 1971. Interpretation of the "Massenerhebung Effect" on tropical mountains. Nature **229**: 44-45.

Grubb, P.J. & T.C. Whitmore. 1966. A comparison of montane and lowland forests in Ecuador II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. Journal of Ecology **54**: 303-333.

Grubb, P.J. & T.C. Whitmore. 1967. A comparsion of montane and lowland forests in Ecuador III. The light reaching the ground vegetation. Journal of Ecology **55**: 33-57.

Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special eference to mineral nutrition. Annual Review of Ecology and Systematics **8**: 83-107.

Guariguata, M.R. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. Journal of Ecology **78**: 814-832.

Guilderson, T.P., R.G. Fairbaanks, & J.L. Rubenstone. 1994. Tropical temperature variations since 20 000 years ago: modulating interhemispheric climatic change. Science **263**: 663-664.

Gupta, A. 1975. Stream characteristics in Eastern Jamaica, an environment of seasonal flow and large floods. American Journal of Science **275**: 825-847.

Gupta, A. 1988. Large floods as geomorphic events in the humid tropics. Pp. 301-315 *en* V. R. Baker, R.C. Kochel, & P.C. Patton, editores. Flood Geomorphology. John Wiley & Sons, USA.

Gupta, A. 1993. The changing geomorphology of the humid tropics. Geomorphology **7**: 165 -186.

Hall, C. A. S., J.A. Stanford, & F. R. Hauer. 1992. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. Oikos **65**:377-390.

Hammond, D. S. & H. ter Steege. 1998. Propensity for fire in Guianan rainforests. Conservation Biology **12**: 944-947.

Hildebrand, A.R. & W.V. Boynton. 1990. Proximal Creataceous-Tertiary boundary impact deposits in the Caribbean. Science **248**: 843-846.

Hodel, D.A., J.H. Curtis, J. G.A., A. Higuera-Gundy, M. Brenner, M.W. Binford, & K.T. Dorsey. 1991. Reconstruction of Caribbean climate change over the past 10,500 years. Nature **352**: 790-793.

Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.

Holling, C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. Ecological Monographs **62**: 447-502.

Horn, S. P. & R. L. Sanford. 1992. Holocene fires in Costa Rica. Biotropica **24**: 354-361.

Jenny, H. 1980. The Soil Resource. Springer-Verlag, USA.

Johnston, M.H. 1992. Soil-vegetation relationships in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. Journal of Tropical Ecology **8**: 253-263.

Jordan, C.F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. Principles and their applications in management and conservation. John Wiley & Sons, USA.

Junk, W.J. 1989. Flood tolerances and tree distributions in Amazonian floodplains. Pp. 47-64 *en* L. B. Nieelsen, I.C. Nielsen, & H. Balslev, editores. Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation, and Diversity. Academic Press, UK.

Kalliola, R., J. Salo, M. Puhakka, & M. Rajasilta. 1991. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the Western Amazon floodplains. Journal of Ecology **79**: 877-901.

Kelly, D.L., E.V.J. Tanner, V. Kapos, T.A. Dickinson, G.A. Goodfriend, & P. Fairbairn. 1988. Jamaican limestome floristics, structure and environment of three examples along a rainfall gradient. Journal of Tropical Ecology **4**: 121-156.

Knight, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. Ecological Monographs **45**: 259-284.

Lamotte, S. 1990. Fluvial dynamics and succession in the lower Ucayali river basin, Peruvian Amazonia. Forest Ecology and Management **33/34**: 141-156.

Larsen, M.C. & A.J. Torres-Sanchez. 1992. Landslides triggered by Hurricane Hugo in eastern Puerto Rico, September 1989. Caribbean Journal of Science **28**: 113-125.

Larsen, M.C. & J.E. Parks. 1997. How Wide is a Road? The Association of roads and mass wasting in a forested montane environment. Earth Surface Processes and Landforms **22**: 835-848.

Lawrence, W. T. Jr. 1996. Plants: the Food base. Pp. 17-52 *en* D. P. Reagan & R. B. Waide, editores. The Food Web of a Tropical Rain Forest. The University of Chicago Press, USA.

Lewis, L.A. 1974. Slow movement of earth under tropical rain forest conditions. Geology **2**: 9 -10.

Lodge, D.J., W.H. McDowell, & C.P. McSwiney. 1994. The importance of nutrient pluses in tropical forests. Trends in Ecology and Evolution **9**: 384-387.

McDowell, W.H., C. Gines-Sanchez, C.E. Asbury. & C.R. Ramos-Perez. 1990. Influence of sea salt aerosols and long-range transport on precipitation chemistry at El verde, Puerto Rico. Atmospheric Environment **24A**: 2813-2821.

McDowell, W.H., W.B. Bowden, & C.E. Asbury. 1992. Riparian nitrogen dynamics in two geomorphologically distinct tropical rain forest watersheds: subsurface solute dynamics. Biogeochemistry **18**: 53-75.

McIntyre, A. & B. Molfino. 1996. Forcing of Atlantic equatorial and subpolar millennial cycles by precession. Science **274**:1867-1870.

Medina, E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. Pp. 225-235 *en* F. B. Golley, editor. Tropical rain forest ecosystems. Ecosystems of the World volume 14A. Elsevier, The Netherlands.

Medina, E. & E. Cuevas. 1989. Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Rio Negro Basin. Pp. 217-240 *en* J. Proctor, editor. Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems. Special Publication Number 9, British Ecological Society. Blackwell Scientific, UK.

Molfino, B. & A. McIntyre. 1990. Precessional forcing of nutricline dynamics in the Equatorial Atlantic. Science **249**: 767-768.

Myster, R.W. & D.S. Fernandez. 1995. Spatial gradients and patch structure on two Puerto Rican landslides. Biotropica **27**: 149-159.

Myster, R.W., J.R. Thomlinson, & M.C. Larsen. 1997. Predicting landslide vegetation in patches on landscape gradients in Puerto Rico. Landscape Ecology **12**: 299-307.

Naveh, Z. & A.S. Lieberman. 1984. Landscape Ecology, theory and application. Springer - Verlag, USA.

O'Neill, R.V., D.L. DeAngelis, J.B. Waide, & T.F.H. Allen. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Monographs in Population Biology 23, Princeton University Press, USA.

Odum, E.P. 1971. Fundamentals of Ecology, Third Edition. W.B. Saunders Company, USA.

Odum, H.T. 1995. Tropical Forest Systems and the Human Economy. Pp. 343-396 *en* A. E. Lugo & C. Lowe, editores. Tropical Forests: Management and Ecology. Ecological Studies **112**, Springer-Verlag, USA.

Osterkamp, W.R. & C.R. Hupp. 1996. The evolution of geomorphology, ecology, and other composite sciences. Pp. 415-442 *en* B. L. Rhoads & C.E. Thorn, editores. The scientific nature of geomorphology. John Wiley & Sons, USA.

Parresol, B.R. 1995. Basal area growth for 15 tropical tree species in Puerto Rico. Forest Ecology and Management **73**: 211-219.

Pfeiffer W. J. 1996. Litter Invertebrates. Pp. 137-184 *en* D. P. Reagan & R.B. Waide, editores. The food web of a tropical rain forest. The University of Chicago Press, USA.

Piperno, D.R., M.B. Bush & P.A. Colinvaux. 1991. Paleoecological perspectives on human adapation in Central Panama I. The Pleistocene. Geoarchaeology **6**: 201-226.

Pringle, C.M. 1991. Geothermally modified waters surface at La Selva Biological Station, Costa Rica: volcanic processes introduce chemical discontinuities into lowland tropical streams. Biotropica **24**: 523-529.

Pringle, C.M., F.J. Trisha, & G. Browder. 1990. Spatial variation in basic chemistry of streams draining a volcanic landscape of Costa Rica's Caribbean slope. Hydrobiologia **206**: 73 -85.

Prospero, J.M. & R.T. Nees. 1986. Impact of North African drought and El Niño on mineral dust in the Barbados trade winds. Nature **320**: 735-738.

Puhakka, M. & R. Kalliola. 1993. La vegetación en áreas de inundación en la selva baja de la amazonia peruana. Pp. 113-138 *en* R. J. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy, editores. Amazonia Peruana. PAUT/ONERN, Jyvaskyla, Finlandia.

Putz, F.E., P.D. Coley, K. Lu, A. Montalvo, & A. Aiello. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. Canadian Journal of Forest Research **13**: 1011-1020.

Rasanen, M.E., J.S. Salo, & R.J. Kalliola. 1987. Fluvial perturbance in the Western Amazon basin: regulation by long-term, sub-Andean tectonics. Science **238**: 1398-1401.

Reading, A.J. 1990. Caribbean tropical storm activity over the past four centuries. International Journal of Climatology **10**: 365-376.

Reagan, D.P. & R.B. Waide. 1996. The Food Web of a Tropical Rain Forest. The University of Chicago Press, USA.

Reagan, D.P. 1996. Anoline lizards. Pp. 321-346 *en* D. P. Reagan & R.B. Waide, editores. The food web of a tropical rain forest. University of Chicago Press, USA.

Reid, H.F. & S. Taber. 1919. The Puerto Rico earthquakes of October-November 1918. Bulletin of the Seismological Society of America. **9**: 95-127.

Richards, P.W. 1996. The Tropical Rain Forest, an Ecological Study. Cambridge University Press, UK.

Ritter, D.F. 1978. Process geomorphology. W.M. C. Brown, USA.

Rodgers, J.C. 1988. Precipitation variability over the Caribbean and tropical Americas associated with the Southern Oscillation. Journal of Climate **1**: 172-182.

Rosen, D.E. 1985. Geological hierarchies and the biogeographic congruence in the Caribbean. Annals of the Missouri Botanical Garden **72**: 636-659.

Salo, J., R. Kalliola, I. Hakkinen, Y. Makinen, P. Niemela, M. Puhakka, & P.D. Coley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forests. Nature **322**: 254-258.

Salo, J. & M. Rasanen. 1989. Hierarchy of landscape patterns in western Amazon. Pp. 35-46 *en* L. B.Holm-Nielsen, I. C. Nielsen, I.C., & H. Balslev, editores. Tropical Forests Botanical Dynamics, Speciation and Diversity. Academic Press, UK.

Sanford, R.L., J. Saldarriaga, K.E. Clark, C. Uhl, & R. Herrera. 1985. Amazon rain-forest fires. Science **227**: 53-55.

Sarmiento, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations in tropical and subtropical South America. Journal of Ecology **60**: 367-410.

Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. Pp. 11-46 *en* F. Vuilleumier & M. Monasterio, editores. High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, USA.

Scatena, F.N. 1995. Relative scales of time and effectiveness of watershed processes in a tropical montane rain forest of Puerto Rico. Geophysical Monographs **98**: 103-111.

Scatena, F.N. & A.E. Lugo. 1995. Geomorphology, disturbance, and the soil and vegetation of two subtropical wet steepland watersheds of Puerto Rico. Geomorphology **13**: 199-214.

Scatena, F.N., S. Moya, C. Estrada, & J.D. Chinea. 1996. The first five years in the reorganization of aboveground biomass and nutrient use following Hurricane Hugo in the Bisley Experimental Watersheds, Luquillo Experimental Forests, Puerto Rico. Biotropica **28**: 424-441.

Schumm, S.A. & R.W. Lichty. 1965. Time, space, and causality in geomorphology. American Journal of Science **263**: 110-119.

Servant, M., J. Maley, B. Turcq, M. Absy, P. Bernac, M. Fournier, & M. Ledru. 1993. Tropical forest changes during the late Quaternary in African and South American lowlands. Global and Planetary Change **7**: 25-40.

Sheridan, R.P. 1991. Nitrogenase activity by *Hapalosiphon flexuosus* associated with *Sphagnum erythrocalyx* mats in the cloud forest on the Volcano La Soufriere, French West Indies. Biotropica **23**: 134-140.

Shreve, F. 1914. A montane rain-forest: a contribution to the physiological plant geography of Jamaica. Carnegie Institution, Washington, D.C., USA.

Silver, W.L. 1994. Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests? Oecologia **98**: 336-343.

Simonett, D. S. 1967. Landslide distribution and earthquakes in the Bewani and Torricelli Mountains, New Guinea. Pp. 64-84 *en* J. N. Jennings & J. A. Mabbutt, editores. Landform Studies from Australia and New Guinea. Cambridge University Press, UK.

Slowey, N.C. & W.B. Curry. 1992. Enhanced ventilation of the North Atlantic subtropical gyre thermocline during the last glaciation. Nature **358**: 665-668.

Stallard, R.F. 1988. Weathering and Erosion in the Humid Tropics. Pp. 225-246 *en* A. Lerman & M. Meybeck editores. Physical and Chemical Weathering in Geochemical Cycles. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.

Steel, J.H. & E.W. Henderson. 1994. Coupling between physical and biological scales. Philosophical Transactions of the Royal Society of London **B 329**: 343-348.

Stewart, M.M. & L.L. Woolbright. 1996. Amphibians. Pp. 273-320 *en* D. P. Reagan & R.B. Waide, editores. The food web of a tropical rain forest. University of Chicago Press, USA.

Thompson, J., J. Proctor, V. Viana, W. Milliken, R. J.A., & D.A. Scott. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rainforest on Maraca Island, Roraima, Brazil 1. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. Journal of Ecology **80**: 705-717.

Thompson, D.J. 1995. The seasons, global temperature, and precession. Science **268**: 59-66.

Toon, O.B., K. Zahnle, D. Morrison, R.P. Turco, & C. Covey. 1997. Environmental perturbations caused by the impacts of asteroids and comets. Reviews of Geophysics **35**: 41-78.

Urban, D.L., R.V. O'Neill & H.H. Shugart. 1987. Landscape ecology. Bioscience **37**: 119-127.

Varnes, D.J. 1958. Landslide types and processes. Pp. 20-47 *en* E. Eckel, editor. Landslide and engineering practice. Highway Research Board Special Report 29, Washington, D.C., USA.

Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. Ecology **65**: 285-298.

Wadsworth, F.H. 1953. New observations of tree growth in tabonuco forest. Caribbean Forester **14**: 106-111.

Walker, L.R., N.V.L. Brokaw, D.J. Lodge, & R.B. Waide. 1991. Ecosystem, plant, and animal responses to hurricanes in the Caribbean. Biotropica **23**: 521.

Watt, A.S. 1947. Patterns and process in the plant community. Journal of Ecology **35**: 1-22.

Weaver, P.L. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. Caribbean Journal Science **22**: 53-70.

Weaver, P.L. & P.G. Murphy. 1990. Forest Structure and productivity in Puerto Rico's Luquillo Mountains. Biotropica **22**: 69-82.

Webb, L.J., J.G. Tracy, & W.T. Williams. 1972. Regeneration and pattern in the subtropical rainforest. Journal of Ecology **60**: 672-695.

White, P.S., & S.T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Pp. 3-13 *en* S. T. A. Pickett & P. S. White, editores. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, USA.

Whitmore, T.C. 1984. Tropical rain forests of the Far East. Clarendon Press, UK.

Whitmore, T.C. 1995. Perspectives in Tropical Rain Forest Research. Pp. 397-407 *en* A. E. Lugo & C. Lowe,

editores. Tropical Forests: Management and Ecology. Ecological Studies **112**. Springer-Verlag, USA.

Whitmore, T.C. & G.T. Prance. 1987. Biogeography and Quaternary history in tropical America. Oxford Monographs on Biogeography **3**. Clarendon Press, UK.

Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. Biological Review **42**: 207-264.

Whittaker, R.J. & J. Walden. 1992. Post-1883 ash fall on Panjang and Sertung and its ecological impact. GeoJournal **28**: 153-171.

Wolman, M.G. & J.P. Miller. 1960. Magnitude and frequency of forces in geomorphic processes. Journal of Geology **68**: 54-74.

Wolman, M.G. & R. Gerson. 1978. Relative Scale of time and effectiveness of climate in watershed geomorphology. Earth Surface Processes and Landforms **3**: 189-208.

Young, A. 1976. Tropical Soils and Soil Survey. Cambridge University Press, UK.

Zarin, D.J. & A.H. Johnson. 1995a. Base saturation, nutrient cation, and organic matter increases during early pedogenesis on landslide scars in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Geoderma **65**: 317-330.

Zarin, D.J. & A.H. Johnson. 1995b. Nutrient accumulation during primary succession in a montane tropical forest, Puerto Rico. Journal of Soil Science Society of America **59**: 1444-1452.

Zimmerman, J.K., E.M. Everham, R.B. Waide, D.J. Lodge, C.M. Taylor, & N.V.L. Brokaw. 1994. Response of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. Journal of Ecology **82**: 911-922.

Zou X.M., & S. Borges. 1996. Earthworm abundance and species composition in abandoned tropical croplands: comparsions of tree plantations and secondary forests. Pedobiologia **40**: 385-391.

2

Paleoecología de la flora boscosa

Henry Hooghiemstra
Thomas Van der Hammen
Antoine Cleef

Introducción

El continente americano, como se le conoce actualmente, ha sido objeto de importantes eventos de tipo geológico, climatológico y ecológico, sobre todo en los últimos 25 millones de años. Conocer esa historia resulta crucial para entender el origen de los patrones de distribución y de diversidad de la flora boscosa contemporánea. Uno de los principales medios para lograr ese conocimiento es estudiando los granos de polen fósil que se encuentran localizados en depósitos de carácter sedimentario. Mediante esa técnica se ha determinado, por ejemplo, que algunas familias típicas de la flora neotropical, como la Bombacaceae, ya se encontraban presentes desde hace 60 millones de años. Desde ese momento, se han originado numerosas especies; muchas todavía existen, otras se han extinguido. Sin embargo, la tendencia general a lo largo del tiempo ha sido la de un incremento gradual en el número de especies de plantas. Por ejemplo, durante el período Terciario (entre 65 y 6 millones de años antes del presente), ocurrió el levantamiento de lo que hoy es la cordillera de los Andes y ese evento determinó la aparición de nuevos géneros y especies típicos de la flora boscosa montañosa. Muchas de esas especies inmigraron del sur ("flora austral", en términos biogeográficos), otras, del norte ("flora holoártica"), cuando se formó el istmo centroamericano que unió Norteamérica y Suramérica hace unos 4 millones de años. De esa forma, se produjo un considerable "enriquecimiento" de la flora neotropical en general, y de la vegetación boscosa en particular.

En este capítulo se presenta una breve reseña de la forma en que ha evolucionado la flora de los bosques de bajura y la flora de los bosques

montanos, en particular en Suramérica. La evidencia que se presenta se basa en el análisis de depósitos secuenciales de polen fósil de edad conocida (ver una descripción detallada en el Recuadro 2.1) realizados en diferentes localidades del neotrópico. El sesgo hacia Suramérica obedece al mayor conocimiento paleoecológico (en términos de geología, clima, vegetación) de esta región con respecto a Centroamérica. La paleoecología de Centroamérica se mencionará también, pero solo ocasionalmente y en relación indirecta a fenómenos que, sin lugar a dudas, influenciaron por igual a ambos subcontinentes. Las lecturas más importantes sobre la paleoecología de Centroamérica incluyen Islebe *et al.* (1996), Leyden (1984), y Leyden *et al.* (1994) sobre Guatemala; Hooghiemstra *et al.* (1992), y Islebe y Hooghiemstra (1997) sobre Costa Rica; y Bush y Colinvaux (1990), y Bush *et al.* (1992) sobre Panamá.

Paleoecología del bosque montano

El análisis de sedimentos que contienen granos de polen fósil no es capaz, por sí mismo, de revelar ningún patrón acerca de los cambios experimentados por la vegetación en el tiempo y

RECUADRO 2.1 ¿Cómo interpretar un diagrama de deposición de polen?

Los granos de polen fósil (15-40 µm de diámetro) constituyen el principal elemento para interpretar antiguos cambios ocurridos en el clima y en la vegetación de un sitio particular. De los millones de granos de polen que caen al piso del bosque, muchos van a dar al fondo de lagunas y lagos. El fondo de los lagos y las lagunas se llena anualmente de sedimento nuevo, el cual alberga consigo, además de otros componentes, los granos de polen que cayeron sobre la superficie del agua. Es en estos ambientes anaeróbicos donde el polen se fosiliza y genera registros indirectos sobre el tipo de vegetación que reinó en un tiempo y espacio dados. El contenido interno del grano se descompone, pero la estructura externa permanece inalterada por miles o millones de años. La identificación del polen, a nivel de especie o de género, se hace a partir de sus caracteres externos, utilizando un microscopio de luz y luego de aplicarles un tratamiento químico a los sedimentos. Los taxones identificados, así como su abundancia, se expresan en términos relativos a la profundidad (esta representa la escala temporal) a la que se tomó la muestra. Para asignarle una edad aproximada a la profundidad del sedimento en donde se ubican los granos de polen, se realiza una datación con ^{14}C. El porcentaje de la abundancia de cada tipo de polen guarda una relación obvia, pero no siempre directa, con la vegetación original del sitio. Por eso, deben corregirse aspectos tales como el hecho de que ciertas especies producen más polen que otras, lo que no necesariamente implica que hayan sido las más (o menos) abundantes en ese sitio y en ese momento. Así, para una correcta interpretación del historial de deposición de polen de un sitio, debe conocerse la distribución actual de la vegetación y utilizarla como punto de comparación. Además, como el polen puede viajar largas distancias, es posible encontrar polen de especies de árboles en localidades en donde no necesariamente crecen tales especies, lo que puede llevar a conclusiones erróneas sobre antiguos patrones de distribución. Por todo esto, debe conocerse el patrón actual de "lluvia" de polen. En el caso de los bosques montanos, por ejemplo, los estudios han revelado que, cuando la comunidad boscosa se encuentra en su límite superior altitudinal (en el caso de los Andes colombianos, actualmente a unos 3 200 m de elevación; Fig. 2.1), la contribución relativa de polen arbóreo en una muestra es de alrededor del 40% del total. Este valor se usa como factor de corrección: por encima del límite superior actual del bosque, el valor será < 40%, y por debajo del límite superior del bosque, será > 40%. De esta forma, si una muestra de sedimento arroja, para una profundidad dada, una abundancia relativa de polen arbóreo > 40%, se supone que el sitio en donde se tomó la muestra estuvo dominado por vegetación boscosa. Por el contrario, si la abundancia relativa de polen arbóreo es < 40%, se supone que el sitio estuvo en algún momento por encima del límite superior del bosque (subpáramo o páramo, según el caso). De igual manera, ya que la temperatura actual en el límite superior del bosque (3 200 m de elevación) es de unos 9.5 °C, y dado que la temperatura del aire cambia entre 0.6 y 0.7 °C por cada 100 m de elevación, puede calcularse, también, la temperatura que reinó en una localidad dada. En contraste con las comunidades de montaña, la vegetación de bajura se distribuye a lo largo de gradientes latitudinales y los factores que determinan la presencia de un tipo u otro de vegetación son las diferencias en la precipitación y en la extensión temporal del período de sequía, y no las diferencias en temperatura. A lo largo de un gradiente de precipitación y a una misma elevación, es posible encontrar bosque lluvioso, bosque semicaducifolio, bosque de galería, sabana arbolada y sabana abierta. Es preciso, entonces, conocer la distribución actual de estos tipos de vegetación y utilizarla como punto de referencia para inferir los cambios que ocurrieron en el pasado.

en el espacio. Para ello, es necesario conocer la distribución *actual* de los principales tipos de bosque y su composición florística, en relación con determinados factores ambientales (en el caso de los bosques montanos, en relación con su elevación). De igual manera, es preciso conocer la cantidad de polen que produce cada tipo de vegetación en su respectiva zona altitudinal. Una de las zonas de Suramérica donde mejor se ha estudiado la evolución del bosque montano neotropical es la "Sabana de Bogotá", en Colombia, situada a unos 2 500 m sobre el nivel del mar. Dicho conocimiento tiene sus razones. Primero, lo que es actualmente la ciudad de Bogotá corresponde al fondo de un lago muy antiguo que se secó hace apenas 30 mil–25 mil años, lo que facilita la recolección de información geológicamente reciente. Segundo, entre finales del período Terciario y comienzos del Cuaternario, el fondo se fue hundiendo en forma progresiva, favoreciendo, con ello, la acumulación continua de sedimentos. Esos sedimentos albergan una gran riqueza de especies, la cual se encuentra representada, precisamente, en los granos de polen fósil. Este sitio es, por lo tanto, un excelente lugar para obtener información palinológica de una escala temporal de cientos de miles de años (ver Tabla 2.1 para una descripción de la escala temporal usada en este capítulo). Tercero, el hecho de que la Sabana de Bogotá se encuentre a 2 500 m de elevación la convierte en un buen indicador, pues está "a mitad de camino" entre lo que se considera que fueron los extremos superiores de migración altitudinal de la vegetación durante el período Cuaternario: 3 400 m en épocas cálidas y 1 900 m en épocas muy frías (Fig. 2.1). En otras palabras, en ese período, el límite superior del bosque montano andino migró en amplitud unos 1 500 m.

Los análisis palinológicos de la Sabana de Bogotá muestran, en términos generales, que la flora boscosa pasó de ser una flora típica de bajura y premontana (aquella que ocurre a < 1 000 m de elevación) a la flora boscosa altimontana actual (2 500 m de elevación), cambio que concuerda con el levantamiento final de la cordillera de los Andes (entre 5 y 3 millones de años antes del presente). Es más, estos estudios revelan la presencia de glaciaciones a lo largo del período Cuaternario (durante los últimos 3 millones de años) (Van der Hammen & González 1963, Hooghiemstra & Ran 1994, Hooghiemstra & Cleef 1995, Mommersteeg 1998). Esta información proviene, básicamente, de muestras de sedimento, una de las cuales tiene un espesor de 586 m (equivalente a un registro de unos 3.2 millones de años), profundidad a la que se alcanza el manto rocoso de la Sabana de Bogotá. Los párrafos siguientes documentan, en orden cronológico y con base en esas muestras, un estudio de caso sobre la evolución experimentada

TABLA 2.1. La escala geológica

	Época	Período
10 ka AP-Presente	Holoceno	
2.5 Ma AP-10 ka AP	Pleistoceno	Cuaternario
6-2.5 Ma AP	Plioceno	
23-6 Ma AP	Mioceno	
36-23 Ma AP	Oligoceno	Terciario
56-36 Ma AP	Eoceno	
65-56 Ma AP	Paleoceno	

Ma AP: millones de años antes del presente. Esta estimación se basa en la tasa de conversión natural del potasio a argón, y en técnicas que usan el tiempo de conversión del uranio dentro de estructuras cristalinas (este proceso deja huellas en los cristales; el número de huellas es una medida del tiempo que ha transcurrido desde la formación del cristal). Esta última técnica se llama en inglés "fission-track dating".

ka AP : miles de años antes del presente.

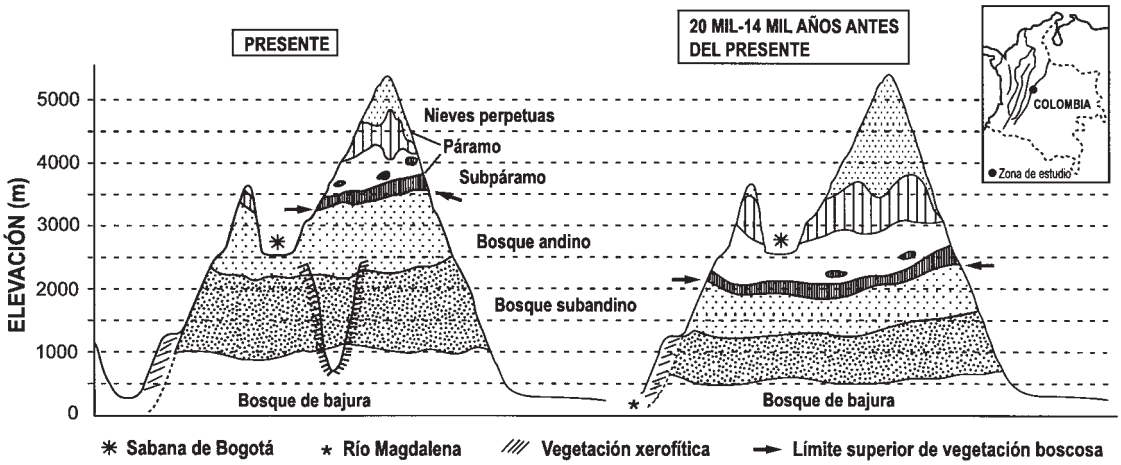


FIGURA 2.1 Distribución altitudinal de la vegetación de los Andes orientales de Colombia, en la actualidad y durante la última glaciación (unos 18 mil años antes del presente). Los cambios altitudinales responden, principalmente, a variaciones en la temperatura ambiental. Durante la última glaciación, la Sabana de Bogotá (2 500 m.s.n.m.) estaba rodeada de vegetación de páramo; actualmente, se encuentra rodeada de bosque montano alto. Modificado de Van der Hammen (1974) y Hooghiemstra y Cleef (1995).

por el bosque montano durante los últimos 3 millones de años, el cual da cuenta de las condiciones que prevalecieron en esa época en las montañas de Colombia y Venezuela. Algunos estudios sobre la composición florística actual de los bosques montanos de Colombia incluyen los de Van der Hammen (1974), Van der Hammen y Cleef (1986), Cleef (1981), y Cleef y Hooghiemstra (1984).

Hace 3.2-2.7 millones de años antes del presente (AP), la composición del bosque andino era bastante diferente. Su límite altitudinal superior oscilaba entre 2 800 y 3 600 m, y era evidente la existencia de tres formaciones, claramente distinguibles en función de su elevación: bosques de *Podocarpus*, bosques de *Hedyosmum-Weinmannia* y bosques de *Vallea-Miconia.* Sin embargo, entre 2.7 y 2.2 millones de años AP, la temperatura ambiental descendió (en ese momento y a 2 500 m de elevación oscilaba entre 9º y 12º C, comparados con los 13º -14º C que observan en la actualidad) y provocó, a su vez, un descenso en el límite altitudinal superior del bosque andino, el cual se ubicó entre 2 400 y 2 800 m. Sólo hacia el final de este intervalo predominaron los bosques de *Podocarpus*, mientras que la vegetación de páramo ocupó extensas áreas. Entre 2.2 y 1.4 millones de años AP el frío era constante y el límite superior del bosque andino bajó hasta 1 900 m. Por encima del bosque andino se volvieron dominantes los arbustos del género *Hypericum* (comunidad de subpáramo; Fig. 2.1) y los rodales dominados por el género arbóreo *Polylepis* se extendieron considerablemente. Durante los últimos 1.4 -1 millón de años AP, la temperatura se mantuvo fría (8º-12º C) en la Sabana de Bogotá; predominaron géneros como *Eugenia* y *Myrsine* y elementos florísticos de la familia Ericaceae. Alrededor de 1 millón de años AP, el género arbóreo *Alnus*, característico del hemisferio norte, migró a Suramérica, y dominó en la zona de estudio sobre sustratos en pendiente y en áreas adyacentes a lagunas y pantanos. Durante esa época, en el cinturón del bosque subandino (Fig. 2.1), las coníferas del género *Podocarpus* dominaron las elevaciones menores, mientras que en las elevaciones altas, la vegetación de páramo aumentó su diversidad de especies herbáceas (*Valeriana*, *Geranium*, *Aragoa*) y leñosas (*Espeletia*, *Espeletiopsis*).

Finalmente, entre los últimos 350 y 186 mil años AP, el género arbóreo *Quercus* también migró a Suramérica y generó un nuevo tipo de bosque montano que domina en ciertas localidades ubicadas entre los 1 000 y 2 800 m de elevación.

Se cree que en un inicio *Quercus* formó parches aislados de bosque y que estos fueron extendiéndose con el paso del tiempo. Tal afirmación implica que esta formación boscosa es relativamente reciente dentro del cinturón del actual bosque subandino (en las partes altas de Panamá y Costa Rica también se observan extensos rodales de *Quercus*; Kappelle 1996). De hecho, en los últimos 186 a 25 mil años AP, los bosques de *Quercus* presentan una considerable dominancia en el área. Durante ese período, el límite altitudinal superior del bosque subandino se ubicó a unos 2 300 m, elevación similar a la actual (Fig. 2.1). A elevaciones mayores, cercanas al límite superior del bosque andino, las comunidades dominadas por *Eugenia*, *Ilex* y *Miyrsine*, así como por *Polylepis* cobraron especial importancia. La Figura 2.2 muestra, mediante un diagrama de la deposición de polen en función del tiempo (suponiendo que profundidad equivale a tiempo transcurrido AP), los cambios altitudinales en la vegetación antes mencionados.

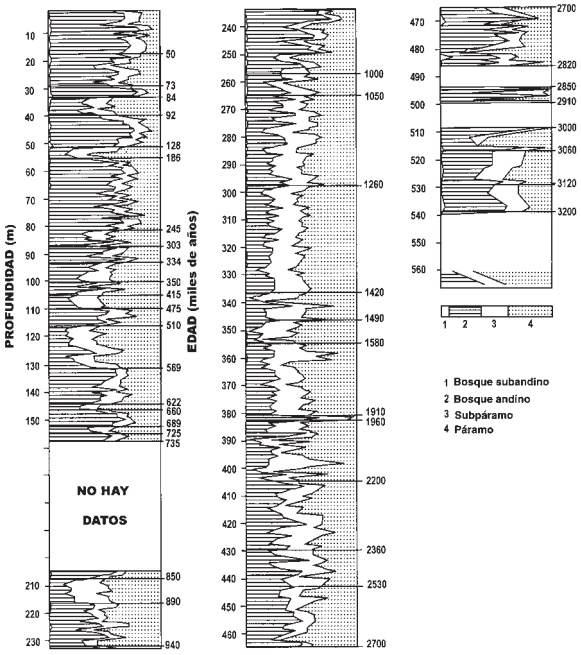


FIGURA 2.2 Diagrama de deposición de polen en una muestra de 586 m de profundidad (representando entre 3.2 millones de años y 27 mil años antes del presente), proveniente de la Sabana de Bogotá, Colombia. La estimación de la edad de cada estrato se fundamentó en el análisis de las cenizas volcánicas y en calibraciones basadas en la proporción de oxígeno isotópico presente en la atmósfera en un período determinado. Se observa la variación en la contribución relativa (eje horizontal), dada una misma elevación, del polen de cuatro comunidades vegetales: bosque subandino (montano bajo), bosque andino (montano alto), subpáramo y páramo. Modificado de Hooghiemstra y Ran (1994).

Paleoecología de los bosques de bajura

El bosque neotropical de tierras bajas es reconocido por su sorprendente diversidad florística (Groombridge 1992, Davis *et al.* 1997, ver capítulos 3 y 4); sin embargo, no está claro aún de qué forma y hasta qué punto las condiciones geológicas y climatológicas que prevalecieron en el pasado generaron esa diversidad. Originalmente se pensó que la gran riqueza de especies del bosque de bajura neotropical era producto de la aparente "estabilidad" del ecosistema en el tiempo y el espacio. No obstante, la evidencia obtenida en la Amazonia señala que, durante el Cuaternario, esa zona estuvo expuesta a grandes perturbaciones causadas por cambios climáticos de tipo global (Van der Hammen 1961, 1974; Bush *et al.* 1990, Colinvaux *et al.* 1996a) y por la acción erosiva de tipo fluvial que afectó grandes extensiones (Salo *et al.* 1986, Salo 1987, Puhakka *et al.* 1992, Räsänen *et al.* 1992). La aparición de la cordillera de los Andes durante el período Terciario provocó, también, grandes cambios en la bajura neotropical, particularmente en relación con los patrones de circulación de los grandes ríos, las corrientes atmosféricas y la precipitación.

La Figura 2.3 presenta algunos de esos cambios. Durante la época del Mioceno medio (16-10 millones de años AP), lo que son actualmente la cuenca amazónica y la cuenca del mar Caribe estaban conectadas, y también se cree que hubo conexión con el océano Pacífico (Hoorn *et al.* 1995). De modo que los ríos que ocupan hoy la Amazonia noroccidental corrían hacia el occidente y luego hacia el norte, vertiendo sus aguas en el actual lago de Maracaibo, al noroeste de Venezuela. También

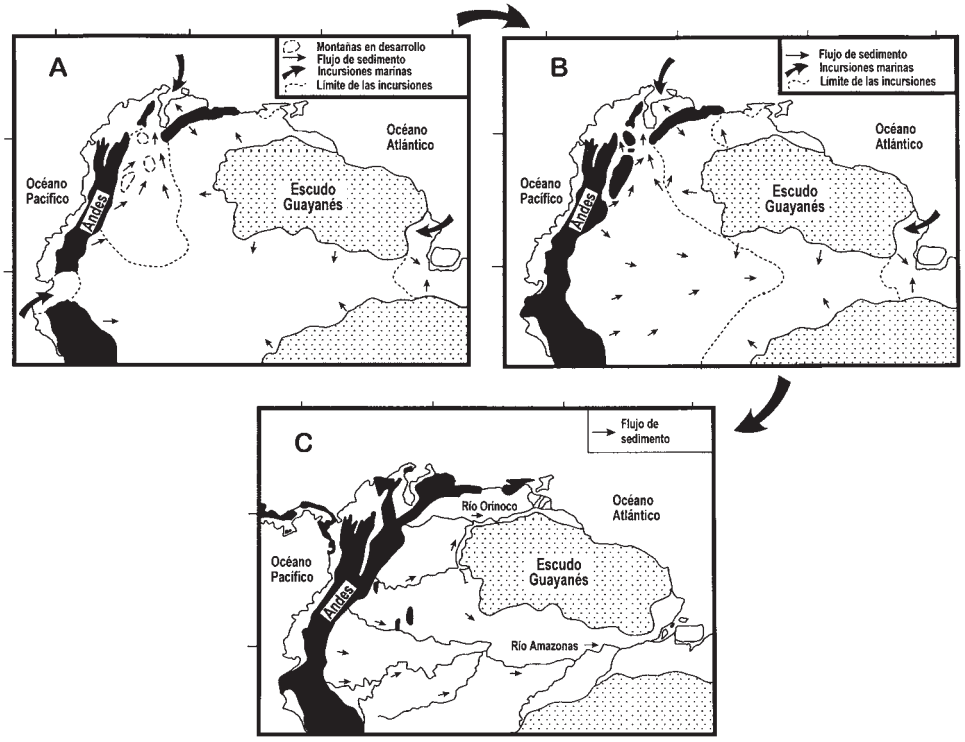


FIGURA 2.3 Mapas paleogeográficos de las épocas Mioceno temprano (A), Mioceno medio (B) y Mioceno tardío hasta el presente (C), del norte de Suramérica. Se resalta el surgimiento de la cordillera de los Andes, la separación del actual Chocó de la Amazonia central y norte, y el cambio en la circulación de los grandes ríos. Modificado de Hoorn et al. (1995) y Hooghiemstra y Van der Hammen (1998).

durante este período, la incursión del mar en áreas que hoy presentan bosque húmedo y lluvioso asentado en suelos bien drenados, generó extensas formaciones de vegetación costera de tipo manglar (Hoorn *et al.* 1995, Räsänen *et al.* 1995). Durante la época del Mioceno tardío (7-6 millones de años AP), las grandes corrientes fluviales cesaron de verter sus aguas en el actual lago de Maracaibo, debido al levantamiento final del segmento oriental de la cordillera de los Andes. Se formó, entonces, el río Orinoco, y la cuenca amazónica comenzó a drenar sus aguas hacia el este, como ocurre en la actualidad. Además, la cordilllera de los Andes separó el bosque de bajura amazónico del bosque de bajura de la vertiente del océano Pacífico. Se formó así lo que se conoce como la zona del Chocó (desde el actual Ecuador hasta Panamá; ver Fig. 4.1) y los bosques del valle del río Magdalena, en Colombia (Hoorn *et al.* 1995). Este fenómeno provocó la generación de nuevas especies en la bajura de ambos lados de la cordillera. Algunas especies pertenecientes a los géneros *Couepia*, *Licania* y *Parinari*, todos de la familia Chrysobalanaceae, constituyen un ejemplo sobresaliente, pues presentan especies que existen únicamente en uno u otro lado de la cordillera.

Luego del período Terciario, la flora amazónica de bajura sufrió la inmigración de elementos florísticos provenientes del sur (dominio austral-antártico) y, luego de la conexión de Norteamérica y Suramérica por medio del istmo centroamericano, hace unos 5-3 millones de años (Keigwin 1982), tuvo lugar otra oleada de inmigrantes florísticos, esta vez provenientes del norte (Gentry 1982, Van der Hammen 1974, Cleef 1979, Van der Hammen & Cleef 1986). Tiempo después sobrevinieron las glaciaciones de la época del Pleistoceno (2.5 millones de años-10 000 años AP). Durante dos millones de años, se alternaron en el neotrópico

condiciones frías y secas (presencia de glaciares en las latitudes altas) con otras húmedas y menos frías (Colinvaux 1996, 1997). Este ciclo glaciar-interglaciar causó repetidos cambios altitudinales en la vegetación, sobre todo al pie de las cadenas montañosas. En Centroamérica, donde hoy se encuentran los bosques de bajura de Belice y Guatemala, prevalecía una vegetación abierta, típica de condiciones secas (condiciones que imperaban en los períodos de glaciación), aunque se piensa que en el actual Panamá la cobertura boscosa fue capaz de persistir en algunas localidades. Es probable, entonces, que a lo largo de Centroamérica, la cobertura boscosa no se viera mayormente interrumpida durante las sequías glaciares del Pleistoceno (Bush *et al.* 1992). Sin embargo, una de las consecuencias de ese cambio climático, documentada en ciertas zonas del Panamá actual, fue la migración altitudinal de especies arbóreas típicas de bosque de altura: durante los intervalos fríos y secos estas especies "bajaron" y coexistieron con especies arbóreas típicas de bosques de bajura (Bush & Colinvaux 1990) (ver Recuadro 2.2).

RECUADRO 2.2 El cambio climático en Centroamérica durante la época del Pleistoceno. **Mark B. Bush**

Tal y como se enfatiza en este capítulo, en comparación con la gran cantidad de información paleoecológica proveniente de Suramérica, es poco lo que se sabe sobre el istmo centroamericano. Además, la evidencia de los posibles cambios climáticos y de vegetación que tuvieron lugar en Centroamérica durante el Pleistoceno provienen de sitios que en la actualidad reciben más de 3 000 mm de precipitación anual. La información sobre zonas más secas es bastante reducida. Todo parece indicar, sin embargo, que los cambios climáticos ocurridos durante esa época –y que se han documentado para la cordillera de los Andes y para la Amazonia– también tuvieron repercusiones en Centroamérica. El hecho de que en Centroamérica se haya encontrado polen de elementos florísticos típicos de bosques montanos en regiones boscosas de bajura, sugiere que durante la última glaciación la temperatura ambiental osciló entre 5-7.5 °C por debajo del promedio actual (Bush & Colinvaux 1990, Bush *et al.* 1992, Islebe & Hooghiemstra 1997). No existe, sin embargo, consenso sobre la variación en la precipitación. Algunos investigadores se inclinan a pensar que, además de un descenso en la temperatura ambiental, también se produjo una reducción en la precipitación (Piperno *et al.* 1991), lo que hizo que se expandieran grandes áreas de vegetación tipo "sabana arbolada" o "sabana abierta". Otros autores, por el contrario, consideran que no hubo una reducción significativa en la precipitación, y que Centroamérica mantuvo su cobertura boscosa durante la época del Pleistoceno (Colinvaux 1996). Hasta el momento no existe suficiente evidencia para desmentir ninguno de estos dos argumentos.

Lo que sí se sabe es que durante el Pleistoceno, el cambio climático global actuó de una manera mucho más violenta de lo que se creía. Según los datos del Programa de Perforación Oceánica (Ocean Drilling Program), la temperatura de la superficie del océano bajó y subió rápidamente, en ciclos de unos pocos miles de años de duración (Bond *et al.* 1997). A su vez, los registros provenientes de muestras de hielo de glaciares de montaña y de muestras de polen de sedimentos lacustres de la cordillera de los Andes señalan que las oscilaciones en la temperatura oceánica también se hicieron sentir en los ecosistemas terrestres neotropicales (Hooghiemstra *et al.* 1993, Thompson *et al.* 1998), particularmente en las zonas de bajura. Es importante, entonces, tener en cuenta que durante las glaciaciones del Pleistoceno el ambiente no fue ni totalmente frío ni totalmente caliente, ni seco ni lluvioso, sino una combinación itinerante de todos estos escenarios. Con cada oscilación, cambiaba el rango habitacional de las especies, haciendo que las comunidades vegetales se mantuvieran en constante estado de "migración".

Estos cambios en la vegetación –en particular aquellos ocurridos en el istmo centroamericano– son importantes para comprender que el concepto de "comunidad boscosa" es algo relativo. Al hacer un estudio de sedimentos de polen en el lago La Yeguada, en Panamá (aproximadamente 650 m de elevación) se encontró que, al parecer, el bosque que existió allí hace unos 14 000 años tenía un dosel dominado por *Quercus* y *Weinmannia*, y un sotobosque compuesto por *Chusquea* y *Myrica*, comunidades que actualmente solo existen, en Costa Rica y en Panamá, por encima de los 2 000 m de elevación. No obstante, coexistiendo con estos elementos de altura, en La Yeguada se encontró, también, polen de palmas y de otras especies que actualmente solo abundan en los bosques de bajura. Imaginemos, entonces, un bosque ubicado a 650 m de elevación, en donde los géneros arbóreos exclusivos de bajura, como *Hura*, *Pseudobombax* y *Anacardium*, compartían el dosel con *Quercus* y *Weinmannia*. Este bosque fue algo excepcional. Una comunidad vegetal sin un análogo contemporáneo. Un patrón de migración altitudinal como ese –a nivel de especie y no de comunidad completa– indica que las comunidades boscosas neotropicales del Pleistoceno estuvieron constituidas por una mezcla de especies que hoy solo se les encuentra en hábitats muy distantes. Las comunidades boscosas contemporáneas son igualmente efímeras e "individualistas" y es probable que en el próximo evento de cambio climático global de origen a nuevos tipos de comunidades. Las comunidades animales, por su

parte, también responden a la presencia o ausencia de vegetación, así que es posible que, a nivel de fauna, hayan experimentado cambios similares.

Al estudiar la diferencia entre las comunidades del Pleistoceno y las comunidades actuales surge un factor que le añade aún más complejidad al asunto: si bien la extinción natural de especies de plantas ha sido leve durante los últimos 100 000 años, la extinción de especies animales, sobre todo de mamíferos grandes, ha sido masiva. De hecho, al final de la última glaciación, se extinguió cerca de un 75% de las especies de mamíferos de peso corporal mayor a 44 kg (Webb & Rancy 1996). De esa forma, se removió del ecosistema una gran cantidad de especies herbívoras y dispersoras de semillas (algo parecido al "síndrome de defaunación" que han producido, hoy día, la cacería y la fragmentación del bosque; ver Recuadro 16.4). En las sabanas africanas, el herbivorismo de los elefantes evita el desarrollo de bosques cerrados dominados por *Acacia*. ¿Habrán hecho algo similar los mastodontes o los perezosos gigantes en el bosque neotropical antes de extinguirse? Nunca lo sabremos. Sin embargo, no debemos olvidar que muchos animales grandes que cumplían funciones muy particulares en el ecosistema han desaparecido "recientemente" (en términos de la escala geológica del tiempo) de los bosques lluviosos neotropicales. El impacto de estos frugívoros en la dinámica de las comunidades de plantas del bosque pudo haber sido considerable y es probable que el proceso de dispersión de muchas especies de árboles se encuentre suprimido debido a la ausencia de esa megafauna (Janzen & Martin 1982). En conclusión, se sabe que el bosque húmedo y lluvioso que hoy conocemos en Centroamérica sufrió, al igual que el de Suramérica, repetidos cambios florísticos y altitudinales. Tal fue su respuesta al cambio climático global. Nos resta ahora tratar de evaluar las consecuencias de esos impactos para comprender, predecir y, quizás, ayudar a mitigar, el efecto de un futuro cambio climático. Cabe mencionar que en los bosques de Panamá ya se documentó un cambio florístico asociado a una disminución paulatina de la precipitación (Condit *et al.* 1996).

Es innegable que el levantamiento de la cordillera de los Andes, ocurrido durante el período Terciario, jugó un papel fundamental en la aparición de nuevas especies en la flora boscosa neotropical de bajura, pues se crearon nuevos hábitats a nivel longitudinal. Sin embargo, las teorías más controvertidas acerca de los procesos de especiación de la flora del bosque neotropical de bajura se derivan de la presencia de fenómenos interglaciares a lo largo del período Cuaternario, y que ya fueron brevemente descritos. Algunos autores sugieren que, en virtud de una menor precipitación, la cobertura boscosa de la Amazonia tuvo que haberse contraído severamente, provocando la extinción de algunas especies y la generación de otras nuevas por aislamiento (Hooghiemstra & Cleef 1995, Hooghiemstra & Van der Hammen 1998, Van der Hammen & Absy 1994). Otros afirman que tales períodos (fríos y secos) no fueron lo suficientemente pronunciados como para que el bosque de bajura amazónico se redujera en extensión, lo que implicaría la intervención de otros mecanismos de especiación (Colinvaux 1996, Haberle & Maslin 1999, Colinvaux *et al.* 2000). Ambos puntos de vista serán discutidos más adelante, pero antes se describirá la forma en que los ciclos glaciar-interglaciar que ocurrieron durante el Pleistoceno afectaron, de forma general, el ambiente en Suramérica.

El cambio climático durante la época del Pleistoceno y su efecto sobre el bosque neotropical

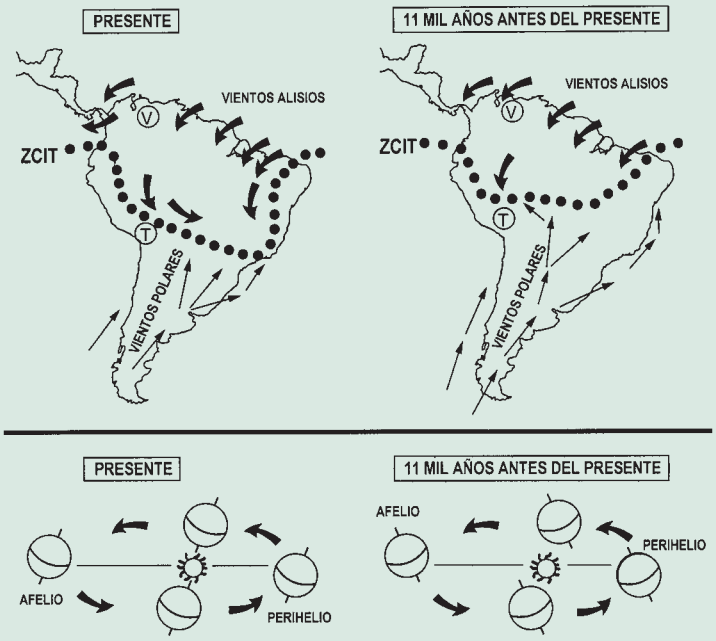
Una de las principales consecuencias del cambio climático global que tuvo lugar durante el Pleistoceno fue, posiblemente, la alteración a gran escala de los regímenes de precipitación. La distribución latitudinal actual del bosque húmedo y lluvioso neotropical lo coloca en ámbito de influencia de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT, ver capítulo 7), zona donde convergen, precisamente, los vientos alisios del norte y del sur, generando así intensa precipitación. La ZCIT cambia de posición sobre la superficie terrestre a lo largo del año, según el paso aparente del sol, por lo que produce períodos cíclicos de lluvia y de sequía en un mismo punto. Este ciclo anual, sin embargo, está sujeto a otro ciclo, de una duración mucho mayor (22 mil años aproximadamente) y que es el resultado de un cambio en el ángulo de rotación de la Tierra. Este último ciclo es uno de los tres ciclos que componen la teoría astronómica del cambio climático (Hays *et al.* 1976, Berger 1989) y el hecho de que se le haya detectado, tanto en los

historiales palinológicos terrestres como en los sistemas oceánicos, ha servido para explicar, parcialmente, el cambio climático ocurrido durante la época del Pleistoceno (ver Recuadro 2.3).

En la actualidad, el hemisferio sur se encuentra inclinado hacia el sol; hace 11 mil ocurría lo contrario: el hemisferio norte se encontraba inclinado hacia el sol. Hoy la insolación es mayor en el hemisferio sur; hace 11 mil años lo era al norte del ecuador. Estas oscilaciones a largo plazo provocan una alternancia de precipitación (alta y baja) en los hemisferios terrestres. Martin *et al.* (1997) analizaron los historiales de deposición de polen de varias localidades comprendidas entre Bolivia (al sur del ecuador terrestre) y Venezuela (al norte) y mostraron que, a escala anual, la precipitación varía según el paso de la ZCIT, pero a escalas de tiempo mucho más amplias, el área de influencia de la ZCIT se encuentra

RECUADRO 2.3 El efecto de la geometría de la tierra sobre el clima tropical

La Tierra se mueve a lo largo de una trayectoria elíptica alrededor del sol. Debido a que el sol se encuentra en uno de los focos y no en el centro de la elipse, existe un punto a lo largo de esta trayectoria en donde la tierra se encuentra más cerca del sol (perihelio) y otro donde se encuentra más alejada (afelio). La causa principal de que existan estaciones es la inclinación del eje de la tierra (21° – 24°), el cual se encuentra en un ángulo que no es perpendicular al plano que forma la órbita terrestre (llamada eclíptica). Cuando se está cerca del ecuador terrestre, esta inclinación tiene pocas consecuencias sobre la cantidad de radiación solar que recibe la Tierra, lo que explica la característica más sobresaliente del clima tropical: la temperatura muestra una oscilación mayor en un ciclo diurno que a lo largo de todo un año. Debido a que el eje de rotación de la Tierra se mueve en un intervalo de 21 700 años entre ambos extremos de una línea perpendicular a la eclíptica, la duración del perihelio y el afelio también cambia. Actualmente, durante el perihelio el hemisferio sur está inclinado hacia el sol, lo que hace que el ecuador térmico, o la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), el principal factor generador de lluvias en el trópico, se ubique también al sur del ecuador terrestre. Por consiguiente, el norte de Suramérica y el mar Caribe reciben relativamente poca precipitación, en comparación con la que reciben la Amazonia central y sur. En cambio, hace unos 11 mil años, durante el perihelio el hemisferio norte se encontraba inclinado hacia el sol y el ecuador térmico se ubicaba al norte del ecuador terrestre, lo que producía más precipitación en el norte de Suramérica y el mar Caribe que en las latitudes ubicadas más al sur. Esta alternancia de 11 mil años en la precipitación se ha documentado en los historiales de cambio en el nivel del agua de los lagos Tititaca (T en el mapa) y Valencia (V en el mapa), al sur y al norte del ecuador geográfico, respectivamente. La figura fue modificada de Magny (1995).



determinada por el ciclo de variación en el ángulo del eje terrestre: hace unos 12 mil años el nivel del agua del lago de Valencia en Venezuela, era sumamente bajo. En cambio, el del lago Titicaca en Bolivia, era alto. No obstante, hace 8 mil años, mientras el nivel del agua del Titicaca descendía unos 60 m, el lago de Valencia se desbordaba. Algo similar señalan Leyden *et al.* (1994) quienes, al estudiar el lago Quexil en la península de Yucatán (México), encontraron que sus aguas y las del Valencia mostraban un nivel muy bajo al mismo tiempo. Este largo ciclo también concuerda con los cambios que sufriera la vegetación de las montañas de Colombia y que ya se mencionaron anteriormente: Hooghiemstra *et al.* (1993) detectaron variaciones de una duración similar en la migración altitudinal de las diferentes comunidades vegetales durante el último millón de años.

Es probable, entonces, que la vegetación del continente suramericano haya sufrido las consecuencias de estos cambios cíclicos de largo plazo. Los historiales de deposición de polen realizados en el norte de los Andes y en la Amazonia revelan la presencia de vegetación boscosa con una periodicidad de unos 22 mil años; es decir, hace 55 mil años, hace 35 mil años y hace 6 mil años (Hooghiemstra 1995). Igualmente, el historial de polen realizado en Salitre, al sur de la Amazonia (Ledru 1993) y el del lago de Valencia, en Venezuela (Leyden 1985), muestran una oscilación similar, relacionada con los cambios globales en la precipitación antes mencionados.

¿Cómo fue realmente el escenario boscoso de la Amazonia durante el Cuaternario?

Como ya se explicó, la evidencia palinológica proveniente de las glaciaciones del Pleistoceno –evidencia que en el neotrópico se empezó a recopilar a finales de la década de 1960– da cuenta de un cambio altitudinal de hasta 1 500 m (hacia arriba y hacia abajo) en el límite superior de la vegetación boscosa. Todo ello como consecuencia de los drásticos cambios que experimentaba la temperatura ambiental. En cuanto a las tierras bajas y en particular en la Amazonia, siempre se ha pensado que si bien la variación en la temperatura fue mínima, los cambios en la precipitación fueron notorios, situación que provocó una reducción en el grado de cobertura del bosque húmedo y lluvioso. Es así como nace el modelo de especiación basado en la hipótesis de los "refugios" (Haffer 1969), el cual habla de "islas" boscosas inmersas en una matriz de vegetación típica de condiciones secas. La distribución actual de las especies endémicas de aves, llevó a Haffer (1969) a pensar que los patrones adoptados eran un reflejo de las condiciones que habían prevalecido en el pasado durante los períodos secos. En esos períodos, los remanentes de bosque habrían servido de "refugio" a los habitantes del bosque, tanto animales como vegetales, y se habría promovido la especiación por aislamiento. En las épocas húmedas, en cambio, cuando las "islas" coalescían, se promovía la especiación por hibridización.

El primer historial de deposición de polen de la Amazonia (Katira; 9º S, 63º W) fue publicado en 1972 por T. Van der Hammen. Posteriomente, se obtuvieron muchos más en otras localidades. Estos historiales revelan que durante la época del Pleistoceno la vegetación boscosa se vio reemplazada por un tipo de vegetación en la que dominaban las gramíneas (Van der Hammen 1972, 1974; Van der Hammen & Absy 1994). Evidencias como estas apoyan la hipótesis de los refugios; sin embargo, otros estudios palinológicos realizados en Ecuador y en el noroeste brasileño (lago Pata; 0º 16'N, 66º 41'W) no mostraron ninguna prueba de que el bosque hubiera sido reemplazado por sabana (Bush *et al.* 1990, Colinvaux *et al.* 1996b). La posición que prevalece en la actualidad señala que si bien las tierras bajas del neotrópico estuvieron sometidas a períodos bastante secos durante el Pleistoceno, esas condiciones no se dieron ni de forma uniforme ni de manera simultánea en toda la Amazonia, porque, entre otras razones, la precipitación tiene un origen diferente en cada región (Bush 1994, 1997; Hooghiemstra 1997). De hecho, en estos momentos el debate no se centra en si la Amazonia estuvo o no totalmente cubierta de

bosques durante los períodos glaciares o interglaciares. Para poder interpretar adecuadamente los cambios que ha sufrido el bosque neotropical durante los últimos 2 millones de años es necesario tomar en cuenta varios factores.

El primero es que la ZCIT condiciona el tipo de vegetación presente en un área, debido, simplemente, a que provoca estacionalidad en la precipitación. La costa norte de Suramérica, por ejemplo, posee un tipo de vegetación de carácter más estacional (bosque seco, sabana arbolada) que el centro de la Amazonia. Por lo tanto, un historial de deposición de polen proveniente de Rondonia, Brasil, aportará más pruebas respecto a condiciones de aridez que otro correspondiente al mismo intervalo de tiempo en otra localidad más húmeda. El segundo factor es la presencia del ciclo de 22 mil años mencionado anteriormente y que provoca intervalos de aridez y lluvia que se alternan cada 11 mil años en los hemisferios norte y sur. El tercero se refiere a la acción misma de los ciclos glaciar-interglaciar ocurridos durante el Pleistoceno. Estos ciclos provocaron una variación en la temperatura de las montañas y de las zonas de bajura de hasta 8 y 5 ºC, respectivamente (Van Geel & Van der Hammen 1973, Bush *et al.* 1990, Van der Hammen & Absy 1994, Hooghiemstra & Cleef 1995, Colinvaux 1996, Farrera *et al.* 1999). Por último, se debe considerar el factor topográfico. La cara oriental de la cordillera de los Andes, entre las latitudes 5º N y 15º S, presenta un arqueamiento cóncavo (ver Fig. 4.1), lo que la convierte en una región muy lluviosa: esta configuración actúa como una "trampa" para las masas de aire húmedo que generan lluvia de tipo convectivo (ver capítulo 7). El noroeste del Amazonas es, por lo tanto, una zona de mucha precipitación, lo que parece coincidir con el hecho de que, aun cuando los análisis palinológicos señalan que durante la época del Pleistoceno ciertas localidades amazónicas experimentaron un cambio en la vegetación (de bosque a sabana), la situación no fue necesariamente la misma en la Amazonia occidental (Bush *et al.* 1990, Colinvaux *et al.* 1996b).

Todo parece indicar, entonces, que, en un mismo intervalo de tiempo, la paleoecología de la vegetación boscosa del Amazonas varía según la localidad examinada, y que la contribución relativa de la aridez (en función del enfriamiento que tenía lugar durante los intervalos glaciares) a los cambios en la vegetación también varía de acuerdo con la localidad. Por ejemplo, en las faldas orientales de la cordillera de los Andes (al igual que en Centroamérica; ver Recuadro 2.2), durante los períodos fríos, algunas especies de bosque montano (p. ej., *Alnus*, *Drimys*, *Weinmannia*) migraron a la bajura, donde coexistieron con especies de árboles propias de clima cálido y formaron comunidades boscosas únicas en cuanto a composición florística (Bush *et al.* 1990). De hecho, son precisamente estas áreas –que experimentaron un gran "flujo" o "recambio" de especies durante la época del Pleistoceno– las que en la actualidad presentan el mayor grado de riqueza y endemismo en comparación con la bajura de la Amazonia central (Bush 1994; ver además el capítulo 4). Esto contradice, en parte, la hipótesis de los refugios de Haffer (1969), pues, al parecer, en el piedemonte andino no se produjo ninguna contracción o desaparición de la cobertura boscosa. Bush (1994) argumenta que fue, más bien, la repetida migración altitudinal de taxones (debido al cambio climático) y no la "estabilidad" de los remanentes propuesta por Haffer (1969) lo que ayudó a promover la especiación. Según Bush (1994), el bajo grado de especies arbóreas endémicas que se observa en la parte central de la Amazonia podría obedecer a que esta zona está ubicada a una distancia tal de la cordillera de los Andes que no sufrió una inmigración considerable de elementos montanos durante los períodos secos.

Además de favorecer la especiación, el ciclo de sequía y de descenso de temperatura que se repitió varias veces durante el Pleistoceno pudo haber provocado, también, la extinción de varias especies. Esta especulación se basa en el conteo de especies de polen fósil correspondientes a diferentes épocas geológicas, el cual indica que entre el Mioceno (23-6 millones AP) y el Pleistoceno ocurrieron varias extinciones en la Amazonia (Hoorn 1994, Wijninga 1996, Urrego 1997). Los drásticos cambios de temperatura que

tuvieron lugar durante el Pleistoceno obligaron a las comunidades vegetales de bajura a "permanecer" en su lugar durante los períodos fríos y secos (no había posibilidad de migrar a localidades igualmente cálidas); las especies de elevaciones mayores, en cambio, sí podían "bajar" su rango altitudinal y mantenerse, así, en su rango habitual de temperatura. Gentry (1988) establece una decidida relación positiva entre la riqueza de especies a nivel local y la precipitación del sitio. Por lo tanto, podría pensarse que las zonas que sufrieron una merma considerable en la precipitación hayan sido, también, las más propensas a sufrir extinciones.

¿Cuánto se redujo la precipitación durante el Pleistoceno?

Se cree que hace unos 18 mil años, durante el último avance de los glaciares ("Last Glacial Maximum", LGM, en inglés), el clima neotropical era considerablemente seco, aunque la temperatura de la superficie del océano no bajó tanto como se hubiera esperado de una glaciación (al parecer solo descendió 1-2 ºC; CLIMAP 1976, 1981). Con base en datos provenientes de diferentes localidades neotropicales, es posible reconstruir el patrón de precipitación que prevaleció en la Amazonia en ese entonces. Para ello, se utilizan mapas de precipitación actual, referencias de localidades que se sabe que no presentaron vegetación boscosa durante el LGM (Wijmstra & Van der Hammen 1966, Van der Hammen & Absy 1994, Van der Hammen 1974, Absy *et al.*1991) y referencias de sitios donde el bosque no desapareció (Van der Hammen *et al.* 1992, Colinvaux 1996). La Figura 2.4 muestra esas extrapolaciones, las cuales se basan en el tipo de vegetación que predomina en una localidad en función de la precipitación. Lo más interesante de la Fig. 2.4 es que, en la Amazonia occidental aun cuando la precipitación se hubiera reducido hasta en 1 000 mm por año nunca se dio el reemplazo de bosque por sabana o por alguna otra comunidad típica de ambientes secos. El historial de deposición de polen que cubre los últimos 40 mil años en el lago Pata, en Brasil, demuestra la existencia de un bosque lluvioso durante el LGM (Colinvaux *et al.* 1996b) y confirma, en parte, la predicción de la Fig. 2.4. Obviamente, esta extrapolación supone que no hubo influencia de otros eventos atmosféricos globales y que lo que prevaleció, de manera uniforme en toda la Amazonia, fue una reducción en la precipitación.

Consideraciones finales

La flora del bosque húmedo y lluvioso neotropical, tal y como la conocemos en la actualidad, sufrió una serie de cambios importantes a partir del período Terciario. Existen pruebas de que durante la época del Mioceno (entre 23 y 6 millones de años AP), la diversidad florística pudo haber sido más alta de lo que es hoy. La aparición de la cordillera de los Andes durante las épocas del Mioceno y el Plioceno cambió drásticamente los patrones de circulación fluvial y el clima de Suramérica. Se formaron las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas, y aparecieron las vertientes orientales y occidentales a lo largo de la cordillera, separando el actual Chocó (bajura de la costa Pacífica) de la bajura de la Amazonia occidental y central. Esto promovió la especiación por aislamiento o alopatría. A su vez, la aparición de la cordillera de los Andes permitió, en ambos hemisferios, la invasión y la subsecuente especiación de elementos florísticos provenientes de tierras frías, todo ello a diferentes elevaciones. Durante el Pleistoceno y debido a los cambios que experimentaban la temperatura y la precipitación, estos elementos andinos "migraron" en repetidas ocasiones a la bajura, promoviendo aún más el proceso de especiación, tal y como lo ilustra el género típicamente montano *Podocarpus*, el cual posee, en el Chocó colombiano, algunas especies propias de tierras bajas (Gentry 1986). Sin embargo, es importante tener en cuenta que el número de sitios neotropicales en los que se han llevado a cabo historiales de deposición de polen es todavía muy reducido. Es clara, entonces, la urgencia de contar con un mayor número de sitios que aporten información paleoecológica; de esa forma se mejoraría la capacidad de los modelos matemáticos para predecir el impacto potencial de los eventos de cambio climático global.

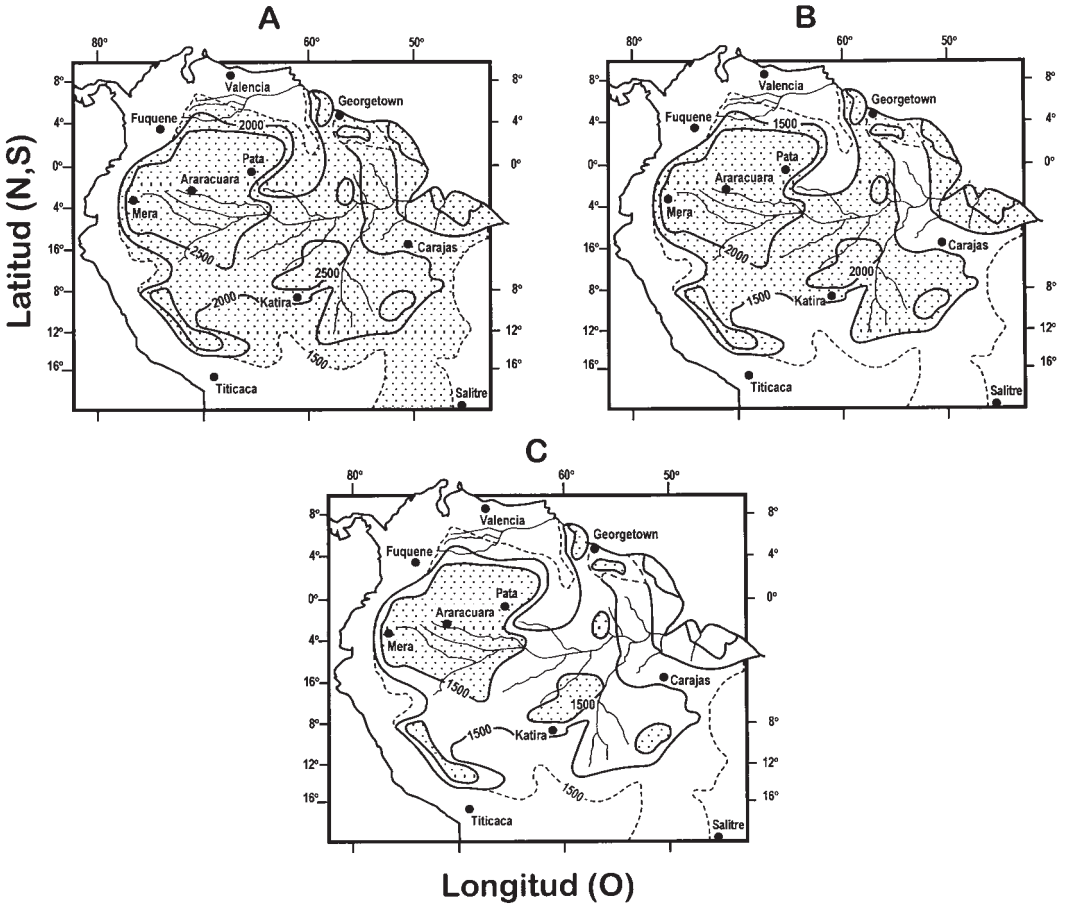


FIGURA 2.4 Distribución (simplificada) del bosque húmedo y lluvioso neotropical de bajura en Suramérica, en función de las isoyetas correspondientes a 2 500 mm, 2 000 mm y 1 500 mm de precipitación (precipitación actual) (A), luego de una reducción de 25% en la precipitación actual (B), y luego de una reducción de 40% en la precipitación actual (C). El escenario C concuerda con los datos palinológicos de la región durante el Pleistoceno: presencia de bosques en Mera, Araracuara y Pata, y presencia de vegetación de sabana en Katira, Carajas y Georgetown. Modificado de Van der Hammen y Absy (1994) y Hooghiemstra y Van der Hammen (1998).

Literatura citada

Absy, M.L., A.M. Cleef, M. Fornier, M. Servant, A. Siffedine, M.F. Da Silva, F. Soubies, K. Suguio, B. Turcq, & T. Van der Hammen. 1991. Mise en evidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60.000 dernieres années. Premiere comparaison avec d'autres regions tropicales. Comptes Rendus Academie Scientifique Paris, **313**: 673-678.

Berger, A. 1989. Pleistocene climatic variability at astronomical frequencies. Quaternary International **2**: 1-14.

Bond, G., W. Showers, M. Cheseby, R. Lotti, P. Almasi, P. Demenocal, P. Priore, H. Cullen, I. Hajdas, & G. Bonani. 1997. A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. Science **278**: 1257-1266.

Bush, M.B. 1994. Amazon speciation: a necessarily complex model. Journal of Biogeography **21**: 5-17.

Bush, M.B. 1997. Ecology of a changing planet. Prentice Hall, USA.

Bush, M.B. & P.A. Colinvaux. 1990. A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. Journal of Vegetation Science **1**: 105-119.

Bush, M.B., P.A. Colinvaux, M.C. Wiemann, D.R. Piperno, & K. B. Liu. 1990. Late Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. Quaternary Research **34**: 330-345.

Bush, M.B., D.R. Piperno, P.A. Colinvaux, L. Krissek, P.E. de Oliveira, M.C. Miller. & W.E. Rowe. 1992. A 14,300-yr paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. Ecological Monographs **62**: 251-276.

Cleef, A.M. 1979. The phytogeographical position of the neotropical vascular paramo flora with special reference

to the Colombian Cordillera Oriental. Pp. 175-184 *en* K. Larsen & L.B. Holm-Nielsen, editores. Tropical Botany. Academic Press, UK.

Cleef, A.M. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Dissertationes Botanicae **61**: 1-321.

Cleef, A.M. & H. Hooghiemstra. 1984. Present vegetation of the area of the high plain of Bogotá. Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: continuous record of the last 3.5 million years. Diss. Bot. **79**: 42-66.

CLIMAP Project Members. 1976. The surface of the ice age earth. Science **191**: 1131-1137.

CLIMAP Project Members. 1981. Seasonal reconstructions of the eath's surface at the Last Glacial Maximum. Geological Society of America, Map and Chart Series, MC 36.

Colinvaux, P.A. 1996. Quaternary environmental history and forest diversity in the neotropics. Pp. 359-405 *en* J. B. C. Jackson, A.F. Budd, & A.G. Coates, editores. Evolution and environment in tropical America. The University of Chicago Press, USA.

Colinvaux, P.A. 1997. The ice-age Amazon and the problem of diversity. NWO Huygens Lecture. The Netherlands Organization for Scientific Research. The Hague.

Colinvaux, P.A., K-B. Liu, P. de Oliveira, M.B. Bush, M.C. Miller, & M. Steinitz Kannan. 1996a. Temperature depression in the lowland tropics in glacial times. Climatic Change **32**: 19-33.

Colinvaux, P.A., P.E. De Oliveira, J.E. Moreno, M.C. Miller, & M.B. Bush. 1996b. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. Science **274**: 85-88.

Colinvaux, P.A., P.E. De Oliveira, & M.B. Bush, 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. Quaternary Science Reviews **19**: 141-169.

Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1996. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. Journal of Tropical Ecology **12**: 231-256.

Davis, S.D., V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos, & A.C. Hamilton. 1997. Centres of plant diversity. A guide and strategy for their conservation. Vol. 3, The Americas. The World Wide Fund for Nature (WWF), and The World Conservation Union.

Farrera, I., S.P. Harrison, I.C. Prentice, G. Ramstein, J. Guiot, P. J. Bartlein, R. Bonnedille, M. Bush, W. Cramer, U. Von Grafenstein, K. Holmgren. H. Hooghiemstra, H. Hope, D. Jolly, S-E. Lauritzen, Y. Ono, S. Pinot, M. Stute, & G. Yu. 1999. Tropical climates at the Last Glacial Maximum: a new synthesis of terrestrial palaeoclimate data. I. Vegetation, lake-levels and geochemistry. Climate Dynamics **15**: 823-856.

Gentry, A.H., 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? Annals Missouri Botanical Garden **68**: 557-593.

Gentry, A.H. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. Caldasia **15**: 71-91.

Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden **75**:1-34.

Groombridge, B. 1992. Global biodiversity. Status of the Earth's living resources. World Conservation Monitoring Centre & The Natural History Museum, London. Chapman & Hall, UK.

Haberle, S.G. & M.A. Maslin. 1999. Late Quaternary vegetation and climate change in the Amazon Basin based on a 50,000 year pollen record from the Amazon Fan, ODP Site 932. Quaternary Research **51**: 27-38.

Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science **165**: 131-137.

Hays, J.D., J. Imbrie, & N.J. Shackleton. 1976. Variations in the Earth's orbit: pacemaker of the ice ages. Science **194**: 1121-1132.

Hooghiemstra, H. 1995. Environmental and paleoclimatic evolution in Late Pliocene-Quaternary Colombia. Pp 249-261 *en* E. S. Vrba, G. Denton, L.H. Burckle, & T.C. Partridge, editores. Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins. Yale University Press, USA.

Hooghiemstra, H. 1997. Tropical rain forest versus savanna: two sides of a precious medal? A comment. NWO Huygens Lecture. The Netherlands Organization for Scientific Research. The Hague.

Hooghiemstra, H. & T. Van der Hammen. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. Earth-Science Reviews **44**: 147-183.

Hooghiemstra, H., A.M. Cleef, G.W. Noldus. & M. Kappelle. 1992. Upper Quaternary vegetation dynamics and palaeoclimatology of the La Chonta bog area (Cordillera de Talamanca, Costa Rica). Journal of Quaternary Science **7**: 205-225.

Hooghiemstra, H., J.L. Melice, A. Berger, & N.J. Shackleton. 1993. Frequency spectra and paleoclimatic variability of the high-resolution 30-1450 ka Funza I pollen record (Eastern Cordillera, Colombia). Quaternary Science Reviews **12**: 141-156.

Hooghiemstra, H. & E.T.H. Ran. 1994. Late Pliocene-Pleistocene high resolution pollen sequence of Colombia: an overview of climatic change. Quaternary International **21**: 63-80.

Hooghiemstra, H. & A.M. Cleef. 1995. Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the north Andean montane forest and paramo. Pp. 35-49 *en* S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J.L. Luteyn, editores. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests.The New York Botanical Garden, USA.

Hoorn, C. 1994. Miocene palynostratigraphy and paleoenvironments of northwestern Amazonia. Evidence for marine incursions and the influence of Andean tectonics. Ph.D. thesis, University of Amsterdam.

Hoorn, C, J. Guerrero, G.A. Sarmiento, & M.A. Lorente. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. Geology **23**: 237-240.

Islebe, G.A., H. Hooghiemstra, M. Brenner, J.H. Curtis, & D.A. Hodell. 1996. A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. The Holocene **6**: 265-271.

Islebe, G.A. & H. Hooghiemstra. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. Quaternary Science Reviews **16**: 589-604.

Janzen, D.H., & P. S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: The fruit the gomphotheres ate. Science **215**: 19-27.

Kappelle, M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica.

Keigwin, L. 1982. Isotopic paleoceanography of the Caribbean and East Pacific; role of Panama uplift in Late Neogene time. Science **217**: 350-353.

Ledru, M.-P. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. Quaternary Research **39**: 90-98.

Leyden, B.W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. Proceedings National Academy of Sciences **81**: 4856-4859.

Leyden, B.W. 1985. Late Quaternary aridity and Holocene moisture fluctuations in the Lake Valencia basin. Ecology **66**: 1279-1295.

Leyden, B.W., M. Brenner, D.A. Hodell, & J.H. Curtis. 1994. Orbital and internal forcing of climate on the Yucatan peninsula for the past ca. 36 ka. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology **109**: 193-210.

Magny, M. 1995. Une histoire du climat. Editions Errance, Paris.

Martin, L., J. Bertaux, T. Correge, M-P. Ledru, P. Mourguiart, A. Sifeddine, F. Soubies, D. Wirrmann, K. Suguio. & B. Turcq. 1997. Astronomical forcing of contrasting rainfall changes in tropical South America between 12,400 and 8800 cal yr BP. Quaternary Research **47**: 117-122.

Mommersteeg, H.J.P.M. 1998. Vegetation development and cyclic abrupt climatic change during the Late Quaternary. Ph.D. thesis, University of Amsterdam.

Piperno, D. R., M. B. Bush, & P. A. Colinvaux. 1991. Paleoecological perspectives on human adaptations in Central Panama. I. The Pleistocene. Geoarchaeology **6**: 201-226.

Puhakka, M., R. Kalliola, M. Rajasilta, & J. Salo. 1992. River types, site evolution and successional vegetation patterns in Peruvian Amazon. Journal of Biogeography **19**: 651-665.

Räsänen, M., R. Neller, J. Salo, & H. Junger. 1992. Recent and ancient fluvial deposition systems in the Amazonian foreland basin, Peru. Geological Magazine **129**: 293-306.

Räsänen, M., A. Linna, J. Santos, & F. Negri. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. Science **269**: 386-390.

Salo, J. 1987. Pleistocene forest refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. Annales Zoologici Fennici **24**: 203-211.

Salo, J., R. Kalliola, L. Hãkkinen, Y. Käkinen, P. Niemelä, M. Puhakka, & P.D. Coley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland rain forest. Nature **322**: 254-258.

Thompson, L. G., M.E. Davis, E. Mosley-Thompson, T. A. Sowers, K. A. Henderson, V. S. Zagorodnov, P. –N. Lin, V. N. Mikhalenko, R. K. Campen, J. F. Bolzan, J. Cole-Dai, & B. Francou. 1998. A 25,000-year tropical climate history from Bolivian ice cores. Science **282**: 1858-1864.

Urrego, L.E. 1997. Los bosques inundables del medio Caquetá: caracterización y sucesión. Estudios en la Amazonia Colombiana **14**: 1-335.

Van der Hammen, T. 1961. Late Cretaceous and Tertiary stratigraphy and tectogenesis of the Colombian Andes. Geologie en Mijnbouw **40**: 181-188.

Van der Hammen, T. 1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon Basin and surrounding areas during the Pleistocene. Geologie en Mijnbouw **51**: 641-643.

Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. Journal of Biogeography **1**: 3-26.

Van der Hammen, T. & M.L. Absy. 1994. Amazonia during the last glacial. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology **109**: 247-261.

Van der Hammen, T. & A.M. Cleef. 1986. Development of the high Andean paramo flora and vegetation. Pp. 153-201 *en* F. Vuilleumier & M. Monasterio, editores. High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, UK.

Van der Hammen, T., J.F. Duivenvoorden, J.M. Lips, L.E. Urrego, & N. Espejo. 1992. Late Quaternary of the middle Caquetá River area (Colombian Amazonia). Journal of Quaternary Science **7**: 45-55.

Van der Hammen, T. & E. González. 1963. Historia de clima y vegetación del Pleistoceno superior y del Holoceno de la Sabana de Bogota. Boletin Geologico **XI**: 189-266.

Van Geel, B. & T. Van der Hammen. 1973. Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology **14**: 9-92.

Webb, S.D., & A. Rancy. 1996. Late Cenozoic evolution of the neotropical mammal fauna. Pp 335-358 *en* J. B. C. Jackson, A. F. Budd, & A. G. Coates, editores. Evolution and environment in tropical America. The University of Chicago Press, USA.

Wijmstra, T.A. & T. Van der Hammen. 1966. Palynological data on the history of tropical savannas in northern South America. Leidse Geologische Mededelingen **38**: 71-90.

Wijninga, V.M., 1996. Paleobotany and palynology of Neogene sediments from the high plain of Bogota (Colombia). Evolution of the Andean flora from a paleoecological perspective. Ph.D. thesis, University of Amsterdam.

3

Biogeografía de los bosques neotropicales

Gary S. Hartshorn

Introducción

Los bosques de América Latina y el Caribe son los bosques tropicales más importantes del mundo, tanto por su extensión geográfica como por su riqueza biológica y complejidad ecológica. De los diez países con los bosques tropicales más extensos, seis se encuentran en el neotrópico: Brasil, Perú, Colombia, Bolivia, México y Venezuela (Tabla 3.1). Brasil merece mención aparte pues él solo posee 5 611 070 km^2 de bosque, o sea, cinco veces más que lo que tiene el país que ocupa el segundo lugar. Además, estos seis países acaparan casi la mitad de los bosques tropicales del mundo. En total, se estima que los bosques neotropicales cubren unos 9.2 millones de km^2, lo que equivale al 52% de todos los bosques tropicales que existen en el planeta (WRI 1994). La cuenca amazónica es, en estos momentos, la reserva más grande de bosques tropicales del mundo (ver Figura 3.1).

La región neotropical se extiende, latitudinalmente, desde el sur de México y el sur de la Florida, hasta el sur de Brasil y la provincia de Misiones en Argentina, e incluye las islas del mar Caribe y las Guayanas. El límite latitudinal de los bosques neotropicales no lo fija el límite astronómico del trópico (23º 30' N y S), sino más bien la intensidad de la estación fría y la cantidad de precipitación. Las temperaturas excepcionalmente frías –no necesariamente bajo 0º C– que se presentan una vez cada década, tienen, probablemente, más influencia sobre el límite latitudinal de estos bosques que las temperaturas que imperan regularmente. En regiones con poca lluvia y estaciones secas pronunciadas, el límite latitudinal del bosque tropical tiende a ser inferior, como ocurre en la costa Pacífica de México y de América del Sur. Del mismo modo, en las cordilleras más importantes (Churchill *et al.* 1995), el límite latitudinal tiende a ser más bajo que en las tierras bajas, tal y

TABLA 3.1 Los diez países con mayor extensión de bosques tropicales estimada en 1990.

País	Bosques (km²)	%	Pérdida (km²)	% pérdida por año
Brasil	5 611 070	66	36 709	0.6
Congo	1 132 750	48	7 322	0.6
Indonesia	1 095 490	57	12 120	1.0
Perú	679 060	53	2 712	0.4
Colombia	540 640	47	3 670	0.6
India	517 290	16	3 390	0.6
Bolivia	493 170	45	6 247	1.1
México	485 860	25	6 780	1.2
Venezuela	456 900	50	5 991	1.2
Sudan	429 760	17	4 817	1.0
Subtotal	11 441 990		89 756	
Total para 90 países	17 562 990		154 000	0.8

Datos calculados de WRI (1994). Se consideraron todos los tipos de bosque tropical, incluidos el bosque seco y el de altura.

como ocurre en México (Dirzo & Miranda 1991, Hartshorn 1998). Existen, sin embargo, excepciones notables, como es el caso de los bosques montanos subtropicales del sur de Bolivia y del norte de Argentina: la escasez de precipitación en el noroeste de Argentina hace que la influencia florística tropical se sienta más en los bosques andinos ("yungas" argentinas) que en las tierras bajas (Brown 1995).

El término "subtrópico" suele utilizarse para referirse a las latitudes más altas del cinturón intertropical; sin embargo, no existe uniformidad de criterios. Los geógrafos, por ejemplo, usan el término "trópico exterior" para referise al subtrópico. Holdridge (1972a, 1982) considera que la transición entre el trópico y el subtrópico ocurre entre 12-13º N y S (más o menos por el sur de Nicaragua, al norte, y por el planalto brasilero, al sur). Los huracanes y las tormentas marinas que impactan el bosque son bastante comunes en el subtrópico norteño (p.ej., en Nicaragua; Vandermeer *et al.* 1996, Boucher & Mallona 1997), pero casi nunca tocan tierra en el trópico por debajo de los 12º N. Otra diferencia importante la constituye la llegada en el invierno de los vientos fríos, más conocidos como "nortes", "temporales", "surazos" o "friagems", los cuales son más frecuentes en el subtrópico (tanto en el norteño como en el sureño) que en el trópico interior.

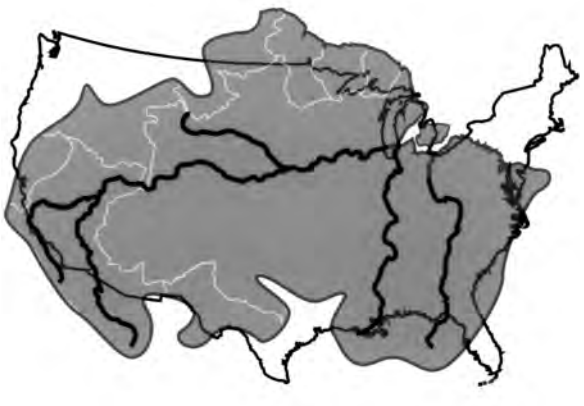


FIGURA 3.1 Mapa de la cuenca amazónica en relación con el área de los Estados Unidos de Norteamérica.

El principal propósito de este capítulo es:

1. ofrecer una visión panorámica de los factores físicos que más influyen en la presencia de los bosques neotropicales contemporáneos;
2. presentar una breve reseña de los sistemas de clasificación de bosques más empleados en la región;
3. realizar una comparación florística y ecológica entre los principales tipos de bosques neotropicales.

Factores físicos

Fisiografía

A pesar de la considerable extensión de la cuenca amazónica y, por lo tanto, de la predominancia de los bosques de tierras bajas (ubicados a < 500 m de elevación), la fisiografía de la región neotropical ejerce una gran influencia en la biogeografía de los bosques que la componen. Aunque las cordilleras altas, como la cordillera de los Andes, la cordillera de Talamanca (Costa Rica y Panamá), la Sierra Madre (México y Guatemala) y la cordillera Neo-Volcánica (México) son las más conocidas, existen muchas otras cordilleras y serranías. Los macizos volcánicos son un componente conspicuo en la mayoría de las cordilleras y constituyen los picos más altos (3 000-6 000 m de elevación) en casi todos los países de la región, excepto en Belice y Brasil. La elevación, el relieve y el tipo de suelo ejercen una gran influencia en el tipo de bosque y en su composición florística: la cordillera de los Andes, por ejemplo, ha sido una barrera significativa para la dispersión de la flora y la fauna neotropicales (ver capítulos 2 y 4). Aunque existen varias excepciones (p.ej., *Enterolobium cyclocarpum,* Mimosaceae, una llamativa especie arbórea que se encuentra tanto en Centroamérica como en los bosques amazónicos), por lo general, a nivel de especies hay una gran diferencia entre los bosques amazónicos y los bosques transandinos, como los del Chocó (Colombia y Panamá) y Centroamérica.

Los escudos de Guayana y de Brasil son de gran relevancia biogeográfica. La erosión geológica del escudo de Guayana ha formado los famosos "tepuis" del sur de Venezuela, Guyana y el norte de Brasil. Por su aislamiento geográfico, estas mesetas de arenisca conservan un alto porcentaje de especies endémicas, tanto en su fauna como en su flora. Junto con la cordillera oriental de los Andes, los escudos de Guayana y Brasil definen la cuenca amazónica y dan origen a tipos de suelo muy contrastantes. Otros aspectos fisiográficos que tienen importancia biogeográfica a nivel regional son: la plataforma caliza que forma la península de Yucatán (con su característica fisiografía kárstica), las islas marinas (p. ej., las Antillas y las Galápagos), los grandes pantanos, permanentes o estacionales (p.ej., el Pantanal brasileño) y los bosques ribereños inundables (p. ej., el río Amazonas y sus principales afluentes). Cada una de estas particularidades fisiográficas conlleva factores restrictivos –aislamiento, roca madre, régimen hídrico–, los cuales influyen en los diferentes tipos de bosque. Un sinnúmero de combinaciones de factores físicos puede determinar, en mayor o menor grado, la estructura del bosque e incluso su composición florística (Clinebell *et al.* 1995, Clark 1998, Clark *et al.* 1998; ver además el capítulo 9); sin embargo, aquí solo se mencionarán los más sobresalientes.

Clima

El clima neotropical se caracteriza por presentar temperaturas predecibles y poco variables de una estación a otra, pero regímenes lluviosos mucho menos predecibles. La variación diaria de temperatura (en un día soleado) es más grande que la diferencia que existe entre el mes más cálido y el mes más frío (en tierras montañosas esta variación puede ser mucho más grande). En muchos casos, la diferencia entre una estación y otra está determinada por la presencia de las lluvias. Las estaciones lluviosas siguen el movimiento del "ecuador térmico" (Webster 1987), llamado también Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). Siguiendo el paso estacional del sol (con una demora de aproximadamente un mes), la ZCIT trae una pauta de lluvias diarias, por lo general en la tarde o en la noche. El calentamiento del aire levanta masas de aire húmedo y causa lluvias de tipo convectivo (ver capítulo 7).

Cuando la ZCIT está fuera de la región, se da la época seca o verano. En esa época, los vientos alisios soplan constantemente en el mar Caribe y en las áreas adyacentes, y lo hacen de noreste a suroeste. Como estos vientos pasan sobre grandes cuerpos de agua, vienen cargados de humedad y lluvia, las cuales descargan en las serranías y cordilleras cercanas al mar, pero solo del lado de barlovento (el lado montañoso donde

hace impacto el viento ascendente). Este fenómeno de "lluvias orográficas" contribuye a la presencia de bosques nublados en las islas montañosas y en las cordilleras costeras, desde Venezuela hasta México, incluidas las Antillas. Al otro lado de los macizos, o lado de sotavento (las laderas montañosas protegidas de los vientos), los vientos viajan con poca humedad y, más bien, desecan el ambiente, haciendo que la estación seca se prolongue (p.ej., en Guanacaste, en la costa Pacífica de Costa Rica).

El mismo fenómeno climático ocurre en las faldas y en los valles de la cordillera de los Andes. A pesar de que del océano Atlántico a la vertiente amazónica hay miles de kilómetros de distancia, la norma es que, dentro del continente, el aire se mueva de este a oeste. El calentamiento del aire sobre la tierra causa lluvias convectivas y el reciclaje del agua se rige por la evapotranspiración local del bosque (Salati & Vose 1984; ver además el capítulo 7). De igual forma, cuando el aire húmedo choca contra la cordillera y sube el aire caliente, cae más lluvia. En la selva central del Perú encontramos un ejemplo que ilustra muy bien esta pauta climática: en Iscozacín (330 m de elevación), localidad situada al pie de la cordillera de Yanachaga, la precipitación es de unos 7 000 mm por año, tres veces más que el promedio anual que se observa en Puerto Bermúdez, apenas unos 20 km al este de Iscozacín. A elevaciones medias, como en la "ceja de selva" (Perú y Ecuador) y las "yungas" (Bolivia y Argentina tropical), también llueve más que en las tierras bajas, debido, precisamente, al choque de aire cargado de humedad con las faldas montañosas.

En el neotrópico, lo normal es que haya gran variación interanual en la estacionalidad de las lluvias, sin importar el promedio anual de precipitación del sitio. Cerca del ecuador terrestre hay dos estaciones lluviosas y dos estaciones secas, las cuales alternan en períodos de aproximadamente tres meses cada una. A medida que nos alejamos del ecuador, una de las estaciones secas tiende a alargarse (cuando el sol está en el otro hemisferio); sin embargo, no existe una pauta indiscutible, porque durante la estación lluviosa pueden ocurrir períodos breves de sequía y durante el verano, lluvias aisladas. El fenómeno de El Niño (ver capítulo 7) puede incluso invertir las estaciones (Hartshorn 1992). La estación seca, por ejemplo, puede desaparecer y la estación lluviosa comenzar muy tarde o no llegar nunca. Por lo general, si los suelos tienen buen drenaje, la precipitación debe ser menor a los 100 mm por mes para que entre en vigor la estación seca, y es necesario esperar por lo menos un mes para que se noten los efectos de la escasez de agua de lluvia en la vegetación. Muchos factores afectan los regímenes de precipitación y su comportamiento de un año a otro, o de una década a otra. En sitios que cuentan con datos a largo plazo, como la Estación Biológica La Selva (en Costa Rica) y la Isla de Barro Colorado (en Panamá), se ha encontrado que el año más lluvioso ha recibido casi el doble de precipitación que el año más seco; además, casi la mitad de los años registrados presentan precipitaciones por encima del error estándar de la media anual.

Suelos

La historia geológica de la región neotropical muestra que en ésta se han suscitado eventos de levantamiento de cordilleras, como también de hundimiento de la corteza terrestre bajo los océanos. En términos generales, los suelos de los escudos de Guayana y Brasil son muy viejos, mientras que los de las cordilleras son mucho más jóvenes. Muchos de los bosques de "tierra firme" (bosques que se encuentran asentados en suelos con buen drenaje) de la cuenca amazónica tienen suelos poco fértiles, pues se originaron a partir de sedimentos lixiviados provenientes de los viejos escudos. En cambio, los suelos aluviales (várzea) que reciben sedimentos jóvenes de la cordillera de los Andes, son más fértiles.

La conexión mesoamericana entre América del Sur y América del Norte comenzó hace unos 10 millones de años como una serie de islas que poco a poco fueron formando un puente biogeográfico entre ambos continentes (Raven & Axelrod 1975). Esta conexión fue, en gran medida, el producto de una intensa actividad volcánica. El período Cuaternario (que comenzó hace unos 2 millones de años) se ha

caracterizado, también, por una gran actividad volcánica, especialmente en las regiones montañosas del netrópico. En términos generales, se puede decir que las erupciones de ceniza volcánica, como agentes modeladores del paisaje, han tenido más influencia que las erupciones de lava (existen, sin embargo, impresionantes áreas de flujos de lava; p.ej., en El Salvador y en Costa Rica). Dos son los principales tipos de ceniza volcánica: andesítica y riolítica; la primera, rica en ciertos nutrientes, la segunda, en sílice. Los suelos derivados de ceniza andesítica son famosos por sus cualidades para el cultivo del café (p.ej., en Colombia, Costa Rica, Guatemala y Jamaica). A pesar de la importancia del tipo de suelo (y del drenaje) como determinante local del tipo de bosque (Steege 1993; Steege *et al.* 1993) (ver capítulo 9), a nivel regional es sumamente difícil determinar la influencia del suelo en la biogeografía de los bosques y de las principales especies. Esta dificultad obedece al gran número de especies arbóreas (más de 15 000 en la región neotropical) y a la amplia distribución que parecen presentar muchas de ellas (Pitman *et al.* 1999).

Principales sistemas de clasificación de bosques

Se han ideado numerosos sistemas para clasificar la vegetación (Shimwell 1971, Mueller-Dombois & Ellenberg 1974); sin embargo, en este capítulo no se hará una evaluación exhaustiva. Con todo, vale la pena mencionar los sistemas más utilizados en el neotrópico: el florístico, el fisionómico (estructural) y el bioclimático. Las primeras descripciones de los bosques neotropicales se basaron, en su mayoría, en criterios florísticos (cf. Stevenson 1928, Standley 1937, Rzedowski 1978, Pires & Prance 1985, Prance 1989). Tal labor incluyó, casi siempre, listas de especies muy amplias, pero pocos datos sobre abundancia, dominancia, estructura o forma de crecimiento (árbol, epífita, trepadora, hierba). La gran riqueza de especies y la diversidad de formas presentes en los bosques neotropicales, así como la ausencia de unas pocas especies de carácter dominante (en general, por unidad de área, muchas especies son medianamente abundantes o raras) le confieren una especial dificultad a la clasificación de tipo florístico.

La obra clásica de Davis y Richards (1933-34) fue, quizás, la primera en usar criterios fisionómicos para clasificar los bosques neotropicales. Estos autores idearon el uso de "diagramas de perfil" para ilustrar la compleja estructura vertical de los bosques tropicales. Las características clave son: el número de estratos (p.ej., dosel, subdosel, sotobosque), la altura del dosel, el porcentaje de especies caducifolias en el dosel, la variedad en la forma de las hojas, y el número de formas de crecimiento. La clasificación fisionómica tiene la ventaja de que no depende de un inventario de especies arbóreas, cosa que siempre ha sido un reto difícil en el neotrópico (por la enorme diversidad de sus bosques). La clasificación fisionómica de Beard (1944) reconoció seis tipos de formaciones vegetales: pluvial, estacional, bosque siempreverde seco, bosque montano, bosque pantanoso y laguna o pantano estacional. El sistema fisionómico de la UNESCO (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), por su parte, emplea un gran número de descriptores, tales como caducifolio, caducifolio-seco, siempreverde, ombrófilo y estacional para definir distintas formaciones de vegetación. Este tipo de clasificación –fisionómica– es, en términos generales, más útil cuando se trabaja a escalas grandes. Con excepción de unos pocos ensayos (p.ej., Kuchler & Montoya Maquín 1971), el sistema de la UNESCO no ha tenido gran acogida en la región neotropical. Además, es importante mencionar que los sistemas fisionómicos de clasificación se basan en comunidades "clímax" o "prístinas", concepto que no suele tomar en consideración el dinamismo del bosque (ver capítulos 1, 5, 16) y que, por lo tanto, presenta dificultades para distinguir, por ejemplo, entre un bosque primario y un bosque secundario tardío como ocurre a lo largo de la Amazonia occidental por la acción erosiva de los grandes ríos (Salo *et al.* 1986).

Holdridge (1947) impulsó una clasificación bioclimática basada en tres variables cuantitativas (y no descriptivas): precipitación, temperatura, y relación entre evapotranspiración potencial y precipitación (provincias de humedad). Este autor ideó un diagrama de tres dimensiones (Fig. 3.2) que utiliza las tres variables mencionadas para crear una serie de hexágonos a los cuales llamó "zonas de vida" (Holdridge 1982). Por un lado del diagrama, se forman regiones térmicas latitudinales (trópico, subtrópico, templado cálido, templado frío, boreal, subpolar y polar); por el otro, fajas altitudinales (basal o tropical, premontano, montano bajo, montano, subalpino, alpino y nival). Desde el punto de vista latitudinal, el trópico tiene todas las fajas altitudinales, mientras que el subtrópico latitudinal, que corresponde a la faja premontana, sólo tiene los pisos que van del montano bajo al subalpino (Fig. 3.3). Otro aspecto significativo es lo que Holdridge llamó la "línea de temperatura crítica", la cual pasa por la mitad de los hexágonos, justo entre las regiones latitudinales subtrópico y templado cálido, y también entre las fajas altitudinales premontano y montano bajo. De acuerdo con Holdridge, la línea de temperatura crítica significa un cambio en la composición florística, pero no un cambio en la fisionomía de la vegetación; mientras que un cambio de zona de vida a nivel de región o de faja altitudinal implica una diferencia notoria en la fisionomía de los bosques (Holdridge *et al.* 1971).

El sistema de Holdridge ha sido muy utilizado en el neotrópico para trazar mapas de zonas de vida: Colombia (Espinal & Montenegro 1963), República Dominicana (OEA 1967), Paraguay (Holdridge 1969, Hartshorn 1977), Costa Rica (Tosi 1969), Panamá (Tosi 1971), Haití (Holdridge 1972b), Puerto Rico (Ewel & Whitmore 1973), Bolivia (Tosi *et al.* 1975, Unzueta 1975), El Salvador (Holdridge 1975a, Tosi & Hartshorn 1978), Guatemala (De la Cruz 1976), Venezuela (Ewel *et al.* 1976), Ecuador (Cañadas Cruz 1983), Honduras (González *et al.*

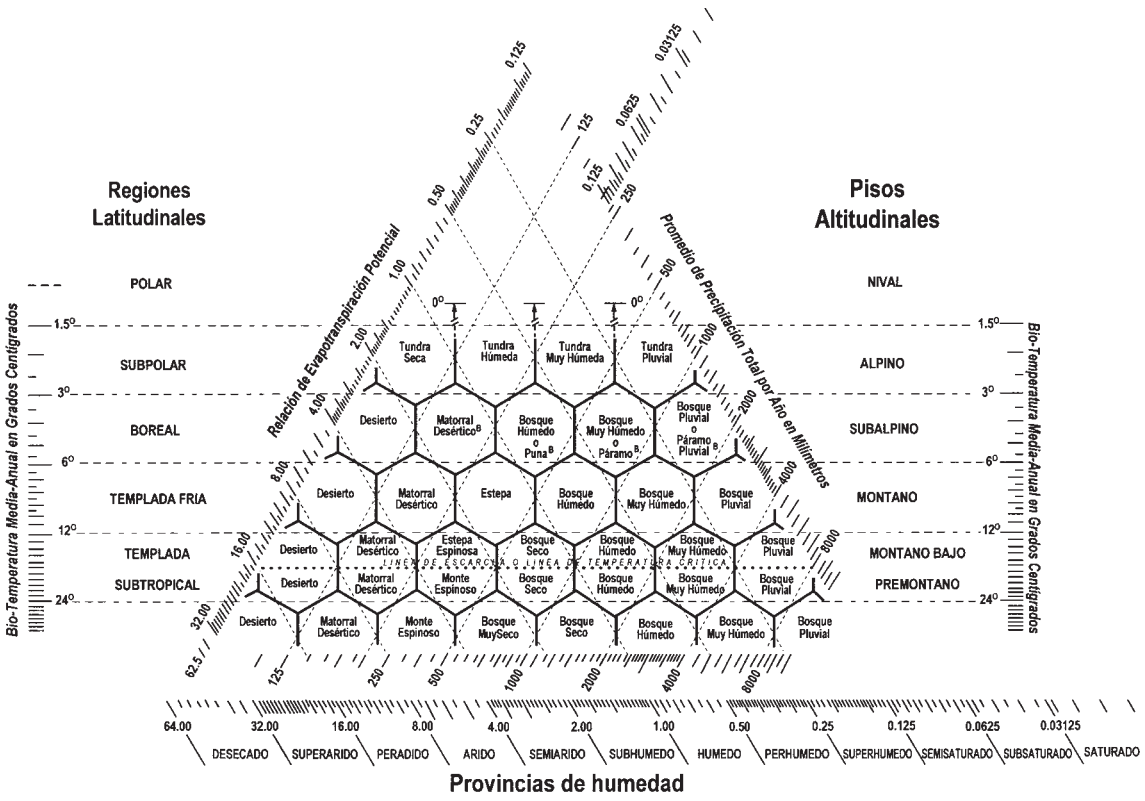


FIGURA 3.2 Zonas de Vida de Holdridge.

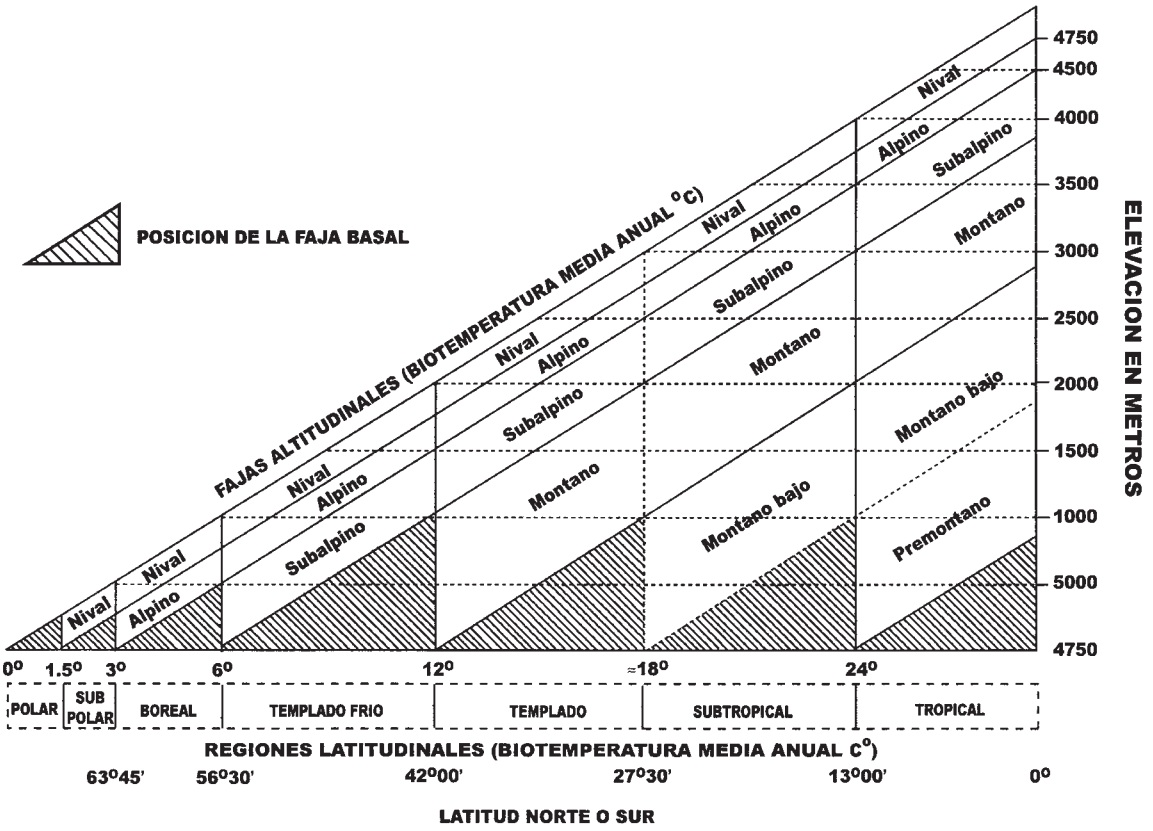


FIGURA 3.3 Fajas altitudinales del Sistema de Zonas de Vida de Holdridge.

1983) y Belice (Hartshorn *et al.* 1984). En el caso de Brasil, existe un mapa "provisional" (Tosi 1983). Se han realizado algunas comparaciones interesantes que demuestran la utilidad del sistema de Holdridge en las regiones montañosas tropicales (Prance 1989). Un país tan pequeño como Costa Rica (51 000 km^2), por ejemplo, tiene 12 zonas de vida (Tosi 1969), una más de las que existen en toda la región oriental y central de los Estados Unidos (Sawyer & Lindsay 1964).

Al igual que otros sistemas de clasificación, el sistema de zonas de vida tiene, también, otros niveles inferiores en la escala jerárquica. Holdridge (1982) indica que existe un gran número de asociaciones de comunidades vegetales, tales como asociaciones climáticas, hídricas, edáficas y atmosféricas. A su vez, estas asociaciones pueden ocurrir en "agrupaciones" análogas al tipo de suelo y formar una catena a escala de paisaje (cientos de hectáreas) (Oliveira-Filho *et al.* 1997). Aunque existen varios mapas nacionales de zonas de vida, ningún país ha sido clasificado a nivel de asociaciones o de agrupaciones de asociaciones.

El sistema de zonas de vida fue escogido (p.ej., Post *et al.* 1985) para hacer proyecciones de posibles cambios en los "modelos de circulación general" de la atmósfera ("General Circulation Models", en inglés; ver una descripción en el capítulo 7). Debido a que este sistema se basa en parámetros sencillos, como precipitación y temperatura, y puesto que se puede aplicar a nivel global, ha sido relativamente fácil proyectar posibles cambios en las zonas de vida y analizar los distintos escenarios que conllevaría un cambio climático global ("Global Climate Change", en inglés, o GCC; Dickinson 1989). En el caso de Costa Rica, el GCC proyectado arrojó varios cambios significativos en la distribución de las zonas de vida, situación que tendría serias implicaciones en las áreas actualmente protegidas.

Principales tipos de bosque

Los bosques neotropicales contienen una enorme riqueza de especies (Tabla 3.2; ver además Tabla 4.2), tanto de flora como de fauna. Así, la cifra más alta de riqueza de especies de árboles aparece registrada en el neotrópico (Gentry 1988), pero estos bosques no son solo ricos en árboles. Gentry y Dodson (1987a,b) destacaron que, incluso excluyendo los árboles de los cálculos de diversidad, estos bosques todavía mostraban la riqueza florística más alta del mundo, debido sobre todo a la presencia de especies trepadoras y epífitas. Una diferencia interesante entre los bosques de la Amazonia central y los de América Central es que en los primeros se observa una gran abundancia relativa de especies arbóreas, mientras que en los segundos destaca, más bien, la gran abundancia relativa de epífitas, hierbas y arbustos (Gentry 1990).

Otro ejemplo de la diferencia biogeográfica que existe entre la Amazonia y América Central lo aporta la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica. Aunque América Central, al igual que la cuenca amazónica, tiene bosques lluviosos (sobre todo en su costa oriental), el número de especies de árboles en ella es inferior al de la cuenca amazónica. Así, en la Estación Biológica La Selva, el promedio de especies árboreas con un d.a.p. (diámetro a la altura del pecho) igual o mayor a 10 cm es de unas 100 por hectárea; en cambio, en muchos de los bosques de tierra firme de la Amazonia se observan hasta 200 y 300 especies por hectárea (Tabla 3.3). La riqueza de especies por hectárea no es un índice definitivo de diversidad (ver una discusión en el capítulo 4); sin embargo, cabe mencionar que esta diferencia obedece a que los bosques amazónicos son el centro de irradiación y de diversidad de árboles para el neotrópico.

Ahora bien, la mayoría de la información florística del neotrópico proviene de sitios específicos, como estaciones biológicas y áreas protegidas; el resto ha sido pobremente muestreado (discutido en el capítulo 4), de ahí que no exista todavía una clasificación detallada de los principales tipos de bosque de toda la región. No obstante, se han realizado varias clasificaciones generales, entre ellas, las provincias biogeográficas (Udvardy 1975), la vegetación tropical y subtropical (clasificación desde el punto de vista eco-fisiológico) (Walter 1971), el mapa de vegetación de América del Sur (Hueck & Siebert 1972) y el sistema de Holdridge mencionado anteriormente. Además, existen varias descripciones de vegetación a nivel local y nacional (p.ej., Hartshorn 1991).

Sería imposible intentar, en un capítulo, una descripción completa de los diferentes tipos de bosque de la región neotropical. Por razones prácticas, entonces, se tratarán los principales tipos de bosque comprendidos dentro de tres regímenes de precipitación —perhúmedo, húmedo y subhúmedo— y en tres zonas altitudinales: tierras bajas (< 500 m elevación), montañas bajas (500-2 000 m elevación) y montañas altas (>2 000 m elevación). Esta agrupación cumple básicamente con el objetivo de asistir al lector en la búsqueda de información relevante. Los límites altitudinales son artificiales, pues, como bien señalan Standley (1937) y Holdridge (1982), a nivel regional es prácticamente imposible asignar límites altitudinales para diferentes tipos de bosque.

Tierras Bajas

Bosques de manglar

El manglar, uno de los bosques más conocidos del trópico puebla las zonas costeras y se caracteriza por su gran capacidad de crecer en

TABLA 3.2 Riqueza florística en las grandes regiones fitogeográficas del neotrópico. Datos de Henderson *et al*. (1991).

	Cuenca amazónica	Andes norteños	Mata atlántica	Mesoamérica
Área (km^2)	7 050 000	383 000	1 000 000	2 515 300
Número estimado de especies	30 000	40 000	10 000	19 000

TABLA 3.3 Riqueza de especies arbóreas (individuos con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm) en distintos bosques neotropicales.

Tipo de bosque	Tamaño de la parcela (ha)	No. especies por ha	No. individuos por ha	Fuente
Bosque inundable de tierras bajas				
Tambopata, Perú	0.6	60	713	Phillips *et al.* 1994
Añangu, Ecuador	1.0	149	420	Balslev *et al.* 1987
Kurupukari, Guyana	1.0	64	357	Johnston y Gillman 1995
La Selva, Costa Rica	2.0	79	353	Lieberman *et al.* 1985
Bosque perhúmedo de tierras bajas				
Mishana, Perú	1.0	275	841	Gentry 1988
Yanamono, Perú	1.0	283	575	Gentry 1988
Jatún Sacha, Ecuador	1.0	246	724	Phillips *et al.* 1994
Añangu, Ecuador	1.0	228	728	Balslev *et al.* 1987
San Carlos, Venezuela	1.0	83	744	Uhl y Murphy 1981
Kurupukari, Guyana	1.0	71	459	Johnston y Gillman 1995
Kurupukari, Guyana	1.0	67	477	Johnston y Gillman 1995
Kurupukari, Guyana	1.0	50	742	Johnston y Gillman 1995
Corcovado, Costa Rica	1.0	108	354	Hartshorn 1991
La Selva, Costa Rica	2.0	118*	423	Lieberman *et al.* 1985
La Selva, Costa Rica	4.0	112*	487	Lieberman *et al.* 1985
La Selva, Costa Rica	4.4	88*	330	Lieberman *et al.* 1985
La Selva, Costa Rica	1.0	115	475	Lieberman *et al.* 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	149	551	Lieberman *et al.* 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	131	425	Lieberman *et al.* 1996
Bosque húmedo de tierras bajas				
Tambopata, Perú	1.0	168	523	Phillips *et al.* 1994
Tambopata, Perú	1.0	173	546	Phillips *et al.* 1994
Tambopata, Perú	1.0	172	575	Phillips *et al.* 1994
Tambopata, Perú	2.0	160	546	Phillips *et al.* 1994
Manu, Perú	1.0	189	649	Phillips *et al.* 1994
Barro Colorado, Panamá	50.0	92	414	Condit *et al.* 1996b
Bosque subhúmedo de tierras bajas				
Deininger, El Salvador	1.0	45	-	Witsberger *et al.* 1982
Comelco, Costa Rica	4.0	44*	204	Hartshorn 1991
Palo Verde, Costa Rica	4.0	68*	219	Hartshorn 1991
Bosque húmedo de montañas bajas				
Volcán, Costa Rica	1.0	67	503	Holdridge *et al.* 1971
Bosque perhúmedo de montañas bajas				
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	125	565	Lieberman *et al.* 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	100	535	Lieberman *et al.* 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	82	610	Lieberman *et al.* 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	74	571	Lieberman *et al.* 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	64	479	Lieberman *et al.* 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	55	477	Lieberman *et al.* 1996
Bosque perhúmedo de montañas altas				
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	44	572	Lieberman *et al.* 1996
Braulio Carrillo, Costa Rica	1.0	29	654	Lieberman *et al.* 1996

* = la cifra se refiere al total de especies en la parcela (>1 ha), no al número de especies por hectárea.

sedimentos salobres. Los manglares son típicos de esteros, deltas y costas de baja energía mecánica y no se les encuentra donde el oleaje es fuerte (Lugo & Snedaker 1974). Como el rango de las mareas es más amplio en el Pacífico que en el Atlántico o en el Caribe, los manglares se extienden por varios kilómetros y desarrollan impresionantes bosques en los deltas de la costa Pacífica neotropical (p.ej., bahía de Jiquilisco, golfo de Fonseca, río Grande de Térraba, golfo de San Miguel, bahía de Buenaventura, golfo de Guayaquil). Las costas atlántica y caribeña, en cambio, tienen mareas de menor amplitud y estaciones secas menos pronunciadas; por lo tanto, allí los manglares se presentan en una faja costera mucho más angosta. En aquellos sitios donde la precipitación promedio anual es baja, se observa un marcado descenso en la altura del dosel de los manglares (Lot-Helgueras *et al.* 1975, Pool *et al.* 1977, Hartshorn *et al.* 1984). Los manglares con los doseles superiores más altos (40-50 m) se observan en las zonas de vida "bosque muy húmedo tropical" y "bosque pluvial tropical".

Los manglares del neotrópico se caracterizan por presentar ocho especies arbóreas distribuidas en cinco géneros y cuatro familias –una diversidad muy inferior a la de los manglares de Asia tropical– (Chapman 1975). La especie mejor conocida es el mangle rojo, *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), cuyas raíces aéreas forman una formidable barrera contra la acción del mar abierto. Cuando alcanzan el sustrato, las raíces del mangle se desarrollan profusamente. Hasta un 50% del volumen de las raíces es espacio vacío (Gill & Tomlinson 1977), lo que facilita su aireación en el substrato, constituido muchas veces por lodo anaeróbico (Scholander *et al.* 1955).

Las especies *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* (Avicenniaceae), *Pelliciera rhizophorae* (Theaceae), *Conocarpus erecta* y *Laguncularia racemosa* (estas dos últimas Combretaceae) se presentan, generalmente, en forma de fajas establecidas a lo largo de un gradiente de salinidad que se dirige tierra adentro desde el mar (Cintrón *et al.* 1978, Diego-Peez *et al.* 1993). Tradicionalmente, los ecólogos habían considerado esta zonación florística como un sistema de etapas sucesionales, pero Lugo (1980) concluyó que no era así. Además, Rabinowitz (1978) encontró que las propiedades de diseminación de las semillas tienen una buena correlación con la distribución de los adultos en el gradiente.

Bosques inundables

En las tierras bajas muy húmedas, los bosques inundables de agua dulce se encuentran "detrás" (tierra adentro) de los manglares, donde la salinidad no ejerce ninguna influencia sobre el sustrato, y a lo largo de grandes ríos con planicies de inundación (Worbes *et al.* 1992, Klinge *et al.* 1995, Worbes 1997). La frecuencia de las inundaciones, su profundidad y el período en que ocurren parecen ser factores importantes en la composición y dominancia de los bosques inundables (Budowski 1966, Holdridge *et al.* 1971, Prance 1979). Siempre se observa una menor riqueza de especies de árboles en las zonas inundables que en los sitios que se encuentran sobre suelos bien drenados (Lieberman *et al.* 1985, Balslev *et al.* 1987).

Al igual que los manglares, algunos bosques inundables también forman rodales puros, de una o unas pocas especies. Dos especies arbóreas características de los bosques inundables *Mora oleifera* (Caesalpiniaceae) y *Pterocarpus officinalis* (Fabaceae), también se presentan, ocasionalmente, dentro de los manglares. *Pterocarpus* puede formar rodales puros de árboles grandes, como ocurre en Corcovado, Costa Rica (Janzen 1978). Los bosques inundables de cativo (*Prioria copaifera,* Caesalpiniaceae) también son impresionantes por la gran abundancia de árboles grandes. Lamentablemente, casi todos los bosques de cativo han sido sobreexplotados (como en el Darién, en Panamá) para producir madera contraenchapada (Mayo Meléndez 1965). Parece que el cativo tiende a ser dominante en bosques que se encuentran sometidos a inundaciones estacionales considerables, pero donde, al mismo tiempo, se suceden períodos relativamente largos de drenaje adecuado. En la costa caribeña, el cativo se extiende desde Colombia hasta Nicaragua, pero en la costa Pacífica solo se encuentra en Panamá y en Colombia. Aún más

restringido en cuanto a su extensión es el oré (*Campnosperma panamensis*, Anacardiaceae), el cual forma rodales puros alrededor de la laguna de Chiriquí, en Bocas del Toro, Panamá (Holdridge & Budowski 1956) y a lo largo de las costas caribeñas de Costa Rica y Nicaragua.

Muchos de los bosques inundables de las llanuras costeras y de las grandes cuencas hidrográficas, como por ejemplo las del Orinoco y el Amazonas, se encuentran dominados por varias especies de palmeras (Kahn & Mejía 1990). Los pantanos de *Mauritia flexuosa* son los más llamativos porque se extienden por miles de kilómetros cuadrados (ONERN 1976). Los bosques inundables de *Mauritia* son relativamente abiertos (González 1987). *Raphia taedigera*, la palma con la hoja más grande del mundo vegetal (> 20 m de largo), domina las áreas inundables de la Amazonia, las llanuras transandinas y las de América Central; *Manicaria saccifera,* por su parte, es la palma que domina los pantanos interiores (Myers 1984).

Los bosques inundables más heterogéneos en cuanto a composición florística se encuentran más alejados del mar y a veces al borde mismo de los rodales puros antes mencionados. En muchos casos, las especies que dominan en estos rodales también se presentan en los bosques inundables, pero en menor abundancia. El bosque primario pantanoso de la Estación Biológica La Selva está dominado por *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) y *Carapa nicaragüensis* (Meliaceae). Una parcela permanente de inventario colocada en ese pantano arrojó 79 especies por hectárea (>10 cm d.a.p.), unas 20 especies menos que el promedio por hectárea del bosque primario adyacente (bosque de tierra firme). Varias especies arbóreas típicas de los bosques inundables también se presentan, pero en densidades mucho menores en tierra firme. En la Estación Biológica La Selva, la ausencia de una estación seca definida permite que especies como *Pentaclethra*, adaptadas a zonas pantanosas, crezcan también en las colinas. Otros casos, como la presencia de árboles de cativo en la Isla de Barro Colorado, son más difíciles de explicar (Croat 1978), aunque su presencia podría obedecer a que fueron sembrados allí por algún finquero hace muchas décadas.

La mayoría de las especies que dominan en los bosques inundables tienen semillas grandes y que flotan (McHargue & Hartshorn 1983, Janzen 1991) y es común encontrárselas en las playas marinas (Gunn & Dennis 1976). La gran reserva de nutrientes que contienen puede facilitar un rápido crecimiento a bajos niveles de luz y lograr un buen "anclaje" de la plántula y contribuir a que las primeras hojas se levanten rápidamente por encima del nivel del agua; además, permiten que las semillas toleren el daño mecánico sin perder su viabilidad (Harms & Dalling 1997).

Luego de analizar varias imágenes de satélite, Mertes *et al.* (1996) concluyeron que el área de inundación de la Amazonia oriental presenta una alta heterogeneidad en términos de tipos de bosque. Curiosamente, la frecuencia de nódulos en las raíces (presencia de microorganismos fijadores de nitrógeno; ver capítulo 18) es mayor en el bosque inundable que en tierra firme. Estos bosques ribereños o de galería tienen varias especies de árboles típicas de sitios no ribereños de ecosistemas más húmedos, como por ejemplo, *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae), *Luehea seemannii* (Tiliaceae) y *Scheelea rostrata* (Palmae). Por otra parte, algunas especies típicas de colinas secas, como *Bursera simaruba* (Burseraceae) y *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae), alcanzan, en los sitios ribereños, un tamaño hasta tres veces mayor.

Bosques perhúmedos

A los bosques perhúmedos de tierras bajas se les conoce normalmente como bosques pluviales tropicales (*sensu* Richards 1996). Estos bosques cubren grandes extensiones en las vertientes orientales de América Central, en la región transandina del Darién (en Panamá) y el Chocó (en Colombia) hasta Esmeraldas, Ecuador, y en las faldas orientales de la cordillera de los Andes. En términos generales, se puede decir que estos bosques contienen la mayor riqueza de especies de árboles de la región neotropical, con valores que oscilan entre 200 y 300 especies (≥10 cm d.a.p.) por hectárea (Gentry 1988, Valencia *et al.* 1994). La variación florística entre los distintos tipos de bosque perhúmedo es muy grande, y depende del suelo y del drenaje del ambiente en

que se encuentren (Kalliola *et al.* 1993, Steege 1993, Duivenvoorden 1995, Duivenvoorden & Lips 1995). Las comunidades boscosas de tierra firme son las que presentan la mayor riqueza de especies arbóreas (Balslev *et al.* 1987, Duivenvoorden 1996). Las palmas son muy abundantes en los bosques perhúmedos de tierras bajas (Clark *et al.* 1995), algunas llegan al subdosel, otras son del sotobosque y varias son "enanas" (< 1 m de altura). En la Estación Biológica La Selva, por ejemplo, siete especies de palmeras componen el 25.3% de los individuos (≥10 cm d.a.p) que se observan en 12.4 ha de bosque primario (Lieberman *et al.* 1985). Moraes (1996), por su parte, indica que en Bolivia la diversidad más alta de palmeras se da entre 140 y 500 m.s.n.m. Algunas de las especies del dosel de estos bosques se comportan como caducifolias durante períodos breves (algunas semanas) caracterizados por la ausencia de lluvias; la caída de hojas la provoca un ligero déficit de humedad en el suelo (Borchert 1994). *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) y *Tabebuia* spp. (Bignoniaceae), por ejemplo, se quedan sin hojas durante algunos meses, justo antes de la floración y la fructificación (Reich & Borchert 1982).

En los bosques perhúmedos de tierras bajas es común observar plantas tales como epífitas, hemiepífitas, lianas, trepadoras herbáceas y "matapalos" (*Ficus*) que dependen de un soporte externo para su crecimiento (ver capítulo 12). Las orquídeas, los helechos, las bromeliáceas y las gesneriáceas abundan, sobre todo, en las ramas de los árboles del dosel (Perry 1978), al igual que algunas cactáceas (*Epiphyllum*, *Rhipsalis*). Al parecer las cactáceas epífitas son más abundantes en las ramas de los árboles caducifolios que en las especies perennifolias (Andrade & Nobel 1997). Las lianas de las familias Apocynaceae, Bignoniaceae, Dilleniaceae, Hippocrateaceae y Marcgraviaceae son particularmente abundantes; las más grandes pueden llegar a tener entre 35 y 40 cm d.a.p., más de 100 m de largo y entrelazar las copas de los árboles. Por otra parte, abundan las trepadoras herbáceas de la familia Araceae, y muestran docenas de especies en los géneros *Anthurium, Monstera*, *Philodendron* y *Syngonium*.

Aunque algunos matapalos pertenecen al género *Clusia* (Clusiaceae), la mayoría son *Ficus* (Moraceae). Esta planta comienza su vida como una epífita cuyas raíces aéreas abrazan al árbol hospedero hasta formar una especie de andamio de raíces interconectadas. Una vez muerto el hospedero, el matapalo puede sobrevivir por muchos años como si fuera un árbol independiente. El mito popular de que el matapalo mata al árbol hospedero por "estrangulación" no ha sido confirmado; puede ser, sencillamente, que los árboles hospederos no toleren la sombra que proyecta la copa del matapalo.

Bosques húmedos

Los bosques húmedos de tierras bajas son los más extensos de la región neotropical. Cubren la mayor parte de la cuenca amazónica y las tierras bajas de Centroamérica, y reciben una precipitación promedio anual entre 1 500 y 3 500 mm $año^{-1}$. Aproximadamente la mitad de los árboles pierde las hojas durante la estación seca. Las orquídeas y la gesneriáceas epífitas son menos abundantes que en los bosques perhúmedos, pero las lianas son más abundantes (Holdridge *et al.* 1971, Putz & Mooney 1991).

La estacionalidad de las lluvias determina muchas pautas funcionales y procesos ecológicos que tienen lugar en los bosques húmedos, incluyendo las poblaciones de árboles (Condit *et al.* 1995, 1996a) y de fauna (Leigh *et al.* 1990; ver capítulo 14). Un fenómeno impresionante es la sincronía con que florecen las poblaciones de árboles durante la estación seca (cf. Janzen 1967). La floración en un árbol desprovisto de hojas facilita la búsqueda de comida a los polinizadores (por ejemplo, a las abejas grandes) (Janzen 1971, Baker *et al.* 1983, Bawa 1990). Borchert (1994) encontró que el déficit estacional de humedad es la principal causa de la floración en esta época (ver capítulo 17). En 1970, en la Isla de Barro Colorado una estación seca excepcionalmente "húmeda" alteró el ritmo normal de floración, el cual suele ocurrir al inicio de las lluvias. El resultado fue una reducción tres veces por debajo de lo normal en la disponibilidad de frutas, con una consecuente hambruna entre los frugívoros de la isla (Foster 1982).

Una de las especies de árboles más famosas de este tipo de bosque en la Amazonia es la castaña o nuez del Brasil (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), la cual tiene semillas grandes y muy cotizadas por los comerciantes. Debido a que los adultos de esta especie se encuentran distribuidos en forma agregada, se pensó que los indígenas podían haberla cultivado; sin embargo, al estudiar un rodal que no había sido explotado nunca, se llegó a la conclusión de que la alta densidad de los adultos era natural, y que la causa probable de la agregación podía ser el hábito que tiene el roedor *Dasyprocta leporina* de enterrar las semillas a unos pocos metros del árbol en fruto (Peres & Baider 1997). Otra especie comercialmente importante, la caoba (*Swietenia macrophylla*, Meliaceae), es por su parte más abundante en los bosques húmedos del norte de Mesoamérica y en el sur de la cuenca amazónica que en aquellos del trópico interior (Lamb 1966, Hartshorn *et al.* 1984). Se ha sugerido que este árbol podría necesitar de alguna perturbación grande, como la que causa un fuego, un huracán o un río al cambiar de cauce para regenerar en forma natural (Gullison *et al.* 1996, Snook 1996). La gran demanda que tiene la madera de caoba ha llevado a redoblar esfuerzos por controlar su comercio y reducir su explotación (Rodan *et al.* 1992).

Se cree que la civilización maya que floreció en los bosques húmedos de las tierras bajas de Belice, Guatemala, Honduras y México favoreció el establecimiento de árboles útiles, como la caoba, el zapote (*Manilkara zapota*, Sapotaceae) y el ramón (*Brosimum alicastrum,* Moraceae; Lundell 1933; Lambert & Arnason 1978). Esta civilización desapareció alrededor del año 900 D.C. (Deevey *et al.* 1979, Turner & Harrison 1983), al mismo tiempo que una prolongada sequía afectaba la península de Yucatán (Hodell *et al.* 1995). Por tanto, los bosques donde habitaron los mayas han permanecido abandonados por más de mil años, y es probable que debido a la sucesión, en la actualidad presenten una composición y una estructura similares a las que tuvieron originalmente (ver capítulo 5).

Bosques subhúmedos

Aunque en la región neotropical existen grandes áreas de bosques subhúmedos de tierras bajas, estos no son tan dominantes como en las regiones tropicales de África y Asia. Además, los sitios en que sí hubo grandes extensiones de este tipo de bosque –las islas del mar Caribe, el este de Brasil y la costa pacífica de Mesoamérica– fueron seriamente deforestados (Murphy & Lugo 1995). La precipitación anual no suele superar los 1 500 mm, pero el factor ecológico que determina la presencia de estos bosques es una estación seca pronunciada. Debido a la larga historia de pastoreo extensivo e incendios frecuentes a que han estado sometidos, y dado que el régimen estacional de precipitación los hace aptos para muchos cultivos comerciales, casi todos los bosques subhúmedos han sido destruidos o se encuentran muy degradados –el bosque de Guánica en Puerto Rico constituye tal vez una excepción (Murphy *et al.* 1995)–. En comparación con los bosques húmedos y perhúmedos, estos bosques muestran una menor riqueza de especies de árboles (Bullock *et al.* 1995), el dosel superior es caducifolio, relativamente abierto y no supera los 20 m de altura (Bullock & Solís-Magallanes 1990). El estrato arbustivo suele ser denso y espinoso; las lianas delgadas, comunes; las epífitas, escasas. En el extremo norte de distribución de los bosques neotropicales (Cuba, Española, Guatemala y México), y a lo largo de un gradiente de humedad crece un mosaico de especies compuesto por matorral xerofítico (chaparral), bosque de pino, bosque de encino-pino, bosque mesófilo de montaña y bosque (sub)tropical subcaducifolio (Puig & Bracho 1987). Los bosques siempreverdes y con doseles más altos se presentan a lo largo de los cursos de los ríos (Felfili 1995, 1997).

En contraste con los rodales monoespecíficos que se observan en las zonas pantanosas de agua dulce, los rodales puros que crecen en las tierras bajas subhúmedas tienen, por lo general, una causa edáfica, como podría ser la presencia de ceniza riolítica o arcilla montmorilonítica. En el noroeste de Costa Rica, especies como el calabazo (*Crescentia alata,* Bignoniaceae),

Erythrina fusca (Fabaceae), el palo verde (*Parkinsonia aculeata*, Caesalpiniaceae) y el encino (*Quercus oleoides*, Fagaceae) tienden a formar rodales casi puros (Holdridge *et al.* 1971). El *Quercus oleoides* es el único encino de tierras bajas que crece en la región neotropical y, aún así, presenta poblaciones muy aisladas entre Costa Rica y México (Montoya Maquín 1966). Otro ejemplo muy interesante lo constituyen los rodales puros de *Celaenodendron mexicanum* (Euphorbiaceae) que crecen cerca de Chamela, en México (Martijena & Bullock 1994). A pesar de que se sabe que todos estos rodales crecen en suelos muy particulares, no está claro cuáles son los factores que realmente favorecen la dominancia de tales especies de árboles (Mueller-Dombois 1990).

Montañas bajas

Para propósitos de este capítulo, se definen como montañas bajas aquellas que tienen entre 500 y 2 000 m de elevación, lo que, obviamente, es un límite arbitrario. La flora tropical de tierras bajas se encuentra bien representada por lo menos hasta los 1 500 de elevación (Gentry 1995). Por encima de esta altura, la riqueza de especies arbóreas disminuye en forma notoria (Hartshorn & Peralta 1988, Lieberman *et al.* 1996). La vegetación boscosa de las montañas de Mesoamérica es distinta a la de los Andes tropicales (Gentry 1995). Por ejemplo, las familias Pinaceae (*Pinus*) y Fagaceae (*Quercus*) son muy comunes en Centro América, mientras que en los Andes tropicales no hay pinos, y el género *Quercus* llega solo hasta Colombia. Además, en la parte norte de Mesoamérica crecen varios géneros arbóreos típicos de los bosques templados, entre ellos *Abies* (Pinaceae), *Alnus*, *Carpinus* (Betulaceae), *Cornus* (Cornaceae), *Nyssa* (Nyssaceae), *Ostrya* (Betulaceae), *Platanus* (Platanaceae) y *Ulmus* (Ulmaceae).

Bosques subhúmedos de montaña baja

Los bosques subhúmedos de montaña baja crecen en las faldas de sotavento y en los valles y mesetas que se encuentran protegidos de las lluvias orográficas; sin embargo, son pocos los bosques naturales de este tipo que han sobrevivido a la presencia humana. Estos bosques son relativamente abiertos y presentan un dosel bajo. Por lo general muestran una gran abundancia de árboles y arbustos espinosos, especialmente de la familia Mimosaceae (Miranda & Hernández 1963). En el norte de Centroamérica es común encontrar coníferas (Holdridge 1956, 1957a,b), sobre todo *Pinus maximinoi*, *P. oocarpa* y *P. tecunumanii* (Farjon & Styles 1997). En las Antillas Mayores, *Pinus cubensis* y *P. occidentalis* dominan, respectivamente, en las islas de Cuba y Española (Farjon & Styles 1997).

En la zona sur de Mesoamérica y en América del Sur, los bosques subhúmedos de montaña baja crecen en los valles protegidos y en las faldas occidentales de las montañas, pero alcanzan su mayor extensión en el escudo de Brasil y Bolivia. El famoso "cerrado", un bosque bajo y abierto que crece sobre suelos ácidos y ricos en aluminio, es típico del escudo de Brasil (Eiten 1972, Bicudo *et al.* 1996). En un suelo "típico", los bosques subhúmedos de montaña baja suelen ser altos (hasta 40 m), más o menos abiertos y con el dosel parcialmente caducifolio en el verano. Debido a su accesibilidad y clima agradable, muchos de estos bosques han sido convertidos en campos agrícolas y pastizales (Hartshorn *et al.* 1982, Heckadon 1983).

Bosques húmedos de montaña baja

Los bosques húmedos de montaña baja son bastante extensos en la región neotropical y, debido a la heterogeneidad fisiográfica, de suelos y de regímenes de precipitación, varían mucho en cuanto a su fisionomía y composición florística. En ocasiones se les encuentra rodeando "bolsones áridos" en los valles secos (Ricardi 1996). En el norte de Mesoamérica existe un verdadero mosaico de bosques de pino en las faldas superiores de las montañas y de bosques latifoliados en los valles. Los bosques de pino crecen en suelos poco fértiles y por lo general se observa el predominio de *Pinus oocarpa*. En la Sierra Madre Oriental de México, estos bosques, conocidos como bosques caducifolios (Miranda

& Hernández 1963), muestran una mezcla de géneros de la zona templada (mencionados antes) y del trópico, entre ellos, *Alchornea* (Euphorbiaceae), *Beilschmiedia* y *Phoebe* (Lauraceae) y *Brunellia* (Brunelliaceae; Pennington & Sarukhán 1968, Campos Villanueva & Villaseñor 1995). Allí, sobre suelos fértiles crece uno de los bosques montanos más impresionantes de la región neotropical, debido a la gran altura de árboles como *Ulmus mexicana* (> 50 m). En estos bosques abundan los árboles grandes, de las familias Lauraceae y Sapotaceae, los cuales ofrecen frutos muy atractivos para las aves (p.ej., quetzales, tucanes) y los mamíferos, respectivamente. También se encuentran especies de las familias Juglandaceae, Proteaceae y Podocarpaceae, la última de las cuales es una familia de coníferas originaria del hemisferio sur.

Bosques perhúmedos de montaña baja

Estos bosques predominan en la vertiente oriental de las cordilleras y serranías; es decir, reciben nubes cargadas de humedad. Cuando las cadenas montañosas tienen una orientación más o menos perpendicular a los vientos alisios se presentan los famosos bosques nublados o nubosos (Hamilton *et al.* 1995, Webster 1995), cosa que ocurre no solamente en la región caribeña, sino también en los Andes. Tal es es caso de las "yungas" y de las "ceja de selva" (Vogelmann 1973, Cruz & Erazo Peña 1977, Reyna Vásquez 1979, Dixmude 1994, Monedero & González 1994, Hietz & Hietz-Seifert 1995, Rzedowski 1996). Estos bosques pueden crecer también en el lado occidental de algunos volcanes y cordilleras, como ocurre en la cordillera de Talamanca, entre Costa Rica y Panamá (Kappelle 1996).

Los bosques perhúmedos de montaña baja tienen un dosel bien desarrollado –entre 30-45 m de alto–, con árboles emergentes que pueden alcanzar hasta 55 m de altura. Ejemplos de este tipo de árboles en Centroamérica son: *Quercus copeyensis*, *Q. costaricensis*, *Ulmus mexicana* y *Pinus pseudostrobus*. En la Sierra Negra de Honduras, Vogel (1954) encontró un individuo de esta última especie que medía 231 cm de d.a.p. y tenía una altura de 60 m. En este tipo de bosques, los árboles del dosel están cargados de epífitas (Ingram & Nadkarni 1993, Bohlman *et al.* 1995), los tallos y las ramas se encuentran cubiertos de musgos, y abundan las especies de arbustos y de árboles epifíticos o hemiepifíticos.

En las cordilleras tropicales, la pronunciada variación que, en función de la elevación, se observa en la estructura y en la fisonomía del bosque, así como en su composición florística ha sido objeto de estudio desde décadas atrás (Shreve 1914, Beard 1949). En Costa Rica, un estudio de la estructura y de la composición del bosque realizado a lo largo de un gradiente altitudinal de 2 500 m, entre la Estación Biológica La Selva (100 m de elevación) y el volcán Barva (2 600 m de elevación), demostró que el dosel alcanzaba su máxima altura a unos 300 m, y la mínima altura en la cima de la montaña (Lieberman *et al.* 1996). La diversidad florística alcanzó su punto máximo a los 300 m y disminuyó conforme aumentaba la elevación. Los árboles dicotiledóneos dominaron a lo largo del gradiente (78% de los tallos mostraba un d.a.p. > 10 cm); el resto estaba conformado por palmeras (15%), helechos arborescentes (5.2%), lianas (1.5%) y hemiepífitas (0.4%). En las tierras bajas se observaron pocos helechos arborescentes, pero estos fueron mucho más comunes por encima de los 750 m de elevación. Las lianas abundaron en la bajura, pero estuvieron ausentes más allá de los 1 000 m de elevación.

La gran cantidad de musgos y epífitas de color pardo-verduzco le da un toque llamativo a los bosques perhúmedos de montaña baja, sobre todo cuando se les ve desde el aire. Igualmente notorios son los arbustos epífitos de la familia Ericaceae (*Cavendishia*, *Gaultheria*, *Gonocalyx*, *Macleania*, *Psammisia* y *Satyria*). La abundancia de epífitas hace que el peso de las copas de los árboles aumente mucho; por eso, la ruptura de ramas es un fenómeno común y produce, además, frecuentes aperturas en el dosel (Lawton & Dryer 1980). Algunas especies de árboles tienen raíces que crecen en sus ramas y de esa forma aprovechan la riqueza de nutrientes presente en la materia orgánica proveniente de las epífitas (Nadkarni 1984, Lesica & Antibus 1991).

Montañas altas

Usamos como límite inferior para "montañas altas" los 2 000 m de elevación, porque en los valles protegidos (como el de Dota, en Costa Rica) y en los valles interandinos de Colombia, la flora de bosque tropical de elevaciones bajas y medias puede alcanzar esa altura. Las montañas altas son de clima templado y presentan temperaturas nocturnas bastante frías. La combinación de temperatura baja y humedad alta determina la presencia de un bosque húmedo o uno perhúmedo.

Bosques húmedos y perhúmedos de montaña alta

Normalmente, el dosel de los bosques de montaña alta se encuentra dominado por géneros holárticos (*Pinus*, *Quercus* y Lauraceae), mientras que el sotobosque contiene una mezcla de elementos holárticos y neotropicales (Luna-Vega *et al.* 1989, Quintana-Ascencio & González-Espinosa 1993). Las montañas altas de Guatemala son el centro de diversidad, a nivel neotropical, de las coníferas: *Abies*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Taxodium* y *Taxus* (Holdridge 1957a,b; 1975b; Veblen 1976) y solo el género *Podocarpus*, que se observa en los bosques andinos, es originario del sur. En el hemisferio occidental, el género *Pinus* presenta 47 especies, de las cuales 23 son de Mesoamérica (Farjon & Styles 1997). En el norte de Centroamérica, donde los suelos son poco fértiles, se observa claramente el dominio de las coníferas, entre ellas *Cupressus lusitanica*, *Juniperus standleyi*, *Pinus ayacahuite* y *P. hartwegii*, en los bosques húmedos de montaña alta (Holdridge 1956, Veblen 1976). Por lo general estos bosques son abiertos y se encuentran muy expuestos al pastoreo y a los incendios. Los bosques perhúmedos de montaña alta también presentan coníferas como *Abies guatemalensis*, *A. religiosa*, *Pinus hartwegii*, *P. pseudostrobus* y *Podocarpus oleifolius* mezcladas con *Quercus* spp. (Holdridge 1956, Veblen 1976, Velásquez 1994). Las montañas altas del norte de Centroamérica tienen una gran riqueza de robles (*Quercus*), los cuales son un componente florístico importante hasta los Andes colombianos (Kappelle 1996). En la cordillera de Talamanca –entre Costa Rica y Panamá–, las especies de árboles muestran, en general, una mayor afinidad florística con Colombia que con México (Kappelle *et al.* 1992).

Bosques subhúmedos de montaña alta

Aunque probablemente existieron bosques subhúmedos de montaña alta en los Andes tropicales, casi toda la vegetación natural de esta región desapareció hace siglos. Los únicos remanentes son, tal vez, algunos pequeños rodales de *Polylepis* (Rosaceae), árboles que crecen en la cordillera de los Andes a elevaciones de hasta 4 000 m (Kessler 1995, Romoleroux 1995). No hay duda de que estos son los bosques que crecen a mayor elevación en el mundo. Los árboles de *Polylepis* son de porte pequeño y tronco retorcido y presentan una alta mortalidad de ramas y tallos, sobre todo cerca de la orilla del rodal. Actualmente, estos rodales subsisten en las faldas rocosas, donde encuentran una protección natural contra los incendios, y donde la temperatura del suelo es, probablemente, más alta que en un sitio expuesto.

Páramo

Aunque no se puede decir que este tipo de vegetación sea estrictamente bosque, el páramo es tan exclusivo de la montaña alta neotropical que merece algunos comentarios. El páramo crece por encima del límite superior que alcanzan los bosques en las regiones húmedas y se le encuentra desde el centro del Ecuador hasta la cordillera de Talamanca (Costa Rica) (Vuilleumier & Monasterio 1986, Balslev & Luteyn 1992). Florísticamente está conformado por densos grupos de arbustos, como *Chusquea subtesselata* (Poaceae), *Hypericum* spp. (Hypericaceae) y *Vaccinium* spp. (Ericaceae) y por aisladas apariciones de árboles emergentes, como *Clusia* (Clusiaceae). Al comparar la flora de los páramos de Guatemala y Costa Rica, Islebe y Kappelle (1994) notaron que la primera tiene más afinidad florística con el norte, mientras que en la segunda predominan los elementos neotropicales.

Lo más llamativo del páramo andino es la abundancia de "rosetas gigantes" del género *Espeletia* (Compositae), las cuales pueden formar rodales muy densos y crecer a elevaciones superiores a los 4 000 m. La mayoría de las especies de *Espeletia* no tienen ramas y pueden alcanzar hasta 3 m de altura. La copa está conformada por una roseta de hojas muy peludas y agrupadas, la cual sirve para proteger a la única yema de crecimiento terminal contra las bajas temperaturas (Rundel *et al.* 1994). Algunas de las especies son colonizadoras agresivas y bajan desde el páramo hasta aquellas zonas en donde el bosque ha sido talado o quemado.

Algunos temas para investigaciones futuras

A pesar de la abundancia y extensión de los bosques neotropicales, es imprescindible protegerlos, cuidar su biodiversidad y los servicios ecológicos que prestan. Casi todos los países del neotrópico han desarrollado sistemas nacionales de áreas protegidas, tales como parques nacionales y reservas afines; sin embargo, existe una gran presión por explotar los recursos naturales, tanto renovables como no renovables, contenidos en esas áreas. La carencia de fondos para proteger y administrar los parques y reservas es prácticamente una constante en todos los países. Las amenazas que se ciernen sobre las áreas protegidas aumentan día con día y es preciso buscarles respuestas, tanto en el ámbito local, como en el nacional e internacional.

No hay duda de que los bosques que no están protegidos van a sucumbir ante el avance del "desarrollo". Su única esperanza es encontrar alguna forma de utilizarlos sin destruirlos; pero ese reto demanda investigación, y no investigación al estilo tradicional, es decir, la que lleva a cabo un científico que trabaja por años intentando resolver preguntas aisladas. Es imprescindible llevar a cabo investigación de tipo interdisciplinario sobre la mejor forma de utilizar y manejar los bosques neotropicales. Los equipos científicos multidisciplinarios deben estar conformados cuando menos por economistas, sociólogos y ecólogos.

Los inventarios que se han realizado en los bosques neotropicales hasta el momento no son adecuados: han tendido a centrarse en unos cuantos sitios específicos y han carecido de la apropiada cobertura de áreas geográficas (ver capítulo 4). Evidentemente, si no conocemos lo que tenemos, no podremos ni protegerlo ni manejarlo en forma adecuada. Es necesario, entonces, realizar un inventario completo de los bosques neotropicales y cubrir desde el nivel regional hasta el nivel local. Obviamente, los esfuerzos que se lleven a cabo en sitios específicos pueden y deben ser más intensivos. Un inventario intensivo, en un sitio determinado y a largo plazo, no solo aporta información valiosa para ese sitio, sino que contribuye a nutrir los esfuerzos que se realizan a escala nacional y regional.

Otra recomendación importante que surge de este capítulo es la clara necesidad de contar con una clasificación moderna y detallada de los bosques neotropicales. Muchas de los sistemas de clasificación global o regional (p.ej., Olson & Dinerstein 1998) no tienen utilidad a nivel local. Por su parte, otros sistemas de clasificación, muy propios de una determinada nación, resultan dificiles de utilizar cuando se quieren hacer comparaciones a nivel regional. En vista de la gran resistencia que han debido enfrentar los intentos por diseñar un sistema comprensivo para clasificar la vegetación, un paso relevante hacia esa meta sería una compilación de descripciones básicas (con fotografías) de los principales tipos de bosque neotropical y la inclusión de sus nombres (y códigos) en cada uno de los sistemas de clasificación existentes.

Literatura citada

Andrade, J. L. & P.S. Nobel. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. Biotropica **29**: 261-270.

Baker, H., K. Bawa, G. Frankie, & P. Opler. 1983. Reproductive biology of plants in tropical rain forests. Pp. 183-215 *en* F. Golley, editor. Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function. Ecosystems of the World 14A, Elsevier, The Netherlands.

Balslev, H. & J. Luteyn. 1992. Páramo: An Andean Ecosystem Under Human Influence. Academic Press, UK.

Balslev, H., J. Luteyn, B. Ollgaard, & L. Holm-Nielsen. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. Opera Botanica **92**: 37-57.

Bawa, K. S. 1990 Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of Ecology and Systematics **21**: 399-422.

Beard, J. S. 1944. Climax vegetation in tropical America. Ecology **25**: 127-158.

Beard, J. S. 1949. The Natural Vegetation of the Windward and Leeward Islands. Oxford Forestry Memoirs no. 21, UK.

Bicudo, L., O. Cesar, & R. Monteiro. 1996. Floristica comparativa de uma area de cerrado no municipio de Botucatu, SP (Brasil). Arquivos de Biologia e Tecnologia **39**: 685-691.

Bohlman, S., T. Matelson, & N. Nadkarni. 1995. Moisture and temperature patterns of canopy humus and forest floor soil of a montane cloud forest, Costa Rica. Biotropica **27**: 13-19.

Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology **75**: 1437-1449.

Boucher, D. & M. Mallona. 1997. Recovery of the rain forest tree *Vochysia ferruginea* over 5 years following Hurricane Joan in Nicaragua: A preliminary population projection matrix. Forest Ecology and Management **91**: 195-204.

Brown, A. 1995. Fitogeografía y conservación de las selva de montaña del noroeste de Argentina. Pp. 663-672 *en* S. Churchill, H. Balselv, E. Forero, & J. Luteyn, editores. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, USA.

Budowski, G. 1966. Los bosques de los trópicos húmedos de América. Turrialba **16**: 278-285.

Bullock S. H. & J. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees in a tropical deciduous forest in México. Biotropica **22**: 22-35.

Bullock, S. H., H.A. Mooney, & E. Medina, editores. 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK.

Campos-Villanueva, A. & J. Villaseñor. 1995. Estudio florístico de la porción central del Municipio de San Jeronimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). Boletín de la Sociedad Botánica de México **56**: 95-120.

Cañadas Cruz, L. 1983. El Mapa Bioclimático y Ecológico del Ecuador. Banco Central, Quito, Ecuador.

Chapman, V. J. 1975. Mangrove biogeography. Pp. 3-22 *en* G. Walsh, S. Snedaker, & H. Teas, editores. Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. University of Florida Institute of Food and Agricultural Sciences, Gainesville, USA.

Churchill, S., H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. 1995. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, USA.

Cintrón, G., A. E. Lugo, D. Pool, & G. Morris. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. Biotropica **10**: 110-121.

Clark, D. A., D. B. Clark, M. Sandoval, & M. V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. Ecology **76**: 2581-2594.

Clark, D. B. 1998. Deciphering landscape mosaics of neotropical trees: GIS and systematic sampling provide new views of tropical rainforest diversity. Annals of the Missouri Botanical Garden **85**: 18-33.

Clark, D. B., D.A. Clark, & J. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. Journal of Ecology **86**: 101-112.

Clinebell, R., O. Phillips, A. Gentry, N. Stark, & H. Zuuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. Biodiversity and Conservation **4**: 56-90.

Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. Ecological Monographs **65**: 419-439.

Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1996a. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. Journal of Vegetation Science **7**: 405-416.

Condit, R., S. P. Hubbell, J. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster, & P.Ashton. 1996b. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. Journal of Ecology **84**: 549-562.

Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, USA.

Cruz, G. & M. Erazo Peña. 1977. Análisis de la vegetación del bosque nebuloso "La Tigra" (Reserva Forestal San Juancito). Ceiba **21**: 19-60.

Davis, T. & P. Richards. 1933-34. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest, Parts I and II. Journal of Ecology **21**: 350-384 y **22**: 106-155.

De la Cruz, J. 1976. Mapa de Zonas de Vida de Guatemala. INAFOR, Ciudad de Guatemala, Guatemala.

Deevey, E., D. Rice, P. Rice, H. Vaughan, M. Brenner, & M. Flannery. 1979. Mayan urbanism: Impact on a tropical karst environment. Science **206**: 298-306.

Dickinson, R. 1989. Implications of tropical deforestation for climate: A comparison of model and observational descriptions on surface energy and hydrological

balance. Philosophical Transactions of the Royal Society of London **B 324**: 423-431.

Diego-Peez, N., R. Maria Fonseca, L. Lozada-Pérez, & F. Lorea-Hernández. 1993. Vegetación de las lagunas costeras y zonas inundables del Estado de Guerrero, México. Brenesia **39/40**: 7-28.

Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: Contracción de la vegetación y solución de una controversia. Interciencia **16**: 240-247.

Dixmude, A. de. 1994. Un patrimoine naturel assez peu connu: la forêt de brouillards, ou forêt subtropicales de montagne. Tropicultura **12**: 68-74.

Duivenvoorden, J. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá, Colombia, NW Amazonia. Vegetatio **120**: 91-113.

Duivenvoorden, J. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. Biotropica **28**: 142-158.

Duivenvoorden, J. & J. Lips. 1995. A Land-Ecological Study of Soils, Vegetation, and Plant Diversity in Colombian Amazonia. Tropenbos Series 12, Wageningen, Holanda.

Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. Botanical Review **38**: 201-241.

Espinal, L. & E. Montenegro. 1963. Formaciones Vegetales de Colombia: Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi," Bogotá, Colombia.

Ewel, J. J. & J. Whitmore. 1973. The Ecological Life Zones of Puerto Rico and the U.S. Virgin Islands. USDA Forest Service. Research Paper ITF-18.

Ewel, J. J., A. Madriz, & J. Tosi, Jr. 1976. Zonas de Vida de Venezuela: Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico. MAC, Caracas, Venezuela.

Farjon, A. & B. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica Monograph 75, New York Botanical Garden, USA.

Felfili, J. 1995. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. Vegetatio **117**: 1-15

Felfili, J. 1997. Dynamics of the natural regeneration in the Gama gallery forest in central Brazil. Forest Ecology and Management **91**: 235-245.

Foster, R. B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-212 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Gentry, A. H. 1988. Tree species richness of upper Amazon forest. Proceedings of the National Academy of Sciences **85**: 156-159.

Gentry, A. H. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and upper and central Amazonia. Pp. 141-157 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.

Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103-126 *en* S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, USA.

Gentry, A. H. & C. Dodson. 1987a. Contributions of non-trees to species richness of a tropical rain forest. Biotropica **19**: 149-156.

Gentry, A. H. & Dodson, C. 1987b. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Annals of the Missouri Botanical Garden **74**: 205-233.

Gill A. & B. Tomlinson. 1977. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). The adult root system. Biotropica **9**: 145-155.

González, V. 1987. Los Morichales de los Llanos Orientales. Ediciones Corpoven, Caracas, Venezuela.

González, L., M. Ramírez, & R. Peralta. 1983. Estudio Ecológico y Dendrológico: Zonas de Vida y Vegetación. ACDI-COHDEFOR, Tegucigalpa, Honduras.

Gullison, R., S. Panfil, J. Strouse, & S. P. Hubbell. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes forest, Beni, Bolivia. Botanical Journal of the Linnean Society **122**: 9-34.

Gunn, C. & J. Dennis. 1976. World guide to tropical drift seeds and fruits. Quadrangle, USA.

Hamilton, L., J. Juvik, & F. Scatena. editores. 1995. Tropical Montane Cloud Forests. Ecological Studies **110**. Springer-Verlag, USA.

Harms, K. & J. Dalling. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. Journal of Tropical Ecology **13**: 617-621.

Hartshorn, G. S. 1977. Criterios para la Clasificación de Bosques y la Determinación del Uso Potencial de Tierras en Paraguay. FAO, Informe Técnico no. 8, Asunción, Paraguay.

Hartshorn G. S. 1991. Plantas. Pp. 119-160 *en* D. H. Janzen, editor. Historia Natural de Costa Rica. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Hartshorn, G. S. 1992. Possible effects of global warming on the biological diversity of tropical forests. Pp. 137-146 *en* R. Peters & T. Lovejoy, editores. Global Warming and Biological Diversity. Yale University Press, USA.

Hartshorn, G. S. 1998. Tropical and subtropical vegetation of Meso-America. Pp. 366-390 *en* M. G. Barbour & W.

D. Billings, editores. North American Terrestrial Vegetation. Cambridge University Press, USA.

Hartshorn, G. S. & R. Peralta. 1988. Preliminary description of primary forests along the La Selva - Volcán Barva altitudinal transect, Costa Rica. Pp. 281-295 *en* F. Almeda & C. Pringle, editores. Tropical Rainforests: Diversity and Conservation. California Academy of Sciences, USA.

Hartshorn, G. S., L. Hartshorn, A. Atmetlla, L. Gómez, A. Mata, L. Mata, R. Morales, R. Ocampo, D. Pool, C. Quesada, C. Solera, R. Solórzano, G. Stiles, J. Tosi, Jr., A. Umaña, C. Villalobos, & R. Wells. 1982. Perfil Ambiental de Costa Rica: Estudio de Campo. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.

Hartshorn, G. S., L. Nicolait, L. Hartshorn, G. Bevier, R. Brightman, J. Cal, A. Cawitch, W. Davidson, R. DuBois, C. Dyer, J. Gibson, W. Hawley, J. Leonard, R. Nicolait, D. Weyer, H. White, & C. Wright. 1984. Belize Country Environmental Profile: A Field Study. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.

Heckadon Moreno, S. 1983. Cuando se acaban los montes: los campesinos santeños y la colonización de Tonosí. Smithsonian Tropical Research Institute y Universidad de Panamá, Panamá.

Henderson, A., S. Churchill, & J. Luteyn. 1991. Neotropical plant diversity. Nature **351**: 21-22.

Hietz, P. & U. Hietz-Seifert. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, México. Journal of Vegetation Science **6**: 719-728.

Hodell, D., J. Curtis, & M. Brenner. 1995. Possible role of climate in the collapse of the Classic Maya civilization. Nature **375**: 391-394.

Holdridge, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. Science **105**: 367-368.

Holdridge, L. R. 1956. Middle America. Pp.183-200 *en* S. Haden-Guest, J. Wright, & E. Teclaff, editores. A World Geography of Forest Resources. Ronald Press, USA.

Holdridge, L. R. 1957a. The vegetation of mainland Middle America. Proceedings of the Eighth Pacific Science Congress **IV**: 148-161.

Holdridge, L. R. 1957b. Pine and other conifers. Pp. 332-338 *en* Tropical Silviculture. FAO, Roma, Italia.

Holdridge, L. R. 1969. Estudio ecológico de los bosques de la región oriental del Paraguay. FAO, Asunción, Paraguay.

Holdridge, L. R. 1972a. Ecological differences between the tropical and subtropical regions. Memorias del Simposio del Primer Congreso Latinoamericano y Quinto de México de Botánica, Sociedad Botánica de México.

Holdridge, L. R. 1972b. Life Zones in Haiti. OEA, Washington D.C., USA.

Holdridge, L. R. 1975a. Zonas de Vida de El Salvador. PNUD/FAO/ELS/73/004, no. 6, San Salvador, El Salvador.

Holdridge, L. R. 1975b. Las Coníferas de Guatemala. PNUD/FAO/FO:DP/GUA/72/006, no. 1, Ciudad de Guatemala, Guatemala.

Holdridge, L. R. 1982. Ecología Basada en Zonas de Vida. IICA, San José, Costa Rica.

Holdridge, L. R. & G. Budowski. 1956. Report of an ecological survey of the Republic of Panama. Caribbean Forester **17**: 92-110.

Holdridge, L. R., W. Grenke, W. Hatheway, T. Liang, & J. Tosi, Jr. 1971. Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study. Pergamon Press, USA.

Hueck, K. & P. Seibert. 1972. Mapa de la Vegetación de América del Sur. Gustav Fischer Verlag, Alemania.

Ingram, S. & N. Nadkarni. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. Biotropica **25**: 370-383.

Islebe, G. & M. Kappelle. 1994. A phytogeographical comparison between subalpine forests of Guatemala and Costa Rica. Feddes Repertorium **105**: 73-87.

Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution **21**: 620-637.

Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science **171**: 203-205.

Janzen, D. H. 1978. Description of a *Pterocarpus officinalis* (Leguminosae) monoculture in Corcovado National Park, Costa Rica. Brenesia **14-15**: 305-309.

Janzen, D. H. 1991. *Mora megistosperma* (Leguminosae, Alcornoque, Mora). Pp. 283-284 *en* D. H. Janzen, editor. Historia Natural de Costa Rica. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Johnston, M. & M. Gillman. 1995. Tree population studies in low-diversity forests, Guyana. Floristic composition and stand structure. Biodiversity and Conservation **4**: 339-362.

Kahn, F. & K. Mejía. 1990. Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazon. Forest Ecology and Management **33**: 169-179.

Kalliola, R., M. Puhakka & W. Danjoy, editores. 1993. Amazonia peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino. ONERN, Lima, Perú.

Kappelle, M., A. Cleef, & A. Chaverri. 1992. Phytogeography of Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. Journal of Biogeography **19**: 299-315.

Kappelle, M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica.

Kessler, M. 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forests in Bolivia. Pp. 281-294 *en* S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, USA.

Klinge, H., J. Adis, & M. Worbes. 1995. The vegetation of a seasonal varzea forest in the lower Solimoes river, Brazilian Amazonia. Acta Amazonica **25**: 201-220.

Kuchler, A. & J. Montoya-Maquín. 1971. The UNESCO classification of vegetation: some tests in the tropics. Turrialba **21**: 98-109.

Lamb, F. 1966. Mahogany of Tropical America: its ecology and management. University of Michigan Press, USA.

Lambert, J. & T. Arnason. 1978. Distribution of vegetation on Maya ruins and its relationship to ancient land-use at Lamanai, Belize. Turrialba **28**: 33-41.

Lawton, R. O. & V. Dryer. 1980. The vegetation of the Monteverde Cloud Forest Reserve. Brenesia **18**: 101-116.

Leigh, E.G., Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. 1990. Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.

Lieberman, M., D. Lieberman, G. S. Hartshorn, & R. Peralta. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical vegetation. Journal of Ecology **73**: 505-516.

Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, & G. S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. Journal of Ecology **84**: 137-152.

Lesica, P. & R. Antibus. 1991. Canopy soils and epiphyte richness. National Geographic Research and Exploration **7**: 156-165.

Lot-Helgueras, A., C. Vásques-Yanes, & L. Menéndez. 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf of Mexico. Pp. 52-61 *en* G. Walsh, S. Snedaker, & H. Teas, editores. Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves, University of Florida Institute of Food and Agricultural Sciences, USA.

Lugo, A. E. 1980. Mangrove ecosystems: successional or steady state? Biotropica **12**: 65-72.

Lugo, A. E. & S. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. Annual Review of Ecology and Systematics **5**: 39-64.

Luna-Vega, I., L. Almeida-Leñero, & J. Llorente-Bousquets. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica **59**: 63-87.

Lundell, C. 1933. The agriculture of the Maya. Southwest Review **19**: 65-77.

Martijena, N. & S. Bullock. 1994. Monospecific dominance of a tropical deciduous forest in México. Journal of Biogeography **21**: 63-74.

Mayo Meléndez, E. 1965. Algunas características ecológicas de los bosques inundables de Darién, Panamá, con miras a su posible utilización. Turrialba **15**: 336-347.

McHargue, L. & G. S. Hartshorn. 1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. Turrialba **33**: 399-404.

Mertes, L., D. Daniel, J. Melack, B. Nelson, L. Martinelli, & B. Forsberg. 1996. Spatial patterns of hydrology, geomorphology, and vegetation on the floodplain of the Amazon River in Brazil from a remote sensing perspective. Geomorphology **13**: 215-232.

Miranda, F. & X. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín Sociedad Botánica de México **28**: 29-179.

Monedero, C. & V. González. 1994. Analisis cuantitativo de la estructura arborea en una selva nublada tropical del ramal interior de la Cordillera de La Costa (Loma de Hierro, Venezuela). I: Características estructurales generales de la comunidad. Acta Biológica Venezuélica **15**: 51-62.

Montoya Maquín, J. 1966. Notas fitogeográficas sobre el *Quercus oleoides* Cham. Schlect. Turrialba **16**: 57-66.

Moraes R., M. 1996. Diversity and distribution of palms in Bolivia. Principes **40**: 75-85.

Mueller-Dombois, D. 1990. Monodominant rain forests. Trends in Ecology and Evolution **5**: 372.

Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley, USA.

Murphy, P. G. & A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9-34 *en* S. H.. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina, editores. Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press, USA.

Murphy, P. G., A. E. Lugo, P. G. Murphy, & D. Nepstad. 1995. The dry forests of Puerto Rico's south coast. Pp. 178-209 *en* A. E. Lugo & C. Lowe, editores. Tropical Forests: Management and Ecology. Springer-Verlag, USA.

Myers, R. 1984. Growth form, growth characteristics, and phenology of *Raphia taedigera* in Costa Rican palm swamps. Principes **28**: 64-72.

Nadkarni, N. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. Biotropica **16**: 249-256.

OEA. 1967. Reconocimiento y evaluación de los recursos naturales de la República Dominicana: estudio para su desarrollo y planificación. OEA, Washington D. C., USA.

Oliveira-Filho, A., N. Curi, E. Vilela, & D. Carvalho. 1997. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. Flora (Jena) **192**: 47-64.

Olson, D. & E. Dinerstein. 1998. The global 200: A representation approach to conserving the Earth's most

biologically valuable ecoregions. Conservation Biology **12**: 502-515.

ONERN. 1976. Inventario, Evaluación e Integración de los Recursos Naturales de la Zona Iquitos, Nauta, Requeña y Colonia Angamos. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales, Lima, Peru.

Pennington, T. & J. Sarukhán. 1968. Arboles Tropicales de México. INIF, México.

Peres, C. & C. Baider. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. Journal of Tropical Ecology **13**: 595-616.

Perry, D. 1978. Factors influencing arboreal epiphytic phytosociology in Central America. Biotropica **10**: 235-237.

Phillips, O., P. Hall, A. Gentry, S. Sawyer, & R. Vásquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. Proceedings of the National Academy of Sciences **91**: 2805-2809.

Pires, J. & G. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. Pp. 109-145 *en* G. Prance & T. Lovejoy, editores. Amazonia. Pergamon Press, UK.

Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman, & P. Nuñez V. 1999. Tree species distributions in an upper amazonian forest. Ecology **80**: 2651-2661.

Pool, D., S. Snedaker, & A. E. Lugo. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. Biotropica **9**: 195-212.

Post, W., J. Pastor, P. Zinke, & A. Stangenberger. 1985. Global patterns of soil nitrogen storage. Nature **317**: 613-618.

Prance, G. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. Brittonia **31**: 26-38.

Prance, G. 1989. American tropical forests. Pp. 99-132 *en* H. Lieth & M. Werger, editores. Tropical Rain Forest Ecosystems. Ecosystems of the World 14B, Elsevier Science Publishers, Amsterdam, Holanda.

Puig, H. & R, Bracho. 1987. El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología, México, D.F., México.

Putz, F.E. & H. A. Mooney. 1991. The Biology of Vines. Cambridge University Press, USA.

Quintana-Ascencio, P. & M. González-Espinosa. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino, los Altos de Chiapas, México. Acta Botánica de México **21**: 43-57.

Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. Biotropica **10**: 47-57.

Raven, P. & D. Axelrod. 1975. History of the flora and fauna of Latin America. American Scientist **63**: 420-429.

Reich, P. & R. Borchert. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). Ecology **63**: 294-299.

Reyna Vásquez, M. 1979. Vegetación arbórea del bosque nebuloso de Montecristo. Tesis, Universidad de El Salvador, San Salvador.

Ricardi, M. 1996. Algunas consideraciones sobre la flora xerofítica de la región de Lagunillas, Mérida, Venezuela. Plantula **1**: 167-170.

Richards, P. W. 1996. The Tropical Rainforest. Cambridge University Press, USA.

Rodan, B., A. Newton, & A. Verissimo. 1992. Mahogany conservation: status and policy initiatives. Environmental Conservation **19**: 331-342.

Romoleroux, K. 1995. Rosaceae in the high Andes of Ecuador. Pp. 407-413 *en* S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, editores. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, USA.

Rundel, P.W., A. P. Smith, & F. C. Meinzer. 1994. Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function. Cambridge University Press, USA.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México.

Rzedowski, J. 1996. Analisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. Acta Botánica Mexicana **35**: 25-44.

Salati, E. & P. Vose. 1984. Amazon basin: a system in equilibrium. Science **225**: 129-138.

Salo, J., R. Kalliola, I. Hakkinen, Y. Makinen, P. Niemela, M. Puhakka, & P.D. Coley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forests. Nature **322**: 254-258.

Sawyer, J. & A. Lindsay. 1964. The Holdridge bioclimatic formations of the eastern and central United States. Indiana Academy of Science Proceedings **73**: 105-112.

Scholander, P., L. Van Dam, & S. Scholander. 1955. Gas exchange in the roots of mangroves. American Journal of Botany **42**: 92-98.

Shimwell, D. 1971. The description and classification of vegetation. University of Washington Press, USA.

Shreve, F. 1914. A montane rain-forest: a contribution to the physiological plant geography of Jamaica. Carnegie Institution, no. 199, Washington D.C., USA.

Snook, L. 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King): Grounds for listing a major tropical timber species in CITES. Botanical Journal of the Linnean Society **122**: 35-46.

Standley, P. 1937. Flora of Costa Rica. Field Museum of Natural History, Chicago, USA.

Steege, H. ter. 1993. Patterns in Tropical Rain Forest in Guyana. Tropenbos Series 3, Wageningen, Holanda.

Steege, H. ter, V. Jetten, A. Polak, & M. Werger. 1993. Tropical rain forest types and soil factors in a watershed area in Guyana. Journal of Vegetation Science **4**: 705-716.

Stevenson, D. 1928. Types of forest growth in British Honduras. Tropical Woods **14**: 20-25.

Tosi, J., Jr. 1969. Mapa Ecológico de Costa Rica. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.

Tosi, J., Jr. 1971. Zonas de Vida: una base ecológica para investigaciones silvícolas e inventarización forestal en la República de Panamá. FAO/FO:SF/PAN/6, no. 2, Panamá.

Tosi, J., Jr. 1983. Provisional Life Zone Map of Brazil. Institute of Tropical Forestry. Río Piedras, Puerto Rico.

Tosi, J., Jr. & G. S. Hartshorn. 1978. Mapa Ecológico de El Salvador. MAG, San Salvador, El Salvador.

Tosi, J., Jr., O. Unzueta, L. R. Holdridge, & A. González. 1975. Mapa Ecológico de Bolivia. MACA, La Paz, Bolivia.

Turner, B., II. & P. Harrison. 1983. Pulltrouser Swamp: Ancient Maya Habitat, Agriculture, and Settlement in Northern Belize. University of Texas Press, USA.

Udvardy, M. 1975. A Classification of the Biogeographical Provinces of the World. UICN Ocassional Paper No. 18. Morges, Suiza.

Uhl, C. & P. G. Murphy. 1981. Composition, structure, and regeneration of a tierra firme forest in the Amazon Basin of Venezuela. Tropical Ecology **22**: 219-237.

Unzueta Q. O. 1975. Memoria Explicativa: Mapa Ecológico de Bolivia. MACA, La Paz, Bolivia.

Valencia, R., H. Balslev, & G. Paz y Miño. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. Biodiversity and Conservation **3**: 21-28.

Vandermeer, J., D. Boucher, I. Perfecto, & I. Cerda. 1996. A theory of disturbance and species diversity: evidence from Nicaragua after Hurricane Joan. Biotropica **28**: 600-613.

Veblen, T. 1976. The urgent need for forest conservation in highland Guatemala. Biological Conservation **9**: 141-154.

Velásquez, A. 1994. Multivariate analysis of the vegetation of the volcanoes Tláloc and Pelado, México. Journal of Vegetation Science **5**: 263-270.

Vogel, F. 1954. Los bosques de Honduras. Ceiba **4**: 85-121.

Vogelmann, H. 1973. Fog precipitation in the cloud forests of eastern Mexico. BioScience **23**: 96-100.

Vuilleumier, F. & M. Monasterio. 1986. High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, USA.

Walter H. 1971. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation. Oliver & Boyd, Escocia.

Webster, P. 1987. The elementary monsoon. Pp. 3-32 *en* J. Fein & P. Stephens, editores. Monsoons. John Wiley & Sons, USA.

Webster, G. 1995. The panorama of neotropical cloud forests. Pp. 53-77 *en* S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn, editores. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, USA.

Witsberger, D., D. Current, & E. Archer. 1982. Arboles del Parque Deininger. Ministerio de Educación, San Salvador, El Salvador.

Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. Pp. 223-265 *en* W. Junk, editor. The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system. Ecological Studies **126**. Springer-Verlag, USA.

Worbes, M., H. Klinge, J. Revilla, & C. Martius. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in central Amazonia. Journal of Vegetation Science **3**: 552-564.

WRI 1994. World Resources 1994-95: A Guide to the Global Environment. Oxford University Press, USA.

4

Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura

Paul E. Berry

Introducción

A pesar de que desde hace décadas se han venido delimitando los principales tipos de bosque neotropical (como se detalla en el capítulo 3), el conocimiento que se tiene sobre la *composición florística* de la región sigue siendo extremadamente pobre. A su vez, esta deficiencia limita la posibilidad de hacer generalizaciones acerca de los patrones de diversidad de los bosques de bajura, ya sea con propósitos científicos o de conservación. Nelson *et al.* (1990), por ejemplo, señalan que la gran mayoría de las colecciones botánicas de la Amazonia brasileña provienen de unos pocos lugares y que hay centenares de cuadrículas de un grado de latitud-longitud (cada cuadrícula mide aproximadamente 12 500 km^2 cerca del ecuador) en donde no se ha realizado *ninguna* colecta y que probablemente nunca han sido visitadas por los botánicos. Luego de revisar las monografías taxonómicas más recientes sobre 15 géneros de especies de árboles neotropicales (distribuidas en ocho familias), Madriñán (1996) encontró que el conocimiento que se tenía de 39% de las 317 especies analizadas provenía de un solo individuo, el 16% de dos individuos, y menos del 5% de más de diez individuos. Al ver, no solo el reducido número de colectas, sino la intensidad con que se ha colectado en unas pocas localidades, Donoghue y Alverson (2000) señalaron que "simplemente carecemos de datos suficientes como para sacar conclusiones razonables acerca de la distribución geográficas de las especies". Esta situación, sin embargo, no ha impedido que muchos investigadores hayan tratado de identificar, por mucho tiempo, los patrones de distribución geográfica de las plantas neotropicales y de especular sobre sus orígenes, como se discutirá más adelante. Por ejemplo, Oliveira y Daly (1999) llegaron a la conclusión de que el área que rodea a Manaos (Brasil) presenta uno de los

niveles más altos de diversidad de especies arbóreas y de endemismo del neotrópico, condición que atribuyen al hecho de que Manaos se encuentra, supuestamente, en el límite de distribución de muchas especies y a que constituye el "punto de encuentro" de diferentes regiones fitogeográficas. Cabe preguntarse, sin embargo, hasta qué punto no estarán sesgados sus resultados, pues Manaos es, también, una de las áreas donde más colectas se han realizado en toda la cuenca amazónica (cf. Nelson *et al.* 1990; Fig. 4.1).

Pero, ¿es realmente tan pobre la base de datos florísticos de que disponemos que no podemos juzgar a cabalidad los patrones de diversidad de los bosques neotropicales? Todo parece indicar que la respuesta es afirmativa (ver Phillips & Raven 1996, Prance *et al*. 2000). En los últimos 25 años, por ejemplo, se han descubierto, en el norte de Suramérica, dos géneros nuevos de



FIGURA 4.1 Mapa de la zona neotropical que muestra los principales sitios mencionados en el capítulo. Un "hotspot" es un área con una gran concentración de especies endémicas, la cual, a su vez, presenta un alto riesgo de amenaza por causas antropogénicas (por ejemplo, presión por deforestar).

Dipterocarpaceae, una familia que se creía que existía solo en África y en Asia (Maguire & Ashton 1977, Londoño *et al.* 1995) y una especie de *Trigonobalanus*, un género de la familia Fagaceae descrito originalmente para Malasia en 1962 (Lozano *et al.* 1979). Por otra parte, no hace mucho, al realizar un muestreo de parcelas a lo largo del camino que conduce de Yavita a Pimichín, en el sur de Venezuela, se encontró que *Erisma japura* Spruce, una especie de árbol emergente de la familia Vochysiaceae, era la especie dominante (en área basal) (Berry & Aymard 1997, Aymard *et al.* 1998). Este camino está entre las áreas mejor colectadas de la región (Huber 1995) y sin embargo, este descubrimiento constituyó el primer registro documentado de esta especie en Venezuela (Kawasaki 1997).

Otro problema que afecta las investigaciones es el hecho de que muchas veces existen datos y especímenes, pero no se les utiliza o se les emplea mal. Por ejemplo, uno de los principales argumentos de la teoría de Colinvaux *et al.* (1996, 2000) –la cual propone que el enfriamiento (más que la aridez) causado por las glaciaciones de la época del Pleistoceno provocó cambios en la vegetación de las tierras bajas de la Amazonia (ver capítulo 2)– se apoya en la presencia de una cantidad significativa de granos de polen fósil de *Podocarpus* en muestras de sedimento tomadas en varios sitios de la Amazonia. Estos autores señalan que *Podocarpus* es un indicador de condiciones climáticas frescas y aseveran que en la actualidad este género está prácticamente ausente de las tierras bajas del neotrópico, y que se encuentra restringido, más bien, al clima frío de las montañas. Pero lo cierto es que existen registros publicados y muestras de herbario de por lo menos cinco especies de *Podocarpus* que hoy día se encuentran creciendo en los bosques de bajura de Venezuela, Colombia, Perú, Brasil, Panamá y Costa Rica (Van der Hammen & Hooghiemstra 2000, Berry & Aymard 1997). Al parecer no se investigó con suficiente cuidado la distribución actual de este género y sencillamente se pensó que no existía ningún registro botánico. Una situación similar se observa en una publicación reciente sobre la historia geológica de la vegetación del sureste de los Estados Unidos (Dilcher 2000), donde se señala la presencia de hojas fósiles de *Podocarpus* en Norteamérica durante la época del Eoceno (hace unos 50 millones de años). En un mapa se compara la distribución fósil de *Podocarpus* en Norteamérica con la distribución actual del género, pero se omite a la vez su presencia actual en zonas tan extensas como el Caribe, las sierras montañosas del sur de Brasil y los tepuis del Escudo Guayanés, en Venezuela.

Ejemplos como estos recuerdan lo saludable de mantener un cierto grado de escepticismo al interpretar las numerosas teorías que se han propuesto para explicar la gran diversidad de algunos bosques neotropicales y los supuestos patrones biogeográficos y centros de endemismo, pues todas ellas parten de una base de información relativamente débil. Es clara, entonces, la necesidad de realizar muestreos a gran escala y de uniformar metodologías, para poder analizar, en forma adecuada, los patrones de diversidad y de endemismo de la región.

Además de la falta de conocimiento, existe un problema de tipo más bien metodológico: la mayor parte de los estudios florísticos no utilizan una medida universal de diversidad que permita hacer una comparación eficaz entre un área y otra. Además, los estudios suelen variar en cuanto al tamaño y la forma de las parcelas, el sitio donde se les coloca (no siempre al azar, sino siguiendo criterios personales), el diámetro mínimo de los árboles muestreados y la certeza con que se identifican las especies de la parcela. ¿Cómo hacer, entonces, para reconciliar estas diferencias, obtener conclusiones confiables y evitar problemas similares en el futuro? En la siguiente sección se revisa la información que existe sobre las diversidad y los patrones de composición florística de los bosques de bajura del neotrópico, y se evalúa la necesidad de disponer de un sistema de muestreo mejor coordinado, tanto geográfica como metodológicamente.

¿Cómo medir la diversidad?

En un estudio típico, el investigador delimita una parcela –de un cierto tamaño y una cierta forma– y luego procede a registrar los individuos

según su forma de crecimiento y su diámetro (tamaño). Casi todos los trabajos se centran en árboles, pues éstos, además de constituir la mayor parte de la biomasa del bosque, determinan en gran parte su estructura y funcionamiento (aunque algunos estudios también incluyen arbustos, hierbas, epífitas y lianas).

Fue tan sólo en los últimos veinte años que los científicos se dieron cuenta de que los bosques más diversos del planeta se encontraban en el neotrópico (Gentry 1982a, 1988a; Phillips *et al.* 1994, Valencia *et al.* 1994). Antes se pensaba que este honor le pertenecía al sureste asiático (Ashton 1977, Whitmore 1984). En lo que vino a convertirse en una especie de competencia por buscar el bosque "más diverso del mundo", se procedió a medir el diámetro de los árboles contenidos en una hectárea. El tamaño mínimo (tamaño estándar) que se medía era de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) y la medida de diversidad era, simplemente, el número (riqueza) de especies de árboles por hectárea. Según estos criterios, la ganadora, hasta la fecha, es una parcela ubicada en la cuenca superior del río Amazonas, cerca de Cuyabeno, en Ecuador, con 307 especies (Valencia *et al.* 1994). Antes, el primer lugar lo ocupaba una parcela cerca de Yanamono, en Perú, con 283 species (Gentry 1988b). Empleando un mayor número de parcelas –esta vez de una décima de hectárea y esparcidas a lo largo del neotrópico–, Gentry (1982a) intentó determinar los factores ecológicos que se podían correlacionar con una diversidad alta de especies de plantas, y llegó a la conclusión de que la diversidad aumentaba con la cantidad y la equitabilidad de la precipitación y, en menor grado, con la fertilidad del suelo. No obstante, al estudiar un área más seca, estacional y con suelos pobres, ubicada en las cercanías de Manaos, en el centro de la Amazonia, Oliveira y Mori (1999) encontraron valores relativamente altos de riqueza de especies de árboles: de 280 a 285 especies por hectárea. Una parcela similar en los bosques costeros de Bahía, en Brasil, arrojó 270 especies por hectárea (Brooke 1993).

Conviene, sin embargo, no perderse en este juego de números de especies de árboles por hectárea. Denslow (1995) y Condit *et al.* (1996) señalan la estrecha relación que existe entre *abundancia* y *riqueza*: dada una misma área, un hábitat con un mayor número de individuos puede contener más especies que uno con un menor número de individuos. En otras palabras, la riqueza de especies no depende únicamente del área muestreada, sino también del número de individuos que se encuentren en esa área. Esa relación limita, en gran parte, la posibilidad de realizar comparaciones confiables entre la diversidad arbórea de diferentes localidades; es decir, dependiendo de la variable utilizada –área o abundancia– uno puede decidir si un sitio es más (o menos) rico en especies que otro.

La Tabla 4.1 muestra varios aspectos de la relación riqueza-área-abundancia. Primero, en una hectárea y para una misma clase diamétrica (≥ 10 cm d.a.p), el bosque de Cuyabeno en Ecuador es más diverso que el bosque de Yanamono en Perú (307 y 283 especies, respectivamente). Sin embargo, debido a la relación directa entre riqueza y abundancia, puede ser que la diferencia se deba a que el bosque de Cuyabeno tiene más individuos por hectárea que el bosque de Yanamono (693 y 574, respectivamente). De hecho, al cuantificar la riqueza de especies extrapolado a 1 000

TABLA 4.1 Uso del índice *alfa* de Fisher (ver fórmula en el texto) para comparar el número de especies (S) entre estudios diferentes y dado un número igual de individuos (extrapolado a 1000 individuos; según Condit *et al*. 1998).

Lugar	Área	Diámetro mínimo (cm)	No. de individuos	No. de especies	*S* (1 000 individuos)
Yanamono, Perú	1 ha	10	574	283	387
Cuyabeno, Ecuador	1 ha	5	1561	473	379
Cuyabeno, Ecuador	1 ha	10	693	307	375
Manaos, Brasil	1 ha	15	350	179	319

individuos y no por unidad de área (última columna de la Tabla 4.1), el bosque de Yanamono resulta más diverso que el bosque de Cuyabeno.

Esta extrapolación se basa en el índice de diversidad *alfa* de Fisher (Fisher *et al*. 1943), el cual permite hacer comparaciones relativamente fieles del nivel de diversidad de especies entre sitios que, dada una misma área, varían en términos de abundancia. A diferencia de la gran mayoría de los índices que se suelen utilizar para cuantificar la diversidad (ver Magurran 1988), el índice de Fisher establece, de manera explícita, que la diversidad (riqueza de especies) depende del número de individuos muestreados. Así, desde el punto de vista matemático, este índice "controla" y "elimina", por el tamaño de la muestra (en este caso, número de individuos), el efecto positivo que tiene la abundancia sobre la diversidad, lo que permite determinar si una parcela de bosque es realmente más diversa que otra. El índice se define de la siguiente manera:

$$S = \alpha \ln (1 + N / \alpha)$$

donde S = el número de especies, N = el número de individuos, *ln* es el logaritmo natural y α es un parámetro (el índice mismo de diversidad) que puede estimarse por el método de aproximaciones sucesivas (Rosenzweig 1995). La gran ventaja de este índice (y en contraste con otros índices, tales como el popular Shannon-Weaver; ver Magurran 1988) es que permite realizar comparaciones entre parcelas de diferente área y parcelas con diferente número de individuos, y permite, además, extrapolar el número de especies obtenido en diferentes muestras (parcelas) hasta un número común de individuos. Es importante tener en cuenta, sin embargo, que el índice de Fisher no es perfecto: no es recomendable aplicarlo a muestras que contienen menos de 500 individuos.

Basándose en el grupo de datos de plantas más grande que se tiene sobre el bosque tropical (tres parcelas de 50 ha en las que se midieron todos los individuos leñosos ≥ 1 cm d.a.p.), Condit *et al.* (1996) demostraron, de manera contundente, que las especies se acumulan, de manera sencilla y predecible, en función del número de individuos muestreados, y no necesariamente en función del área. De igual forma y dado un mismo tamaño de parcela, los individuos de mayor diámetro (≥ 10 cm d.a.p.) muestran, de manera sistemática, una menor riqueza que los individuos más pequeños (≥ 1 cm d.a.p.). Por eso, resulta incorrecto comparar valores de riqueza de especies entre muestras que, aunque tengan la misma área, incluyan individuos de diferentes clases de tamaño (Fig. 4.2). Y es que, en un área determinada, siempre cabrán más individuos pequeños que individuos grandes —recordemos, de nuevo, la dependencia entre diversidad y abundancia—. Se espera entonces que, por unidad de área, el sotobosque sea más diverso que el dosel (hay más individuos pequeños que grandes). De lo anterior se deduce, claramente, que no siempre las típicas curvas de número de especies *vs.* área son las más apropiadas para comparar la riqueza de especies entre un sitio y otro, o entre una muestra y otra, y que es preciso incorporar, también, las curvas de número de especies *vs.* abundancia (ver un ejemplo en la Fig. 4.2).

Al aplicarles la lógica del índice alfa de Fisher a otros estudios que emplearon un d.a.p. mínimo de 10 cm y parcelas de una hectárea, es posible afinar los estimados de diversidad alcanzados, pues se estaría tomando en consideración el número de individuos muestreados. Oliveira y Mori (1999) midieron tres parcelas de una hectárea al norte de Manaos y obtuvieron los siguientes resultados: la parcela A contenía 285 especies y 618 individuos, la parcela B, 280 especies y 654 individuos, y la parcela C, 280 especies y 644 individuos. La parcela A es, sin dudas, la más diversa (tiene más especies por individuo para una misma área); a su vez, la parcela C es más diversa que la parcela B. En los bosques del Chocó (localizados en el Pacífico colombiano y de una humedad impresionante), Faber-Langendoen y Gentry (1991) contaron 258 especies en 675 árboles muestreados. Esta parcela resulta, entonces, menos diversa que las parcelas de Manaos y que las de la Amazonia peruana y ecuatoriana, ya sea que se tome en cuenta solo el número de especies o solo el número de especies por individuo.

Es obvio que los bosques no están conformados únicamente por árboles, sino

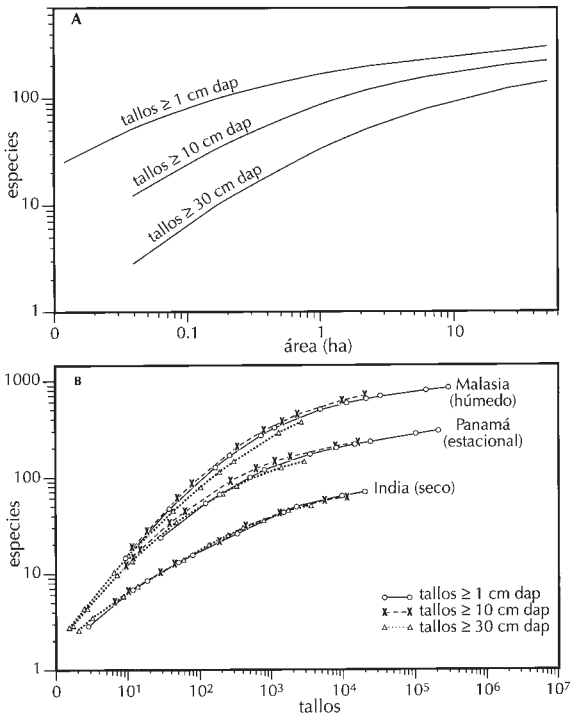


FIGURA 4.2 **A**. Curvas de número de especies por área para tres clases de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) en una parcela de 50 hectáreas en la Isla de Barro Colorado, en Panamá. **B**. Curvas de número de especies por individuo para tres parcelas de 50 hectáreas en distintas localidades. Nótese que las curvas de diferentes clases de diámetro de árboles en cada parcela son esencialmente las mismas, pero la diversidad global aumenta considerablemente desde la parcela más seca hasta la más húmeda. Es por esto que una manera de comparar la diversidad de especies entre sitios o muestras es basándose en el número de individuos, independientemente del área. Adaptado de Condit *et al.* (1998).

también por hierbas, arbustos, epífitas, lianas, parásitas y saprófitas. Sin embargo, los intentos que se han realizado por registrar todas las especies de plantas vasculares comprendidas en un área de bosque neotropical son pocos, y cuando se han hecho, se ha trabajado en parcelas pequeñas (0.1 ha). Por ejemplo, Dodson y Gentry (1978), encontraron, en Río Palenque, en el occidente de Ecuador, 365 especies, y Galeano *et al.* (1998), en la húmeda zona del Chocó colombiano, 442 especies. Ambos estudios utilizaron parcelas de 0.1 ha y colocaron diez transectos contiguos de 2 m x 50 m, siguiendo el método de Gentry (1982a) (“exploded quadrat”), el cual maximiza los estimados de diversidad –en comparación con los que se obtienen en parcelas cuadradas o circulares– (Condit *et al.* 1996). En la zona media del río Caquetá, en la Amazonia colombiana, Duivenvoorden (1994) utilizó parcelas rectangulares de 20 m x 50 m y obtuvo conteos totales de especies de plantas vasculares de hasta 313 por 0.1 ha. En el futuro, si se pudiera uniformar el tamaño de las parcelas y cuantificar el número de individuos muestreados, se podría comparar la diversidad entre un área y otra, según criterios tales como grupo taxonómico y/o forma de crecimiento. Sin embargo, con base en los estudios arriba citados y en las comparaciones florísticas que se han realizado entre bosques neotropicales bien inventariados (Gentry 1990), ya se ha establecido que los bosques que se encuentran asentados a lo largo de la base de la cordillera de los Andes son mucho más ricos en hierbas, arbustos y epífitas que los bosques amazónicos, y que éstos, a su vez, son relativamente más ricos en especies de árboles.

Diferentes escalas espaciales para medir la diversidad

¿Cómo se relaciona la diversidad que se presenta a escala local (decenas de hectáreas) con la diversidad que existe a escala regional (cientos de miles de hectáreas)? Un modelo conceptual bastante utilizado consiste en desglosar la diversidad en tres componentes: diversidad *alfa* (diversidad local), diversidad *beta* (tasa a la que se acumulan nuevas especies en diferentes áreas dentro de una misma región) y diversidad *gama* (diversidad global de una región). Los estudios de parcelas antes mencionados miden, supuestamente, la diversidad *alfa*; sin embargo, todavía existe mucha controversia respecto a lo que constituye un solo “sitio” o tipo de hábitat, en términos de área, homogeneidad del sustrato, y forma y tamaño de la parcela de muestreo. Por ejemplo, Condit *et al.* (1996) mostraron que si se trazaba una parcela rectangular y se mantenía constante el área pero se iba disminuyendo el

ancho, se obtenían números de especies sucesivamente más grandes que en una parcela cuadrada (las parcelas rectangulares cubren una mayor heterogeneidad de microhábitats que las parcelas cuadradas; ver las muestras de Gentry 1982a, tipo "exploded quadrats").

Si nos basamos en los listados de floras o en los catálogos de plantas de un país o una región, entonces, la diversidad *gama* resulta relativamente fácil de medir; sin embargo, hasta que la intensidad de muestreo no sea mayor y se cuente con una muestra más representativa de hábitats, se estará subestimando, inevitablemente, la verdadera diversidad regional. A pesar de la publicación reciente de estimados o catálogos confiables y bien documentados de plantas vasculares en varios países neotropicales (Tabla 4.2), todavía se tiene una idea más bien pobre acerca de la diversidad global de las plantas vasculares del neotrópico, la cual puede estar en el orden de las 100 000 especies (Heywood & Davis 1997; ver además la Tabla 3.2).

En los bosques neotropicales de bajura existen ejemplos de patrones muy distintos de diversidad *beta*. Un ejemplo clásico lo constituye la dicotomía que se observa entre los bosques estacionalmente inundables y los bosques no inundables (bosques de tierra firme) (Campbell *et al.* 1986, Kubitzki 1989, Prance 1989, Duivenvoorden & Lips 1995). Por lo general, los bosques inundables son menos diversos que los bosques de tierra firme y ambos tienen relativamente pocas especies en común (ver capítulo 3). Otra dicotomía la constituye la diferencia que, en cuanto a flora y fisionomía, se observa entre los bosques que crecen en suelos muy lixiviados y arenosos (Kubitzki 1990, Duivenvoorden & Lips 1995) y los que crecen en suelos arcillosos o aluviales (por ejemplo, cerca de la base de la cordillera de los Andes o cerca de la boca del río Amazonas). Sin embargo, todavía se sabe muy poco acerca de las diferencias que, a escalas espaciales muy finas, existen entre los distintos hábitats comprendidos en los extensos bosques de tierra firme de la cuenca amazónica. Por ejemplo, los estudios realizados en la Amazonia peruana por Tuomisto *et al.* (1995) señalan la existencia de una heterogeneidad ecológica mucho mayor a lo que previamente se había sospechado. Estos autores hicieron transectos de una longitud tal que atravesaban varios gradientes topográficos y edáficos, en las cercanías de Iquitos (Perú) y analizaron diversas imágenes de satélite (Landsat MSS o tipo "Multi-Spectral Scanner") (ver Tabla 24.2). Sus resultados reiteran la diferencia florística que existe entre las comunidades vegetales que crecen en arenas blancas y áreas pantanosas y las que crecen en tierra firme –un resultado previsible a la luz de las observaciones anteriores–; pero, señalan, además, que en las zonas de tierra firme, creciendo sobre grandes extensiones de suelo arcilloso y aparentemente homogéneo, también es posible distinguir diferentes tipos de bosque. Utilizando una serie de 30 imágenes de satélite Landsat que cubrían toda la Amazonia peruana, los autores pudieron detectar más de 50 diferentes "biotopos" en la región. De hecho, un comentario que acompañaba el artículo de Tuomisto y colaboradores (publicado en la revista *Science*) se titulaba "Cincuenta matices de verde en el bosque".

TABLA 4.2 Estimados confiables de diversidad de plantas vasculares en América tropical.

País o región	Área (km^2)	No. de especies	Referencia
Perú[1]	1 285 000	18 200	Brako y Zarucchi 1993
Venezuela	912 000	15 400	Huber *et al.* 1999
Guayanas[1]	494 000	7 300	Boggan *et al.* 1997
Guayana venezolana	454 000	9 500	Berry *et al.* 1995
Ecuador	283 000	15 900	Jørgensen *et al.* 1999
Costa Rica	51 000	11 000	www.inbio.ac.cr

[1] En algunos casos, los números publicados se ajustaron para incluir helechos y afines, o para excluir plantas no vasculares.

Aspectos como la escala utilizada y la heterogeneidad del hábitat resultan cruciales cuando se trata de determinar la distribución de las especies árboreas en los bosques del neotrópico. Pitman *et al.* (1999) analizaron los datos provenientes de 21 parcelas que cubrían más de 36 ha de bosque en el Parque Nacional Manú, en la Amazonia peruana, y llegaron a la conclusión de que la mayoría de las especies de árboles de esa región son "generalistas" en cuanto a sus requerimientos de hábitat, pues casi la mitad de las especies de árboles encontradas en las parcelas peruanas también se han identificado en la Amazonia ecuatoriana (a unos 1 500 km al norte). Aunque estas especies presentan una densidad poblacional baja, a una escala geográfica mayor no son raras, ya que tienen una distribución amplia. Es más, estos autores no encontraron ninguna especie endémica al gran departamento de Madre de Dios (unos 78 500 km^2), en Perú, donde se ubica el parque. Cabe mencionar, sin embargo, que en este estudio hubo unas 237 morfoespecies que no se tomaron en cuenta en el análisis geográfico y es precisamente en esa categoría donde se esperaría encontrar algunos taxones endémicos, ya que una morfoespecie generalmente corresponde a un especimen raro para el conocedor. También es importante mencionar que todas las parcelas se ubicaron dentro de la planicie aluvial del río Manú, un hábitat sujeto a perturbaciones frecuentes y a gran escala y que presenta un mosaico compuesto por varias etapas sucesionales (Salo *et al.* 1986; ver capítulo 16). Incluso las parcelas que en el estudio de Pitman y colaboradores se consideraron como de tierra firme se encuentran sobre suelos aluviales relativamente recientes. Por lo tanto, se podría argumentar que nos encontramos ante una muestra muy restringida de la diversidad arbórea de la región y en un ambiente en donde se esperaría encontrar especies de una distribución mucho más amplia que en los bosques más alejados de estos ríos, tan activos desde un punto de vista geomorfológico.

En el mismo número de la revista (*Ecology*) en que apareció el artículo de Pitman y colaboradores, Clark *et al.* (1999) presentaron una serie datos sobre distribución de especies de árboles recopilados en 573 ha de bosque, en la Estación Biológica La Selva (Costa Rica), una escala espacial que ellos llaman "escala media" (ver detalles en el capítulo 9). Luego de realizar un muestreo riguroso –utilizando un sistema de cuadrículas para medir los árboles y haciendo una caracterización muy detallada de las condiciones locales del suelo y la topografía–, estos autores llegaron a la conclusión de que la distribución de casi la tercera parte de las especies del área de estudio se encontraba estrechamente relacionada con ciertas condiciones edáficas. Estos dos artículos, publicados uno tras otro en la misma revista, son un buen ejemplo de cómo la escala y la metodología empleadas pueden llevar a conclusiones aparentemente contradictorias respecto de preguntas similares, en este caso, acerca de la diversidad arbórea.

Una de las bases de datos más extensas sobre la diversidad a "escala media" de los bosques neotropicales proviene de un estudio realizado en la Amazonia colombiana, en la zona media del río Caquetá (Duivenvoorden & Lips 1995, Duivenvoorden 1996). En ese estudio se procedió a contar el número de árboles mayores a 10 cm de d.a.p. en una serie de 95 parcelas de una décima de hectárea colocadas en distintas unidades fisiográficas. Esta zona es particularmente interesante porque se encuentra en la intersección de dos regiones fitogeográficas muy diferentes, la Amazonia septentrional (geológicamente joven y con suelos fértiles) y el Escudo de Guayana (más antiguo y con suelos muy lixiviados y pobres en nutrientes). La mayor densidad de especies de árboles la presentaron las parcelas de bosque de tierra firme (con suelos bien drenados), las parcelas sobre suelos de arena blanca mostraron un nivel intermedio de riqueza de especies, y las zonas pantanosas y mal drenadas, así como los bosques inundables, el nivel más bajo. Quizás lo más llamativo de este estudio es que se pudo distinguir un complejo formado por dos comunidades de especies que se entremezclaban, una sobre suelos arcillosos de origen andino y otra sobre suelos francos y muy pobres en nutrientes, propios del Escudo de Guayana (Duivenvoorden 1995).

Diferencias florísticas y endemismo

¿Qué diferencias florísticas presentan, entre sí, los bosques de bajura del neotrópico? De nuevo, la información disponible es en gran parte anecdótica. Gentry (1990) comparó cuatro bosques neotropicales sobre los que existía una base de información florística razonable. Dos sitios estaban en Centroamérica, la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica y la Isla de Barro Colorado, en Panamá, y los otros dos en Suramérica, a saber, Cocha Cashu en el Parque Nacional Manú, en Perú y la Reserva Ducke, al norte de Manaos, en el centro de la Amazonia brasileña (Fig. 4.1). Los datos son básicamente descriptivos, pero muestran unas tendencias interesantes. Nueve de las veinte familias principales de plantas se encuentran en los cuatro lugares. En todos ellos, las leguminosas (Fabaceae) son la familia dominante y los cuatro comparten las familias Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae, Moraceae y Rubiaceae. Los sitios amazónicos presentan un mayor número de especies de árboles, así como una mayor proporción de especies de árboles en la flora vascular total, mientras que los bosques de Centroamérica muestran una mayor riqueza de especies de plantas herbáceas, arbustos del sotobosque y epífitas. El sitio más dispar de todos es la Reserva Ducke, en Manaos: allí se presentan nueve familias de plantas que no aparecen en ninguno de los otros lugares, y, al mismo tiempo, 29 familias que se encuentran en los otros tres sitios no aparecen en Manaos. Cinco familias que están entre las veinte familias más numerosas en los otros tres lugares no tienen la misma posición prominente en Manaos, a saber: Araceae, Asteraceae, Piperaceae, Poaceae y Solanaceae. A nivel de género, la flora de Manaos se caracteriza por la dominancia de unos pocos géneros de árboles muy ricos en especies, tales como *Licania* (Chrysobalanaceae), *Inga* (Mimosaceae), *Protium* (Burseraceae), *Swartzia* (Fabaceae) y *Eschweilera* (Lecythidaceae). Pero, en comparación con los otros tres lugares, Manaos es pobre en géneros como *Piper* (Piperaceae), *Ficus* (Moraceae), *Passiflora* (Passifloraceae), *Heliconia* (Heliconiaceae) y *Calathea* (Marantaceae). Estos patrones de distribución tan diferentes son coherentes con la presencia, en los alrededores de Manaos, de una flora adaptada a los suelos pobres, típicos del Escudo de Guayana (Kubitzki 1990, Berry *et al.* 1995).

Gentry (1982b) propuso una hipótesis de carácter histórico para explicar, por lo menos en parte, la mayor riqueza, en número de especies de plantas, que presenta el neotrópico en comparación con el trópico de Asia y de África. Luego de analizar los patrones florísticos de Centro y Suramérica antes mencionados, Gentry sugirió que el "exceso" de especies que se observa en el neotrópico se encuentra concentrado en el norte de la cordillera de los Andes y en el sur de Centroamérica, sitios donde, en tiempos relativamente recientes, han ocurrido intensos eventos de especiación (a partir del levantamiento de los Andes septentrionales; ver Fig. 2.3), sobre todo en arbustos, epífitas y plantas herbáceas grandes. Algunos ejemplos incluyen *Anthurium* (Araceae), *Heliconia* (Heliconiaceae), *Cavendishia* (Ericaceae), Orchidaceae y Bromeliaceae.

Otro patrón florístico que detectó Gentry es el que se observa entre las floras montanas que se derivaron de linajes de origen septentrional (Laurasia, la masa de tierra norteña que se originó por la ruptura del supercontinente Pangea hace 180 millones de años) y las floras de tierras bajas que se derivaron, sobre todo, de linajes de origen meridional (Gondwana, la masa de tierra sureña). A medida que se avanza hacia el sur, desde México hacia Panamá, la representación de taxones que tuvieron su origen en Gondwana aumenta en la flora montana, mientras que prácticamente todas las especies de lianas y de árboles del dosel de las tierras bajas del neotrópico se derivan de taxones que se originaron en la región amazónica. Un aspecto novedoso en el esquema propuesto por Gentry es el reconocimiento de dos grupos de taxones en la flora derivada de Gondwana: (1) taxones que tienen su centro de distribución en la zona amazónica (en su mayoría árboles y lianas, los cuales no son particularmente ricos en especies) y (2) taxones muy ricos en especies, cuyo centro

de distribución se encuentra en los Andes septentrionales (principalmente arbustos, plantas herbáceas grandes, y epífitas).

Cuando Duivenvoorden (1994) analizó la flora vascular total de sus parcelas, en el área media del río Caquetá en el extremo occidental del Escudo de Guayana (bastante distante de la cordillera de los Andes), encontró que las familias arbóreas eran las más ricas en especies (el grupo florístico amazónico de Gentry), mientras que había relativamente pocas especies de arbustos, epífitas o hierbas grandes. De hecho, Duivenvoorden concluyó que la flora de sus parcelas era mucho más parecida a la flora de los alrededores de Manaos (en la parte central de la Amazonia), que a la de los Andes colombianos, mucho más cercanos (Fig. 4.1).

En cuanto a la flora boscosa de las tierras bajas del norte de Suramérica, Kubitzki (1990) estimó que existe una diferencia ecológica fundamental (y una diferenciación florística correspondiente) entre los bosques que crecen sobre arenas blancas lixiviadas (que el demoninó la "flora psamófila") y los bosques que crecen sobre suelos más arcillosos. Debido a la distribución, mucho más restringida, de los suelos de arena blanca y a las limitaciones fisiológicas de las plantas que pueden vivir en esos hábitats, se observa un mayor grado de endemismo en estos grupos de plantas. Esto da lugar a una flora como la del sur de Venezuela, donde un 23% de las especies de la región son endémicas (Berry *et al.* 1995). Las áreas de arena blanca que se observan en las tierras bajas que están fuera del Escudo de Guayana tienen, no obstante, una distribución muy dispersa. Es interesante notar, además, que gran parte del endemismo que muestran áreas como la Amazonia peruana, se debe a las especies que crecen en los *varillales*, un tipo de bosque local asociado con pequeños ríos de agua negra y áreas de arena blanca, como el río Nanay, en las cercanías de Iquitos (Vásquez 1997).

Hay dos áreas, particularmente diversas de bosque de tierras bajas que se encuentran aisladas del cuerpo principal del bosque amazónico por sistemas montañosos u otras barreras geográficas (p.ej., zonas muy áridas). Estas áreas son la región Pacífica colombiana del Chocó y los bosques costeros brasileños ("mata atlántica"). Ambas son sumamente ricas en especies y en número de especies endémicas, razón por la que se cuentan entre los principales "hotspots" o centros de biodiversidad global (Mittermeier *et al.* 1999; Fig. 4.1) y entre las diez zonas de mayor diversidad de especies de plantas del mundo ("DZ 10," o > 5 000 especies por cada 10 000 km^2) delimitadas por Barthlott *et al.* (1996). Varios son los factores que, sin duda, contribuyen a esta riqueza: pluviosidad alta, aislamiento geográfico de otras áreas de bosque de tierras bajas, proximidad a laderas montañosas y gran densidad de tallos delgados (el efecto "abundancia-riqueza" ya discutido anteriormente), entre otros. En dos reservas ubicadas en la zona costera de Bahía, Brasil, Thomas *et al.* (1998) registraron 420 y 430 especies de plantas vasculares, de las cuales entre 45 y 47 % eran endémicas a la faja, angosta pero latitudinalmente extensa, de bosque tipo "mata atlántica".

Perspectivas futuras

En un artículo reciente en el que se pasa revista a las últimas novedades biológicas, Donoghue y Alverson (2000) hacen hincapié en la "nueva era de descubrimientos" en que se encuentran inmersos los biólogos en la actualidad. Los autores citan, por ejemplo, las extrañas formas de vida que se han descubierto alrededor de las fumarolas en lo profundo de los océanos o la infinidad de insectos nuevos que se descubren en las copas de los árboles. Sin embargo, igual de sorprendente es lo que aún queda por descubrir acerca del funcionamiento y la composición de los bosques tropicales. Trabajos como el Goulding *et al.* (1988), sobre la importancia de los frutos del bosque inundado amazónico en la dieta de los peces de agua dulce o los de Maués y Venturieri (1996) y Vicentini y Fischer (1999) sobre la polinización de algunas especies de árboles neotropicales por loros y pericos, destacan algunas de las interacciones planta-animal hasta ahora reconocidas en la literatura científica (aunque consitituían, por cierto, un fenómeno harto conocido por los pobladores locales).

¿Qué falta por descubrir acerca de los patrones de diversidad presentes en los bosques de bajura del neotrópico? Todo depende de la metodología que se emplee y del esfuerzo y financiamiento que se inviertan. Un primer acercamiento debe ser, esencialmente, de tipo cualitativo: mejorar la base de información florística existente sobre bosques neotropicales de bajura antes de que éstos sean degradados o destruidos totalmente. Para ello, se recomiendan dos líneas de trabajo. Una, aumentar el número de proyectos de flórulas locales. La *Flora da Reserva Ducke* en la Amazonia central (Ribeiro *et al.* 1999) y la *Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos, Perú* (Vásquez 1997) constituyen dos ejemplos excelentes de este tipo de trabajo. Otra, compilar un catálogo de plantas vasculares que abarque toda la región neotropical.

Un segundo acercamiento sería más bien cuantitativo: llevar a cabo un programa de muestreo estratificado de bosques neotropicales en el que se tomen en consideración aquellas áreas que hasta el momento se encuentran pobremente representadas (por ejemplo, los bosques de tierra firme que crecen en zonas alejadas de los ríos y que constituyen más del 75% de los bosques de bajura de la Amazonia). Condit *et al.* (1998) aportan una serie de parámetros tendientes a asegurar que la comparación de riqueza de especies entre un sitio y otro sea la mejor posible (Recuadro 4.1). Stern (1998), por su parte, hace un análisis de los costos y beneficios que cabría esperar de diferentes métodos de muestreo de bosques, aunque es probable que el mayor esfuerzo siga concentrándose en parcelas de una hectárea o de una décima de hectárea. Para completar el inventario de una parcela de una hectárea se requieren, en promedio, de 30 a 40 días-hombre de esfuerzo (si se utiliza un d.a.p. mínimo de 10 cm). Por lo general, este tipo de parcela se utiliza cuando es posible retornar a la parcela y muestrearla nuevamente y cuando su integridad física está asegurada. Por otra parte, los transectos de una décima de hectárea no necesitan ser "permanentes" y se pueden completar mucho más rápido (de 6 a 8 días-hombre); además, al utilizar un d.a.p. mínimo de 2.5 cm, el número de individuos censado se acerca mucho a lo que se obtendría si se muestreara, en la misma zona, una hectárea completa con un d.a.p. mínimo de 10 cm. Estos son los métodos más apropiados para obtener una gran cantidad de datos en un área muy extensa. Un ejemplo excelente de este tipo de estudio es el realizado por Duivenvoorden y Lips (1995) en la zona del río Caquetá, en Colombia. La clave para el buen funcionamiento del plan es la identificación correcta y la documentación rigurosa de las plantas muestreadas. El objetivo, en cada estudio, debe ser reducir al mínimo el número de morfoespecies, ya que, para distintos equipos de investigadores en diferentes localidades, es sumamente difícil decidir, con este tipo de muestras, si se trata de una misma morfoespecie (especie) o no. Para ello, es necesario contar con un equipo de botánicos de campo capaz de familiarizarse rápidamente con la flora del área de muestreo.

En resumen, en este capítulo se ha destacado, sobre todo, la importancia de mejorar la base florística de datos y la red de parcelas de

RECUADRO 4.1 Recomendaciones para obtener las mejores comparaciones posibles en estudios de tipo cuantitativo en bosques (según Condit *et al.* 1998)

Comparar muestras que tengan un número similar de individuos, independientemente del área.

Emplear el mismo protocolo de muestreo en sitios diferentes; por ejemplo, que la parcela tenga la misma forma.

Con muestras de menos de 3 000 individuos, utilizar índices de diversidad como el alfa de Fisher y no el número (riqueza) de especies.

Comparar muestras utilizando el mismo límite mínimo de diámetro a la altura del pecho.

Estar consciente del error de muestreo, ya que el límite de confianza en muestras de menos de 1 000 individuos oscila entre el 30% por arriba y por debajo del estimado.

muestreo cuantitativo de los bosques neotropicales (ver también el esquema propuesto por Phillips & Raven 1996). Sin embargo, es importante mencionar que uno de los aspectos que mayor preocupación causa entre quienes llevan a cabo investigación en el neotrópico es la burocratización cada vez mayor que, en ciertos países, envuelve la adquisición de permisos gubernamentales para colectar muestras de plantas y llevar a cabo el trabajo de campo. Esta inquietud afecta no sólo a los investigadores extranjeros, sino también a los nacionales, y puede terminar descorazonando a muchos de ellos y haciéndoles abandonar sus proyectos.

Literatura citada

Ashton, P. S. 1977. A contribution of rain forest research to evolutionary theory. Annals of the Missouri Botanical Garden **64**: 694-705.

Aymard, G., P. E. Berry & R. Schargel. 1998. Estudio de la composión florística y los suelos en bosques altos del área Maroa-Yavita, Amazonía Venezolana. Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnología **16**: 115-130.

Barthlott, W., W. Lauer, & A. Placke. 1996. Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. Erdkunde **50**: 317-327.

Berry, P. E. & G. Aymard. 1997. "A Historic Portage" revisited. Biollania Edición Especial **6**: 263-273.

Berry, P. E., O. Huber, & B.K. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography. Pp. 161–191 *en* P. E. Berry, B.K. Holst, & K. Yatskievych, editores. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume I. Timber Press, USA.

Boggan, J., V. Funk, C. Kelloff, M. Hoff, G. Cremeres, & C. Feuillet. 1997. Checklist of the Plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). 2nd Edition Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA.

Brako, L. & J. L. Zarucchi. 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden **45**: 1-1286.

Brooke, J. 1993. Brazilian rain forest yields most diversity for species of trees. The New York Times, March 30th 1993, p. B8.

Campbell, D. G., D. C. Daly, G. T. Prance, & V. N. Maciel. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. Brittonia **38**: 369-393.

Clark, D. B., M. W. Palmer, & D. A. Clark, 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. Ecology **80**: 2662-2675.

Colinvaux, P. A., P. E. de Oliveira, J. E. Moreno, M. C. Miller, & M. B. Bush. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. Science **274**: 85-88.

Colinvaux, P. A., P. E. de Oliveira, & M. B. Bush. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypothesis. Quaternary Science Reviews **19**: 141-169.

Condit, R., S. P. Hubbell, J. V. Lafrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster, & P.S. Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. Journal of Ecology **84**: 549-562.

Condit, R., R. B. Foster, S. P. Hubbell, R. Sukumar, E. G. Leigh, N. Manokaran, S. Loo de Lao, J. V. Lafrankie, & P. S. Ashton. 1998. Assessing forest diversity on small plots: calibration using species-indiviual curves from 50-ha plots. Pp. 247-268 *en* F. Dallmeier & J.A. Comiskey, editores. Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modeling. Man and the Biosphere Series Vol. 20. UNESCO & Parthenon Publishing Group, France.

Denslow, J. S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. Ecological Applications **5**: 962-968.

Dilcher, D. 2000. Geological history of the vegetation in Southeast United States. SIDA, Botanical Miscellany **18**: 1-21.

Dodson, C. & A. H.Gentry. 1978. Flora of the Río Palenque Science Center. Selbyana **4**: 1-623.

Donoghue, M. J. & W. S. Alverson. 2000. A new age of discovery. Annals of the Missouri Botanical Garden **87**: 110-126.

Duivenvoorden, J. F. 1994. Vascular plant species counts in the rain forests of the middle Caquetá area, Colombian Amazonia. Biodiversity and Conservation **3**: 685-715.

Duivenvoorden, J. F. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. Vegetatio **120**: 91-113.

Duivenvoorden, J. F. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. Biotropica **28**: 142-158.

Duivenvoorden, J. F. & J. M. Lips. 1995. A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in colombian Amazonia. Tropenbos Series **12**: 1-438.

Faber-Langendoen, D. & A. H. Gentry. 1991. The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Chocó Region, western Colombia. Biotropica **23**: 2-11.

Fisher, R. A., A. S. Corbet & C. B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. Journal of Animal Ecology **12**: 42-58.

Galeano, G., S. Suárez, & H. Balslev. 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. Biodiversity and Conservation **7**: 1563-1575.

Gentry, A. H. 1982a. Patterns of neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology **15**: 1-84.

Gentry, A. H. 1982b. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? Annals of the Missouri Botanical Garden **69**: 557-593.

Gentry, A. H. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden **75**: 1-34.

Gentry, A. H. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forests. Proceedings of the National Academy of Sciences **85**: 156-159.

Gentry, A. H. 1990. Floristic similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. Pp. 141-157 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.

Goulding, M., M. L. Carvalho, & E. G. Ferreira. 1988. Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. SPB Academic Publishing, The Netherlands.

Heywood, V. H. & S. D. Davis. 1997. Introduction. Pp. 1-38 *en* S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-Macbride, J. Villa-Lobos, & A. C. Hamilton, editores. Centres of Plant Diversity. Volume 3: The Americas. Information Press, UK.

Huber, O. 1995. History of Botanical Exploration. Pp. 63-94 *en* P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych, editores. Flora of the Venezuelan Guayana, Volumen 1. Timber Press, USA.

Huber, O., R. Duno, R. Riina, F. Stauffer, L. Pappaterra, A. Jiménez, S. Llamozas, & G. Orsini. 1999. Estado Actual del Conocimiento de la Flora en Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas.

Jørgensen, P. M. & S. León-Yánez, editores. 1999. Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden **75**: 1-1181.

Kawasaki, M. L. 1997. Systematics of *Erisma* (Vochysiaceae). Memoirs of the New York Botanical Garden **81**: 1-40.

Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. Plant Systematics and Evolution **162**: 285-304.

Kubitzki, K. 1990. The psammophilous flora of northern South America. Memoirs of the New York Botanical Garden **64**: 248-253.

Londoño, A. C., E. Alvarez, E. Forero, & C. M. Morton. 1995. A new genus and species of Dipterocarpaceae from the Neotropics: I. Introduction, taxonomy, ecology, and distribution. Brittonia **47**: 225-236.

Lozano-C., G., J. I. Hernández-C. & J. E. Henao-S. 1979. El género *Trigonobalanus* Forman en el neotrópico — I. Caldasia **XII**(60): 517-537.

Madriñán-Restrepo, S. 1996. Systematic studies in the Lauraceae. Monograph of Rhodostemonodaphne. Ph.D. Dissertation, Harvard University, USA.

Maguire, B. & P. S. Ashton. 1977. Pakaraimoideae, Dipterocarpaceae of the Western Hemisphere. II. Systematic, geographic, and phyletic considerations. Taxon **26**: 341-385.

Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, USA.

Maués, M. M. & G. C. Venturieri. 1996. Ecologia da polinizacao do bacurizeiro (*Platonia insignis* Mart.) Clusiaceae. Embrapa-CPATU, Boletim de Pesquisa 170. Belém, Brazil.

Mittermeier, R. A., N. Myers, C. Goettsch Mittermeier, & P. Robles Gil, editores. 1999. Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. Cemex, México.

Nelson, B. W., C. A. C. Ferreira, M. F. da Silva, & M. L. Kawasaki. 1990. Endemism centres, refugia, and botanical collection density in Brazilian Amazonia. Nature **345**: 714-715.

Oliveira, A. A. de & S. A. Mori. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. Biodiversity and Conservation **8**: 1219-1244.

Oliveira, A. A. de & D. C. Daly. 1999. Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. Biodiversity and Conservation **8**: 1245-1259.

Phillips, O. L. & P. H. Raven. 1996. A strategy for sampling neotropical forests. Pp. 141-165 *en* A. C. Gibson, editor. Neotropical Biodiversity and Conservation. Occasional Publication of the Mildred E. Mathias Botanical Garden 1. U.C.L.A. Los Angeles, USA.

Phillips, O. L., P. Hall, A. H. Gentry, S. A. Sawyer & R. Vásquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. Proceedings of the National Academy of Sciences **91**: 2805-2809.

Pitman, C. A., J. Terborgh, M. L. Silman, & P. Nuñez V. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. Ecology **80**: 2651-2661.

Prance, G. T. 1989. American tropical forests. Pp. 99-132 *en* H. Lieth & M. J. A. Werger, editores. Tropical Rain Forest Ecosystems. Elsevier, The Netherlands.

Prance, G. T., H. Beentje, J. Dransfield & R. Johns. 2000. The tropical flora remains undercollected. Annals of the Missouri Botanical Garden **87**: 67-71.

Ribeiro, J.S. da S., M. J. G. Hopkins, A. Vicentini, C. A. Sothers, M. A. da S. Costa, J. M. de Brito, M. A. D. de Souza, L. H. P. Martins, L. G. Lohmann, P. A. C. L. Assunção, E. da C. Pereira, C. F. da Silva, M. R. Mesquita, & L. C. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke. Guia de Indentificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-firme na Amazônia Central. INPA (Brazil) y DFID (UK.).

Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, USA.

Salo, J., R. Kalliola, I. Häkkinen, Y. Mäkinen, P. Niemeläa, M. Puhakka, & P. D. Coley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. Nature **322**: 254-258.

Stern, M. J. 1998. Field comparisons of two rapid vegetation assessment techniques with permanent plot inventory data in Amazonian Peru. Pp. 269-283 *en* F. Dallmeier & J.A. Comiskey, editores. Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modeling. Man and the Biosphere Series Vol. 20. UNESCO & Parthenon Publishing Group, France.

Thomas, W. W., A. M. V. de Carvalho, A. M. A. Amorim, J. Garrison, & A. L. Arbeláez. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. Biodiversity and Conservation **7**: 311-322.

Tuomisto, H., K. Ruokolainen, R. Kalliola, A. Linna, W. Danjoy, & Z. Rodriguez. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. Science **269**: 63-66.

Van der Hammen, T. & H. Hooghiemstra. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. Quaternary Science Reviews **19**: 725-742.

Valencia, R., H. Balslev & G. Paz y Miño. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. Biodiversity and Conservation **3**: 21-28.

Vásquez-M., R. 1997. Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos, Peru. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden **63**: 1-1046.

Vicentini, A. & E. A. Fischer. 1999. Pollination of *Moronobea coccinea* (Clusiaceae) by the golden-winged parakeet in the central Amazon. Biotropica **31**: 692-696.

Whitmore, T. C. 1984. Tropical Rain Forests of the Far East. Clarendon Press, UK.

5

El legado de la actividad humana en los bosques neotropicales contemporáneos

Diana C. García-Montiel

Introducción

Al igual que otros bosques en el resto del mundo (Whitmore *et al.* 1990), los bosques húmedos y lluviosos neotropicales se han visto afectados por diversas actividades humanas en el pasado histórico (Harrison & Turner 1978, Gómez-Pompa *et al.* 1987, Gómez-Pompa & Kaus 1990, Piperno & Pearsall 1998) y el florecimiento de antiguas civilizaciones en áreas hoy cubiertas de bosque es, también, un hecho reconocido (Turner 1976). No obstante, la investigación ecológica ha tendido a ignorar el impacto de actividades humanas pasadas en el funcionamiento del ecosistema boscoso actual (Hamburg & Sanford 1986, Christensen 1989). Este fenómeno tiene varias explicaciones; entre ellas (1) la tendencia de los ecólogos a "obviar la historia" y a centrarse en la fisionomía actual del bosque como un indicador del grado de perturbación; y (2) la creencia de que muchos de los bosques del neotrópico permanecieron siempre inalterados y que no es sino hasta ahora que la actividad humana los ha afectado. Sin embargo, los restos de carbón (Sanford *et al.* 1985), cerámica (Roosevelt *et al.* 1991) y polen encontrados en los bosques de Centroamérica y Suramérica (Bush *et al.* 1989,1992; Bush & Colinvaux 1994, Smith 1997, Piperno & Pearsall 1998) y que se pueden asociar a actividades agrícolas, constituyen una muestra clara del ser humano como agente de transformación del paisaje boscoso neotropical desde hace miles de años.

En este capítulo se evalúa la presencia humana en los bosques húmedos y lluviosos del neotrópico como un factor de perturbación que, aunque a veces resulta difícil de detectar, ha sido parte de la historia misma de muchos bosques considerados hasta ahora como "prístinos". Se comienza describiendo la forma en que los ecólogos, desde principios del siglo XX, han

visualizado las perturbaciones naturales y humanas, y cómo dicha percepción ha influido en su interpretación ecológica del sistema boscoso. Se incluye, además, un breve comentario sobre los enfoques y métodos de investigación utilizados por la "ecología histórica". La presencia humana en los bosques neotropicales se divide en "pre-hispánica" y "post-hispánica", organización que responde al hecho de que la llegada de Cristóbal Colón a América causó un desmesurado impacto en las poblaciones humanas de ese entonces, y tuvo, en consecuencia, grandes repercusiones en los ecosistemas boscosos (Lugo *et al.* 1981). La presencia humana pre-hispánica en los bosques húmedos y lluviosos del neotrópico se ha detectado mediante diferentes tipos de investigación, pero particularmente a través de estudios palinológicos (ver Recuadro 2.1) y arqueológicos. Para determinar la presencia post-hispánica se recurre a otro tipo de evidencias, las cuales se ilustran con un estudio de caso realizado en el Bosque Experimental de Luquillo, en las montañas de Puerto Rico. Así, este capítulo pretende documentar cómo las perturbaciones antropogénicas que tuvieron lugar en el pasado han afectado la estructura y el funcionamiento de los bosques neotropicales actuales, así como destacar que la investigación ecológica realizada en un contexto histórico puede ayudar a una mejor comprensión de los ecosistemas boscosos tropicales. ("Perturbación" se define como cualquier evento relativamente discreto en el tiempo y en el espacio que irrumpe en la estructura del ambiente biótico y que introduce cambios en la disponibilidad de recursos y en el ambiente físico; Pickett & White 1985).

Marco histórico

La visión "organísmica" de la comunidad de plantas desarrollada por Clements (1936) tuvo una gran influencia en el pensamiento ecológico vigente durante la primera mitad del siglo XX (McIntosh 1985) y contribuyó a que la presencia humana en las comunidades naturales fuera considerada como un agente relativamente ajeno al sistema. Dicha visión consideraba la sucesión vegetal como un proceso impulsado, en forma exclusiva, por reacciones bióticas y por competencia entre organismos, y cuyo fin último era producir una comunidad única, capaz de regularse a sí misma y en equilibrio indefinido con su ambiente (Clements 1936). De acuerdo con esta visión clementsiana, el producto final de la sucesión sería la formación de comunidades ahistóricas (*sensu* Cronon 1983), ya que cualquier impacto humano sería progresivamente borrado por las fuerzas autogénicas que operan en la comunidad biótica. Por ejemplo, y suponiendo condiciones climáticas similares, la sucesión secundaria produciría el mismo tipo de comunidad vegetal en un área cultivada abandonada o en un pastizal, también abandonado. Esta convergencia, dirigida a producir una comunidad en equilibrio con el ambiente (luego de una perturbación), fue uno de los pilares fundamentales de la visión de Clements.

No obstante (y como se señala en los capítulos 1 y 2) los ecólogos han reconocido que las comunidades bióticas, incluido el bosque tropical, no se encuentran en equilibrio, ni en el espacio ni en el tiempo, y que son, más bien, comunidades en perpetuo estado de transición. Las perturbaciones naturales, entonces, forman parte integral de su dinámica (White 1979, Sousa 1984, Pickett & White 1985) y pueden clasificarse según su origen en endógenas y exógenas (Tansley 1935, White 1979). Además, pueden definirse según su frecuencia, tamaño, intensidad y duración (Pickett & White 1985; ver también Fig. 1.3). El efecto de las perturbaciones naturales en los bosques húmedos y lluviosos neotropicales ha sido ampliamente documentado a través del estudio del efecto producido por la caída de los árboles (Denslow 1980, Lang & Knight 1983, Brokaw 1985, Uhl *et al.* 1988; ver capítulo 16), los derrumbes (Garwood *et al.* 1979, Guariguata 1990) o eventos atmosféricos catastróficos como tormentas y huracanes (Walker *et al.* 1991; ver Recuadro 23.2).

Por ejemplo, el modelo de simulación de la dinámica del bosque desarrollado por Doyle (1981) para estudiar el efecto del paso periódico de los huracanes en la estructura, la composición y la diversidad de especies de un bosque montano en Puerto Rico, señala el papel tan importante

que juegan las perturbaciones naturales en la dinámica de las comunidades vegetales. En ausencia de perturbaciones naturales, este modelo predice una disminución en la diversidad florística y un incremento en la dominancia relativa de aquellas especies del dosel tolerantes a la sombra (por medio de la exclusión competitiva). La acción de los huracanes favorece la apertura de claros en el dosel y, en consecuencia, el modelo predice un aumento en la diversidad de especies de árboles pioneros, los cuales demandan grandes cantidades de luz. Dado el cambio que producen en la disponibilidad de recursos –a diferentes niveles de organización ecológica– (Vitousek 1985) las perturbaciones naturales, éstas permiten que la heterogeneidad ambiental del bosque se conserve, tanto en el tiempo como en el espacio, dando paso la coexistencia de un gran número de especies (Denslow 1985).

Es común aceptar que las perturbaciones naturales constituyen un agente inherente a la dinámica de las comunidades vegetales; sin embargo, no es sino hasta fechas recientes que se ha empezado a estudiar la actividad humana como un posible agente de perturbación, en particular en aquellos ecosistemas forestales considerados hasta hace poco como "primarios" o "prístinos" (Gomez-Pompa 1971, Hamburg & Sanford 1986) (es decir, bosques que por su apariencia sugieren la ausencia de perturbaciones antropogénicas). Pese a ello, es indudable que las perturbaciones de origen humano han jugado un papel fundamental estructurando las comunidades boscosas naturales a lo largo de la historia, y su huella es palpable en diferentes rasgos presentes en los bosques contemporáneos. Al igual que las perturbaciones naturales (ver Fig. 1.3), las perturbaciones antropogénicas pueden definirse a lo largo de un gradiente de frecuencia, tamaño, intensidad y duración. Recordemos que todo ecosistema es susceptible de experimentar cambios ecológicos, y estos pueden ocurrir como consecuencia de perturbaciones humanas, perturbaciones naturales o una combinación de ambas.

La huella que han dejado las perturbaciones humanas en los ecosistemas forestales actuales ha sido mejor estudiada en los bosques latifoliados del noreste norteamericano (Raup 1966, Foster 1992, Foster *et al.* 1992, Motzkin *et al.* 1996). Allí, la larga historia de transformación paisajística ocurrida durante los últimos 300 años (Cronon 1983) hizo que en muchos ecólogos despertara la curiosidad por conocer el paisaje precolonial. En el neotrópico húmedo y lluvioso, numerosos estudios palinológicos (Binford & Leyden 1987, Piperno *et al.* 1990, 1991; Bush *et al.* 1992, Bush & Colinvaux 1994) recuerdan que la actividad humana en bosques que hoy se ven como "primarios" se remonta a épocas prehispánicas. Otros estudios, orientados a elucidar la historia de la actividad humana en el bosque luego del descubrimiento de América, han demostrado la existencia de patrones de estructura y composición de especies que son el producto directo de prácticas agrícolas u otras formas de uso de la tierra favorecidas en el pasado (Pierce 1992, Garcia-Montiel & Scatena 1994, Zimmerman *et al.* 1995). Datos como estos señalan la necesidad de incluir el legado de la actividad humana como parte del enfoque ecológico de las investigaciones del bosque neotropical, y, por tanto, de no limitarse a interpretar su estructura y funcionamiento desde un punto de vista exclusivamente "natural". Un buen ejemplo de este tipo de planteamiento lo provee un estudio reciente en el Bosque Experimental de Luquillo, en Puerto Rico (Foster *et al.* 1999), el cual reveló que el llamado "bosque de tabonuco" (dominado por la especie arbórea *Dacryodes excelsa*, Burseraceae), cuyo dosel superior "poco rugoso" o uniforme había sido atribuido a la acción repetida de los vientos huracanados o a una adaptación del ecosistema para minimizar el daño causado por estos mismos vientos (Odum 1970, Brown *et al.* 1983), no es otra cosa –en casi toda su extensión– que un bosque secundario tardío que surgió luego de haber sido sometido a una deforestación previa (los atributos estructurales de los bosques secundarios se presentan en la Tabla 5.1).

Obviamente, al igual que las actividades humanas, las perturbaciones naturales dejan una huella notoria en la estructura del bosque (ver por ejemplo, el efecto de los huracanes sobre la

TABLA 5.1 Características estructurales y funcionales de los bosques tropicales húmedos y lluviosos, según la edad del rodal (adaptado de Clark 1996).

Atributo	Bosque secundario joven	Bosque secundario de edad avanzada	Bosque talado selectivamente	Bosque primario o maduro
Área basal del rodal	Baja	Intermedia	Intermedia/alta	Alta
Distribución diámetrica de los fustes	Bajo coeficiente de variación (CV)	CV intermedio	CV intermedio/alto	CV alto
Organización del dosel	Pocos claros Dosel de altura uniforme	Claros más frecuentes Dosel de altura uniforme	Dosel de altura variable Claros de tamaño variable	Dosel de altura variable Claros pequeños comunes Claros grandes poco frecuentes
Lianas y/o epífitas	Ausentes	Raras	Variable	Comunes
Abundancia de troncos muertos en el suelo	Baja	Baja	Alta	Alta
Árboles muy grandes (> 70 cm diámetro)	Ausentes (excepto como remanentes)	Frecuentes (varios/ha)	Frecuentes o escasos	Siempre presentes

fisionomía de los bosques montanos: Crow 1980, Weaver 1986, Lugo & Rivera-Battle 1987). Sin embargo, en vista de que el legado de la actividad humana en los bosques húmedos y lluviosos neotropicales es el tema principal de este capítulo, la discusión que sigue va a centrarse en la descripción de los métodos, las técnicas y los enfoques más comúnmente utilizados para reconstruir la historia asociada a esta actividad.

Métodos utilizados en la ecología histórica

Según la definición de Whitney (1994), la "ecología histórica" busca documentar los cambios ocurridos en un ecosistema a lo largo de un período dado y en función de sus factores causantes. En relación con la presencia humana, la ecología histórica intenta descifrar aquellos cambios ocurridos en el ambiente como consecuencia de diferentes formas de actividad antropogénica en un intervalo de tiempo específico. La ecología histórica recurre a métodos de investigación poco convencionales. A diferencia de la investigación ecológica "formal", la cual, a partir de la experimentación busca detectar patrones ecológicos y entender sus causas (Wiens 1989), las investigaciones histórico-ecológicas formulan hipótesis que, hoy día, pueden resultar difíciles o incluso imposibles de probar y que, por tanto, no son verificables experimentalmente. Reiteramos, sin embargo, que tratar de entender los sistemas ecológicos sin tomar en cuenta la participación humana, significaría privar de explicación a una buena parte de los patrones ecológicos observados (Christensen 1989). Por ejemplo, y como se verá más adelante, las prácticas de manejo que se utilizaron en el pasado podrían ser la principal causa de la presencia (y estructura) de las diferentes clases de tamaño que presentan ciertas especies en el bosque. Incluir únicamente la acción de las perturbaciones naturales implicaría dar una explicación parcial a la distribución y estructura de determinada especie.

La reconstrucción de la historia de la actividad humana en un ecosistema forestal puede realizarse a diferentes escalas espaciales y temporales; sin embargo, debido a la gran inversión de tiempo que esto supone, las posibilidades de obtener un conocimiento

histórico más detallado de un sitio se encuentran en relación inversa con el tamaño del área o período de estudio. Es claro que mientras mayor sea el conocimiento histórico del sitio, más evidentes serán las relaciones histórico-ecológicas. Los estudios realizados en los bosques latifoliados del noreste de los Estados Unidos (Foster 1992, Foster *et al.* 1992, Motzkin *et al.* 1996), constituyen un buen ejemplo de la importancia de la escala en las investigaciones histórico-ecológicas asociadas a la actividad humana. Estos estudios son, además, una de las mejores fuentes de referencia para aquellos investigadores interesados en llevar a cabo análisis histórico-ecológicos similares en el neotrópico. Por esta razón, a continuación se presentan los principales resultados obtenidos.

La relación que existe entre la historia del uso de la tierra y los cambios en la estructura y en la composición de la comunidad boscosa fue claramente establecida por Foster (1992) y Foster *et al.* (1992) al estudiar una parcela de 380 ha localizada en un bosque caducifolio del centro del estado de Massachusetts en los Estados Unidos. Los registros históricos sobre este lote de tierra revelaron que la deforestación del área se inició en 1733 con la llegada de los europeos (Raup 1966), pero la deforestación máxima no se alcanzó sino hasta 1840-1850. En ese período, el 80% de la tierra ya había sido transformada para agricultura y pastoreo. El restante 20% había sido sometido a tala selectiva, por lo que la composición de especies de los bosques allí presentes se había visto afectada. Con el abandono de las actividades agrícolas – a finales del siglo XIX– se inició el proceso de sucesión secundaria y ya en 1937 el área estaba cubierta de vegetación boscosa. La composición florística que exhibían estos bosques antes del establecimiento de los colonos europeos, fue reconstruida a partir de las descripciones que dejaron los cronistas. Los análisis florísticos contemporáneos demostraron que la estructura y la composición del bosque podían explicarse, primero, en función del uso históricamente dado a la tierra y, segundo, en función del tipo de suelo y de las características del terreno, incluido el drenaje. Dichos estudios demostraron que, históricamente, ocurrió un cambio florístico hacia la predominancia de especies de sucesión secundaria a nivel regional. A nivel local, los diferentes tipos de bosque resultaron ser estructuralmente jóvenes y presentaron distribuciones de edades homogéneas (rodales coetáneos). Además, las especies típicas de bosques primarios, tales como *Picea rubens* y *Tsuga canadensis*, se encontraron, básicamente, en aquellas áreas que siempre permanecieron bajo cobertura boscosa, mientras que las zonas que estuvieron cubiertas de pastos resultaron estar dominadas por la especie *Pinus strobus*. Otros estudios realizados en la misma área (Foster & Boose 1992) mostraron que el uso dado a la tierra influyó, no sólo en la distribución que actualmente muestran las comunidades boscosas, sino, y de manera diferencial, en la forma en que responderían a perturbaciones naturales posteriores.

La alteración del sistema boscoso estudiada por Foster (1992) fue parte de un proceso gradual, pero regional, que ocurrió en el noreste norteamericano (Cronon 1983, Whitney 1994). Este proceso estuvo determinado por factores socioeconómicos asociados al paso de una sociedad nómada –como eran ciertas poblaciones indígenas– a una agricultura sedentaria e intensa, hasta llegar a una economía basada en la industrialización. Como se verá mas adelante, este caso es comparable con otros casos estudiados en algunas zonas boscosas del neotrópico.

Fuentes de información en la investigación histórico-ecológica

Las principales fuentes de información utilizadas en las investigaciones histórico-ecológicas han sido bien detalladas por Whitney (1994) y se presentan, con algunas modificaciones, en la Tabla 5.2. Los bosques húmedos y lluviosos neotropicales son ricos en evidencias arquelógicas, pero, en algunas regiones, las evidencias orales constituyen la única fuente de información. La metodología específica para reconstruir la historia del uso de la tierra en un área determinada depende, en gran

TABLA 5.2 Principales fuentes de información histórica aplicadas al ecosistema boscoso.

I. Registros históricos
Escritos
Narraciones
Documentos manuscritos
Documentos impresos
Gráficos
Fotografías aéreas
Fotografías periodísticas
Mapas
II. Evidencia oral
Entrevistas a grupos étnicos
Entrevistas a residentes permanentes del sitio
III. Restos arqueológicos, presencia de carbón vegetal
IV. Evidencia presente en el bosque mismo
Estructura y composición del rodal
Evidencia paleoecológica (polen, fitolitos)

medida, de la información disponible, así como del período histórico que se quiera investigar. Se recomienda, como punto de partida, las crónicas de los primeros exploradores de la región, o bien, las descripciones históricas de visitantes científicos. Los registros históricos, tanto impresos como manuscritos, constituyen una de las fuentes de contacto más importantes con el pasado de los bosques neotropicales en el período posterior a la llegada de los europeos al continente americano. Lamentablemente, algunas regiones carecen de tal documentación o su búsqueda puede ser sumamente dificil. Algunas veces la información se encuentra esparcida en forma de descripciones muy breves inmersas en escritos largos y de poco interés para el objetivo del estudio. Además, estas narraciones deben ser interpretadas dentro del contexto y las circunstancias del momento en que fueron escritas.

Otra fuente valiosa de información son los mapas antiguos, las fotografias aéreas y las fotos de los bosques. Las fotografías periodísticas o paisajísticas permiten inferir –aunque a pequeña escala– los cambios sufridos por el ecosistema (Figuras 5.1 y 5.2). Las fotografías aéreas son una herramienta sumamente valiosa para documentar los cambios en el uso de la tierra, pero la mayor parte del neotrópico húmedo y lluvioso podrían no disponer de ellas. Un caso excepcional lo constituye la isla de Puerto Rico, pues allí la disponibilidad de fotografías aéreas tomadas desde 1936 ha permitido estudiar el impacto a largo plazo del uso de la tierra y de las perturbaciones naturales sobre el bosque montano (Guariguata 1990, García-Montiel & Scatena 1994, Lugo *et al.* 1996, Thomlinson *et al.* 1996, Foster *et al.* 1999). Por otra parte, el desarrollo alcanzado por los Sistemas de Información Geográfica (SIG), así como la utilización de sensores remotos e imágenes de satélite (Quattrochi & Pelletier 1991), ha permitido un mejor análisis de la heterogeneidad espacial y temporal que provoca en el paisaje el uso de la tierra (Johnson 1990). Los SIG también han servido para describir –a una escala de cientos de hectáreas– los diferentes patrones de distribución espacial que presentan las especies vegetales y relacionarlos con factores bióticos y abióticos. Por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, Clark *et al.* (1995), señalaron que había una serie de factores edáficos y de factores humanos recientes (cosecha de una especie, *Iriartea deltoidea*) influyendo en la distribución espacial de siete especies de palmas arborescentes en el bosque primario.

La evidencia que aportan las entrevistas, tanto a residentes locales como a grupos étnicos conocedores de viejas prácticas y tradiciones,



FIGURA 5.1 Vista de una carbonera en el bosque de colorado (*Cyrilla racemiflora*), en las montañas de Luquillo, Puerto Rico. Para producir carbón se utilizaban construcciones simples: la madera era apilonada sobre pequeñas hondonadas hechas en el suelo y luego cubierta con tierra proveniente de los alrededores del mismo sitio. La producción de carbón dentro del bosque constituyó una forma de perturbación antropogénica localizada, pero continua e intensa, a nivel del suelo. Este tipo de perturbación afectó en menor grado el dosel del bosque debido a que el Servicio Forestal no permitía la apertura de grandes claros. Fotografia tomada en 1936 por el Servicio Forestal de los Estados Unidos

puede ser la fuente más valiosa de información histórica en áreas donde los documentos gráficos o escritos son escasos o inexistentes. Las entrevistas son una herramienta muy utilizada en la investigación sociológica. Por ejemplo, en vista de la escasez de registros escritos, Pierce (1992) reconstruyó la historia del uso de la tierra en la Estación Biológica La Selva, y en áreas adyacentes, entrevistando, detenidamente, a los residentes de la zona. Gómez-Pompa *et al.* (1987) recurrieron al conocimiento acumulado por los mayas actuales –sobre el manejo silvicultural que practicaban sus antepasados– para interpretar la distribución florística que hoy presentan los bosques de la península de Yucatán. Es preciso advertir, sin embargo, que la información contenida en estas historias debe analizarse con cautela, pues ellas son propensas a los errores que surgen de los prejuicios culturales, la percepción personal y en ocasiones, de la falta de memoria del entrevistado (a causa de su edad, por ejemplo).

Otro tipo de evidencia la ofrecen los restos arquelógicos, tales como utensilios, alfarería o vestigios de construcciones, los cuales constituyen una prueba de la presencia en otros tiempos de diferentes grupos humanos. Las excavaciones y dataciones de objetos de cerámica realizadas por Roosevelt *et al.* (1991) en la zona boscosa de Santarem (Brasil) señalan la existencia de una cultura de cerámica incipiente hace más de 6 000 años. Esas mismas investigaciones mostraron que hace 1 000 años el área de Santarem estuvo poblada por civilizaciones indígenas mucho más complejas de lo que se pensaba, pero que ya en 1850 habían



FIGURA 5.2 Transporte de carbón a través de las montañas de Luquillo, Puerto Rico. Muchos de los caminos utilizados para transportar carbón siguen aún presentes y con frecuencia se les confunde con drenajes naturales. Fotografia tomada en 1936 por el Servicio Forestal de los Estados Unidos.

desaparecido. Los restos de cerámica precolombina (además de los fragmentos de carbón vegetal de más de 1 000 años de antigüedad) encontrados en los suelos de la Estación Biológica La Selva también sugieren que la estructura actual de su bosque primario alberga un legado humano (Horn & Sanford 1992).

El último tipo de evidencia histórica –de acuerdo a Whitney (1994)– forma parte del sistema ecológico mismo. Evidencias de esta índole han sido utilizadas en las zonas templadas para reconstruir la historia de las perturbaciones naturales y antropogénicas sufridas por sus bosques (Henry & Swan 1974, Oliver & Stephens 1977, Foster 1988, Foster *et al.* 1992). Henry y Swan (1974) y Oliver y Stephens (1977), por ejemplo, combinaron la información que les proporcionaba el conteo de los anillos del tronco de los árboles con información obtenida a partir de distintos registros históricos para estudiar el efecto de las perturbaciones asociadas a fuegos, vientos y extracción selectiva en la composición de la vegetación de los bosques templados. Un resumen de las técnicas empleadas para obtener este tipo de evidencia se presenta en Lorimer (1985). En la mayoría de las zonas húmedas y lluviosas del neotrópico, sin embargo, la ausencia de una estacionalidad marcada impide la formación de anillos de crecimiento que puedan ser contados y datados; por lo tanto, es difícil inferir de este modo la edad del rodal y su historial de perturbaciones. Una técnica que ha sido utilizada con éxito en el neotrópico húmedo es la datación del carbón encontrado en el suelo de los bosques y en los sedimentos lacustres.

Por ejemplo, los bosques lluviosos del norte amazónico –en San Carlos de Río Negro, en Venezuela– fueron considerados por mucho tiempo como fisionómicamente primarios y, por

ende, libres de la acción humana. No obstante, la datación del carbón recuperado arqueológicamente llevó a concluir que, al menos desde mediados del Holoceno (desde hace 10 000 años hasta el presente), estos bosques habían estado sometidos a la acción del fuego asociado a períodos secos y producto de la actividad humana (Sanford *et al.* 1985). Otra evidencia de campo que ha sido utilizada es la presencia de "perfiles de fósforo" en el suelo (Eidt 1977, 1984), perfiles que permanecen como una huella de los desechos provenientes de antiguos asentamientos humanos. Debido a la alta capacidad de fijación (pero baja movilización) del fósforo en el suelo, especialmente en suelos muy lixiviados, este elemento puede acumularse en forma de óxidos o de hidróxidos de hierro o aluminio en aquellos sitios que han estado sometidos a la influencia humana.

El análisis de granos de polen fosilizados, semillas y otras partes vegetales que han permanecido enterrados durante cientos o miles de años en las condiciones anaeróbicas de los sedimentos lacustres (Recuadro 2.1) constituye la principal fuente de información de los estudios paleoecológicos (Schoonmaker & Foster 1991). La ventaja de estos estudios es que proveen un registro continuo de los cambios ocurridos en el pasado, con lo cual colocan a los estudios ecológicos en un contexto temporal mucho más amplio y permiten evaluar la importancia de aquellos procesos que operan lentamente. Los cambios climáticos acaecidos en un período de tiempo geológico (de miles a cientos de miles de años) y que favorecieron la migración y la especiación, constituyen un ejemplo de este tipo de procesos, los cuales se reflejan con claridad en las comunidades boscosas actuales (ver capítulo 2). El estudio de los fitolitos (partículas de sílice que se forman en el interior de la célula vegetal viva y que pueden ser preservados por miles de años en los suelos y sedimentos de muchos ambientes tropicales), combinado con los análisis palinológicos ha contribuido a identificar, en el neotrópico húmedo y lluvioso, señales de actividad agrícola en muchas localidades que actualmente se encuentran cubiertas de bosques "primarios", entre ellas algunas estaciones biológicas (Piperno 1988, Kennedy & Horn 1997, Piperno & Pearsall 1998).

Según Cronon (1983), el mayor reto para la ecología histórica consiste en inferir de qué manera los cambios ecológicos provocados por actividades humanas anteriores han influido en la respuesta funcional y a largo plazo del ecosistema forestal. Como se mencionó al principio de esta sección, las hipótesis históricas suelen basarse en hechos que ocurrieron en el pasado, pero que en la actualidad pueden ser difíciles y hasta imposibles de verificar experimentalmente. En esos casos se recomienda evaluar con cuidado las evidencias y apelar luego a la teoría de la ecología moderna, teniendo siempre presente que la actividad humana es capaz de determinar diferentes trayectorias durante la sucesión secundaria (ver capítulo 23), y de alterar, igualmente, el funcionamiento del ecosistema.

El efecto de la actividad humana en la estructura y en el funcionamiento del ecosistema boscoso

El legado del uso de la tierra puede estudiarse desde diferentes perspectivas espaciales y temporales (Urban *et al.* 1987). Desde el plano de la comunidad ecológica, la presencia de ciertas especies puede obedecer a determinadas prácticas agroforestales favorecidas en el pasado. A su vez, la presencia o dominancia de ciertas especies puede afectar el funcionamiento del ecosistema –por su influencia sobre determinados procesos ecológicos–. Por ejemplo, un mayor número de especies de árboles fijadores de nitrógeno, como ocurre cuando se cultiva café, puede influir, de manera diferencial, en el funcionamiento del ecosistema: la presencia de estas especies afecta los procesos que ocurren a nivel del suelo (Pastor *et al.* 1984, 1987; Binkley & Sollins 1990, Binkley 1993, García-Montiel & Binkley 1998), pues se incorpora materia orgánica con determinada composición química. La descomposición de materia orgánica con alto contenido energético, es decir, con alto contenido de lignina u otros

compuestos ricos en C pero pobres en nutrientes como N o P, puede llevar a la inmovilización microbiana de estos últimos elementos y reducir su disponibilidad para las plantas (ver capítulo 8). Por otra parte, la incorporación al suelo de materia orgánica con alto contenido de N aumenta la tasa de circulación de este elemento e incrementa su disponibilidad en el ecosistema forestal. El impacto causado por el ser humano en el bosque debe, entonces, evaluarse, no solo a nivel de la vegetación, sino a nivel de otros procesos del ecosistema, los cuales son mediados por la vegetación misma.

Evidencia de la presencia humana prehispánica en los bosques neotropicales húmedos y lluviosos

Como ya se mencionó, la influencia de la actividad humana en la estructura y en la composición de los sistemas boscosos neotropicales es muy antigua (Piperno & Pearsall 1998). Las investigaciones paleoecológicas más recientes, realizadas en los bosques de bajura de la zona central del Pacífico de Panamá (Piperno *et al.* 1990, 1991; Bush *et al.* 1992), señalan la época del Pleistoceno tardío como fecha probable de la llegada de poblaciones humanas al istmo centroamericano, aproximadamente 11 000 años antes del presente (AP). La presencia de microfósiles de carbón particulado en los sedimentos lacustres depositados durante ese mismo período sugiere que la "corta y quema" sistemática de estos bosques comenzó muy temprano. Las actividades humanas asociadas con la agricultura de subsistencia basada en la tala y en la quema de los bosques y las prácticas horticulturales a pequeña escala parecen haber estado bien establecidas entre 7 000-5 000 años AP, tal como lo indica la presencia de microfósiles en esos sedimentos (Piperno *et al.* 1990, Bush *et al.* 1992, Bush & Colinvaux 1994). Entre esos microfósiles se observan (1) fitolitos y granos de polen de gramíneas, entre ellas, *Zea mays*; (2) polen de especies pioneras características de bosques secundarios, tales como *Cecropia* (Moraceae), *Pilea* (Urticaceae), *Trema* (Ulmaceae) y Melastomataceae; y (3) fragmentos de árboles o de fitolitos (sobre todo *Heliconia*) carbonizados. La agricultura parece haberse intensificado en la zona entre 4 000 y 3 000 años AP, lo que sugiere una intensa deforestación.

Los resultados de estas investigaciones encuentran apoyo en los hallazgos de otros estudios paleoecológicos y arquelógicos realizados en diferentes regiones de América Central (Hammond *et al.* 1976, Binford & Leyden 1987, Leyden 1987, Rue 1987, Smith 1997) y Suramérica (May 1984, Bush *et al.* 1989, Piperno 1990, Roosevelt *et al.* 1991), estudios que también sugieren un impacto considerable en los bosques de parte de las poblaciones indígenas precolombinas. La Amazonia, en particular, ha sido calificada como una de las zonas tropicales "más prístinas" del mundo (siempre se ha creído que sus bosques constituyen un hábitat inadecuado para la supervivencia humana). Sin embargo, la presencia de granos de polen y de fitolitos de maíz en sedimentos lacustres provenientes de la Amazonia ecuatoriana sugieren una historia de cultivo que se remonta a aproximadamente 6 000 años AP, y, al norte del río Amazonas, los registros paleoecológicos dan cuenta de una actividad humana relativamente intensa hacia 3 350 años AP (Bush *et al.* 1989).

Muchas regiones boscosas neotropicales que hoy se consideran "prístinas" desde el punto de vista estructural no son, entonces, más que el resultado de un proceso de sucesión secundaria que inició luego de la desaparición, casi total, de muchas poblaciones indígenas precolombinas, las cuales fueron diezmadas al entrar en contacto con los europeos. En particular, los estudios realizados por Bush y Colinvaux (1994) en los bosques fisionómicamente "primarios" de la zona del Darién, en Panamá, indican que estos ecosistemas son, en gran parte, el resultado de una sucesión secundaria que comenzó siglos atrás con el abandono de las tierras agrícolas (Piperno *et al.* 1990). La regeneración del bosque en la región del Darién y en otras áreas del Panamá actual (Piperno *et al.* 1991) coincide, en

los registros paleoecológicos, con la fecha de llegada de los españoles al Nuevo Mundo, y se hace evidente por la repentina ausencia de microfósiles (carbón, polen y fitolitos de maíz) y por la mayor abundancia de polen de especies típicas de bosque. De hecho, la diversidad y el alto grado de endemismo que caracterizan la zona del Darién podrían ser, en parte, el resultado de la yuxtaposición de las diferentes trayectorias seguidas por la vegetación durante el proceso de sucesión secundaria (Bush & Colinvaux 1994). Es más, se ha sugerido que la larga historia de perturbaciones, tanto naturales (Frost 1988, Van der Hammen 1991) como antropogénicas (Bush *et al.* 1992, Bush & Colinvaux 1994) que parece haber afectado las zonas húmedas y lluviosas del bosque neotropical en los últimos 10 000 años, es responsable, por lo menos en parte, de la diversidad tan alta que allí se observa (para otras interpretaciones, ver capítulo 4).

El efecto de la actividad humana prehispánica en los bosques neotropicales se ha hecho también evidente en el área de mayor influencia de la civilización maya, la cual comprende el sur de México y el norte de Guatemala y Belice, en la península de Yucatán. Esta zona está dominada por bosques que varían desde "perennifolios" (al sur de Belice) hasta "caducifolios" (al noroeste de la península) y muestra un régimen de precipitación anual que oscila desde los 1 500-1 300 mm (en la región este y suroeste) hasta los 500 mm (hacia el noroeste) (Barrera *et al.* 1977). Los mayas han ocupado esta región desde hace por lo menos 3 000 años, pero el mayor florecimiento de la cultura ocurrió entre 300 y 1 000 años AP, época en la que se estima que la población alcanzó un pico de 400-500 habitantes/km^2 (Turner 1976). Las investigaciones antropológicas e históricas más recientes han demostrado que los mayas prehispánicos utilizaron un sistema de terrazas agrícolas bastante sofisticado (Puleston 1978). Igualmente, se piensa que la alta densidad poblacional alcanzada durante el período clásico condujo a la tala de los bosques (Turner 1976, Wiseman 1978, Leyden 1987, Whitmore *et al.* 1990) y a una alteración en su composición de especies. Algunas corrientes de pensamiento sostienen que la reducción de la población maya se debió al deterioro ambiental (Dahlin 1983, Leyden 1987, Whitmore *et al.* 1990), otras afirman que esa merma obedeció, básicamente, a una combinación de factores económicos, políticos y sociales (Barrera *et al.* 1977).

Diversos estudios florísticos y etnobotánicos realizados en los bosques de la región (Wiseman 1978, Rico-Gray *et al.* 1985, Gómez-Pompa *et al.* 1987, Gómez-Pompa & Kaus 1990), muestran la presencia de una serie de atributos que son un reflejo de las prácticas de manejo del bosque empleadas por los mayas en el pasado. Por ejemplo, el análisis florístico (Rico-Gray *et al.* 1985) de un bosque en Yohaltún (Campeche, México) arrojó un total de 25 especies de árboles, de las cuales aquellas que presentaron una mayor dominancia también se destacaron por su utilidad medicinal, económica o religiosa. Se supone que tales especies fueron seleccionadas, plantadas y protegidas por los mayas de la zona (Gomez-Pompa *et al*. 1987). Entre esas especies figuran: *Manilkara zapota* (Sapotaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Bursera simaruba* (Burceraceae), *Spondias mombin* (Anacardiaceae) y *Cedrela odorata* (Meliaceae). Además, la distribución de *Brosimum* se encuentra estrechamente asociada a la presencia de sitios arqueológicos (Wiseman 1978). Con frecuencia, estas especies forman unidades de vegetación que se distinguen por su mayor estatura con respecto al resto del bosque caducifolio (Gómez-Pompa *et al.* 1987). Además, se considera que son un relicto que surgió como consecuencia de la protección de una zona o de una especie con un propósito definido.

Evidencia de la presencia humana en los bosques neotropicales post-hispánicos

Luego de la llegada de Cristóbal Colón al continente americano en el siglo XV, el proceso de transformación paisajística neotropical se aceleró enormemente. Mientras ciertas áreas de

bosques fueron abandonadas y dejadas al proceso de sucesión secundaria, otras se vieron expuestas a los efectos de un nuevo sistema socioeconómico de posesión de tierra (Cronon 1983). Hasta el momento, una de las evidencias más completas de la historia ecológica asociada a la presencia humana en los bosques húmedos neotropicales post-hispánicos proviene de las investigaciones realizadas en las montañas de Luquillo, en Puerto Rico.

Las montañas de Luquillo, en el extremo noreste de la isla de Puerto Rico (18º 18' N, 65º 50' W), representan un excelente estudio de caso sobre la historia ecológica del bosque neotropical. Tradicionalmente en estas montañas se han identificado cuatro tipos de bosque (ver descripción detallada en Beard 1949 y Brown *et al.* 1983). El estudio de historia ecólogica que a continuación se describe fue realizado en el "bosque de tabonuco" (*Dacryodes excelsa*), bosque que ocupa un 70% del área comprendida dentro del Bosque Experimental de Luquillo (11 330 ha) y que se extiende hasta los 600 m de elevación. Otras especies comunes en este bosque son *Sloanea berteriana* (Elaeocarpaceae) y *Manilkara bidentata* (Sapotaceae). Por encima del "bosque de tabonuco" se presenta el "bosque de colorado", el cual se encuentra dominado por la especie arbórea, *Cyrilla racemiflora* (Cyrillaceae).

Poco se conoce acerca de la estructura y la composición de los bosques precolombinos que poblaban las montañas de Luquillo; sin embargo, se piensa que las zonas bajas de dichas montañas estuvieron cubiertas por "densos bosques de árboles exhuberantes" (Wadsworth 1950). Las zonas altas, por su parte, se comenzaron a proteger alrededor de 1860 cuando la isla aún pertenecía a España. En 1903 se estableció el "Bosque Nacional de Luquillo", cuya área comprendía los bosques previamente protegidos por la Corona Española (Wadsworth 1950) y, en 1917, dicha área comenzó a ser manejada por el Servicio Forestal de los Estados Unidos. Durante los años treinta, el Servicio Forestal llevó a cabo un programa de adquisición de terrenos (Marrero 1947), gracias al cual las zonas bajas de las montañas, en su mayoría bosque de tabonuco, pasaron a formar parte del Bosque Nacional. Estas tierras habían sufrido el impacto de la agricultura, la tala selectiva y la creación de pastizales. En 1935, el nombre de "Bosque Nacional de Luquillo" fue reemplazado por el de "Bosque Nacional del Caribe", y, en 1956, pasó a llamarse "Bosque Experimental de Luquillo" (BEL). El BEL ha sido objeto de extensos estudios de ecología de ecosistemas (Odum 1970), ciencias forestales (Brown *et al.* 1983), y, más recientemente, de la dinámica de las perturbaciones naturales (ver el volumen **28** [4a] de la revista *Biotropica*).

Debido a que están sujetas a la influencia periódica de huracanes y depresiones tropicales, las montañas de Luquillo proporcionan una oportunidad única para estudiar la respuesta de los ecosistemas forestales a las perturbaciones naturales, especialmente en el largo plazo (Waide & Lugo 1992). Paradójicamente, aun cuando la historia del uso de la tierra en estas montañas había sido reconocida con anterioridad (Wadsworth 1950), la importancia del impacto humano sobre el bosque no comenzó a ser considerado sino hasta comienzos de la década de 1990. La historia ecológica asociada al uso de la tierra en estas montañas comenzó a estudiarse como parte de un proyecto exploratorio que pretendía inferir hasta qué punto la estructura y la composición de la vegetación del ecosistema forestal actual respondía a algún tipo de actividad humana practicada en el pasado. Las investigaciones se concentraron en dos sitios localizados al norte del bosque de tabonuco: el área que rodea la Estación Biológica El Verde y las Cuencas Experimentales de Bisley (ambas áreas han sido el foco de diversos estudios ecológicos). Con el propósito de lograr relaciones histórico-ecológicas más evidentes, la reconstrucción histórica de El Verde se centró, estrictamente, en la parcela de terreno conocida como Finca El Verde (Fig. 5.3). Esta parcela fue comprada por el Servicio Forestal de los Estados Unidos durante la década de 1930 (Gerhart 1934).

Para reconstruir la historia del uso de la tierra de la Finca El Verde se utilizaron dos fuentes de información: los Archivos Generales de Puerto Rico (Instituto de la Cultura Puertorriqueña) y los archivos del Instituto Internacional de

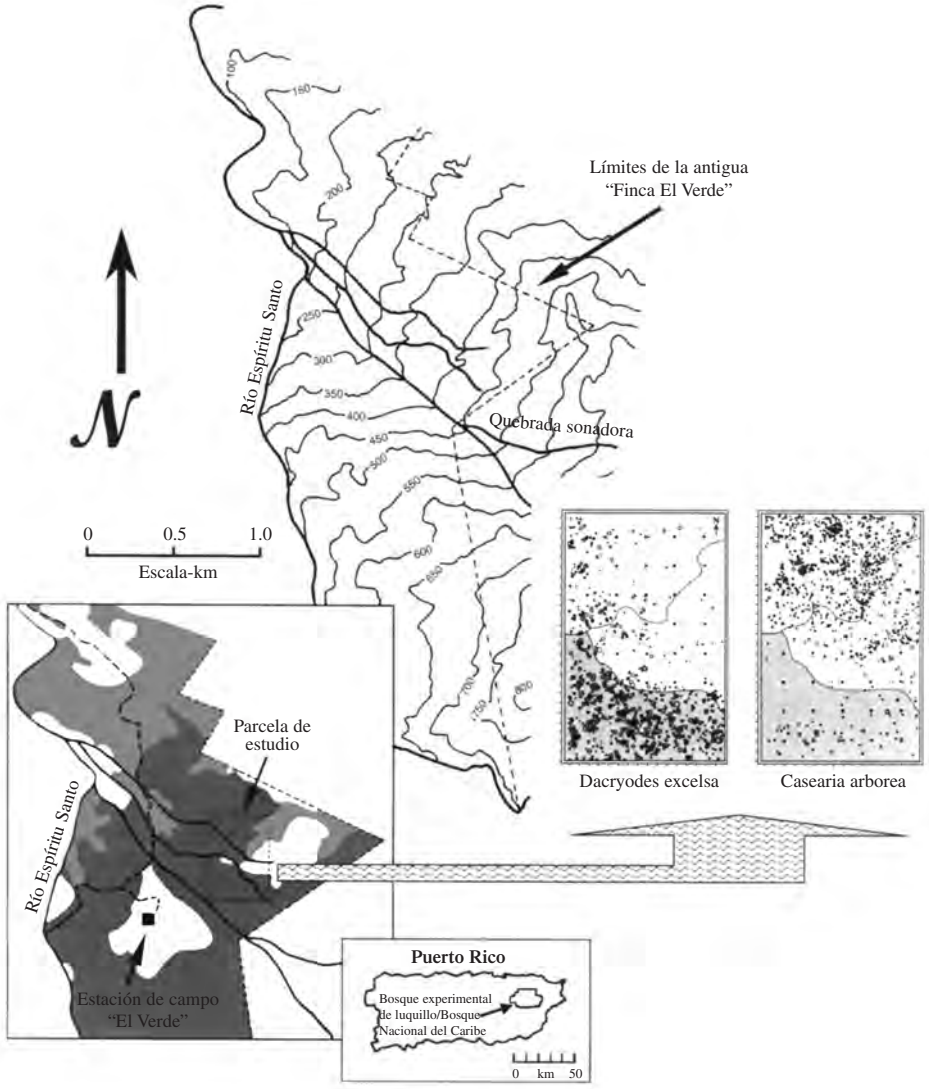


FIGURA 5.3 Uso de la tierra en la antigua "Finca El Verde", Puerto Rico, en 1934, momento en que la parcela fue adquirida por el Servicio Forestal de los Estados Unidos. El color gris claro del mapa indican áreas que fueron totalmente deforestadas. El color blanco indica áreas medianamente taladas y el color gris oscuro indica áreas que no fueron taladas, pero que fueron afectadas por el cultivo del café y otros usos de la tierra. También se incluye la distribución de las especies de árboles *Dacryodes excelsa* y *Casearia arborea* en una parcela de estudio de 16 hectáreas (modificado de Willig *et al*. 1996).

Dasonomía Tropical del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, en Puerto Rico. La información sobre el uso dado a la tierra antes de 1900 se obtuvo a través de diversos manuscritos emitidos durante la administración de la Corona Española. Entre esos documentos figuraban registros de concesión de terrenos, registros de propiedad y cartas. La información contenida en los archivos del Instituto Internacional de Dasonomía Tropical en Puerto Rico permitió la recopilación de la historia más reciente, así como la corroboración de la historia del siglo pasado. Tal vez nunca se conozcan con exactitud las características del paisaje de Puerto Rico antes de la colonización española, pero algo puede inferirse de las narraciones escritas por los primeros exploradores que llegaron a la isla (Melgarejo 1582, O'Reilly 1765). Es muy probable que a la llegada de los españoles la isla estuviera cubierta por bosques. Las poblaciones

indígenas eran menos avanzadas que las de Centroamérica y mantenían una forma de vida basada en la caza, la pesca y la agricultura nomádica. Hacia finales del siglo XVII, los indígenas de Puerto Rico ya habían sido exterminados y a finales del XVIII la alteración paisajística de las zonas costeras estaba muy avanzada. Sin embargo, la alteración de las zonas montañosas comenzó más tarde.

Al parecer, lo que desencadenó la transformación de las montañas de Luquillo fue la necesidad de la Corona Española de obtener madera para la industria naval. Tal necesidad se hizo patente a través de los decretos establecidos entre finales del siglo XVIII y el siglo XIX, en los cuales se exigía a quienes solicitaban tierra que del total de tierra que se les entregaba, el 10 % estuviera cultivado en menos de un año, el 25 % al cabo de cuatro años y el 100 % luego de 10 años de posesión. Entre 1828 y 1850, las tierras de Puerto Rico experimentaron una alta tasa de recambio de propietarios: mientras que en 1828 el 44 % de la isla aún pertenecía a España, a finales de ese mismo siglo solo el 6% era propiedad española (Wadsworth 1950).

Historia del uso de la tierra en la Finca El Verde. Montañas de Luquillo, Puerto Rico

El Servicio Forestal de los Estados Unidos obtuvo la Finca El Verde en 1934 como un solo lote de tierra; sin embargo, en el pasado estas tierras estuvieron divididas en lotes más pequeños. Estos lotes habían sido obtenidos por diferentes familias a través de concesiones o compras establecidas por el gobierno español. La historia del uso de la tierra en la Finca El Verde durante los dos últimos siglos puede dividirse en cuatro períodos: (1) antes de 1866: extracción selectiva de madera, (2) entre 1866 y finales del siglo XIX: agricultura, (3) entre 1911 y 1934: explotación maderera a gran escala y (4) después de 1934: manejo silvicultural, reforestación, e investigación forestal y ecológica. El impacto de la actividad humana en el ecosistema forestal estuvo determinado por el uso de la tierra y éste varió según cada período. Por ejemplo, el período comprendido entre finales del siglo XIX y principios del siglo XX coincide con la abolición de la esclavitud y el colapso económico en el Caribe (Lugo *et al.* 1981). Es posible, entonces, que durante ese período disminuyera la actividad agrícola en el área.

En 1886, la parte central de la Finca El Verde fue otorgada en concesión gratuita a una familia de colonos españoles. Los documentos en que se otorga ese terreno señalan que, antes de la concesión, la actividad humana dentro del área se había limitado a la extracción selectiva de las mejores maderas del bosque. Sin embargo, por tratarse de una zona de difícil acceso, la deforestación inicial fue lenta y el impacto humano no muy grande. La tala se intensificó con la creación de una sociedad agrícola cuyo propósito era convertir el área en una finca cafetalera. Para adecuar el terreno, se extrajeron las especies dominantes del dosel (*Dacryodes excelsa*, *Manilkara bidentata* y *Magnolia splendens*) y se favorecieron o sembraron las especies tradicionalmente utilizadas para dar sombra al café, tales como *Inga* spp. También se establecieron otros cultivos de subsistencia. Aunque se asignaron algunas áreas para mantener animales de trabajo, la agricultura fue la actividad dominanate en la parcela a lo largo de la segunda mitad del siglo XIX. Otras áreas del bosque de tabonuco también se vieron afectadas por un patrón similar de uso de la tierra, tal y como se infiere de los manuscritos históricos. Allí se indica que la tala indiscriminada condujo a la deforestación de una buena parte del bosque y que dicha deforestación parece haber alcanzado su máximo alrededor de 1875. Entre 1911 y 1934 se dio una intensa extracción de madera, la cual llevó, en los alrededores de 1920, a la tala total de las áreas boscosas más accesibles. Estas áreas fueron posteriormente replantadas con cultivos de café, pero estas plantaciones fueron abandonadas en 1928, luego del paso del huracán San Felipe. Los cultivos de subsistencia se siguieron manteniendo dentro de la finca.

El período histórico más reciente comenzó cuando el Servicio Forestal de los Estados

Unidos adquirió la Finca El Verde (Gerhart 1934) y la anexó al Bosque Nacional del Caribe/Bosque Experimental de Luquillo (Marrero 1947). Este último período estuvo marcado por un programa de reforestación a gran escala de las montañas de Luquillo. Dicha reforestación incluyó la siembra de especies endémicas y exóticas en aquellas áreas consideradas como "degradadas" (por la conversión del bosque y por el establecimiento permanente de pastizales). La producción de carbón formó parte de este programa y constituyó un mecanismo para eliminar los desechos dejados por la corta de árboles, al tiempo que brindó una fuente alternativa de energía e incrementó las oportunidades de empleo para las poblaciones rurales vecinas (Marrero 1947, Wadsworth 1949). Áreas que habían sido influenciadas por la producción de café también fueron, posteriormente, influenciadas por la producción de carbón. Este impacto recurrente se debió a que las maderas más apropiadas para la producción de carbón eran, precisamente, las de aquellas especies que habían sido utilizadas para dar sombra al café (p. ej., *Inga*; Wadsworth 1949).

En la actualidad, las antiguas carboneras (Figs. 5.1 y 5.2) se pueden identificar por la presencia, en el suelo, de zonas con una concentración de carbón muy alta. Además, alrededor de estos sitios se observan árboles cuyo tallo es de un diámetro relativamente similar y que se encuentran espaciados en forma más o menos regular (García-Montiel & Scatena 1994). Tal es el caso de *Khaya nyasica* y *Guarea guidonia* (Meliaceae), árboles que constituyen un relicto de prácticas silviculturales anteriores.

El legado humano en la estructura y en la composición del bosque de la Finca El Verde, en las montañas de Luquillo

El legado humano en el actual bosque de tabonuco se hace patente a través de una serie de rasgos observables en la estructura y en la composición de las especies. El estudio de García-Montiel y Scatena (1994) en las Cuencas Experimentales de Bisley muestra cómo los efectos de la producción de carbón (actividad que tuvo lugar hace más de 50 años), aún son palpables en la estructura y en la composición de la vegetación. Por ejemplo, la palma *Prestoea montana* resultó ser la especie más abundante en aquellas zonas del bosque de pendientes leves que estuvieron sometidas a la producción de carbón. Por su parte, la perturbación asociada a la producción de café redujo la densidad de especies arbóreas.

En otro estudio similar, que incluyó las Cuencas Experimentales de Bisley y el bosque que rodea la Estación Biológica El Verde, Zimmerman *et al. (*1995) encontraron que las zonas que habían sido previamente afectadas por el cultivo de café mostraban una dominancia de *Guarea guidonia* y no de especies de *Inga*. Zimmerman *et al.* (1995) interpretaron estos resultados como un reflejo de las prácticas ejercidas por el Servicio Forestal durante los años treinta y cuarenta: en esa época se cortaron muchos árboles de *Inga* y su madera fue transformada en carbón. Por otra parte, las especies arbóreas *Tabebuia heterophylla* (Bignoniaceae) y *Myrcia deflexa* (Myrtaceae) resultaron dominantes en aquellas zonas que habían sido deforestadas para el establecimiento de pastos.

El legado de la tala practicada durante el tercer período de actividad humana en el bosque de tabonuco que rodea El Verde se examinó mediante una parcela rectangular de 16 hectáreas (Fig. 5.3), establecida inicialmente para estudiar la diversidad y la dinámica poblacional de los árboles. Esta parcela sirvió para analizar la respuesta individual de las especies al paso del huracán Hugo, el cual azotó el bosque en septiembre de 1989 (Zimmerman *et al.* 1994). Por coincidencia, al establecer esta parcela se incluyeron en ella alguna áreas que, en el pasado, habían sido afectadas por diferentes formas de uso de la tierra. La fotografía aérea de 1936 correspondiente a El Verde, muestra, claramente, que la zona norte de la parcela se encuentra dentro del área que en 1920 fue deforestada y posiblemente sometida a prácticas agrícolas. Según esa fotografía, la mayor parte de la zona norte presentaba una cobertura forestal que

variaba entre un 20 y un 80 % (Zimmerman *et al.* 1994), aunque había una porción más pequeña, al noreste de la misma parcela, que presentaba menos del 10% de cobertura vegetal. En cambio, en 1936, la zona sur de la parcela presentaba más de un 80 % de cobertura forestal. Esta última zona ha sido considerada como bosque primario (Zimmerman *et al.* 1995), pese a que, en el pasado, algunas prácticas asociadas a la agricultura y a la extracción selectiva de madera pudieron haberla afectado. La huella que deja el uso de la tierra se hace evidente en la composición de especies de la parcela, pues mientras la porción norte contiene un bosque secundario dominado por *Casearia arborea* (Flacourtiaceae), la parte sur está dominada por *Dacryodes excelsa*. Estos estudios muestran que, a nivel de todo el bosque de tabonuco, el uso históricamente dado a la tierra ha creado un mosaico temporal y espacial que se refleja en la estructura y en la composición de las especies presentes.

Como ya se indicó anteriormente, una variación en la composición y en la dominancia de ciertas especies arbóreas puede, a la larga, generar diferencias en el funcionamiento de los ecosistemas –debido a la variación que se produce en el tejido vegetal depositado en el suelo–. Zou *et al.* (1995), por ejemplo, compararon el reciclaje de nutrientes de un bosque secundario dominado por *Casearia arborea*, *Cecropia schreberiana* (Cecropiaceae) e *Inga vera*, con el de un bosque primario dominado por *Dacryodes excelsa* y *Guarea guidonia*. Ambos bosques estaban localizados dentro de la antigua Finca El Verde. El estudio reveló que, en el bosque secundario, la tasa de descomposición de la hojarasca del suelo era mayor (un 5%) que en el bosque primario (bosque de tabonuco). Esta diferencia parece estar relacionada con la calidad química del tejido de la hojarasca: la concentración inicial de N y K de la hojarasca del bosque secundario era un 50 % más alta que la del bosque de tabonuco. La diferencia en la tasa de descomposición, y en el flujo de nutrientes a través del ecosistema, diferencia inducida por la calidad química del tejido vegetal, sugiere que cada tipo de bosque podría, también, funcionar de manera diferente (Melillo 1982, Vitousek *et al.* 1982).

Otro legado del uso de la tierra que se ha hecho evidente al estudiar la historia del bosque de tabonuco es la presencia de especies exóticas o inmigrantes (*sensu* Vitousek 1986) que fueron introducidas al área como cultivos de subsistencia y que actualmente se encuentran formando parte del ecosistema forestal. La propagación vegetativa del banano (*Musa*), por ejemplo, ha ocurrido en forma natural dentro del bosque de tabonuco por más de noventa años. En la actualidad, el banano constituye una de las especies dominantes de las comunidades vegetales que se encuentran a lo largo de los valles riparios de este bosque. Apenas unos meses después del paso del huracán Hugo (en 1989), la densidad de tallos de *Musa* era incluso mayor que antes del paso del huracán, cosa que ha ocurrido con otros huracanes (comunicación personal de residentes del área). La presencia de *Musa* en los valles riparios podría jugar un papel ecológico importante, pues con su rápido crecimiento podría contribuir a reducir la pérdida de nutrientes del ecosistema luego de una perturbación de gran escala como lo es el impacto de un huracán.

En resumen, el Bosque Experimental de Luquillo es portador de un verdadero mosaico de legados relacionados con distintos tipos de actividad humana, pero este mosaico sólo es perceptible a través de la investigación histórico-ecológica. En 1936, un 40 % del área total del bosque se encontraba deforestada o en proceso de sucesión secundaria; en 1989, más del 97% del área se encontraba cubierta de bosques. Las zonas dedicadas a la agricultura y posteriormente abandonadas dieron paso al bosque de tabonuco y al bosque de colorado (Foster *et al.* 1999). La sucesión secundaria ha enmascarado, en gran medida, el efecto del uso de la tierra, por lo que un investigador no familiarizado con el área podría creer que se encuentra ante un bosque "natural" (lo mismo podría ocurrirle con otros de los procesos que ocurren en este bosque). Ya que el Bosque Experimental de Luquillo es un sitio de investigación ecológica a largo plazo (Long Term Ecological Research Site, o LTER; Waide & Lugo 1992) y como bien lo señalan Foster *et al.* (1999), las actividades de investigación, las

opciones de manejo y la interpretación de los resultados deben verse bajo el prisma del legado humano que encierra este ecosistema.

Conclusiones y perspectivas de investigación

Si reconocemos que la actividad humana deja una huella significativa en los ecosistemas forestales ¿qué significan entonces los términos "bosque virgen" o "bosque prístino"? Clark (1996) recomienda eliminar su uso –por la connotación que tienen de "ausencia de perturbaciones humanas"–, y sugiere, más bien, referirse al "estado de madurez del bosque", a partir de criterios e indicadores relativamente fáciles de definir y medir, y que incluyan atributos estructurales y funcionales. Estos atributos (Tabla 5.1) cubren un rango que va desde los que presenta un bosque muy joven (producto, por ejemplo, del abandono reciente de un pastizal o un campo agrícola), hasta los que presentaría un bosque viejo, dominado por árboles de edad avanzada o secular. Desde esta perspectiva, se emplearían los términos "primario" o "maduro" para referirse a la edad del rodal y se evitaría cualquier alusión a la presencia o ausencia de actividad humana, ahora o en el pasado. La duración del ciclo de vida de las especies dominantes también podría incluirse como otro criterio para definir el estado de un bosque.

Los estudios que buscan entender el funcionamiento de los ecosistemas boscosos tropicales deben tomar en cuenta la actividad humana y considerarla como un factor que, en última instancia, puede ser el responsable de buena parte de los resultados observados. Conocer el pasado histórico-ecológico de un ecosistema va a permitir, no sólo una mejor comprensión de su estado actual, sino una mayor capacidad de predicción. De particular importancia resulta llevar a cabo investigaciones histórico-ecológicas en aquellas estaciones de campo donde los trabajos de tipo exclusivamente ecológico han sido la norma. La posibilidad de extrapolar a otras áreas los resultados obtenidos y de hacer generalizaciones con ellos, podría estar depender de las particularidades asociadas a la presencia humana en el sitio. Los ecólogos deben, por tanto, hacer un gran esfuerzo por integrar la ecología con la historia, e incrementar, así, el ámbito de aplicación de las conclusiones provenientes de sus investigaciones.

Literatura citada

Barrera, A., A. Gómez-Pompa, & C. Vázquez-Yanes. 1977. El manejo de las selvas por los Mayas: sus implicaciones silvícolas y agrícolas. Biotica **2**: 47-61

Beard, J.S. 1949. The natural vegetation of the windward and leeward islands. Clarendon Press, UK.

Binford, M.W. & B. Leyden. 1987. Ecosystems, paleoecology and human disturbance in subtropical and tropical America. Quaternary Science Reviews **6**:115-128.

Binkley, D. 1993. Nutrición forestal, prácticas de manejo. Limusa, Grupo Noriega Editores, Mexico.

Binkley, D. & Sollins, P. 1990. Factors determining differences in soil pH in adjacent conifer and alder-conifer stands. Soil Science Society of America Journal **54**:1427 -1433

Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology **66**: 682-687.

Brown, S., A.E. Lugo, S. Silander, & L. Liegel. 1983. Research history and opportunities in the Luquillo Experimental Forest. General Technical Report SO-44, U.S. Department of agriculture, Forest Service, Southern Forest Experimental Station, New Orleans, USA.

Bush, M.B. & P.A. Colinvaux. 1994. Tropical forest disturbance: paleoecological records from Darien, Panama. Ecology **75**:1761-1768

Bush, M.B., D.R. Piperno, & P.A. Colinvaux. 1989. A 6000 year history of Amazonian maize cultivation. Nature **340**:303-305

Bush, M.B., D.R. Piperno, P.A. Colinvaux, P.A. De Oliveira, L.A. Krissek, M.C. Miller, & W.E. Rowe. 1992. A 14.300-yr paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. Ecological Monographs **62**:251-275

Christensen, N.L. 1989. Landscape history and ecological changes. Journal of Forest History **33**: 116-125

Clark, D. A., D. B. Clark, R. Sandoval, & M. V. Castro. 1995. Edaphic and human effects of landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. Ecology **76**: 2581 -2594.

Clark, D.B. 1996. Abolishing virginity. Journal of Tropical Ecology **12**:735-739

Clements F.E. 1936. Nature and structure of the climax. Journal of Ecology **24**: 252-84.

Cronon, W. 1983. Changes in the Land: Indians, Colonists, and the Ecology of New England. Hill and Wang, USA.

Crow, T.R. 1980. A rain forest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. Biotropica **12**:42-55

Dahlin, B.H. 1983. Climate and prehistory on the Yukatan Peninsula. Climatic Change **5**:245-263

Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica **12**:47-55

Denslow, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. Pp. 307-321 *en* S. T. A. Pickett & P.S. White, editores. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, USA.

Doyle, T.W. 1981. The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest: an application of a tropical forest succession model. Pp. 56-72 *en* D. C. West, H.H. Shugart, & D.B. Botkin, editores. Forest Succession, Concepts and Application. Springer-Verlag, USA.

Eidt, R.C. 1977. Detection and examination of anthrosols by phosphate analysis. Science **197**:1327-1333

Eidt, R.C. 1984. Advances in abandoned settlement analysis: application to prehistoric anthrosols in Colombia, South America. The Center for Latin America, University of Wisconsin, USA.

Foster, D.R. 1988. Species and stand response to catastrophic wind in Central New England, U.S.A. Journal of Ecology **76**: 135-151

Foster, D.R. 1992. Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in Central New England, USA. Journal of Ecology **80**: 753-772

Foster, D.R. & Boose, E.R. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in Central New England, U.S.A. Journal of Ecology **80**: 79-98

Foster, D. R., M. Fluet, & E. R. Boose. 1999. Human or natural disturbance: landscape-scale dynamics of the tropical forests of Puerto Rico. Ecological Applications **9**: 555-572.

Foster, D.R., T. Zebryk, P. Schoonmaker, & A. Lezberg. 1992. Post-settlement history of human land-use and vegetation dynamics of a *Tsuga canadensis* (Hemlock) woodlot in central New England. Journal of Ecology **80**: 773-786

Frost, I. 1988. A Holocene sedimentary record from Anañgucocha in the Ecuatorian Amazon. Ecology **69**:66-73

García-Montiel, D.C. & D. Binkley. 1998. Effect of *Eucalyptus saligna* and *Albizia falcataria* on soil processes and nitrogen supply in Hawaii. Oecologia **113**: 547-556

García-Montiel, D.C. & F.N. Scatena. 1994. The effect of human activity on the structure and composition of a tropical forest in Puerto Rico. Forest Ecology and Management **63**:57-78

Garwood, N.C., D.P. Janos, & N.V.L. Brokaw. 1979. Earthquake-caused landslides: A major disturbance to tropical forests. Science **205**:997-999

Gerhart, G.A. 1934. Tract 48. Land Acquisition Supplementary Report, Luquillo Purchase Unit. Caribbean National Forest. U.S.D.A. Forest Service, Open-File report. San Juan, Puerto Rico.

Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. Biotropica **3**: 125-135

Gómez-Pompa, A. & A. Kaus. 1990. Traditional management of tropical forest in Mexico. Pp. 43-60 *en* A. B. Anderson, editor. Alternatives to deforestation, steps toward sustainable use of the Amazon Rain Forest, Columbia University Press, USA.

Gómez-Pompa, A., S.J. Flores, & V. Sosa. 1987. The "Pet Kot": a man-made tropical forest of the Maya. Interciencia **12**:10-15

Guariguata, M.R. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. Journal of Ecology **78**:814-832

Hamburg, S.P. & R.L. Sanford Jr. 1986. Disturbance, *Homo sapiens*, and ecology. Bulletin of the Ecological Society of America **67**: 169-161

Hammond, N., D. Pring, R. Berger, V.R. Switsur, & A.P. Ward. 1976. Radiocarbon chronology for early Maya occupation at Cuello, Belize. Nature **260**:579-581

Harrison, P.D. & B.L. Turner II. 1978. Pre-Hispanic Maya agriculture. University of New Mexico Press, USA.

Henry, J.D. & J.M.A. Swan. 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material, an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. Ecology **55**:772-783

Horn, S. P. & R. L. Sanford Jr. 1992. Holocene fires in Costa Rica. Biotropica **24**: 354 -361.

Johnson, L.B. 1990. Analyzing spatial and temporal phenomena using geographical information systems. Landscape Ecology **4**:31-43

Kennedy, L. M. & S. P. Horn. 1997. Prehistoric maize cultivation at the La Selva Biological Station, Costa Rica. Biotropica **29**: 368-370.

Lang, E.G., & D.H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. Ecology **64**:1075-1080

Leyden, B.W. 1987. Man and climate in the Maya lowlands. Quaternary Research **28**: 407 -414

Lorimer, C.G. 1985. Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. Canadian Journal of Forest Research **15**:200-213

Lugo, A.E., R. Schmidt, & S. Brown. 1981. Tropical forests in the Caribbean. Ambio **10**: 318-324

Lugo, A.E. & C.T. Rivera-Battle. 1987. Leaf production, growth rate, and age of the palm *Prestoea montana* in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Journal of Tropical Ecology **3**:151-161

Lugo, A.E., O. Ramos, S. Molina, F. Scatena, & L.L.Velez-Rodríguez. 1996. A fifty three -year record of land use change in the Guánica Forest Biosphere Reserve and its vicinity. International Institute of Tropical Forestry y Fundación Puerto Riqueña de Conservación, Rio Piedras, Puerto Rico.

Marrero, J. 1947. A survey of the forest plantations in the Caribbean National Forest. Tesis de Maestría. University of Michigan, Ann Arbor, Michigan

May, R.M. 1984. Prehistory of Amazonian indians. Science **312**:19-20

McIntosh, R.P. 1985. The Background of Ecology. Cambridge University Press, USA.

Melgarejo, J. 1582. Memoria y descripción de la isla de San Juan de Puerto Rico en el año 1582 (re-impreso en 1914). Boletin Histórico de Puerto Rico **1**:75-91

Melillo, J.M., J.D. Aber, & J.F. Muratore. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology **63**:621-626

Motzkin, G., D. Foster, A. Allen, J. Harrod, & R. Boone. 1996. Controlling site to evaluate history: vegetation patterns of a New England sand plain. Ecological Monographs **66**:345-365

Odum, H.T. 1970. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission, Virginia, USA.

Oliver, C.D. & E.P. Stephens. 1977. Reconstruction of mixed-species forest in Central New England. Ecology **58**:562-572

O'Reilly, A. 1765. Memoria sobre la isla de Puerto Rico (re-impreso en 1921). Boletin Historico de Puerto Rico **1**:108

Pastor, J., J.D. Aber, C.A. McClaugherty, & J. Melillo. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. Ecology **65**:256-268

Pastor, J., R.H. Gardner, V.H. Dale, & W.M. Post. 1987. Successional changes in nitrogen availability as a potential factor contributing to spruce declines in boreal north America. Canadian Journal of Forest Research **17**: 1394-1400

Pickett. S.T.A. & P.S. White. 1985. Patch Dynamics: A synthesis. Pp. 371-383 *en* S. T. A. Pickett & P.S. White, editores. The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, USA.

Pierce, S. M. 1992. La Selva Biological Station history: colonization/land use/deforestation of Sarapiquí, Costa Rica. Thesis, Colorado State University, USA.

Piperno, D.R. 1988. Phytolith analysis. An archaelogical and geological perspective. Academic Press, USA.

Piperno, D.R. 1990. Aboriginal agriculture and land use in the Amazon Basin, Ecuador. Journal of Archaeological Science **17**: 665-677

Piperno, D.R. & D.M. Pearsall. 1998. The origins of agriculture in the lowland neotropics. Academic Press, USA.

Piperno, D.R., M.B. Bush, & P.A. Colinvaux. 1990. Paleoenvironments and human occupation in late-glacial Panama. Quaternary Research **33**:108-116

Piperno, D.R., M.B. Bush, & P.A. Colinvaux. 1991. Paleoecological perspectives on human adaptation in central Panama. II. The Holocene. Geoarchaeology **6**: 227-250

Puleston, D. E. 1978. Terracing, raised fields, and tree cropping in the Maya lowlands: a new perspective in the geography of power. Pp. 225-254 *en* P. D. Harrison & B.L. Turner II, editores. Pre-Hispanic Maya agriculture. University of New Mexico Press, USA.

Quattrochi, W.A., & R.E. Pelletier. 1991. Remote sensing for analysis of landscapes: and introduction. Pp. 17-76 *en* M. G. Turner & R.H. Gardner, editores. Quantitative methods in Landscape Ecology. Springer-Verlag, USA.

Raup, H.H. 1966. The view from John Sanderson's Farm: a perspective for the use of land. Forest History **10**: 2-11

Rico-Gray, V., A. Gómez-Pompa, & C. Chan. 1985. Las selvas manejadas por los Mayas de Yohaltun, Campeche, Mexico. Biotica **4**: 321-327

Roosevelt, A.C., R.A. Housley, I. Da Silveira, S. Maranca, & R. Johnson. 1991. Eighth millennium pottery from prehistoric shell midden in the Brazilian Amazon. Science **154**:1621-1624

Rue, D.J. 1987. Early agriculture and early postclassic Maya occupation in western Honduras. Nature **326**:285-286

Sanford Jr., R.L., J. Saldarriaga, K.E. Clark, C. Uhl, & R. Herrera. 1985. Amazon rain forest fires. Science **227**: 53-55

Schoonmaker, P.K. & D.R. Foster. 1991. Some implications of paleoecology for contemporary ecology. The Botanical Review **57**: 204-245

Smith, B. 1997. The initial domestication of *Cucurbita pepo* in the Americas 10 000 years ago. Science **276**:932-934

Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Annual Review of Ecology and Systematics **15**:353-91

Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology **16**:284-307.

Thomlinson, J.R., M.I. Serrano, T. Lopez, T.M. Aide, & J.K. Zimmerman. 1996. Land-use dynamics in a post-agriculture Puerto Rican landscape (1936-1988). Biotropica **28**:525-536.

Turner II, B.L. 1976. Population density in the classic Maya lowlands: new evidence for old approaches. Geographical Review **66**:73-82

Uhl, C., K. Clark, N. Dezzeo, & P. Maquirino.1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. Ecology **69**: 751-763

Urban, D.L., R.V. O'Neill, & H.H. Shugart Jr. 1987. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. BioScience **37**: 119-127

Van der Hammen, T. 1991. Paleoecological background: Neotropics. Climatic Change **19**: 37-47

Vitousek, P.M. 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. Pp. 325-321 *en* S. T. A. Pickett & P.S. White, editores. The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, USA.

Vitousek, P.M. 1986. Biological invasions and ecosystem properties: can species make a difference? Pp.163-176 *en* H. A. Mooney & J.A. Drake, editores. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, USA.

Vitousek, P.M., J.R. Gosz, C.C. Grier, J.M. Melillo, & W.A. Reiners. 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. Ecological Monographs **52**: 155-177.

Wadsworth, F.H. 1949. The development of the forest land resources of the Luquillo Mountains, Puerto Rico. Ph.D. dissertation. University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA.

Wadsworth, F.H. 1950. Notes on the climax forest of Puerto Rico and their destruction prior to 1900. Caribbean Forester **11**:38-56.

Waide, R.B. & A.E. Lugo. 1992. A research perspective on disturbance and recovery of a tropical montane forest. Pp. 173-190 *en* J. G. Goldammer, editor. Tropical Forests in Transition. Birkhauser Verlag, Basel, Suiza.

Walker, R.W., N.V.L. Brokaw, D.J. Lodge, & R.B. Waide. 1991. Ecosystem, plant, animal response to Hurricanes in the Caribbean. Biotropica **23**: 521

Weaver, P.L. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forest of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. Caribbean Journal of Science **22**: 53-70.

White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. The Botanical Review **45**:230-285

Whitmore,T.M., B.L. Turner II, D.L. Johnson, R.W. Kates, & T.R. Gottschang. 1990. Long-term population change. Pp. 25-39 *en* B. L. Turner II, W.C. Clark, R.W. Kates, J.F. Richards, J.T. Mathews, & W.B. Meyer, editores. The earth as transformed by human action. Cambridge University Press, USA.

Whitney, G.G. 1994. From coastal wilderness to fruited plains. Cambridge University Press, USA.

Wiens, J.A. 1989. The ecology of bird communities. Cambridge University Press, USA.

Willig, M.R., D.L. Moorhead, S.B. Cox, & J.C. Zak. 1996. Functional diversity of soil bacterial communities in the Tabonuco Forest: interaction of anthropogenic and natural disturbance. Biotropica **28**: 471-483

Wiseman, F.M. 1978. Agricultural and historical ecology of the Maya lowlands. Pp. 63 -115 *en* P. D. Harrison & B.L. Turner II, editores. Pre-Hispanic Maya agriculture. University of New Mexico Press, USA.

Zimmerman, J.K., Everham III, E.M., Waide, R., Lodge, D.J., Taylor, C.M., & Brokaw, N.V. L. 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. Journal of Ecology **82**:911-922

Zimmerman, J.K., M. Aide, M. Rosario, M. Serrano, & L. Herrera. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Forest Ecology and Management **77**: 65-76

Zou, X., C.P. Zucca, R.B. Waide, & W.H. McDowell. 1995. Long-term influence of deforestation on the tree species composition and litter dynamics of a tropical rain forest in Puerto Rico. Forest Ecology and Management **78**: 147-157

Interacciones entre el ambiente abiótico y la vegetación

En la presente sección se describe la estrecha interdependencia que existe entre los recursos abióticos –luz, agua y nutrientes– y la estructura y funcionamiento del bosque neotropical húmedo y lluvioso. La disponibilidad de estos elementos determina la presencia o ausencia de ciertas especies vegetales y a su vez la presencia o ausencia de vegetación boscosa modifica la cantidad y la calidad de los recursos abióticos disponibles. Conocer los mecanismos que motivan esa interrelación resulta fundamental para entender los procesos que se describen en las secciones siguientes.

Hogan y Machado, en el capítulo 6, destacan el hecho de que la estructura del bosque, evaluada en función de la densidad de fustes, área basal, altura del dosel y presencia o no de claros, influye en la cantidad y en la calidad de la luz solar que logra llegar al sotobosque. Entre las características de la luminosidad de los estratos inferiores, se mencionan su gran variabilidad espacial y temporal, y la escasa radiación solar que reciben las plantas allí ubicadas. El tipo de luz que impere en el bosque afecta profundamente un gran número de procesos biológicos, algunos de los cuales se describen en detalle en las secciones siguientes: fotosíntesis, herbivorismo, germinación de semillas y producción de frutos. Con respecto a las técnicas para cuantificar la luz del bosque, los autores señalan que lo más importante es tener clara la finalidad del estudio, así como la escala (temporal y espacial) a la que se quiere trabajar. Según sea la técnica empleada, así serán las conclusiones, y esto puede, muchas veces, conducir a interpretaciones contrastantes. Por ejemplo, el tipo de técnica que se utilice para cuantificar la "dependencia" de una especie a la luz podría terminar ubicándola en dos sistemas de clasificación distintos.

Cavelier y Vargas, por su parte, ofrecen una visión general del ciclo hidrológico del bosque. Se señalan, en primer lugar, los principales componentes de "entrada" y "salida" de agua los cuales, con base en su magnitud, definen la dirección neta del balance hídrico en un punto y espacio dados. A su vez, la magnitud de estos componentes varía de acuerdo a varios factores, entre los cuales se encuentran el estadio sucesional del bosque (fase de claro *vs*. fase de dosel cerrado), tipo de bosque (bosque de bajura *vs*. bosque montano), y estructura y composición de la vegetación. Los autores subrayan que la deforestación puede, en efecto, alterar el balance hídrico de un bosque y muestran datos provenientes del neotrópico húmedo que apuntan hacia una relación directa entre una menor cobertura boscosa y una menor precipitación (aunque ciertamente esa relación depende de la procedencia de la lluvia: agua evapotranspirada por la vegetación del sitio mismo o agua proveniente de regiones distantes). Las variaciones locales en la disponibilidad de

agua afectan, indudablemente, otros procesos, entre ellos el reciclaje de nutrientes, tal como se describe en el siguiente capítulo.

En el capítulo 8, Montagnini y Jordan describen los mecanismos de que hace uso un ecosistema para conservar y reciclar nutrientes. El efecto, sobre el reciclaje de nutrientes, de dos perturbaciones antrópicas muy frecuentes en el bosque neotropical, la agricultura de "roza y quema" y la extracción de madera es analizado en detalle. También lo es la estrecha relación que existe entre el balance hídrico, la calidad de los suelos y el reciclaje de nutrientes. Igualmente evidente resulta la dependencia de los bosques tropicales de la biota del suelo, principal responsable de mantener el reciclaje de nutrientes y su disponibilidad para las plantas. Por último, se destaca la enorme utilidad práctica que puede extraerse del conocimiento básico del reciclaje de nutrientes, particularmente cuando se trata de reforestar o restaurar la cobertura boscosa de un área degradada.

Esta sección termina con una visión comprensiva de los principales factores edáficos que determinan la diversidad y la distribución de las plantas de los bosques húmedos y lluviosos neotropicales. Su autor, David Clark destaca, en primer lugar, la gran variedad de suelos que ofrece el neotrópico, situación que, a su vez, conduce a pensar en la posibilidad de encontrar también un alto grado de especialización en sus plantas. De hecho, los resultados obtenidos por el mismo Clark indican que tal diferenciación sí existe, por lo menos en lo que a árboles se refiere. Ciertamente, otras investigaciones han arribado a conclusiones distintas, pero, una vez más, la escala espacial a la que se trabaje parece incidir en estas discrepancias. Los trabajos que se realizan a escalas muy grandes muestran una pobre capacidad predictiva, pues, entre otros no pueden separar estadísticamente factores como tipo de suelo, edad del sustrato y topografía. La mejor estrategia, según Clark, es trabajar en áreas homogéneas en cuanto a clima e historial de perturbaciones, pero heterógeneas en cuanto a los tipos de suelos que presentan. Para terminar, se señalan algunos aspectos metodológicos que deben tomarse en cuenta al diseñar cualquier estudio dirigido a esclarecer los posibles efectos del suelo en la estructura y composición del bosque.

6

La luz solar: consecuencias biológicas y medición

Kevin P. Hogan
José Luis Machado

Introducción

La vida en la Tierra sería prácticamente imposible sin luz solar. La energía solar es captada por las plantas y convertida mediante el proceso de fotosíntesis en energía química, lo cual da lugar a la variada gama de moléculas que componen el tejido vegetal. Al alimentarse de la biomasa que se deriva del material vegetal, los animales también viven, indirectamente, de la energía solar. Por eso, para entender la ecología de las plantas –y la de los animales– es fundamental entender el papel que juega la luz en el medio ambiente.

La luz varía en *cantidad* y en *calidad*. La cantidad se mide en número de fotones (cantidad de energía) por unidad de superficie y por unidad de tiempo; la calidad es lo que percibimos como el color. La variabilidad en la calidad (color) aporta información sobre el medio y modula ciertos procesos fisiológicos (p.ej., la germinación de semillas). La luz, entonces, es importante en dos contextos: como fuente de energía y como fuente de información (Tabla 6.1). Pero, la luz varía en el espacio y en el tiempo. A gran escala muestra variaciones de una latitud a otra, o en un mismo sitio a través del año; a pequeña escala, se observan diferencias a distancias muy cortas (de apenas unos cuantos centímetros) y en períodos también cortos (p.ej., de un día a otro). Dicha variabilidad provoca toda una gama de adaptaciones en plantas y animales. Los organismos se adaptan a la intensidad de la luz mediante cambios morfológicos, fisiológicos y conductuales. La estructura del bosque (altura del dosel, área basal, densidad de fustes), en particular, afecta las condiciones lumínicas y determina tanto la cantidad de luz que cae en un punto dado del sotobosque, como su calidad. El propósito de este capítulo es presentar a la luz como un factor ecológico, y destacar los aspectos

TABLA 6.1 Consecuencias de la luz y de su variabilidad en el desarrollo y crecimiento de las plantas (modificado de Hart 1988)

Actividad	Proceso	Ejemplos generales	Bibliografía
Producción de biomasa	Fotosíntesis	Plantas (la mayoría), algunas bacterias	Hall *et al*. (1993) Brown y Lugo (1982)
Orientación espacial	Heliotropismo	Hojas y flores que siguen la trayectoria del sol	Herbert (1992) Forseth y Ehleringer (1980) Ehleringer y Forseth (1980)
	Efectos de sombra	Ángulo y orientación de ramas y hojas	Ackerly y Bazzaz (1995) Pearcy y Yang (1996)
Orientación temporal	Ritmos	Muchas actividades metabólicas, división celular y crecimiento, movimiento de estomas	Gorton *et al*. (1993) Hennessey y Field (1991)
	Fotoperiodicidad	Producción de flores, inducción del estado latente, abscisión de hojas, producción de tubérculos	Garwood (1989) Okusanya (1979) Zaidan *et al*. (1991)
Determinación de la forma	Coloración	Síntesis de pigmentos y producción de cloroplastos	Yamasaki *et al*. (1995) Lance y Guy (1992) Smith (1986)
	Morfogénesis	Crecimiento de tallos, expansión de hojas, asignación de biomasa, patrones de arquitectura y crecimiento de raíces	Fetcher *et al*. (1983) Kitajima (1994) Ducrey (1992) King (1994, 1997) Claussen (1996)

que más influyen en su variabilidad, tanto en el espacio como en el tiempo, en especial en los bosques húmedos y lluviosos del neotrópico. Se intentará hacer una evaluación de los aspectos más importantes y ofrecer una bibliografía que resulte relevante para quienes desean más información. Por último, se presentan los métodos más empleados para medir y analizar las condiciones lumínicas del bosque.

La luz como factor ambiental

Factores que afectan la cantidad de luz en el bosque

Latitud

La latitud tiene repercusiones importantes en las condiciones lumínicas del bosque. Conforme cambia la latitud, cambia también el ángulo del sol con respecto a la superficie de la Tierra, con lo cual varía el área horizontal sobre la cual se distribuye la energía solar incidente (efecto del coseno o "cosine effect"). A medida que nos alejamos del ecuador se observa, también, una mayor variabilidad, a lo largo del año, en el número de horas diarias de luz solar (Fig. 6.1).

Gates (1980) explica en detalle cómo calcular la variabilidad en la cantidad de energía solar según la latitud y el día del año, independientemente de otros factores (p.ej., la nubosidad). En el ecuador terrestre o geográfico (0° latitud), la intensidad de la luz al mediodía alcanza dos máximos a lo largo del año –durante los equinoccios, cuando el sol pasa directamente por encima del ecuador– y dos mínimos –durante los solsticios, cuando el sol se halla más alejado del ecuador–. En el ecuador, la intensidad de la luz que se recibe al mediodía durante los

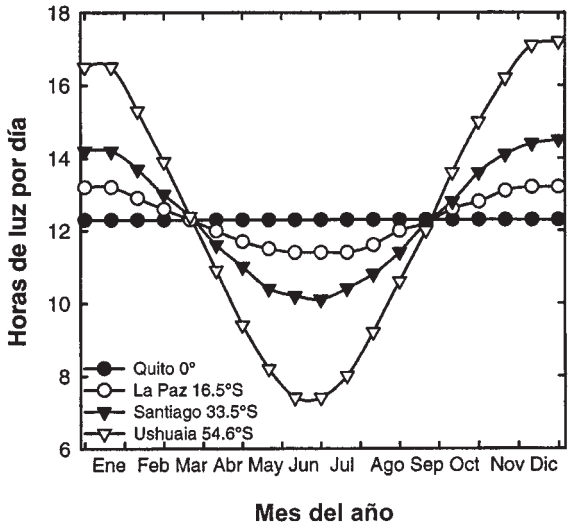


FIGURA 6.1 Horas diarias de luz solar recibida, mes a mes, en diferentes latitudes.

solsticios representa un 92% de la intensidad máxima recibida durante los equinoccios; o sea, las diferencias a lo largo del año son mínimas. En cambio, a 10° de latitud (norte o sur) la intensidad máxima de la luz solar que se recibe en los solsticios representa un 84% de la recibida durante los equinoccios, y, a 40° de latitud (norte o sur) este valor se reduce a un 47% (Fig. 6.2). Sin embargo, en cualquier latitud, la intensidad y la cantidad de energía solar recibida varían, a lo largo del año, según la nubosidad, y esto puede tener consecuencias ecológicas importantes. De hecho, algunos autores sugieren que el pico de productividad primaria del bosque tropical corresponde a períodos de poca nubosidad y, por ende, de mayor incidencia de energía solar (Van Schaik *et al.* 1993, Clark & Clark 1994, Wright & Van Schaik 1994).

En términos del ambiente lumínico, otra de las repercusiones de la latitud es que cerca del ecuador, cuando el sol pasa directamente por el cenit (un punto del hemisferio celeste vertical a un punto de referencia en la Tierra), la zona de máxima intensidad de luz solar coincide, en términos del espacio, con el centro de los claros del dosel. En un bosque de topografía plana que se encuentre justo en el ecuador, el ángulo de incidencia de la luz solar corresponde a 23.5° durante los solsticios (si tomamos como 0° el momento en que el sol está en el cenit). Es decir, la luz directa es capaz de entrar al sotobosque por los costados del claro y cubrir una distancia horizontal cercana al 43% de la altura de los árboles del borde. Por su parte, en un bosque ubicado en el trópico de Cáncer o en el trópico de Capricornio (23º 27' norte o sur, respectivamente) el ángulo de máxima incidencia de la luz solar es de 47°; de ahí que la luz directa que entra al sotobosque puede cubrir una distancia horizontal cercana al 107% de la altura de los árboles del borde del claro. En resumen, en los claros, cuanto mayor es la latitud, más extensa es la zona del piso del bosque que resulta iluminada (Fig. 6.3), aunque todo depende, obviamente, del tamaño de éstos y de la altura promedio del dosel del bosque. En los bosques templados, es posible incluso que la zona de máxima intensidad de luz solar no esté en el centro del claro.

Nubosidad

Las nubes afectan la cantidad de luz y aumentan su variabilidad espacio-temporal. La atmósfera transmite entre el 40 % y el 70 % de la radiación solar incidente, debido a la presencia de partículas de agua, polvo y partículas contaminantes (Gates 1980). Las nubes pueden reducir la transmisión de luz atmosférica en alrededor del 20%. El efecto que produce la nubosidad es particularmente importante a lo largo del año. Por ejemplo, en la República de Panamá, en un sitio expuesto, la radiación solar

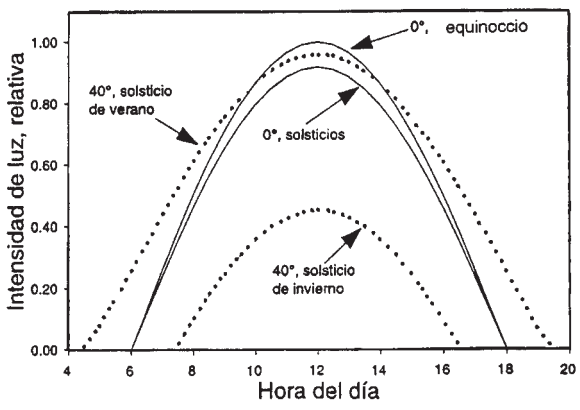


FIGURA 6.2 Intensidad relativa de la luz solar, según la hora del día, en diferentes latitudes.

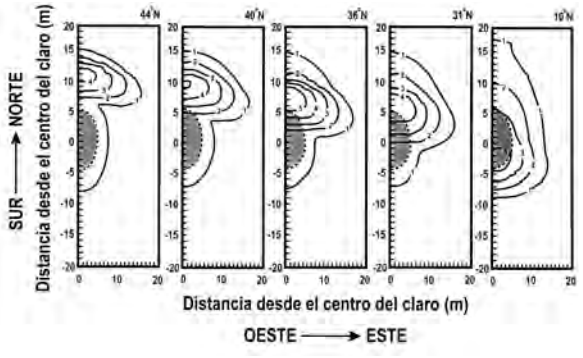


FIGURA 6.3 Efecto de la latitud sobre la distribución espacial de la luz dentro y fuera de los claros producidos por la caída de árboles. El área del claro es definida por la línea discontinua (---) y aparece sombreado de color gris. Las líneas continuas indican la cantidad de luz incidente (en una escala ascendente de 1 a 5). Los gráficos corresponden a diferentes bosques en la zona templada (44°N, 40°N, 36°N y 31°N) y a un bosque tropical de bajura (10°N). Nótese que en las latitudes altas, la mayor cantidad de radiación incidente no cae en el centro del claro sino hacia el norte del mismo, mientras que en el trópico, la mayor cantidad de radiación incidente cae en el centro del claro y es espacialmente más uniforme. Modificado de Canham *et al*. (1990).

recibida en la estación lluviosa fue, aproximadamente, el 67% de la recibida durante la estación seca (Becker 1987). Igualmente, en dos sitios localizados a apenas 35 km de distancia el uno del otro, la diferencia en el nivel de radiación solar recibido (en la misma época del año) fue de más de un 30% –debido, posiblemente, a la diferencia en el grado de cobertura de nubes que presentaba cada sitio– (Becker 1987). De hecho, la cantidad de luz solar que reflejan las nubes (radiación difusa) puede ser mayor que la que refleja un cielo despejado (radiación directa). Así, es posible que haya más luz en el sotobosque cuando el cielo está nublado que cuando está despejado. Esto fue, precisamente, lo que observó Endler (1993) en cinco bosques tropicales diferentes: cuando había nubes la cantidad de luz en el sotobosque aumentaba entre un 12% y un 24% (en comparación con condiciones de cielo despejado). En la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, Chazdon y Fetcher (1984) también observaron que, durante la estación lluviosa, la cantidad de luz en el sotobosque era un 25 % mayor que en la estación seca (aunque, en un claro de 400 m^2, la diferencia entre la cantidad de luz recibida en una estación y otra no fue significativa). Por último, las nubes también afectan la calidad de la luz, ya que el vapor de agua absorbe radiación en las longitudes de onda del rojo lejano y, por eso, la luz reflejada por las nubes es rica en luz roja (o sea, tiene una alta razón rojo: rojo lejano, o R: RL, como se explicará más adelante; Chazdon *et al.* 1996).

Grado de cobertura de la vegetación

El dosel del bosque tropical capta la mayor parte de la radiación solar incidente (Leigh 1975, Canham *et al.* 1990, Smith *et al.* 1992, Bellingham *et al.* 1996), lo que provoca un ambiente de poca luminosidad –y de gran variabilidad– en el sotobosque. Los valores de luz que se han medido en el sotobosque no tienen una distribución estadísticamente "normal": por lo general en un área determinada hay muchos puntos que reciben muy poca luz, y pocos puntos que reciben mucha luz (Smith *et al*. 1992, Clark *et al*. 1996, Nicotra *et al*. 1999). En una situación como esa, la mediana puede ser más informativa que el promedio, especialmente cuando se trata de cuantificar y comparar los niveles de luz, ya sea en distintas localidades del sotobosque o entre bosques distintos (Smith *et al.* 1992, Nicotra *et al.* 1999).

Varios autores (Pearcy 1983, Chazdon & Fetcher 1984) han caracterizado el ambiente luminoso que prevalece en los claros, comparándolo con el ambiente que prevalece en el sotobosque. Así, en la Estación Biológica La Selva, la mediana diaria de "radiación fotosintéticamente activa" (aquella utilizada por las plantas para realizar la fotosíntesis y que comprende las longitudes de onda entre 400 y 700 nm), representada como el porcentaje de radiación solar total en un sitio completamente expuesto, fue de 28% en un claro de 400 m^2 y de 1% en el sotobosque (Fig. 6.4). En general, el sotobosque tropical recibe solamente un 2% de la radiación total que incide sobre el dosel, y de un 50% a un 80% de esa radiación es producto de los llamados "destellos de luz" ("sunflecks"), es decir, de aquellos rayos de luz solar directa que

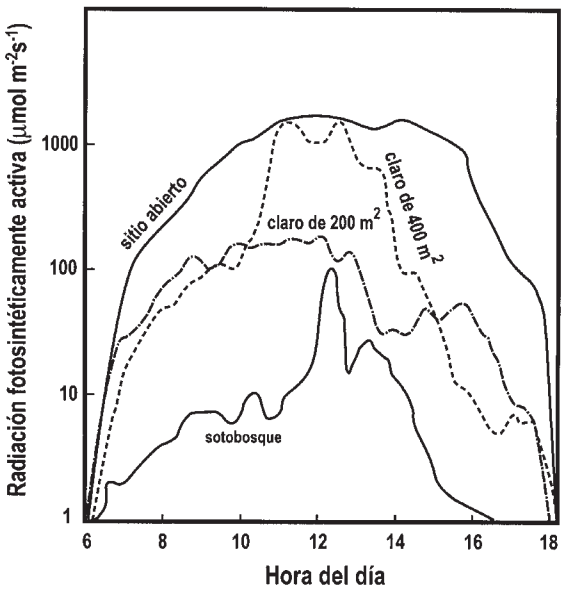


FIGURA 6.4 Patrón diario de radiación fotosintéticamente activa en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, durante un día soleado en un sitio abierto, en un claro de 400 m^2, en un claro de 200 m^2 y en un sitio en el sotobosque. Modificado de Chazdon y Fetcher (1984).

logran penetrar al piso del bosque a través de pequeñas aperturas en el dosel. Durante el período que dura un destello de luz, la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa puede aumentar, en un punto dado, hasta en un orden de magnitud (Pearcy 1983). Sin embargo, los destellos tienen un tiempo de duración que va de segundos a minutos, siendo los de aproximadamente un minuto de duración (o menos) los más frecuentes (Chazdon 1988). El tiempo total diario que corresponde a los destellos de luz es muy variable, pero normalmente oscila entre 20 y 60 minutos, y puede llegar a constituir entre un 50% y un 70% de la energía solar diaria que recibe el sotobosque (Tabla 6.2). Además, la heterogeneidad espacial que muestran los destellos es muy grande. Por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva, seis medidores de radiación colocados a una distancia de apenas 15 cm entre sí, arrojaron un total diario de destellos de luz (en el sotobosque) que varió entre 7 y 33 minutos (Chazdon 1988).

Se espera que en el sotobosque, donde la luz constituye un factor limitante, las plantas aprovechen los destellos de luz para realizar la fotosíntesis. En efecto, la proporción del total diario de carbono fijado por fotosíntesis debido exclusivamente a estos fugaces destellos puede alcanzar hasta un 40 % y un 60% (Chazdon 1988, Tabla 6.3). Sin embargo, aquellos individuos que han estado expuestos a muchas horas de poca luz necesitan de un "período de inducción" para poder aprovechar, fotosintéticamente, el brusco aumento de radiación solar, una vez que la luz logra filtrarse al sotobosque (Chazdon 1988). Durante este período de inducción, los estomas se abren y las enzimas necesarias para la fijación

TABLA 6.2 Variabilidad de las condiciones de luz en el sotobosque de varios bosques tropicales (en función de la radiación fotosintéticamente activa, RFA). Tomado y modificado de Whitmore (1998). Muy poca RFA penetra al sotobosque y la que llega es, en su mayoría, producto de los destellos de luz.

Sitio (latitud)	Promedio (y rango) del porcentaje del total de RFA que logra llegar al sotobosque	Máximo porcentaje de RFA total debida a destellos de luz
Queensland, Australia (28° 15' S)	0.5 (0.4-1.1)	62
Oahu, Hawaii (21° 30' N)	2.4 (1.5-3.8)	80
Estación Biológica La Selva, Costa Rica (10° 26' N)	c.a. 1.0-2.0	55-77
Singapur (1° 20' N)	c.a. 2.0	c.a. 50

TABLA 6.3 Ganancia diaria de carbono proveniente, exclusivamente, de destellos de luz. Las mediciones se realizaron directamente en el campo en distintos bosques lluviosos tropicales, y tuvieron una duración de un día. Modificado de Chazdon (1988).

Especie	Porcentaje de ganancia total de carbono	Referencia
Euphorbia forbessi	60	Pearcy y Calkin (1983)
Claoxylon sandwicense	40	Pearcy y Calkin (1983)
Argyrodendron peralatum	32	Pearcy (1987)

de carbono se activan (Kirschbaum & Pearcy 1988a,b; Kirschbaum *et al.* 1988, Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1992, 1993). Las diferencias fisiológicas que existen entre una especie y otra en cuanto a la velocidad de inducción pueden afectar su eficiencia para utilizar los destellos de luz en la fijación de carbono (ver capítulo 10).

Como se mencionó anteriormente, en el bosque húmedo neotropical, la luminosidad varía, drásticamente, entre el nivel más alto del dosel y el piso del bosque. Esta variabilidad vertical en la luminosidad determina, como factor ecológico, la distribución de las especies que viven en distintos niveles del dosel, y, como factor evolutivo, las adaptaciones que tengan (Terborgh 1985). Clark y Clark (1992), por ejemplo, sugieren que los requerimientos de luz de las distintas especies de árboles varían, durante su ciclo de vida, de acuerdo con su estado de desarrollo (plántulas, brinzales, adultos), y que estos "requerimientos ontogenéticos" pueden, a su vez, diferir entre una especie y otra. Estos autores proponen incorporar las etapas del ciclo de vida de los árboles para lograr una clasificación más realista y objetiva de la estrategia ecológica de éstos, y reemplazar, así, otras clasificaciones más rígidas, como la que distingue entre especies "pioneras" y especies "tolerantes a la sombra", las cuales, por lo general, remiten a un solo estadio de tamaño (aunque esta terminología se usa ampliamente, como se verá a lo largo de este volumen). De hecho, la búsqueda de un sistema de clasificación de especies de plantas del bosque neotropical que se base en sus requerimientos lumínicos para crecer y reproducirse ha mantenido ocupados a los ecólogos por varias décadas (p. ej., Budowski 1965, Hartshorn 1978, Brokaw 1985, Denslow 1987, Brandani *et al.* 1988, Swaine & Whitmore 1988). Algunos autores sugieren que, salvo algunas especies arbóreas consideradas estrictamente "pioneras" (es decir, que necesitan de grandes claros para poder germinar, crecer y reproducirse), la gran mayoría son, en realidad, "generalistas" (Welden *et al*. 1991, Lieberman *et al*. 1995), o sea, que no presentan un alto grado de especialización en cuanto a sus necesidades de luz. Obviamente, todo tipo de clasificación depende en gran parte de la forma en que se mida la luz en el bosque, aspecto que será discutido más adelante. Las consideraciones fisiológicas y demográficas que sirven de soporte a la noción de que no existe una dicotomía tajante entre plantas "pioneras" y plantas "tolerantes a la sombra" se exponen con mayor detalle en los capítulos 10 y 16. La ausencia de tal dicotomía tiene que ver, en última instancia, con el dinamismo en el grado de cobertura del dosel del bosque en un tiempo y espacio dados.

Estructura y composición del dosel

El ambiente luminoso del sotobosque puede verse afectado también por otros factores, como por ejemplo, el estadio sucesional (ver capítulo 23) y la estructura del dosel, los cuales normalmente están correlacionados entre sí (ver Tabla 5.1). En la Estación Biológica La Selva, se observó que el dosel de los bosques secundarios presentaba un número relativamente uniforme de aperturas de tamaño intermedio; en cambio, el dosel de los bosques primarios adyacentes presentaba muchas aperturas pequeñas y pocas aperturas grandes (Nicotra *et al.* 1999). Este

patrón se debe en parte a que, durante las primeras décadas de sucesión, los bosques secundarios carecen de claros grandes, los cuales son producidos por la caída de árboles; de ahí su dosel relativamente homogéneo desde el punto de vista estructural (Saldarriaga *et al.* 1988). También en la Estación Biológica La Selva, pero esta vez dentro de un mismo tipo de bosque primario, se encontró una relación similar entre la estructura de la vegetación y el ambiente luminoso. Clark *et al*. (1996) observaron que en los transectos (100 m de largo) en los que la altura del dosel variaba poco, el sotobosque era básicamente oscuro; en cambio, cuando la altura del dosel presentaba una gran variabilidad a lo largo del mismo intervalo espacial (lo que sugiere que el transecto pasó por fases "de claro" y fases de "dosel cerrado"), los niveles de radiación solar variaron, igualmente, hasta en 2 y 3 veces (Fig. 6.5).

La composición florística del dosel también puede afectar las condiciones de luz del sotobosque. En la Estación Biológica La Selva, al comparar dos rodales secundarios, uno cuyo dosel estaba dominado por la especie arbórea *Pentaclethra macroloba* y otro por *Goethalsia meiantha*, se observó que las condiciones lumínicas de ambos sotobosques eran diferentes: el sotobosque de *Goethalsia* era más oscuro (Kabakoff & Chazdon 1996). Dicho resultado se obtuvo independientemente del área basal y de la densidad de fustes del rodal.

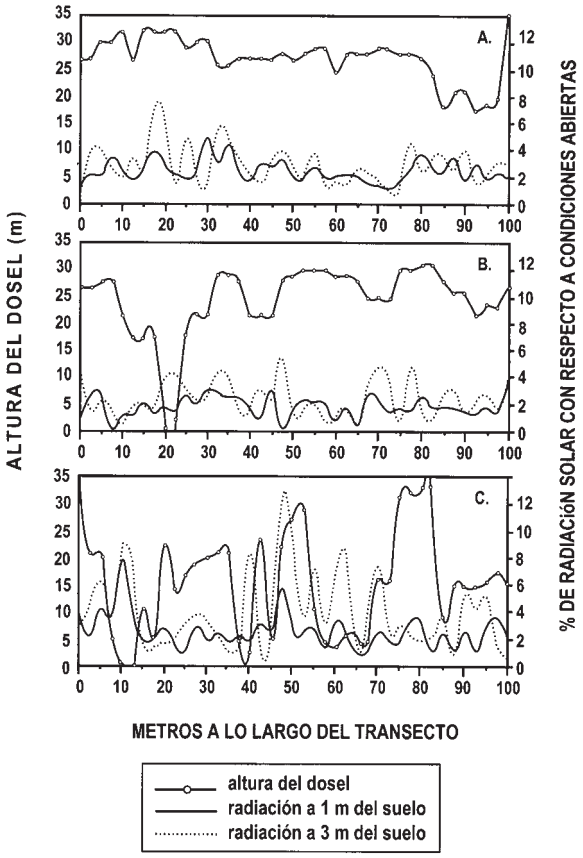


FIGURA 6.5 Relación entre estructura del bosque (altura del dosel) y ambiente lumínico medido a 1 y 3 m sobre el piso y a lo largo de tres transectos de 100 m en el bosque primario de la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica. Transectos con un coeficiente de variación de la altura bajo (A: 14%), intermedio (B; 27%) y alto (C: 60%). Modificado de Clark *et al*. (1996).

La cantidad de luz y sus consecuencias

Fijación de carbono y adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las hojas

En el sotobosque, la disponibilidad de energía luminosa es, indudablemente, un factor limitante para la fotosíntesis. Luego de su germinación y establecimiento, el crecimiento de las plantas depende, en forma exclusiva, de este proceso (Kitajima 1996). La mayoría de las plantas del bosque responde de manera diferente a la luz, y esa respuesta (fotosintética) depende de si las hojas crecen a la luz o a la sombra.

En el bosque tropical húmedo, el índice de área foliar (IAF) (área foliar total por unidad de área) oscila, normalmente, entre 6 y 8 m^2 de hojas por cada m^2 de suelo (Leigh 1975). Esto implica que la mayoría del área foliar proyectada verticalmente se encuentra a la sombra de otras hojas. Por esta razón, las hojas que viven en la sombra deben maximizar su eficiencia para capturar energía, y esto lo hacen a través de adaptaciones morfológicas o fisiológicas. Las hojas "de sombra" muestran un grosor menor que las hojas "de sol", y el número de cloroplastos por área, así como el contenido de clorofila por cloroplasto es mayor en las hojas de sombra. Por ejemplo, en el caso de *Pentaclethra macroloba*,

árbol del dosel muy común en los bosques húmedos y lluviosos del norte de Costa Rica, las plántulas que fueron cultivadas en condiciones de mucha luminosidad presentaron un contenido de clorofila por unidad de peso seco menor que el de plántulas cultivadas en condiciones de sombra; sin embargo, el peso específico foliar presentó el patrón opuesto (Oberbauer & Strain 1986). Estas diferencias obedecen, sobre todo, a dos factores: (1) cuanto menor es la disponibilidad de luz, mayor es la cantidad de clorofila que se necesita para captar la energía suficiente para realizar la fotosíntesis; y (2) en condiciones de poca luminosidad, las plantas presentan hojas más delgadas para que los cloroplastos no se superpongan y queden, así, expuestos a una mayor intensidad lumínica (cosa que no ocurriría si estuvieran apilados en hojas de mayor grosor).

La proporción en que se encuentren los diferentes tipos de clorofila constituye otra adaptación a la cantidad de luz recibida. La clorofila tipo *a* es relativamente más abundante en el sitio donde se produce la reacción química de la luz; la clorofila tipo *b* (conocida como la "antena de captura" de la radiación), en cambio, es relativamente más abundante en el sitio donde se absorbe la luz. Esto sugiere que, en general, las especies tolerantes a la sombra tienen, relativamente, más clorofila del tipo *b* (o de antena de captura) que clorofila del tipo *a* (o de centro de reacción). Así mismo, las plantas tolerantes a la sombra suelen mostrar un contenido de nitrógeno en las hojas relativamente menor. En resumen, algunas de estas diferencias hacen que las hojas de sombra presenten, a niveles máximos de luz (niveles de "saturación" para la fotosíntesis), una tasa de fijación de carbono menor. En el capítulo 10 se presenta más información acerca de las adaptaciones fisiológicas y morfológicas de las plantas del bosque neotropical como consecuencia de la variación en las condiciones de luz.

Intercambio de energía y regulación térmica

Además de los efectos fisiológicos, la radiación solar tiene también un efecto biofísico en el intercambio de energía que tiene lugar entre los organismos y su medio ambiente. Dicho intercambio se conoce también como "balance de energía" (Gates 1980, Nobel 1991, Forseth & Norman 1993). Entre los procesos de intercambio de energía entre un organismo y su ambiente figuran la conducción y la convección (transferencia de energía por movimiento de masas de aire), la radiación y el calor latente (energía que resulta de los cambios de fase del agua: evaporación, condensación, congelación y descongelación). Cuando la suma de la energía resultante de todos estos procesos de intercambio no es igual a cero, la temperatura del organismo aumenta o disminuye. En el contexto del intercambio de energía, el tipo de radiación relevante para un organismo incluye no sólo la luz correspondiente al espectro de luz visible, sino todas las longitudes de onda y, en particular, la radiación térmica o infrarroja (Fig. 6.6). Así pues, cualquier organismo que tenga una temperatura por encima de cero grados Kelvin emitirá radiación de tipo térmico. Muchas de las características morfológicas y fisiológicas de las hojas, como el tamaño, la coloración y el grado de pubescencia pueden repercutir en los procesos de intercambio de energía con el ambiente; en otras palabras, pueden modificar su "balance de energía". Por ejemplo, las hojas grandes tienden

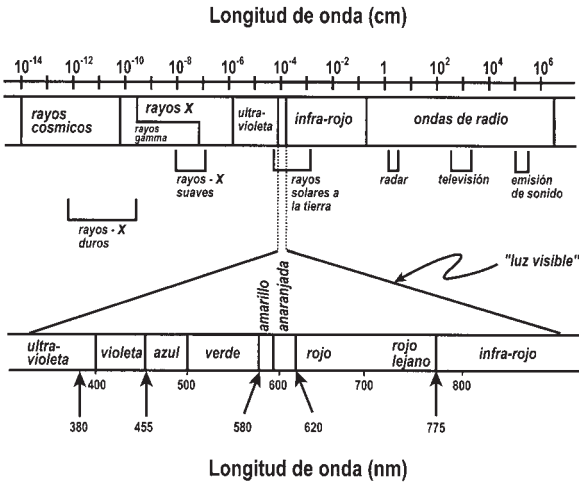


FIGURA 6.6 El espectro electromagnético. El panel superior identifica todas las posibles longitudes de onda que penetran en la estratósfera. El panel inferior muestra en detalle los componentes de la luz visible que son importantes para los procesos fisiológicos de las plantas y los organismos.

a presentar, adherida, una capa de aire más gruesa (también conocida como "capa límite" o "boundary layer"; ver detalles en el capítulo 11), la cual reduce la capacidad de intercambio de calor entre la hoja y el ambiente, ya sea por conducción o por transpiración. Por eso, en las hojas grandes, el intercambio de energía con el ambiente se produce principalmente por radiación térmica (Chiarello 1984). En cuanto a la coloración de las hojas, Melcher *et al.* (1994) encontraron que el color "plateado" de las hojas de *Argyroxiphium sandwichense* (planta hawaiana de montaña alta), absorbe cerca del 44% de la luz solar incidente, mientras que la mayoría de las hojas de color verde normalmente absorben entre el 85 y el 90% de la luz incidente. La baja absorción de *Argyroxiphium* obedece a la marcada pubescencia de sus hojas, y le permite mantener una temperatura igual o inferior a la del aire y así evitar el recalentamiento por la intensa radiación solar, típica de las altas montañas.

Herbivoría

Como se explica en el capítulo 19, el tipo de defensa química y su nivel de concentración en las hojas contra los organismos herbívoros son muy variados, tanto dentro de una misma especie como entre especies diferentes, y muchas veces en respuesta a los cambios de la disponibilidad de luz en el bosque. Por lo general, las especies de plantas "pioneras" presentan una mayor incidencia de ataques por parte de los herbívoros que las especies adaptadas a vivir en condiciones de menor luminosidad, y es que las hojas de las primeras son menos duras y tienen un mayor contenido de agua y una menor concentración de compuestos químicos (como fenoles y taninos). Diferencias como estas se presentan, también, entre las hojas jóvenes y las hojas maduras de una misma planta, e incluso pueden ser mayores que las diferencias que se observan entre especies pioneras y especies tolerantes a la sombra. Algunos herbívoros pueden manipular el grado de exposición al sol de las hojas de las cuales se alimentan, afectando su desarrollo y a la vez, alterando su nivel de producción de defensas químicas (Sagers 1992).

La calidad de la luz y sus consecuencias

Germinación

La calidad de la luz, o sea, la cantidad relativa de longitudes de onda que la componen (Fig. 6.6) cambia en relación con la estructura vertical y horizontal del bosque, debido a que la luz que se "filtra" a través de la vegetación, en un gradiente vertical, elimina más efectivamente la luz roja que la luz roja-lejana. Se produce, por lo tanto, una reducción en la razón luz roja: roja-lejana (R:RL), y se pasa de valores de 1.2 a cielo abierto a menos de 0.5 en el sotobosque (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; ver también capítulo 15). Este cambio en la razón R:RL afecta los procesos fisiológicos regulados por el sistema de fitocromos –pigmentos compuestos de proteínas que se encuentran presentes en pequeñas cantidades en las plantas–. Los fitocromos existen en dos formas: una que es fisiológicamente activa cuando las plantas están expuestas a luz roja y otra que es fisiológicamente inactiva cuando las plantas están expuestas a luz roja lejana o a la oscuridad. La germinación de semillas es uno de los procesos gobernados por los fitocromos, particularmente en algunas especies de plantas "pioneras", de ahí que éstos cumplan un papel fundamental en la regeneración y en la sucesión de los bosques tropicales. Por otra parte, es importante recalcar que la luz también afecta los procesos de germinación, pues la presencia de aperturas en el dosel influye en una mayor variación en la temperatura de la superficie del suelo (capítulo 15)

La calidad de la luz también influye en el crecimiento y en el desarrollo morfológico de las plantas. En general, las plantas que más toleran la sombra son menos sensibles a los cambios en la razón R:RL (Kwesiga & Grace 1986, Lee *et al.* 1996, Newton *et al.* 1996). Cuando la razón R:RL es baja, o sea, en condiciones típicas de sotobosque, algunas especies de plantas tienden a presentar un área foliar específica mayor (área foliar por unidad de masa), una mayor altura (debido al aumento en la distancia internodal) y una mayor producción de hojas (King 1994).

Comportamiento animal

La calidad de la luz tiene importantes consecuencias en los animales, sobre todo porque la percepción de los colores varía mucho entre una especie y otra (Yokoyama & Yokoyama 1996). Para evaluar la percepción del color en los animales, es necesario considerar, primero, el rango de longitudes de onda que los organismos pueden percibir en forma de luz, y, segundo, el número de receptores de colores que existen en los ojos, así como la forma en que las respuestas neurológicas son integradas en el cerebro. Los seres humanos, por ejemplo, pueden percibir longitudes de onda en el rango de 360 nm a 700 nm (Hurvich 1981, Abramov & Gordon 1994, Yokoyama & Yokoyama 1996). El ojo de los vertebrados tiene dos tipos de células receptoras visuales: los conos y los bastoncillos. Los bastoncillos son sensibles a niveles de luz mucho más bajos que los que perciben los conos; sin embargo, estos últimos son capaces de distinguir colores. Los conos son de tres tipos y presentan máximas de sensibilidad a longitudes de onda de 430 nm, 530 nm y 560 nm (Abramov & Gordon 1994). Según un modelo de la percepción humana de los colores, entre los niveles de color azul y los niveles de color amarillo se produce un contraste, e igual ocurre entre el nivel de color rojo y el nivel de color verde. De esta forma, el ser humano puede percibir cada uno de los miles de colores que existen (Fig. 6.7; ver también Abramov & Gordon 1994). Mientras que algunos vertebrados tienen únicamente bastoncillos o conos de un solo tipo y, por lo tanto, no pueden distinguir los colores (o tienen un limitada capacidad para percibirlos) (Yokoyama & Yokoyama 1996), otros poseen numerosos sensores de colores –gracias a una serie de pigmentos foto-receptores y gotas de aceite que funcionan como filtros de luz en los conos–. Las palomas, por ejemplo, tienen por lo menos seis sensores (Yokoyama & Yokoyama 1996) y posiblemente perciben su entorno en una variedad de colores totalmente insospechada para los humanos. Es probable, también, que en la percepción de colores por parte de los seres humanos influya el componente cultural (Davidoff *et al.* 1999).

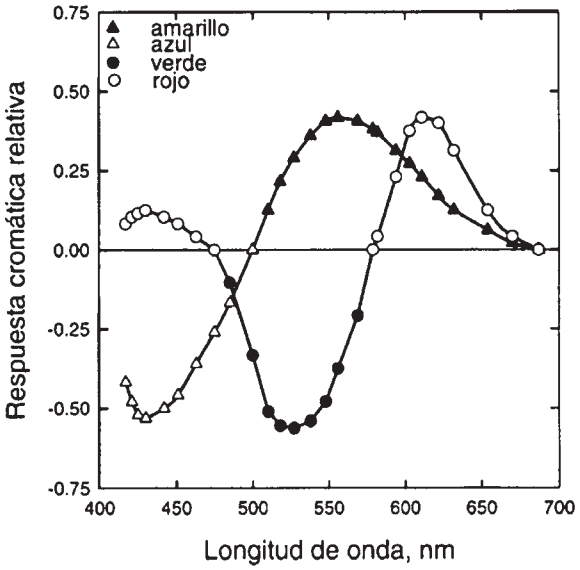


FIGURA 6.7 Modelo de la percepción de colores por los seres humanos, basado en el concepto de dos sistemas diferentes que contrastan el amarillo con el azul, y el verde con el rojo. Cada línea en la gráfica representa uno de los contrastes. La respuesta cromática relativa indica la intensidad con la cual se estimula el contraste. Por ejemplo, una longitud de onda de 550 nm estimula el amarillo del contraste amarillo-azul, y el verde del contraste verde-rojo. Como resultado, esta longitud de onda es percibida por los humanos como un verde brillante. En cambio, una longitud de onda de 625 nm estimula las respuestas amarillo y rojo y es percibido como un anaranjado. Modificado de Hurvich (1981).

Además de las diferencias que se observan en cuanto al número y el tipo de foto-receptores que poseen las distintas especies, existen diferencias en cuanto a la gama de longitudes de onda que son capaces de percibir. Algunas especies de insectos, aves, anfibios, reptiles y mamíferos pueden percibir la radiación ultravioleta, mientras que otras, como algunas especies de peces del mar pueden percibir luz de tipo rojo lejano (Silbergleid 1979, Yokoyama & Yokoyama 1996). Este tipo de percepción puede jugar un papel importante en la comunicación, ya sea entre individuos de una misma especie o entre individuos de especies distintas. Por ejemplo, los "guías de néctar" ("nectar guides") presentes en algunas flores reflejan radiación ultravioleta (Silbergleid 1979) y ésta atrae a los insectos polinizadores. Endler (1993) analizó las

condiciones lumínicas de varios bosques, tropicales y templados, tomando en cuenta la influencia de la estructura del dosel y la hora del día en la calidad (color) de la luz, y llegó a algunas conclusiones interesantes sobre la importancia del color de la luz en el comportamiento, la ecología y la evolución de los organismos del bosque.

Radiación ultravioleta

La radiación ultravioleta corresponde a las ondas del espectro electromagnético de longitud más corta que la luz visible. La radiación ultravioleta se divide en tres grupos: UV-A, que incluye longitudes de onda entre 315 y 400 nm; UV-B, entre 290 y 315 nm, y UV-C, entre 220 y 290 nm. La radiación UV-A es importante en la generación de contaminantes atmosféricos y también en la decoloración y el daño de los plásticos. Generalmente, la UV-C es absorbida por el ozono y otros gases, y no suele llegar a la superficie terrestre. Solamente el 1% de la radiación solar se encuentra dentro de la banda de UV-B, y la mayoría es absorbida por el ozono. Sin embargo, la radiación UV-B es de interés particular dado que puede causar daños a nivel molecular (por ejemplo al ADN) y un pequeño cambio en la capa de ozono estratosférico puede generar grandes cambios en la cantidad de UV-B que llega a la Tierra. En caso de que este tipo de radiación aumentara, las plantas y los organismos acuáticos podrían experimentar un crecimiento mucho más lento y numerosos materiales, como el plástico, podrían degradarse en forma mucho más rápida.

Métodos para cuantificar la luz

La energía electromagnética, cuya longitud de onda es perceptible para el ojo humano –entre 400 nm (color azul) y 700 nm (color rojo)–, es lo que se define como luz visible (Fig. 6.6). La radiación ultravioleta está formada por ondas mucho más cortas que las visibles, y la radiación infrarroja por ondas mayores a 700 nm (esta última es percibida por los organismos como "calor"). Las partículas de luz (fotones) de longitudes de onda más cortas, como el color azul, tienen más energía que los fotones de ondas más largas, como las de color rojo.

La luz se cuantifica, básicamente, de dos maneras. Primero, se puede medir el número de fotones que incide en una unidad de superficie por unidad de tiempo; a esto se le conoce como "densidad de flujo de fotones" (PFD, por sus siglas en inglés). La unidad de medida que se utiliza son los micromoles de fotones por metro cuadrado por segundo (μmol m^{-2} s^{-1}), donde un mol de fotones es igual a 6.02 x 10^{23}. La luz también se puede cuantificar según la cantidad de energía incidente medida en joules (J) por unidad de tiempo (J s^{-1} ó W, vatios) o en vatios por unidad de superficie (W m^{-2}). La cuantificación de la luz en el bosque depende de la tecnología empleada (Tabla 6.4). En general, cuando la tasa del proceso estudiado es proporcional a la intensidad lumínica (como ocurre con la fotosíntesis), se utilizan unidades de fotones, tales como μmol m^{-2} s^{-1}, y, cuando la tasa del proceso depende del intercambio de energía (como ocurre con la temperatura) se utilizan unidades de energía, tales como Wm^{-2}. La conversión entre unidades cuánticas (PFD) y unidades de energía depende tanto de la calidad (color) de la luz, como de la fuente de luz (luz solar, luz incandescente, luz fluorescente; McCree 1981, Pearcy 1991b). A pleno sol, un W m^{-2} equivale a 4.6 μmol m^{-2} s^{-1}.

Percepción de la intensidad de la luz y los colores

El ojo humano no es muy útil como instrumento cuantitativo. Puede adaptarse a intensidades de luz que varían desde la que recibe a pleno sol (aproximadamente 2 000 μmol m^{-2} s^{-1}) hasta la que le ofrece la luz de la luna (aproximadamente 0.005 μmol m^{-2} s^{-1}), pero su respuesta a la intensidad no es lineal, y depende tanto del color de la luz como de la cantidad de luz a la que haya estado expuesto anteriormente (Hurvich 1981). El ojo también es muy sensible a los contrastes, de manera que nuestra percepción de la cantidad de luz incidente en un

TABLA 6.4 Elementos del espectro electromagnético y su efecto en los procesos fisiológicos de las plantas. Se incluye el tipo de instrumentos necesarios para medir cada tipo de radiación solar, así como sus unidades respectivas (tomado y modificado de Chazdon 1988). La mayoría (> 98%) de la radiación de ondas largas (mayor a 4 000 nm) proviene del medio ambiente (p.ej., la Tierra, otros organismos y moléculas en el aire), no directamente del sol (Nobel 1991).

Radiación	Procesos	Longitud de onda(nm)	Instrumento de medición	Unidades
Total	Intercambio de energía (ver texto)	300 – 80 000	Radiómetro	Energía (J)
Neta	Intercambio de energía	300 – 80 000	Radiómetro	Flujo (Js^{-1} ó W)
Ultravioleta	Destrucción de clorofila	290 - 380	Medidor de UV	Densidad de Flujo de Fotones ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)
Longitud de onda corta	Intercambio de energía, temperatura, y transpiración	300 - 400	Piranómetro	Densidad de Flujo ($Jm^{-2}s^{-1}$ ó Wm^{-2})
Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA)	Fotosíntesis	400 - 700	Sensor cuántico	Densidad de Flujo de Fotones ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)
Razón Rojo: Rojo Lejano	Germinación, fotoperiodismo y fotomorfogénesis	658 – 662: 728 – 732	Radiómetro Espectral	sin unidades
Luz azul	Fototropismo, movimiento de estomas y de hojas	425 – 490	Radiómetro Espectral	Densidad de Flujo de Fotones ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)

área particular depende de la luminosidad (y el color) en las áreas adyacentes.

Evaluar la forma en que el ojo humano percibe la calidad (el color) de la luz es aún más difícil. La percepción de los colores constituye una respuesta fisiológica de las neuronas (en el ojo y en el cerebro) a los pigmentos. El ojo humano tiene dos "sistemas" para contrastar las longitudes de ondas de la luz, de donde resulta lo que percibimos como colores (Fig. 6.7, Hurvich 1981); sin embargo, es posible que dos (o más) espectros de longitudes de onda se perciban, en un momento dado, como si fueran un mismo color. Por ejemplo, una mezcla de 440 nm y 490 nm se ve como si fuera de 475 nm (Hurvich 1981). Los colores que se perciben son, entonces, un conjunto formado por la calidad de la luz disponible, la reflectancia de los objetos, y las respuestas fisiológicas y neurológicas. Por consiguiente, (1) dos cosas que nos parecen del mismo color no tienen que tener necesariamente los mismos pigmentos (y, por lo tanto, el mismo estado fisiológico), (2) dos individuos (o especies) no necesariamente ven las cosas de la misma manera, y (3) dos objetos que con un tipo de luz se ven del mismo color, podrían verse de colores diferentes con otro tipo de luz.

Es conveniente, entonces, acudir a otros métodos más precisos y directos para cuantificar la cantidad y la calidad de luz en el bosque. Existen dos tipos de métodos: los métodos "indirectos", que suelen ser semi-cuantitativos y que normalmente utilizan la estructura de la vegetación como indicador de la cantidad de luz que incide sobre un punto dado, y los métodos "directos", los cuales, a través de varios aparatos miden la cantidad de luz incidente, también en un punto determinado (Tabla 6.4; Cannell & Grace

1993, Welles & Cohen 1996). Antes de elegir cualquier método, es preciso tener en cuenta *para qué* y *por qué* se está midiendo la luz. En el bosque tropical, la variabilidad espacio-temporal de la luz es tan grande que cualquier elección deberá considerar criterios como: costos (no solo en dinero, sino en tiempo y esfuerzo) y nivel de precisión requerido (no hace falta, por ejemplo, saber cómo varía la luz de un día a otro en un estudio de crecimiento de árboles que de antemano se sabe que van a ser medidos sólo una vez al año).

Métodos indirectos

Estimación visual

En los bosques tropicales, un proceso ecológico muy importante y que causa gran variabilidad en la luminosidad (en un espacio de unos pocos metros y en un período de unos pocos meses o años) es la apertura de claros que se produce al caer uno (o varios) árboles (Hartshorn 1978, Whitmore 1978, Denslow 1980, Brokaw 1982a,b; Smith 1987). Para poder cuantificar el tamaño, la frecuencia y la disposición espacial de los claros, y para poder hacer comparaciones (dentro de un mismo bosque y entre bosques diferentes), Brokaw (1982a) consideró que era importante unificar el concepto de "claro", así que lo definió como aquella área del dosel que se encontraba completamente abierta a partir de unos 2 m sobre el nivel del suelo. Tal definición implica, entre otras cosas, que para calcular el porcentaje de área del dosel ocupada por un claro, el investigador debe definir, *a priori*, un tamaño mínimo, y esto depende en gran parte de la capacidad de resolución del ojo humano. En la Isla de Barro Colorado, en Panamá, Brokaw (1982a) definió un tamaño mínimo de apertura de 20 m^2 y así determinó que el tamaño medio de un claro era de 84.8 m^2. Resulta obvio pensar, sin embargo, que aun cuando se emplee la misma definición, si se usan límites inferiores diferentes, se pueden obtener resultados también diferentes. No obstante, la definición propuesta por Brokaw permite distinguir, en forma relativamente fácil y rápida, entre lo que es un "claro" y lo que es "dosel cerrado", y ha servido para llevar a cabo estudios fisiológicos (ver Newell *et al*. 1993, Krause & Winter 1996) y estudios ecológicos y demográficos (Clark & Clark 1992, Clark *et al*. 1993). Ahora bien, la definición de Brokaw –dada a partir de un bosque primario de bajura– puede ser inoperante en otro tipo de bosques; por ejemplo, en los bosques montanos, donde la altura del dosel superior es mucho menor que en los bosques de bajura, algunos investigadores han tenido que modificar dicha definición. En Costa Rica, en el bosque montano de Monteverde, Lawton y Putz (1988) definieron como "claros" aquellas áreas donde la vegetación de mayor altura era < 3 m, altura que, a la vez, era la mitad de la que mostraban los árboles circundantes.

La definición de Brokaw es útil cuando, en situaciones muy contrastantes de iluminación, se quieren estudiar procesos como distribución de especies de árboles (Clark & Clark 1992), depredación de semillas (Schupp & Frost 1989, Cintra & Horna 1997) y producción de frutos (Levey 1988). Es evidente, sin embargo, que los bosques tropicales son, desde el punto de vista estructural, muy complejos, y no están conformados únicamente por dos hábitats que a simple vista se pueden diferenciar en "claros" y "dosel cerrado". Para subsanar la subjetividad implícita en este método de evaluación de las condiciones de luz, Lieberman y Lieberman (1989) propusieron un método que utiliza tres dimensiones para cuantificar la estructura del dosel del bosque, pero que se reduce a una sola cifra en cada punto de muestreo: a partir de un árbol determinado, se elige una distancia (radio) arbitraria y se calculan los ángulos entre el punto más alto de la copa del árbol en cuestión y el punto más alto de cada uno de los árboles que se encuentra dentro de la distancia definida. Estas medidas dan como resultado el índice *G,* que es la suma de los senos de todos los ángulos. El índice será mayor (o sea, el árbol se encuentra en condiciones de mucha sombra) cuanto mayor sea el número de árboles alrededor del punto de muestreo y cuanto mayor sea, también, la altura de esos árboles. Pero como es una variable integrada, no es posible distinguir entre estos dos últimos factores (número y altura de los árboles).

En la Estación Biológica La Selva (en un bosque primario de 11 ha), Lieberman *et al.*

(1995), emplearon el índice *G* para estudiar una población de más de 3 000 árboles (≥10 cm de diámetro a la altura del pecho o d.a.p.) pertenecientes a 104 especies y encontraron lo siguiente: solo 9 especies estuvieron representadas en sitios relativamente abiertos (es decir, mostraron valores de *G* bajos en relación con el valor medio de la población analizada), 5 especies se hicieron presentes en sitios más cerrados, y 90 especies se encontraron distribuidas al azar (había individuos en sitios bien iluminados y en sitios pobremente iluminados). Todo ello con respecto a la estructura vertical del dosel. La conclusión de estos autores de que la mayoría de las especies examinadas coincide en sus requerimientos lumínicos, o sea, son "generalistas", podría ser, en parte, consecuencia del método empleado ya que en el mismo bosque, Clark *et al*. (1993) llegaron a una conclusión diferente a la de Lieberman *et al*. (1995) (aunque, ciertamente analizaron mucho menos de 104 especies). Los resultados de Lieberman y colaboradores concuerdan, sin embargo, con los de Welden *et al*. (1991), autores que cuantificaron la estructura vertical del dosel empleando un método distinto y llegaron a la misma conclusión: la mayoría de las especies analizadas –a nivel de juveniles (1-4 cm d.a.p.)– no presentaba ninguna preferencia obvia en términos de condiciones de iluminación (estos autores analizaron 108 especies de árboles en la Isla de Barro Colorado, en Panamá). Una crítica al índice *G* y una posible modificación se presentan en Publicover y Vogt (1991), cuyos comentarios fueron contestados por Lieberman y Lieberman (1991).

En los bosques lluviosos de Costa Rica (Clark & Clark 1992) y Guyana (Zagt 1997) se han utilizado otros métodos indirectos para describir las condiciones de iluminación de diversas especies de árboles emergentes. Entre ellos tenemos una modificación del método de Dawkins & Field (1978), denominado Índice de Iluminación de Copas (IIC). El IIC tiene valores discretos que varían de acuerdo con la cantidad de luz que entra al bosque y se mide justo encima de la copa del individuo en cuestión. Para ello se emplea una escala de 5 (alta iluminación) a 1 (poca o ninguna iluminación) (Tabla 6.5). Otro método indirecto utilizado es el llamado "copas por encima", que consiste en contar el número de copas de árboles y arbustos (excluyendo las lianas y epifitas) que cubren, en proyección vertical, por lo menos el 50% de la copa del individuo en estudio (Clark & Clark 1992). Finalmente, está el método "fase del bosque", que clasifica el sitio en que se encuentra el individuo en estudio, según la etapa de dinámica (sucesión) del bosque. Las etapas se dividen en tres: "fase de claro", según la definición de Brokaw (1982a); "fase de reconstrucción", presenta vegetación que supera los dos metros, pero su dosel es más bajo que el dosel del bosque en general, y "fase madura", donde la vegetación del punto de muestreo está al nivel del dosel o por encima del dosel del bosque. Para utilizar eficazmente estos métodos se recomienda que, al emplearlos, participen por lo menos dos observadores y que se evalúe luego la concordancia entre ambos, o que el resultado final sea el promedio de las dos mediciones.

TABLA 6.5 Definición y valores del Índice de Iluminación de las Copas de los árboles (IIC). Modificado de Dawkins y Field (1978) por Clark y Clark (1992).

Valor	Definición
5	copa totalmente expuesta (> 90%) a la luz vertical y lateral
4	copa totalmente expuesta a la luz vertical; luz lateral un tanto sombreada
3	copa expuesta a un poco (10 a 90%) de luz vertical
2.5	copa expuesta a poca (< 10%) luz vertical, pero a mucha luz lateral
2	luz vertical similar a 3, pero intermedia en cuanto a luz lateral
1.5	como 2 y 3 pero poca luz lateral
1	nada de luz directa, ni vertical ni lateral

El IIC es simple de aplicar y de bajo costo, y puede ser lo suficientemente sensible como para detectar diferencias estadísticamente significativas entre especies de árboles, en cuanto a crecimiento y sobrevivencia con respecto al ambiente de luz que las rodea (Clark & Clark 1992). Es, además, un método muy utilizado en estudios de silvicultura y tala selectiva del bosque (Finegan & Camacho 1999). Todos estos métodos proporcionan una clasificación rápida de las condiciones generales de iluminación del bosque. Cada uno aporta información útil para entender las respuestas de los individuos a condiciones de luz particulares, y la información que brinda cada uno sirve para complementar la de los otros (Clark *et al*. 1993).

De todos los métodos indirectos, el Índice de Luz del Claro (ILC), desarrollado por Canham (1988), es el que más explícitamente intenta llegar a una aproximación de la *cantidad* de luz disponible en un punto dado del bosque. El ILC se calcula como

$$ILC = [(T_{dif} * P_{dif}) + (T_{dir} * P_{dir})] * 100$$

en donde T_{dif} es la proporción de luz solar difusa que llega al sotobosque en relación a la cantidad de luz solar difusa que llega al dosel, T_{dir} es la proporción de luz solar directa que llega al sotobosque en relación a la cantidad de luz solar directa que llega al dosel, y P_{dif} y P_{dir} son las proporciones de luz solar incidente que llega al dosel en forma difusa y en forma directa ($P_{dif} + P_{dir} = 1$), respectivamente. De esta forma, el índice tiene un valor de 100 si el sitio está completamente abierto. Generalmente los valores de P_{dif} y P_{dir} se basan en datos previamente publicados para las diferentes regiones tropicales (Canham *et al*. 1990). Conviene recordar que la luz solar directa se refiere a la luz que viene directamente del sol, mientras que la luz solar difusa se refiere a aquella reflejada por el cielo, las nubes y la vegetación. En el caso de la luz difusa, se utiliza, sobre todo, la luz reflejada por el cielo, y se supone que la contribución de la luz reflejada por la vegetación es despreciable para un punto determinado.

Para un punto determinado, la T (proporción de radiación transmitida) se calcula como

$$T = \sum_{i=a}^{b} \cos(Ai) \Big/ \sum_{i=1}^{N} \cos(Ai)$$

donde el numerador es la suma de los cosenos de todos los ángulos de un grupo de puntos en el cielo (cada uno de los cuales corresponde a una apertura en el dosel), y el denominador es la suma de los cosenos de todos los ángulos de un grupo de puntos uniformemente distribuidos a través del área de muestreo. Para T_{dir}, la parte de muestreo del cielo corresponde solamente a la parte por donde pasa el sol (Fig. 6.8), mientras que para T_{dif}, la parte de muestreo del cielo corresponde a todo el hemisferio. De esta forma, los valores T_{dir} y T_{dif} corresponden al factor de luz directa ("direct site factor") y al factor de luz difusa ("diffuse site factor") desarrollados por Anderson (1964), pero corregidos ahora por el coseno, con lo cual se toma en cuenta el ángulo de incidencia de la luz solar.

La funcionalidad de este método fue presentada por Canham (1988), quien explica en detalle la teoría del método y muestra los resultados de una prueba estadística en la que se encontró una alta correlación entre el ILC y el porcentaje de luz trasmitida por el bosque (esta última se midió, de manera independiente, como radiación fotosintéticamente activa). Como en todos los métodos para cuantificar la luz, la alta correlación entre los valores estimados y las mediciones obtenidas se debe a la amplia gama de intensidades de luz que se abarca. Esta alta correlación no quiere decir que la capacidad para distinguir dos (o más) sitios diferentes en condiciones de penumbra sea muy buena (ver Machado & Reich 1999).

En teoría, el ILC puede cuantificarse "al ojo", midiendo la estructura del dosel directamente. Sin embargo, en la práctica es un procedimiento bastante laborioso y si se ha de emplear en muchos puntos de muestreo, sería preferible utilizar fotografía hemisférica para calcularlo (este método se discutirá más adelante).

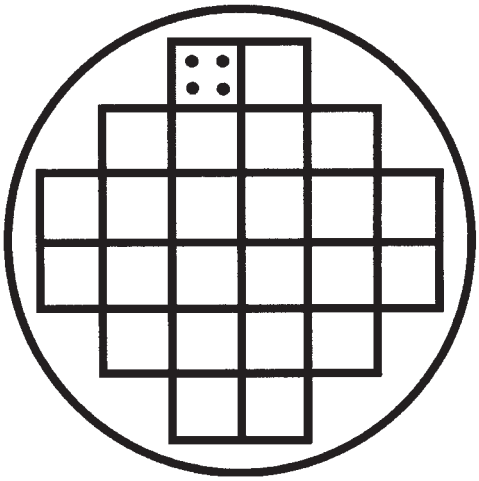


FIGURA 6.8 Densitómetro de Lemmon. El círculo representa el espejo convexo, con 24 cuadros marcados. Los cuatro puntos indican las áreas que se ha de imaginar en cada uno de los cuadros, preguntándose si corresponden a dosel cerrado o a cielo abierto. Ver texto para más detalles.

Medidores ópticos de la estructura de la vegetación

Densitómetro de Lemmon

El densitómetro de Lemmon (Lemmon 1956) mide el porcentaje de cobertura del dosel en un punto dado en el piso del bosque. Se trata de un espejo convexo, dividido en 24 cuadros. En teoría, el observador debe imaginarse cuatro puntos repartidos uniformemente dentro de cada uno de los 24 cuadros. Manteniendo el espejo nivelado, el observador mira cuadro por cuadro cada uno de los 96 puntos imaginarios y decide si se ve el cielo o el dosel del bosque (Fig. 6.8). El porcentaje de apertura del dosel se obtiene sumando el número de puntos que corresponden al cielo y multiplicándolo por 1.04 (100/96). En la práctica, este método es bastante subjetivo y difícil de repetir, incluso por el mismo observador y en los mismos sitios de muestreo. Además, la diferencia entre un punto del dosel con un porcentaje de apertura de 2% y otro con un 4% puede ser muy importante para las plantas, pero resulta muy difícil de discernir con este método. Así, el densitómetro es mucho más útil para cuantificar condiciones extremas. Por ejemplo, Pinard *et al.* (1996), lo utilizaron para cuantificar el grado de apertura del dosel en tres sitios muy contrastantes en un bosque tropical afectado por la tala selectiva. Ostertag (1998) lo empleó simplemente para *distinguir*, de manera semi-cuantitativa, entre condiciones de "claro" y "no claro" en un estudio sobre crecimiento de raíces, y Levey (1988) lo aplicó para medir el grado de apertura del dosel en un estudio sobre interacciones entre la avifauna y la disponibilidad de frutos.

Fotografía hemisférica

La fotografía hemisférica es un método que fue introducido a finales de los años cincuenta por Evans y Coombe (1959) y desarrollado posteriormente por Anderson (1964). Se trata de

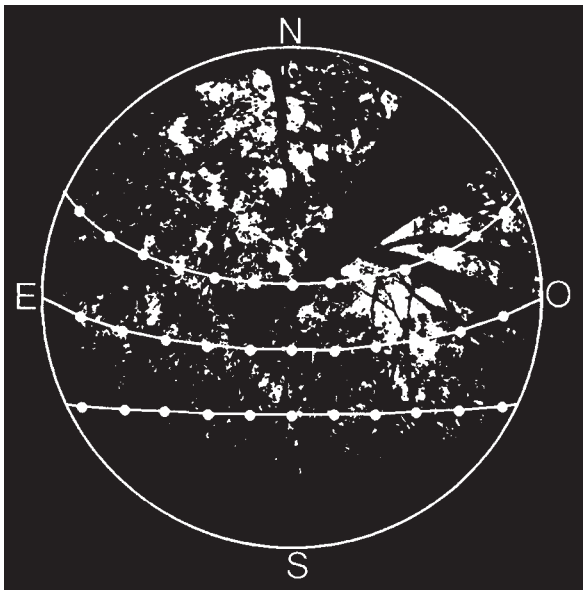


FIGURA 6.9 Fotografía hemisférica tomada desde el piso del bosque y apuntando verticalmente hacia el dosel, en las Montañas Azules de Jamaica, 18º N (ver Tanner 1977). El dosel está dominado por *Clethra occidentalis* (Clethraceae), *Podocarpus urbanii* (Podocarpaceae) y *Hedyosmum arborescens* (Chlorantaceae). La línea del medio indica la posición del sol (marcado por los puntos blancos), según la hora del día durante los equinoccios (21 de marzo y 23 de septiembre). La línea hacia el norte indica la posición del sol según la hora del día durante el solsticio de verano (22 de junio) y la línea hacia el sur indica la posición del sol, según la hora del día, durante el solsticio de invierno (22 de diciembre). Fotografía cedida por Peter Bellingham.

uno de los métodos más sofisticados para cuantificar el ambiente luminoso de un bosque a partir de la estructura del dosel, y es, hasta cierto punto, una versión "avanzada" del densitómetro. El método consiste en calcular, en un punto elegido por el investigador y con base en una fotografía, los porcentajes de luz solar difusa y de luz directa que entra al sotobosque. (Estos valores corresponden al "factor de luz difusa" y al "factor de luz directa" descritos anteriormente). En la actualidad existen varios programas de computadora para analizar las fotografías en forma automática (Tabla 6.6; ver también Welles & Cohen 1996).

Para tomar una fotografía hemisférica se utiliza un lente "ojo de pez" de distancia focal corta (generalmente 8 mm), una cámara fotográfica de 35 mm y película en blanco y negro (ASA 400) o en color. De esa forma, se captura una imagen que abarca todo el hemisferio que se encuentra sobre el punto de muestreo (Fig. 6.9). A partir de esa imagen, se puede calcular el porcentaje del dosel que no está cubierto por vegetación y estimar, así, la disponibilidad de luz difusa en ese punto. Además, se puede calcular el porcentaje de aperturas por donde pasa el sol directamente, con el fin de estimar la disponibilidad de luz directa. Para tomar ese tipo de fotos, es preciso nivelar horizontalmente la cámara y orientarla con una brújula, de manera que se pueda calcular la posición del sol en ese punto, según la hora del día y el día del año. Estos dos últimos parámetros son necesarios cuando el interés del investigador es determinar si la luz directa puede llegar al punto determinado a través de las aperturas del dosel (particularmente relevante en estudios que incorporan el efecto causado por los destellos de luz). Si las fotografías son en blanco y negro, se recomienda usar un filtro rojo para aumentar el contraste entre la vegetación y el cielo, y tomar las fotos durante días ligeramente nublados o en horas cercanas al amanecer o al atardecer. No obstante, el programa GLI (Tabla 6.6) permite la toma de fotografías hemisféricas en color a cualquier hora del día.

La fotografía hemisférica tiene muchas ventajas con respecto a los otros métodos disponibles. Una de ellas es su relativa sencillez; otra, la posibilidad que brinda de obtener registros permanentes (cuando es posible visitar un sitio varias veces) para estudiar los cambios temporales en la disponibilidad de luz y en las características de la estructura del dosel (ver ejemplos sobre bosques naturales en Smith *et al*. 1992, y sobre plantaciones en Haggar & Ewel 1995). Varios autores han realizado, también, estudios destinados a estimar la variación en los niveles de radiación fotosintéticamente activa en el bosque (Canham *et al*. 1990, Turton & Duff 1992, Clark *et al*. 1993, Rich et al. 1993). La información que aportan las fotografías hemisféricas se puede cuantificar, automáticamente, mediante un programa de computador (Chazdon & Field 1987, Becker *et al*. 1988, Rich 1990), por apreciación visual (Evans & Coombe 1959, Anderson 1964, Aide & Zimmerman 1989) o por otros métodos (Bonhomme & Chartier 1972).

La fotografía hemisférica, sin embargo, también tiene sus desventajas. Una de ellas es la dificultad que presenta para evaluar las

TABLA 6.6 Programas de computador para el análisis automático de fotografías hemisféricas.

Nombre del programa	Fuente
CANOPY	Rich (1990)
GLI	Canham (1988), Canham *et al*. (1990)
HEMIVIEW	Delta-T Devices Ltd., 128 Low Road, Burwell, Cambridge
UK SOLARCALC	Chazdon y Field (1987)
SYLVA	Becker *et al*. (1988)
WINPHOT5	Ter Steege (1996)

condiciones de luz del sotobosque por encima de los 3 m sobre el suelo, debido a la falta de trípodes de mayor altura. Otras desventajas menores incluyen la necesidad que tiene el investigador de identificar cualquier punto en la foto como "cielo abierto" o "dosel cerrado". Tal identificación resulta problemática, pues la luz que reflejan las hojas, las ramas y los troncos (o que transmiten las hojas) puede hacer que un punto que en realidad es dosel cerrado parezca como cielo abierto en la foto. El investigador debe establecer de manera subjetiva cuáles tonos de gris (en la foto) corresponden a aperturas en el dosel y cuáles a hojas, troncos, ramas, etc. Dicho de otra manera, es preciso convertir una imagen compuesta por tonos de gris a una en blanco (aperturas) y negro (dosel cerrado), cosa totalmente necesaria, ya sea que al momento de cuantificar la información se emplee un método automático o uno mecánico. Esto obviamente afecta los resultados del análisis. En caso de que el análisis se haga mediante una computadora, el investigador puede comparar la imagen en blanco y negro con la fotografía original y así examinar el grado de concordancia entre la foto original y la imagen digital.

Otro problema que presenta el empleo de fotografías hemisféricas para caracterizar los ambientes luminosos es que, cuando la apertura del dosel es menor a un 15%, la resolución de la fotografía es pobre. Se sugiere a quienes deseen utilizar este método en tales condiciones consultar los siguientes trabajos: Whitmore *et al*. (1993), Roxburgh y Kelly (1995) y Machado y Reich (1999). Pese a sus limitaciones, la fotografía hemisférica ha sido utilizado con mucho éxito en estudios ecológicos y fisiológicos (Pearcy 1983, Becker & Smith 1990, Canham *et al*. 1990, Smith *et al*. 1992, Clark *et al*. 1993, Rich *et al*. 1993, Guariguata 1998, Nicotra *et al*. 1999).

Fotografía digital

Existe un sistema que utiliza la fotografía hemisférica en imágenes digitales para evaluar los ambientes de luz directamente en el campo (CID, 4018 NE 112th Ave., Suite D-8, Vancouver, WA 98682, USA). También existen cámaras digitales que graban imágenes de hasta un millón de píxeles (la unidad de área más pequeña de la imagen digital) o más. El empleo de imágenes en colores, obtenidas con filtros de distintos colores, aumenta la capacidad de distinguir entre el dosel y el cielo, o entre la luz directa y las luz reflejada por una hoja o un tronco mojado. Kucharik *et al*. (1997), por ejemplo, pudieron identificar hojas, troncos y ramas utilizando imágenes de luz visible (400-620 nm) y luz infrarroja (720-950 nm) hechas en el mismo sitio.

Determinación de la estructura del dosel por medio de la luz

Así como se ha utilizado la estructura vertical y horizontal del dosel para estimar las condiciones lumínicas del bosque en un punto dado, también se puede hacer lo contrario: medir las condiciones lumínicas en un punto dado para estimar la estructura del dosel. Este procedimiento se denomina "inversión" y consiste en determinar la fracción de dosel abierto haciendo lecturas de la luz incidente (Norman & Campbell 1991), lo que permite calcular el Índice de Área Foliar (IAF; m^2 de área foliar por cada m^2 de área del suelo). El principal problema es que hay que hacer ciertas suposiciones, tanto sobre la distribución espacial de las hojas como sobre la distribución de sus ángulos. La técnica no garantiza, entonces, que se esté midiendo el IAF real del punto en cuestión, por lo que es recomendable interpretar los resultados sólo como un índice relativo de disponibilidad de luz (aplicado por Nicotra *et al*. [1999] en La Estación Biológica La Selva).

En un principio, el IAF se midió colocando una vara en posición vertical sobre el punto de muestreo y contando el número de veces que las hojas hacían contacto con ella, desde el piso del bosque hasta el dosel (Warren Wilson 1965, 1967). Asimismo, el método de inversión usa los rayos de luz solar para calcular el IAF cuantificando la distribución angular de las aperturas en el dosel, y suponiendo que los ángulos foliares siguen una distribución determinada, así como que las hojas están distribuidas al azar en el plano horizontal. De

esta forma se puede calcular el IAF con los métodos de inversión detallados en Norman y Campbell (1991). La distribución angular de aperturas en el dosel se puede medir directamente con un transportador de ángulos (Terborgh 1985) o bien, con fotografías hemisféricas.

Actualmente existen varios sistemas que, haciendo una lectura automática de la luz, pueden calcular la distribución angular de las aperturas del bosque. Entre ellos están el *LAI-2000* (Li-Cor, Box 4425, Lincoln, NE 68504, USA) y el Ceptometer (Delta-T Devices Ltd., 128 Low Road, Burwell, Cambridge CB5 OEJ, England y Decagon Devices, Box 835, Pullman, WA 99163, USA). Sea cual sea el método utilizado, su éxito depende de que la distribución foliar (distribución de las hojas en el plano horizontal y distribución del ángulo en que están colocadas las hojas) supuesta se ajuste a la realidad. Por lo general, para emplear estos métodos es necesario adquirir por lo menos dos sistemas, uno para realizar una medición directa de los puntos en el sotobosque y otro de referencia, colocado en un sitio completamente abierto.

Métodos directos para cuantificar la luz

Fotoquímico

Una manera de cuantificar la luz es a través de reacciones fotoquímicas. Este método tiene ventajas y desventajas. Así, los medidores fotoquímicos presentan tres problemas: (1) su respuesta depende del color de la luz; (2) son laboriosos de preparar y procesar, y (3) se saturan con el tiempo de exposición, de manera que hay que tener cuidado de que la respuesta a medir se encuentre dentro del rango lineal de condiciones lumínicas de interés. No obstante, también tienen sus ventajas: son de bajo costo, así que se pueden fabricar muchos de ellos; si son pequeños y livianos pueden colocarse en las ramas o incluso en las hojas de las plantas, y, como no dependen de corriente eléctrica ni de baterías, son de gran utilidad en sitios remotos. En un principio se pensó que lo que se medía era la luz acumulada durante todo el tiempo de exposición, pero hoy se sabe que lo que realmente se mide es la cantidad máxima de luz recibida en ese tiempo (Bardon *et al*. 1995). Los medidores fotoquímicos pueden, entonces, ser útiles si uno es consciente de sus cualidades y limitaciones, y si éstos están cuidadosamente calibrados con un medidor independiente y adecuado a la luminosidad con la que se quiere trabajar.

Entre los diferentes tipos de medidores fotoquímicos se encuentra el papel oxálida (papel que se emplea para hacer copias de dibujos técnicos y planos arquitectónicos; Friend 1961, Sullivan & Mix 1983). Este papel tiene un componente de color amarillo que se vuelve blanco con la luz. El pigmento que no ha sido expuesto a la luz se vuelve azul cuando se expone al revelado con vapor de amonio. Para preparar este medidor se hacen pequeños paquetes de trozos de papel (de unos 3 cm por 3 cm, por ejemplo), con la capa de pigmento orientada siempre en la misma dirección. Luego se cubren para protegerlos de la luz, dejando solamente una pequeña apertura para que entre la luz. El diseño original se hizo guardando los paquetes en platos de Petri (Friend 1961), pero es más fácil cubrirlos con un papel de aluminio al cual se le ha hecho un agujero. Es conveniente cubrir los paquetes con una capa de plástico si se piensa dejarlos donde pueda caerles lluvia.

Los paquetes se dejan el tiempo necesario en los sitios donde se quiere medir la luz, y al cabo de ese tiempo, 24 horas, por ejemplo, se recogen y se dejan en la oscuridad, expuestos a vapor concentrado de amonio (apoyados en una malla sobre una bandeja con hidróxido de amonio). En unos 15 o 30 minutos el amonio hace que el pigmento que no estuvo expuesto a la luz pase de amarillo a azul. El resultado es un paquete de páginas azules con un círculo blanco que corresponde al agujero por donde entró la luz. Cuanta más luz haya recibido el paquete, mayor número de páginas exhibirán el círculo blanco. Entre las páginas con el círculo completamente blanco y las que son completamente azules habrá una que tiene un círculo blanco azulado. Por ejemplo, si en la cuarta página el círculo es complemente blanco, y en la sexta completamente azul, la quinta tendrá un círculo blanco azulado

que representa una cantidad de luz intermedia entre un 'cuatro' y un 'seis'. Se recomienda emplear una calibración que aproveche esa página; de lo contrario se pierde una buena parte de la posibilidad de distinguir entre sitios con diferentes niveles máximos de luz (Friend 1961).

Medidores fotoeléctricos

Los medidores fotoeléctricos son de bajo costo y responden bien en la región del espectro de luz visible (Fig. 6.6). Entre los medidores fotoeléctricos más comunes se encuentran las celdas de silicio (Si), las celdas de fósforo de galio arsénico (GaAsP), las celdas de selenio (Se) y las celdas de sulfuro de cadmio (CdS). Cuando se les expone a la luz, los medidores fotoeléctricos generan una diferencia de potencial, y el voltaje producido es proporcional a la cantidad de fotones absorbida por el medidor. Una descripción más detallada de los diversos medidores fotoeléctricos puede ser encontrada en Pearcy (1991b). Muchos de estos medidores pueden construirse manualmente. Pontailler (1990) presenta un ejemplo de cómo construir un medidor de luz usando celdas de fósforo de galio arsénico de bajo costo por unidad.

Recientemente, Parent y Messier (1996) propusieron el empleo de medidores fotoeléctricos para calcular la disponibilidad de luz en el sotobosque, lo cual se haría estimando el porcentaje instantáneo de la densidad de flujo de fotones. Este porcentaje se calcula usando dos medidores de luz. Un medidor cuantifica la cantidad de luz en un sitio expuesto, lo cual correspondería a la luz incidente por encima del dosel, y el otro mide la cantidad de luz en el punto de interés. Así mismo, Machado y Reich (1999) encontraron que esta medición puede emplearse para estimar la radiación promedio diaria y el grado de apertura del dosel en los bosques de coníferas; sin embargo, se necesita más información para verificar si este tipo de medidas y sus resultados se pueden generalizar a los bosques tropicales.

Muestreo

El método de medición de las condiciones lumínicas del bosque debe elegirse en base a cinco consideraciones generales: (1) el organismo que se desea estudiar; (2) el proceso en el que se está interesado; (3) el objetivo (determinar la cantidad de luz o su calidad); (4) la escala temporal (frecuencia) y (5) la escala espacial (Tabla 6.4). Si el interés es cuantificar las condiciones en se realiza la fotosíntesis, es conveniente medir la densidad del flujo de fotones entre 400 nm y 700 nm (radiación fotosintéticamente activa). Actualmente existe un medidor que realiza esto, el *Licor-190S*. Este medidor también cuantifica las condiciones de visibilidad en el rango visible para los animales, aunque, según el tipo de organismo, es posible que sea necesario utilizar un medidor que evalúe la luz ultravioleta (menos de 400 nm, para algunas abejas y pájaros) o rojo lejano (más de 700 nm).

Si lo que se quiere es estudiar el efecto de las condiciones ambientales en la temperatura de un organismo, sea planta o animal, hay que usar otro tipo de medidor, llamado piranómetro, el cual mide la radiación entre 300 y 4 000 nm (incluye la radiación solar), e indica la cantidad de energía en vatios por unidad de superficie. El radiómetro, por su parte, puede medir la radiación entre 300 nm y 80 000 nm, con lo cual abarca no solo la radiación solar, sino la radiación térmica que proviene de cualquier objeto que tenga una temperatura por encima de cero grados Kelvin. Para estudiar el papel de la radiación en el control de la temperatura de los organismos es necesario emplear un radiómetro que pueda medir radiación neta (diferencia entre radiación absorbida y radiación emitida) y radiación total.

Para estudios de morfogénesis de plantas o de germinación de semillas, existen medidores que estiman directamente la razón de luz solar rojo: rojo lejano, entre 660 nm y 730 nm de longitud de onda (como el Sky SKR 110; ver también Pearcy 1991b, Hall *et al*. 1993). La calidad de la luz, expresada en términos cuánticos ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) o en cantidad de energía ($W\ m^{-2}$), puede medirse también con un radiómetro espectral, como el *Licor 1800*. Este tipo de aparato es adecuado cuando se precisa una descripción cuantitativa del color de un objeto (planta, animal o substrato) o de la luz misma. También puede utilizarse para estudiar la forma en que la

calidad de la luz afecta la percepción de los colores. En ese sentido, la teoría está más desarrollada en cuanto a los seres humanos, pero con un mayor conocimiento de la neurobiología visual del organismo, podría aplicarse también a los animales.

Plan de muestreo

El plan de muestreo se refiere al número de medidores que se van a emplear y a la forma en que se van a distribuir en el tiempo y en el espacio. No existen reglas fijas. Todo depende del objetivo (comparar, por ejemplo, las condiciones de luz en dos bosques diferentes o en dos grupos de plantas en un mismo bosque, o bien, encontrar los valores promedios o los valores máximos). El número de muestras que se van a necesitar se puede calcular estimando, de manera preliminar, la variabilidad, las diferencias esperadas y el nivel de confianza deseado en el análisis (Baldocchi & Collineau 1994; ver un ejemplo concreto en Clark *et al*. 1996).

Debido al alto grado de variabilidad espacio-temporal que presenta la luz en los bosques húmedos tropicales, el coeficiente de variación entre los promedios de las muestras puede llegar a oscilar entre 39% y 102% (Chazdon 1988). Eso nos podría llevar a pensar que para evaluar el ambiente lumínico en estos bosques se necesitarían, como mínimo, 100 medidores; sin embargo, hay que tener en cuenta la heterogeneidad espacial del área de interés. Haciendo un estudio preliminar y una gráfica de la media y la varianza según el número de muestras, se puede obtener una idea del número mínimo de medidores necesarios (ver un ejemplo en el Recuadro 9.2).

Es necesario, además, tomar en cuenta que en el sotobosque los valores de luz no se encuentran distribuidos de manera "normal", y, por lo tanto, habrá que utilizar técnicas estadísticas no-paramétricas o transformar adecuadamente los datos. De igual manera, los medidores deben estar lo suficientemente espaciados como para ser estadísticamente independientes. Si lo que se desea son datos temporales muy detallados, es recomendable utilizar un colector electrónico de datos ("data logger"; Pearcy 1991a).

Literatura citada

Abramov, I. & J. Gordon. 1994. Color appearance: on seeing red - or yellow, or green, or blue. Annual Review of Psychology **45**: 451-485.

Aide, T. M. & J. K. Zimmerman. 1989. Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana, *Connarus turczaninowii* (Connaraceae). Ecology **71**: 1412-1421.

Anderson, M. C. 1964. Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions. Journal of Ecology **52**: 27-41.

Ackerly, D.D. & F.A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. Ecology **76**: 1134-1146.

Baldocchi, D. & S. Collineau. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. Pp. 21-72 *en* M. M. Caldwell & R. W. Pearcy, editores. Exploitation of environmental heterogeneity by plants, Academic Press, USA.

Bardon, R. E., D. W. Countryman, & R. B. Hall. 1995. A reassessment of using light- sensitive diazo paper for measuring integrated light in the field. Ecology **76**: 1013-1016.

Becker, P. F. 1987. Monthly average solar radiation in Panama - daily and hourly relations between direct and global insolation. Solar Energy **39**: 445-453.

Becker, P. F. & A. P. Smith. 1990. Spatial autocorrelation of solar radiation in a tropical moist forest understory. Agricultural and Forest Meteorology **52**: 373-379.

Becker, P., D. W. Erhart, & A. P. Smith. 1988. Analysis of forest light environments. I. Computerized estimation of solar radiation from hemispherical canopy photographs. Agricultural and Forest Meteorology **44**: 217-232.

Bellingham, P. J., E. V. J. Tanner, P. M. Rich, & T. C. R. Goodland. 1996. Changes in light below the canopy of a Jamaican montane rainforest after a hurricane. Journal of Tropical Ecology **12**: 699-722.

Bonhomme, R. & P. Chartier. 1972. The interpretation and automatic measurement of hemisperical photographs to obtain sunlit foliage area and gap frequency. Israel Journal of Agricultural Research **22**: 53-61.

Brandani, A., G. S. Hartshorn, & G. S. Orians. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. Journal of Tropical Ecology **4**: 99-119.

Brokaw, N. V. L. 1982a. The definition of a treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. Biotropica **14**: 158-160.

Brokaw, N. V. L. 1982b. Treefalls: frequency, timing, and consequences. Pp. 101-108 *en* E. G. Leigh Jr, A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The Ecology of a

Tropical Forest: Seasonal Rhythyms and Long-Term Changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology **66**: 682-687.

Brown, S. & A.E. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. Biotropica **14**: 161-187.

Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. Turrialba **15**: 40-42.

Canham, C. D. 1988. An index for understory light levels in and around canopy gaps. Ecology **69**:1634-1638.

Canham, C. D., J. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies, & P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. Canadian Journal of Forest Research **20**: 620-631.

Cannell, M. G. R. & J. Grace. 1993. Competition for light - detection, measurement, and quantification. Canadian Journal of Forest Research **23**: 1969-1979.

Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. Advances in Ecological Research **18**: 1-63.

Chazdon, R. L. & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. Journal of Ecology **72**: 553-564.

Chazdon, R. L. & C. B. Field. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. Oecologia **73**: 525-532.

Chazdon, R. L., R. W. Pearcy, D. W. Lee, & N. Fetcher. 1996. Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting light environments. Pp. 5-55 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall, UK.

Chiarello, N. 1984. Leaf energy balance in the wet lowland tropics. Pp. 85-98 *en* E. Medina, H. A. Mooney, & C. Vázquez-Yanes, editores. Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk, The Netherlands.

Cintra, R. & V. Horna. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology **13**: 257-277.

Clark, D. A., & D. B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. Ecological Monographs **62**: 315-344.

Clark, D. A. & D. B. Clark 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. Journal of Ecology **82**: 865-872.

Clark, D. B., D. A. Clark, & P. M. Rich. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. Biotropica **25**: 397-407.

Clark, D. B., D. A. Clark, P. M. Rich, S. Weiss, & S. F. Oberbauer. 1996. Landscape scale evaluation of understory light and canopy structure - methods and application in a neotropical lowland rain forest. Canadian Journal of Forest Research **26**: 747-757.

Claussen, J.W. 1996. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. Forest Ecology and Management **80**: 245-255.

Davidoff, J., I. Davies, & D. Roberson. 1999. Colour categories in a stone-age tribe. Nature **398**: 203-204.

Dawkins, H. C. & D. R. B. Field. 1978. A long-term surveillance system for British woodland vegetation. Ocassional Paper no. 1. Oxford Forestry Institute, Oxford, UK.

Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical forest trees. Biotropica **12**:47-55.

Denslow, J. S. 1987. Tropical rain forest gaps and species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics **18**: 431-451.

Ducrey, M. 1992. Variation in leaf morphology and branching pattern of some tropical rain forest species from Guadeloupe (French West Indies) under semicontrolled light conditions. Annales Des Sciences Forestieres **49**: 553-570.

Ehleringer, J. & I. Forseth. 1980. Solar tracking by plants. Science **210**:1094-1098.

Endler, J. A. 1993. The color of light in forests and its implications. Ecological Monographs **63**: 1-27.

Evans, G. C. & D. E. Coombe. 1959. Hemispherical and woodland canopy photography and the light climate. Journal of Ecology **47**: 103-113.

Fetcher, N., B.R. Strain, & S.F. Oberbauer. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of two species of tropical trees. Oecologia **58**: 314-319.

Finegan, B & M. Camacho. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. Forest Ecology and Management **121**: 177-189.

Forseth, I. & J.R. Ehleringer. 1980. Solar tracking response to drought in a desert annual. Oecologia **44**:159-163.

Forseth, I. N., & J. M. Norman. 1993. Modelling of solar irradiance, leaf energy budget, and canopy photosynthesis. Pp. 207-219 *en* D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhàr-Nordenkampf, R. C. Leegood, & S. P. Long, editores. Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual. Chapman & Hall, UK.

Friend, D. J. C. 1961. A simple method of measuring integrated light values in the field. Ecology **42**: 577-580.

Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. Pp. 149-209 *en* M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L.

Simpson, editores. Ecology of soil seed banks. Academic Press, USA.

Gates, D. M. 1980. Biophysical Ecology. Springer-Verlag, USA.

Gorton, H.L., W.E. Williams, & S.M. Assmann. 1993. Circadian rhythms in stomatal responsiveness to red and blue light. Plant Physiology **103**: 399-406.

Guariguata, M. R. 1998. Response of forest tree saplings to experimental mechanical damage in lowland Panamá. Forest Ecology and Management **102**: 103-111.

Haggar, J. P. & J. J. Ewel. 1995. Establishment, resource acquisition, and early productivity as determined by biomass allocation patterns of three tropical species. Forest Science **41**: 689-708.

Hall, D. O., J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhàr-Nordenkampf, R. C. Leegood, & S. P. Long. 1993. Photosynthesis and production in a changing environment. Chapman & Hall, UK.

Hart, J. W. 1988. Light and plant growth. Topics in plant physiology 1. Unwin Hyman, UK.

Hartshorn, G. S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. Pp. 617-638 *en* P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, editores. Tropical trees as Living Systems. Cambridge University Press, UK.

Hennessey, T.L. & C.B. Field 1991. Circadian rhythms in photosynthesis: Oscillations in carbon assimilation and stomatal conductance under constant conditions. Plant Physiology **96**: 831-836.

Herbert, T.J. 1992. Geometry of heliotropic and nyctinastic leaf movements. American Journal of Botany **79**: 547-550.

Hurvich, L. M. 1981. Color vision. Sinauer Associates, USA.

Kabakoff, R. P. & R. L. Chazdon. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **12**: 779-788.

King, D. A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. American Journal of Botany **81**: 948-957.

King, D.A. 1997. Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. Tree Physiology **17**: 251-258.

Kirschbaum, M. U. F. & R. W. Pearcy. 1988a. Gas exchange analysis of the fast phase of photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. Plant Physiology **87**: 818-821.

Kirschbaum, M. U. F. & R. W. Pearcy. 1988b. Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. Plant Physiology **86**: 782-785.

Kirschbaum, M. U. F., L. J. Gross, & W. W. Pearcy. 1988. Observed and modelled stomatal responses to dynamic light environments in the shade plant *Alocasia macrorrhiza*. Plant, Cell, and Environment **11**: 111-121.

Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia **98**:419-428.

Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. Pp. 559-596 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, UK.

Krause, G. H. & K. Winter. 1996. Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps - a chlorophyll fluorescence study. Botanica Acta **109**: 456-462.

Kucharik, C. J., J. M. Norman, & L. M. Murdock. 1997. Characterizing canopy nonrandomness with a multiband vegetation imager (MVI). Journal of Geophysical Research-Atmospheres **102**: 29455-29473.

Kwesiga, F. & J. Grace. 1986. The role of the red/far-red ratio in the response of tropical tree seedlings to shade. Annals of Botany **57**: 283-290.

Lance, C.J. & C.L. Guy. 1992. Changes in pigment levels, rubisco and respiratory enzyme activity of ficus benjamina during acclimation to low irradiance. Physiologia Plantarum **86**: 630-638.

Lawton, R. O. & F. E. Putz. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. Ecology **69**: 764-777.

Lee, D. W., K. Baskaran, M. Mansor, H. Mohamad, & S. K. Yap. 1996. Irradiance and spectral quality affect asian tropical rain forest tree seedling development. Ecology **77**: 568-580.

Leigh, E. G., Jr. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. Annual Review of Ecology and Systematics **6**: 67-86.

Lemmon, P. E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. Forest Science **2**: 314-320.

Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. Ecology **69**: 1076-1089.

Lieberman, M., & D. Lieberman. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. Ecology **70**: 550-552.

Lieberman, M., & D. Lieberman. 1991. No matter how you slice it - a reply to Publicover and Vogt. Ecology **72**:1900-1902.

Lieberman, M., D. Lieberman, R. Peralta, & G. S. Hartshorn. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **11**:161-178.

Machado, J.-L. & P. B. Reich. 1999. Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of

photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory. Canadian Journal of Forest Research **29**: 1438-1444

McCree, K. J. 1981. Photosyntetically active radiation. Pp. 41-56 *en* O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, & H. Ziegler, editores. Encyclopedia of plant physiology. Plant physiological ecology I. Responses to the physical environment. Volume 12A. Springer-Verlag, Germany.

Melcher, P. J., G. Goldstein, F. C. Meinzer, B. Minyard, T. W. Giambelluca, & L. L. Loope. 1994. Determinants of thermal balance in the Hawaiian giant rosette plant, *Argyroxiphium sandwicense*. Oecologia **98**:412-418.

Newell, E. A., E. P. McDonald, B. R. Strain, & J. S. Denslow. 1993. Photosynthetic responses of *Miconia* species to canopy openings in a lowland tropical rainforest. Oecologia **94**: 49-56.

Newton, A. C., J. M. Dick, C. McBeath, & R. R. B. Leakey. 1996. The influence of r-fr ratio on the growth, photosynthesis and rooting ability of *Terminalia spinosa* Engl. and *Triplochiton scleroxylon* Schum, K. Annals of Applied Biology **128**: 541-556.

Nicotra, A. B., R. L. Chazdon, & S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. Ecology **80**: 1908-1926.

Nobel, P. S. 1991. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. W. H. Freeman, USA.

Norman, J. M. & G. S. Campbell. 1991. Canopy structure. Pp. 301-326 *en* R. W. Pearcy, J. Ehleringer, H. A. Mooney, & P. W. Rundel, editores. Plant physiological ecology: field methods and instrumentation. Chapman & Hall, UK.

Oberbauer, S. F. & B. R. Strain. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). American Journal of Botany **73**: 409-416.

Okusanya, O.T. 1979. Quantitative analysis of the effects of photoperiod temperature, salinity and soil types on the germination and growth of *Corchorus olitorius*. Oikos **33**: 444-450.

Ostertag, R. 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. Ecology **79**:1294-1304

Parent, S. & C. Messier. 1996. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. Canadian Journal of Forest Research **26**:151-154.

Pearcy, R. W. 1983. The light environment and growth of C_3 and C_4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia **58**:19-25.

Pearcy, R. W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap, and understory microenvironments. Functional Ecology **1**: 169-178.

Pearcy, R. W. 1991a. Field data acquistion. Pp. 15-28 *en* R. W. Pearcy, J. Ehleringer, H. A. Mooney, & P. W. Rundel, editores. Plant physiological ecology: field methods and instrumentation. Chapman and Hall, UK.

Pearcy, R. W. 1991b. Radiation and light measurements. Pp. 97-116 *en* R. W. Pearcy, J. Ehleringer, H. A. Mooney & P. W. Rundel, editores. Plant physiological ecology: Field methods and instrumentation. Chapman and Hall, UK.

Pearcy, R. W. & H. Calkin. 1983. Carbon dioxide exchange of C_3 and C_4 tree species in the understory of a hawaiian forest. Oecologia **58**: 26-32.

Pearcy, R.W. & W.M. Yang. 1996. A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. Oecologia **108**: 1-12.

Pinard, M., B. Howlett, & D. Davidson. 1996. Site conditions limit pioneer tree recruitment after logging of dipterocarp forests in Sabah, Malaysia. Biotropica **28**: 2-12.

Pontailler, J. Y. 1990. A cheap quantum sensor using a gallium arsenide photodiode. Functional Ecology **4**: 591-596.

Publicover, D. A., & K. A. Vogt. 1991. Canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests - a comment. Ecology **72**: 1507-1510.

Rich, P. M. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. Remote Sensing Reviews **5**:13-29.

Rich, P. M., D. B. Clark, D. A. Clark, & S. F. Oberbauer. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology **65**:107-127.

Roxburgh, J. R. & D. Kelly. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. New Zealand Journal of Ecology **19**: 213-217.

Sagers, C. L. 1992. Plasticity of plant defenses in a neotropical shrub: effects of light and genotype. Bulletin of the Ecological Society of America **73**: 332.

Saldarriaga, J. G., D. C. West, M. L. Tharp, & C. Uhl. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology **76**: 938-958.

Schupp, E. W. & E. J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. Biotropica **21**: 200-203.

Silbergleid, R. E. 1979. Communication in the ultraviolet. Annual Review of Ecology and Systematics **10**: 373-398.

Smith, A.P. 1986. Ecology of a leaf color polymorphism in a tropical forest species: habitat segregation and herbivory. Oecologia **69**: 283-287.

Smith, A. P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída árboles. Revista de Biología Tropical **35**: 111-118.

Smith, A. P., K. P. Hogan, & J. R. Idol. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. Biotropica **24**: 503-511.

Sullivan, T. J., & M. C. Mix. 1983. A simple and inexpensive method for measuring integrated light energy. Environmental Science & Technology **17**: 126-127.

Swaine, M. D. & T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio **75**: 81-86.

Tanner, E. V. J. 1977. Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. Journal of Ecology **65**: 883-918.

Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. American Naturalist **126**: 760-776.

Ter Steege, H. 1996. Winphot 5: a program to analyze vegetation indices, light and light quality from hemispherical photographs. Tropenbos-Guyana Progamme, Guyana

Tinoco-Ojanguren, C. & R. W. Pearcy. 1992. Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory Piper species acclimated to high and low light. Oecologia **92**: 222-228.

Tinoco-Ojanguren, C. & R. W. Pearcy. 1993. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest Piper species: I. VPD effects on the transient stomatal response to lightflecks. Oecologia **94**: 388-394.

Turton, S. M. & G. A. Duff. 1992. Light environments and floristic composition across an open forest-rainforest boundary in northeastern Queensland. Australian Journal of Ecology **17**: 415-423.

Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, & S. J. Wright. 1993. The Phenology of Tropical Forests - Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. Annual Review of Ecology and Systematics **24**: 353-377.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Annual Review of Ecology and Systematics **24**: 69-87.

Warren-Wilson, J. 1965. Stand structure and light penetration. I. Analysis by point quadrats. Journal of Applied Ecology **2**: 383-390.

Warren-Wilson, J. 1967. Stand structure and light penetration. III. Sunlit foliage area. Journal of Applied Ecology **4**:159-165.

Welden, C. W., S. W. Hewett, S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1991. Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. Ecology **72**: 35-50.

Welles, J. M. & S. Cohen. 1996. Canopy structure measurement by gap fraction analysis using commercial instrumentation. Journal of Experimental Botany **47**: 1335-1342.

Whitmore, T. C. 1998. An introduction to tropical rain forests. Oxford University Press, USA.

Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. Pp. 639-655 *en* P. B. Tomlinson, & M. H. Zimmerman, editores. Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, USA.

Whitmore, T. C., N. C. Brown, M. D. Swaine, D. Kennedy, Goodwin-Bailey, & W.-K. Gong. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: Measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. Journal of Tropical Ecology **9**:131-151.

Wright, S. J., & C. P. Van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. American Naturalist **143**:192-199.

Yamasaki, H., R. Heshiki, & N. Ikehara. 1995. Leaf-goldenning induced by high light in *Ficus microcarpa* L., a tropical fig. Journal of Plant Research **108**:171-180.

Yokoyama, S., & R. Yokoyama. 1996. Adaptive evolution of photoreceptors and visual pigments in vertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics **27**:543-567.

Zagt, R. J. 1997. Tree demography in the tropical rain Forseth of Guyana. Tropenbos Guyana Series 3. Tropenbos-Guyana Programme, Georgetown, Guyana.

Zaidan, L.B.P., S.M.C. Dietrich, & W.W. Schwabe. 1991. Effects of temperature and photoperiod on flowering in *Hyptis brevipes*. Physiologia Plantarum **81**: 221-226.

7

Procesos hidrológicos

Jaime Cavelier
Gustavo Vargas

Introducción

En este capítulo se describe la hidrología de los bosques lluviosos y húmedos neotropicales y la forma en que el flujo del agua a través del ecosistema se puede ver modificado al convertir los bosques a otro tipo de vegetación, en particular a pastizales. El texto está dividido en tres partes. La primera contiene una descripción del clima tropical en general, pero sobre todo de la precipitación y sus patrones de distribución diaria, anual y multianual. Allí se discute el papel del "reciclado" del agua en la circulación atmosférica, particularmente en la cuenca del río Amazonas. En la segunda parte se describe el balance hídrico mediante una serie de ecuaciones sencillas, donde las variables dependen tanto de las características estructurales y fisiológicas de la vegetación como del ambiente (precipitación y suelos). Finalmente, se describen los posibles efectos de la deforestación sobre la magnitud y la dirección del flujo del agua. Para ello, se recurre a estudios que van desde una comparación entre la hidrología de un claro y un bosque maduro, hasta un análisis de simulación de toda la cuenca del Amazonas. Cada una de las partes de este capítulo está sustentada por datos que se han obtenido en los bosques neotropicales, pero en algunas ocasiones esta información se complementa con datos provenientes de los bosques montanos y de tierras bajas de los trópicos de África y Asia.

El clima en los trópicos

En los trópicos se presentan pequeños cambios estacionales en la temperatura media mensual del aire y en la duración de los días y las noches. Esto es el resultado de una muy pequeña variación estacional (de un mes a

otro) en la radiación incidente sobre la superficie de la Tierra. Es así como, alrededor del ecuador climático (0º-3º N y S), la diferencia entre la radiación recibida durante los equinoccios (cuando es máxima) y los solsticios de verano e invierno (cuando es mínima) es de solo un 13%. En contraste, en los trópicos de Cáncer y de Capricornio (23º 27' N ó S) esta diferencia es del 60%, y a los 50 ºN ó S, esta diferencia es de casi un 400% (Sarmiento 1986). Las pequeñas diferencias de radiación solar que muestran los trópicos de un mes a otro (que se expresan como diferencias térmicas) ha permitido definir a los trópicos, desde un punto de vista climático, como aquellas zonas de la Tierra donde la diferencia entre el mes más caliente y el mes más frío es menor que la diferencia entre los extremos diarios de temperatura (Sarmiento 1986). Otra manera de decirlo es que los trópicos son aquella zona de la Tierra donde la variación entre la temperatura media mensual más alta y más baja es menor a los 10º C (Sarmiento 1986).

En contraste con la poca variación de las temperaturas medias mensuales, en los trópicos, la precipitación presenta un claro patrón de variación estacional. Esta variación obedece, en términos generales, al paso de un cinturón ecuatorial de lluvias convectivas (precipitaciones generadas por el ascenso y la condensación de la humedad de masas de aire caliente) producido por la convergencia de los vientos alisios del NE y del SE sobre la región del ecuador climático. Esta zona de lluvias ecuatoriales, que migra periódicamente de norte a sur siguiendo el paso aparente del sol por el cenit, se conoce con el nombre de "Zona de Convergencia Intertropical" (ZCIT). De acuerdo con este patrón general, las localidades ecuatoriales presentan precipitaciones altas y constantes durante todo el año, mientras que la zona comprendida entre los 3º y 10º norte o sur presentan dos estaciones secas y dos lluviosas (patron bimodal). En regiones intertropicales (23º 27' N ó S) y en latitudes superiores a los 10º, se presenta un solo pico de precipitaciones, el cual coincide con el solsticio de verano (patrón unimodal). El movimiento de la ZCIT se caracteriza por grupos de nubes aislados que se forman y desaparecen *in situ*, sin formar un cinturón continuo de nubes, como generalmente se piensa. La migración de la ZCIT se da por el cambio de posición latitudinal en el que tiene lugar el desarrollo de las nubes a lo largo de un eje ecuatorial, más que por una simple migración de una banda continua de nubes (Walsh 1996). Este patrón general de distribución latitudinal de lluvias se ve modificado por la presencia de sistemas montañosos y de corrientes marinas, de manera que a una determinada latitud se puede presentar un patrón de lluvias que no es posible predecir en función de su distancia del ecuador (como sí ocurre, por ejemplo, en la Fig. 1.2).

Distribución diaria de las precipitaciones

En los trópicos, el levantamiento de las masas de aire húmedo hasta altitudes donde ocurre la condensación y la coalescencia de pequeñas gotas de agua que forman las gotas de lluvia, ocurre, principalmente, por convección espontánea, o por convección forzada en el caso de las lluvias en el piedemonte de sistemas montañosos (llamadas más comúnmente lluvias orográficas). Esta propiedad convectiva de las lluvias les proporciona características especiales, como son la corta duración y la alta intensidad de los aguaceros (eventos de lluvia). Se ha estimado que el 40% de la lluvia tropical ocurre a intensidades mayores a los 25 mm h^{-1}, comparado con un 5% en localidades templadas (Hudson 1971). Esta alta intensidad de las lluvias tiene potenciales efectos sobre la erosión de los suelos, especialmente en aquellos sitios desprovistos de vegetación.

Las lluvias tropicales presentan un patrón diario de distribución que varía un poco según el tipo de localidad de que se trate: continental u oceánica. En las localidades terrestres con clima "continental" (con mayor influencia de los cuerpos terrestres), el rápido calentamiento producido por la insolación de la superficie terrestre, junto con las corrientes convectivas, ejerce su acción, sobre todo, entre finales de la mañana y mediados de la tarde, y se traduce en la evolución de tormentas y aguaceros. Así, en la Isla de Barro Colorado en el Canal de Panamá, las lluvias tienen mayor probabilidad de ocurrir entre las 11:00 h y las 18:00 h (Windsor 1990). En contraste, en las

localidades con clima de tipo "oceánico" (con mayor influencia de los cuerpos de agua), las precipitaciones se concentran a finales de la tarde y durante la noche. Un claro ejemplo de este tipo de patrón es la localidad de Quibdó en el Chocó, en Colombia (Fig. 4.1), donde el 70-80% de los 6 500-7 000 mm de lluvia anual caen durante las horas de la noche (Snow 1976).

Distribución anual de las precipitaciones

En las tierras bajas del neotrópico, las lluvias están distribuidas en uno de tres regímenes: uniforme, unimodal o bimodal. En aquellos lugares donde las precipitaciones son altas y constantes a lo largo del año, las precipitaciones medias anuales están casi siempre por encima de los 3 000 mm y las medias mensuales por encima de los 100 mm. Si se presentan períodos secos, estos son de corta duración (1-2 semanas). Este patrón de lluvias se presenta no solo en regiones ecuatoriales, sino también en la costa caribeña de Centroamérica (Panamá y Costa Rica), en el norte de Guyana, en la región central del Chocó (en el Pacífico colombiano) y a lo largo del piedemonte andino oriental (Fig. 7.1a).

En lugares con precipitaciones unimodales se presenta una marcada época de lluvias y otra de sequía, en la que las precipitaciones mensuales están por debajo de los 100 mm. Este patrón tiene lugar en localidades que reciben el efecto directo de los vientos alisios, aun en latitudes donde se esperarían dos máximos y dos mínimos en la precipitación. En aquellas localidades que se encuentran al norte del ecuador climático, como las sabanas de Colombia y Venezuela, la época seca se presenta a principios de año (entre mediados de diciembre y principios de abril; Fig. 7.1b), mientras que en las localidades al sur del ecuador, como el Cerrado brasileño y la Amazonia central, la época seca se presenta a mediados de año (entre finales de mayo y principios de septiembre; Fig. 7.1c). En localidades con bosques húmedos, la época seca tiene una duración de uno a cuatro meses. Patrones unimodales con período secos más largos (de cinco hasta seis o siete meses) son típicos de bosques secos, matorrales espinosos y cardonales, como los de la costa Pacífica de Centro América, la costa norte de Suramérica y algunas de las islas del mar Caribe.

Las lluvias pueden tener un patrón bimodal; es decir, presentar dos máximos y dos mínimos

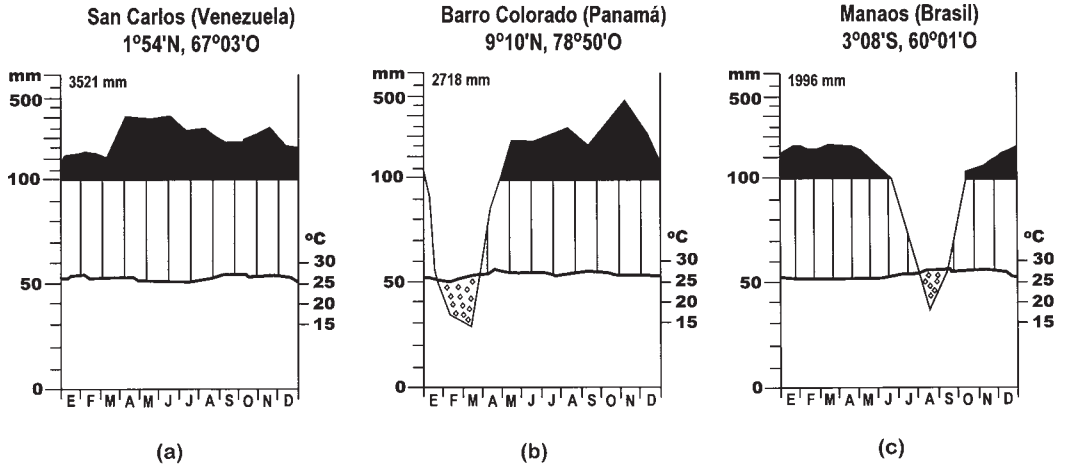


FIGURA 7.1 Climadiagramas de estaciones en bosques húmedos y lluviosos neotropicales. El climadiagrama de San Carlos de Río Negro (Venezuela), representa el patrón uniforme de lluvias, y el de la Isla de Barro Colorado (Panamá) y Manaos (Brasil) el unimodal, al norte y sur del ecuador climático, respectivamente. Adaptado de Walsh (1996). La parte negra en los climadiagramas representa la precipitación media mensual por encima de los 100 mm y se interpreta como un "exceso" de agua. La parte punteada representa meses "secos" en los que la evapotranspiración supera las entradas por precipitación.

en las precipitaciones a lo largo del año. Este patrón se presenta generalmente entre los 3º y los 10º de latitud en regiones con influencia de la depresión ecuatorial, donde los procesos convectivos predominan sobre el efecto de los alisios (del NE en el hemisferio norte y SE en el hemisferio sur). Las dos épocas de lluvia coinciden con el paso del sol por el cenit, y las dos épocas de sequía, con los solsticios. Este patrón es típico de los valles interandinos del norte de Suramérica.

Variabilidad interanual de las precipitaciones

Las precipitaciones en los trópicos varían en períodos de días a décadas (Manton & Bonell 1993) o incluso de cientos de años (Thompson *et al*. 1985). Durante las últimas décadas se ha acumulado evidencia de que las variaciones interanuales en la precipitación están de alguna manera sincronizadas y relacionadas con una oscilación periódica del sistema atmósfera-océano en el Pacífico ecuatorial, conocido como el fenómeno de El Niño (o ENSO, "El Niño Southern Oscillation"). Si bien las causas de este fenómeno todavía no están claras, los mecanismos y algunas de sus consecuencias ecológicas se han estudiado bien (ver capítulo 14 y Recuadro 17.1).

El fenómeno de El Niño fue reportado por primera vez en 1541 (Oliver & Hidore 1993) y presenta una periodicidad de 3-5 años (Graham & White 1988), pudiendo variar de 2 a 7 años (Manton & Bonell 1993). El fenómeno tiene una duración de 14 a 22 meses y principia con la disminución de la intensidad de los vientos alisios del este sobre el Pacífico ecuatorial. Esta reducción de la intensidad del viento resulta en una disminución del espesor de las aguas cálidas superficiales sobre el Pacífico occidental (sur este de Asia) y, en forma concomitante, en un aumento de las temperaturas superficiales del Pacífico central y oriental, extendiéndose hasta las costas de Suramérica (Graham & White 1988). Este incremento de la tempertura se traduce en un aumento de las lluvias sobre las costas secas de Perú y Ecuador y en una reducción de las lluvias en las normalmente lluviosas costas del sureste de Asia y el océano Índico. Las consecuencias de estos cambios de temperatura y precipitación son bien conocidos. Por ejemplo, en el Perú, la acumulación de aguas cálidas sobre la costa suprime el surgimiento de aguas frías de origen antártico, lo cual ocasiona el colapso de la productividad marina. En contraste, en el Pacífico occidental se presentan sequías extraordinarias, las cuales propician la aparición de fuegos como los registrados en Borneo durante el fenómeno de El Niño de 1982-1983.

Es importante resaltar que la periodicidad del fenómeno de El Niño forma parte de patrones de variación a escalas de tiempo muchísimo más grandes. Estudios en núcleos de hielo obtenidos de glaciares tropicales en el Perú (Thompson *et al*. 1985) muestran que durante los últimos 1 500 años se han presentado períodos de varias décadas de duración en los que las precipitaciones muestran valores por encima y por debajo de la media. Se destacan cinco períodos con tendencia a precipitaciones bajas (años 540-560, 570-610, 650-730, 1250-1310 y 1720-1860) y cuatro períodos relativamente húmedos (años 610-650, 760-1040, 1500-1720 y 1870-1984). Interpretaciones de registros estratigráficos y palinológicos aún más antiguos sugieren que, desde el comienzo de la época del Holoceno (hace unos 10 000 años) hasta el presente, han ocurrido por lo menos ocho períodos relativamente secos: hace 7 000, 5 500, 4 700, 4 000, 2 159-2 050, 1 500-1 300 y 750-650 años (Van der Hammen & Cleef 1992). Estas y otras variaciones de la precipitación en el tiempo geológico han sido interpretadas como el resultado de posibles cambios en la órbita terrestre y de manchas solares (Kutzbach 1981, Moran & Moran 1997; ver además el Recuadro 2.3) y deben servir como marco de referencia para interpretar con cautela los estudios que sugieren relaciones de causa-efecto entre los cambios de uso de la tierra (cambios que ocurren a escalas temporales pequeñas) y cambios climáticos globales, en particular en la precipitación.

Reciclado de las precipitaciones

El agua de las lluvias se obtiene de la condensación del agua que se evapora de la superficie (de océanos y continentes) y del agua

que transpiran las plantas. La proporción del agua que proviene de cada una de estas dos fuentes ha sido motivo de debate, en particular en la cuenca del Amazonas. Los primeros estimados sobre el origen del agua de lluvia sugerían que alrededor del 50% de esta provenía de la evapotranspiración del mismo bosque (Salati & Vose 1984). Estimados recientes del porcentaje de "reciclado" de agua sugieren que este porcentaje es un poco menor: del 23% al 35% (Eltahir & Bras 1994, 1996). La completa conversión del Amazonas, de bosque a pastizal, traería como consecuencia una disminución del 19% (Lean *et al*. 1996) al 24% (Lean & Rowntree 1993) de la evapotranspiración actual, y, por consiguiente, una reducción de las precipitaciones convectivas que derivan el agua de esta fuente.

El balance relativo entre las fuentes de agua que generan precipitaciones (ya sea de la superficie de los océanos o de la vegetación) es distinto en localidades con una fuerte influencia marina. En los lugares lluviosos cercanos al mar, como por ejemplo en la costa caribeña de Centroamérica y en la costa Pacífica colombiana, la lluvia se originaría, principalmente, por la evaporación y la condensación de agua de los océanos. En el caso de las lluvias orográficas (inducidas por la convección forzada), el origen de las aguas estaría en las partes bajas de las montañas, bien sea en el océano o en la vegetación. Las lluvias orográficas en el piedemonte andino oriental son, probablemente, una mezcla de agua evaporada desde los bosques amazónicos o desde el océano Atlántico, con contribuciones pequeñas de agua reciclada localmente.

Balance hídrico en los bosques húmedos y lluviosos neotropicales

Estos bosques se definen aquí como aquellos que tienen una temperatura media anual de por lo menos 20ºC y una precipitación superior a los 2 000 mm anuales. Dentro de este rango de variación climática y en particular de la precipitación, están los bosques siempreverdes y los bosques semi-caducifolios. En el primer grupo están todos los bosques donde el total o la mayor parte de las especies y los árboles permanecen con el follaje verde durante todo el año. En el segundo grupo están los bosques en los que una fracción de las especies y los árboles pierden las hojas en aquellas localidades que presentan una corta época de sequía (Isla de Barro Colorado, Panamá; Fig 7.1). No se incluye en esta revisión ningún aspecto de la hidrología de los bosques secos tropicales (*sensu lato*) ni de los bosques secos siempreverdes.

El balance hídrico, en un parcela de bosque (Fig. 7.2) o en un cuenca, puede calcularse con la siguiente ecuación:

$$Q = P - ET \pm S$$

donde:

Q = Escorrentía (descarga de los ríos),

P = Precipitación,

ET = Evapotranspiración y

S = Cambios en el contenido de agua del suelo.

La evapotranspiración (ET), o sea, la transferencia de agua desde la vegetación y el suelo a la atmósfera es la suma de tres flujos:

$$ET = Ei + Et + Es$$

donde:

Ei = Evaporación de la precipitación interceptada por la vegetación,

Et = Transpiración, o pérdida de agua a través de los estomas, y

Es = Evaporación directa desde la superficie del suelo. Este valor es por lo general muy pequeño (Jordan & Heuveldop 1981) y, por lo tanto, puede ser omitido de los cálculos.

El valor de *Ei* se calcula como:

$$Ei = P - Ef + Fc$$

donde

Ef = Flujo del follaje ("throughfall"),

Fc = Flujo caulinar ("stemflow").

Los valores de *Et* se pueden medir con técnicas fisiológicas o micrometeorológicas, o bien, estimar si se tiene información sobre el valor de *Q*. A continuación se describen los principales componentes del ciclo hídrico y sus valores en bosques húmedos y lluviosos neotropicales.

Intercepción

Como parte del ciclo hidrológico, el agua que cae sobre el follaje de los árboles puede evaporarse allí mismo sin llegar nunca al suelo. Este volumen se conoce como "agua de intercepción", término que no debe confundirse con el proceso mediante el cual la neblina es colectada por la vegetación en los bosques montanos (Cavelier & Goldstein 1986). En los bosques neotropicales, la intercepción representa, en promedio, el 14.8% de la precipitación, con un rango de variación de un 5.0% a un 26.6% (Tabla 7.1). El valor más bajo de intercepción fue medido en un bosque de tierra firme en la región de San Carlos de Río Negro, en Venezuela (Jordan & Heuveldop 1981) y el más alto en un bosque lluvioso en Dominica (Walsh 1987). El promedio de los valores de intercepción en los bosques neotropicales es muy parecido al promedio de los valores en todos los bosques lluviosos y húmedos de tierras bajas tropicales (un 13%; Bruijnzeel 1990). En general, los valores de intercepción de los bosques de tierras bajas son un poco menores que los de los bosques montanos tropicales, donde la intercepción representa un 18% de las lluvias (Bruijnzeel 1990).

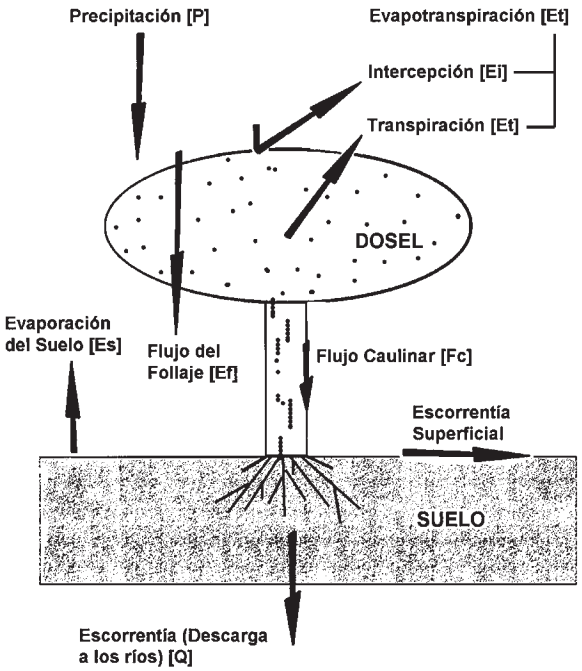


FIGURA 7.2 Representación de los flujos más importantes del balance hídrico en un bosque.

El porcentaje de intercepción de lluvias es una función de la frecuencia de la precipitación, así como de las características estructurales del dosel, como por ejemplo el índice de área foliar y la biomasa de epífitas. En un bosque en Tanzanía, Jackson (1971) demostró que el porcentaje de intercepción disminuía en función del tamaño del aguacero (Fig. 7.3). Ya que la evaporación durante los aguaceros es muy baja, el volumen de intercepción estaría limitado, en último término, por la capacidad física del dosel para retener agua. Un importante corolario de esta relación entre el porcentaje de intercepción y el tamaño del aguacero es que, en lugares con lluvias cortas, frecuentes y de baja intensidad, como por ejemplo en los bosques montanos, el total anual de intercepción será mayor que en bosques donde se dan eventos de lluvias largos, poco frecuentes y de gran intensidad, típicos de localidades tropicales de tierras bajas. Por otra parte, la mayor biomasa de epífitas presente en los bosques montanos tropicales parece ser una de las causas de la mayor intercepción que se observa en este tipo de bosques (Pócs 1980). Mientras que el drenaje del agua de una masa de epífitas puede durar más de una hora (Veneklaas & van Ek 1990), el drenaje de las copas de los árboles ocurre en cuestión de minutos.

Independientemente del porcentaje de intercepción, este volumen de agua nunca llega al suelo para ser transpirada por las plantas o pasar a niveles profundos del suelo y formar parte de la escorrentía. En este sentido, el retorno del agua de intercepción a la atmósfera se considera una "pérdida". Como producto del proceso de conversión de bosques a pastizales, el volumen de agua de intercepción *disminuye* debido a la

TABLA 7.1 Valores de precipitación, flujo del follaje ("Throughfall; *TF*), flujo caulinar ("Stemflow"; *SF*), intercepción (*Ei*) y reservorio del dosel ("Canopy Storage Capacity"; *S*) para varios bosques lluviosos neotropicales. Los porcentajes están en relacion con las precipitaciones. Los valores de precipitación de Reserva Jaru y Reserva Vale do Rio Doce fueron obtenidos de Gash *et al.* (1996)

País	Localidad	Precipitación (mm)	TF (%)	SF (%)	Ei (%)	S (mm)	Referencia
Brasil	Reserva Jaru	1592	87.0	1.4	11.6	1.0	Ubarana (1996), Gash *et al.* (1996)
	Reserva Jaru	1592	83.4	1.0	15.6	-	Ubarana (1996), Gash *et al.* (1996)
	Reserva Vale do Rio Doce	1728	86.2	0.8	12.9	1.3	Ubarana (1996), Gash *et al.* (1996)
	idem	1728	84.7	1.2	-	-	Ubarana (1996), Gash *et al.* (1996)
	Reserva Ducke (Amazonia Central)	2593	89.0	1.8	8.9	0.7	Shuttleworth (1988), Lloyd *et al.* (1988)
	idem	2391	91.1	-	11.4	-	Lloyd y Marques (1988)
	idem	2570	80.2	-	19.8	-	Franken *et al.* (1982)
	Barro Branco (Amazonia central)	2076	-	-	18.6	-	Franken y Leopoldo (1984), Leopoldo *et al.* (1982)
	idem	2209	-	-	11.3	-	Leopoldo *et al.* (1995)
	Bacia Modelo (Amazonia central)	2089	77.7	0.3	22.0	-	Leopoldo *et al.* (1995); Franken *et al.* (1982)
Colombia	Araracuara- Sedimentary Plain	3103	87.2	0.8	11.8	1.2	Tobon-Marín (1999)
	Araracuara-High Terrace	3166	86.7	0.9	12.2	1.3	Tobon-Marín (1999)
	Araracuara-Low Terrace	3143	85.5	1.5	13.0	1.3	Tobon-Marín (1999)
	Araracuara-Flood Plain	3110	81.9	1.1	17.2	1.6	Tobon-Marín (1999)
Costa Rica	Estación Biológica La Selva	4000	52.0	-	-	9.0	Raich (1983).
Dominica	Wet Area	5204	73.4	-	26.6		Walsh (1987)
Guyana	Tropenbos	2700	-	-	17.3	0.9	Jetten (1994)
	Tropenbos	2700	-	-	16.0	-	Jetten (1994)
Venezuela	San Carlos de Rio Negro	3664	87.0	8.0	5.0	-	Jordan y Heuveldop (1981)
Promedio		2703	82.2	1.7	14.8	2.0	
Mediana		2593	85.5	1.1	13.0	1.3	
Min		1592	52.0	0.3	5.0	0.7	
Max		5204	91.1	8.0	26.6	9.0	

reducción de la biomasa aérea y en particular del índice de área foliar. El volumen de agua que no es interceptado por el follaje del bosque pasa al suelo y se considera una "ganancia". La dirección y el flujo de esta agua adicional a nivel del suelo serán discutidos más adelante.

Flujo del follaje y flujo caulinar

En los bosques neotropicales, el volumen de agua que llega al suelo a través de los espacios entre las ramas o que se escurre desde las hojas representa, en promedio, un 82.2% de las lluvias (Tabla 7.1). Este valor es muy parecido al reportado para los bosques lluviosos tropicales de tierras bajas del mundo (81%; rango 75 - 86%; Bruijnzeel 1990). El volumen de agua que se escurre por los troncos (flujo caulinar) en los bosques neotropicales representa, en promedio, el 2.1% de las lluvias. Este valor está dentro del rango de valores que presentan los bosques lluviosos tropicales del mundo (1-2%; Bruijnzeel 1990). El valor más alto en un bosque neotropical se obtuvo en el bosque de San Carlos de Río Negro en Venezuela (8%; Jordan & Heuveldop 1981), donde hay una altísima densidad de fustes.

Las gotas de agua que llegan al suelo escurriéndose desde el follaje son, en general, más grandes que las gotas de lluvia y, por lo tanto,

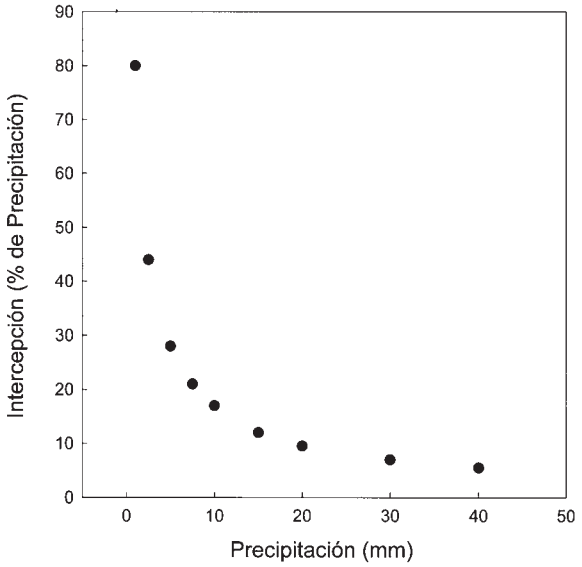


FIGURA 7.3 Relación entre la pérdida de agua por intercepción y el volumen de lluvia de aguaceros individuales en un bosque montano en Tanzanía. Datos tomados de Jackson (1971).

tienen un potencial erosivo mayor (Vis 1986, Brant 1988). Sin embargo, la velocidad de caída de las gotas de agua dentro del bosque es menor, lo que parece compensar el poder erosivo que les da a éstas su gran tamaño. Dado que estos dos factores se compensan, existe un tercer factor que parece gobernar la erosión potencial del suelo del bosque: la cobertura de hojarasca (Wiersum 1985). Este es un factor importante para los planes de conservación y manejo, pues uno de los grandes problemas de la tala de bosques es, además de la alteración del balance hídrico y la pérdida de biodiversidad, la pérdida de suelos.

Capacidad de retención de agua en el dosel

La capacidad de retención de agua del dosel es la precipitación promedio que se requiere para humedecer todo el dosel antes de que el agua empiece a escurrirse al sotobosque. La mediana de los valores de la capacidad de retención de agua del dosel en los bosques neotropicales es de 1.3 mm (Tabla 7.1). Este valor es un poco más alto que el promedio de valores notificados para bosques lluviosos tropicales de tierras bajas del mundo (0.8-1.0 mm; Brujinzeel & Proctor 1995). La capacidad de retención de agua del dosel es menor en los bosques de tierras bajas que en los bosques montanos, especialmente cuando estos últimos están cargados de epífitas. Por ejemplo, en Colombia, en dos bosques montanos, la capacidad de retención de agua del dosel fue de 2 mm y 5 mm, con el valor más alto para el dosel con mayor abundancia de epífitas (Veneklaas & van Ek 1990). El agua retenida en el dosel regresa de nuevo a la atmósfera, ya sea a través de la evaporación o a través de la transpiración de las plantas epífitas cuando estas están presentes.

Evapotranspiración

La pérdida de agua por evapotranspiración incluye tanto el volumen de agua que se evapora desde la superficie del follaje (intercepción), como el agua que se pierde desde las hojas a través de los estomas (transpiración). Este valor combinado representa, en promedio, el 54.7% de la precipitación que ocurre en los bosques lluviosos neotropicales (Tabla 7.2). En términos absolutos, la evapotranspiración en estos bosques es de 1 477 mm año^{-1}, valor muy similar a los 1 415 mm año^{-1} (rango 1 310-1 500 mm año^{-1}) que se presentan en los bosques tropicales lluviosos del mundo (Bruijnzeel 1990). La evapotranspiración es un poco menor en los bosques montanos bajos (1 225 mm año^{-1}, Bruijnzeel 1990) debido, principalmente, a la menor demanda evaporativa que resulta de una temperatura más baja, y a un menor índice de área foliar.

El valor de la transpiración puede ser estimado con técnicas hidrológicas (diferencia entre evapotranspiración e intercepción), micrometeorológicas (“eddy correlation”), fisiológicas (flujo del xilema y porometría) o con base en los cambios en el contenido de agua del suelo (Bonell & Balek 1993). Para el conjunto de bosques neotropicales analizados aquí, si se considera que la intercepción (*Ei*) es el 14.8% y la evapotranspiración (*Et* + *Ei*) el 54.7% de las precipitaciones, por diferencia, la transpiración (*Et*) deberá ser un 39.9% de las precipitaciones. Si se aplica este valor a los 2 820 mm año^{-1} de precipitación para los bosques lluviosos neotropicales de la Tabla 7.2, la *Et* promedio

TABLA 7.2 Valores de precipitación, evapotranspiración (*ET*) y escorrentía (*Q*) para varios bosques lluviosos Neotropicales. BH = Balance Hídrico, PM = Penman-Monteith, TA=Tina tipo A, MA=Método Aerológico, Pn = Penman, MBH = Modelo de Balance Hídrico, GCM = Modelo de Circulación General

País	Localidad	Precipitación (mm)	ET (mm/año)	ET (%)	Q (mm)	Q (%)	ET (Metodo)	Cuenca (ha)	Referencia
Brasil	Lago Calado (Amazonia Central)	2870	1120	39.0	1650	57.5	BH	23	Lesack (1993)
	Barro Branco (Amazonia Central)	2076	1675	80.7	400	19.3	BH	130	Franken y Leopoldo (1984), Leopoldo *et al.* (1982)
	idem	2510	1642	65.4	869	34.6	BH	130	Franken y Leopoldo (1984)
	idem	2209	1493	67.6	-	-	BH	-	Leopoldo *et al.* (1995)
	Bacia Modelo (Amazonia Central)	2089	1548	74.1	541	25.9	BH	2350	Leopoldo *et al.* (1995); Franken *et al.* (1982)
	Reserva Ducke (Amazonia Central)	2593	1393	53.7	-	-	PM	-	Shuttleworth (1988), Lloyd *et al.* (1988)
	idem	2648	1311	49.5	-	-	BH	-	Shuttleworth (1988)
	Taruma-Acu	2089	1542	73.8	541	25.8	BH	-	Salati (1987)
Colombia	Araracuara- Plano sedimentario terciario	3103	1357	43.7	1765	56.9	BH	-	Tobon-Marín (1999)
	Araracuara-Terraza alta	3166	1357	42.8	1824	57.6	BH	-	Tobon-Marín (1999)
	Araracuara-Terraza baja	3143	1409	44.8	1756	55.8	BH	-	Tobon-Marín (1999)
	Araracuara-Llanura alluvial	3110	1579	50.8	1621	52.1	BH	-	Tobon-Marín (1999)
Guyana	Tropenbos	2449	1269	51.8	1023	41.8	BH	6	Jetten (1994)
Guyana	ECEREX	2979	1468	49.3	1279	42.7	BH	420	Fritsch (1990)
Francesa	Gregoire I	3676	1528	41.6	-	-	BH	840	Roche (1982)
	Gregoire II	3697	1437	38.8	-	-	BH	1240	Roche (1982)
	Gregoire III	3751	1444	38.4	-	-	BH	320	Roche (1982)
Panamá	Barro Colorado	2425	1440	59.4	969	39.9	BH	10	Dietrich *et al.* (1982)
Surinam	Tonka	2143	1631	76.1	512	23.9	BH	295	Poels (1987)
Venezuela	San Carlos de Rio Negro	3664	1904	52.0	1759	48.0	TA	-	Jordan y Heuveldop (1981)
Promedio	2820	1477	54.7	1179	41.6				
Mediana	2759	1456	51.3	1151	42.3				
Min	2076	1120	38.4	400	19.3				
Max	3751	1904	80.7	1824	57.6				
Amazonas	Toda la cuenca	2328	1260	54.1	-	-	MA		Marques *et al.* (1980)
	Toda la cuenca	2000	1168	58.4	-	-	Pn		Villa-Nova *et al.* (1976)
	Toda la cuenca (aguas arriba de Obidos)	2302	1221	53.0	1086	47.0	MBH		Vorosmarty *et al.* (1996)
	Toda la cuenca	-	-	52.6	-	47.0	GCM		Marengo *et al.* (1994)

sería de 1 125 mm año^{-1} ó 3.08 mm d^{-1}. Este valor es un poco menor a los 3.45 mm d^{-1} obtenidos por técnicas micrometeorológicas en un bosque de tierra firme en Manaos, Brasil (Shuttleworth *et al*. 1984). Mediciones fisiológicas de la transpiración basadas en datos de temperatura, humedad relativa, índice de área foliar y conductancia estomática (una medida de la apertura de los estomas) en el perfil de este mismo bosque (2.3-4.5 mm d^{-1}), concuerdan con las estimaciones obtenidas por el modelo micrometeorológico (2.6-4.65 mm d^{-1}) durante los mismos períodos de medición (Roberts *et al*. 1993). Algunas otras mediciones y estimaciones directas de la transpiración en bosques lluviosos neotropicales concuerdan con estos estimados (promedio = 3.47 mm d^{-1}, Tabla 7.3).

La relación entre pérdidas reales y pérdidas potenciales de agua varía de la estación lluviosa

TABLA 7.3 Valores de transpiración en bosques húmedos y lluviosos neotropicales.

País	Localidad	Transpiración (mm dia^{-1})	Método	Referencia
Brasil	Manaos	3.45	Micrometeorología ("eddy correlation")	Shuttleworth *et al*. (1984)
	Manaos (Barro Branco)	3.40	Balance hídrico (1981-1983)	Leopoldo *et al*. (1995)
	Manaos (Barro Branco)	3.52	Balance hídrico (1976-1977)	Leopoldo *et al*. (1982)
	Manaos (Bacia Modelo)	2.77	Balance hídrico (1980-1981)	Franken y Leopoldo (1984)
	Manaos	2.27-4.55	Conductancia estomática + modelo	Roberts *et al*. (1993) (1)
Guayana Francesa	Paracou-St.Elie	3.8	Flujo de xilema	Granier *et al*. (1996b) (2)
Venezuela	San Carlos	3.18	Tritio + Áreas de la copa	Jordan y Kline (1977)
Surinam	Tonka	2.8-5.7	Balance hídrico + modelos	Poels (1989) (3)
Promedio	3.47			

(1) Los valores corresponden al mínimo y al máximo de cuatro valores medios obtenidos durante los siguientes períodos de medición (setiembre 1983, julio/agosto 1984, abril/mayo 84, julio/agosto 1985).

(2) Valor máximo registrado durante el trabajo de campo en la época seca de agosto-diciembre de 1991 en el bosque de Paracou y en la época seca de agosto-diciembre de 1992 en St. Elie.

(3) La transpiración es el rango de valores para períodos sin estrés hídrico, en condiciones de cielo nublado y cielo soleado.

a la seca. Durante la estación de lluvias, cuando hay una fuente "ilimitada" de agua, las pérdidas de ésta desde el dosel (intercepción + transpiración) ocurren a la tasa impuesta por la radiación solar. En un estudio hidrológico en los bosques lluviosos de Surinam, se encontró que durante la época de lluvia, el cociente entre evapotranspiración actual y evapotranspiración potencial, de acuerdo a la Ecuación de Penman (PET), está alrededor de 1.0, y durante la época seca, disminuye a 0.5 (Poels 1987, 1989). En un estudio en Guyana durante dos épocas secas, y en días soleados durante la época seca en los bosques de la Amazonia central (Shuttleworth *et al*. 1984), el cociente entre transpiración medida por flujo del xilema y *PET* fue de alrededor de 0.75 (Granier *et al*. 1996b). Esta diferencia entre evapotranspiración o evaporación potencial y *PET* durante la época seca, es el reflejo de un volumen de agua menor que el necesario para atender las demandas evaporativas impuestas por la radiación solar y del control estomático ejercido por las plantas (Roberts *et al*. 1990).

Infiltración y escorrentía

Cuando el agua llega a la superfice del suelo escurriéndose desde el follaje o a lo largo de los troncos, pasa de nuevo a la atmósfera (por transpiración) o sirve para alimentar el caudal de quebradas y ríos. Los suelos de los bosques tropicales de tierras bajas son tan permeables que permiten un rápido drenaje, incluso durante fuertes períodos de lluvias. Por ejemplo, en un bosque semi-caducifolio en la Isla de Barro Colorado en Panamá, se midió una tasa de infiltración promedio (hasta 1m de profundidad) de 1 840 mm h^{-1} luego del inicio de la estación lluviosa (junio) y de 221 mm h^{-1} hacia el final de esa época (Kursar *et al*. 1995). La tasa de infiltración en bosques primarios es tan alta que menos del 1% de la precipitación se escurre por encima de la superficie del suelo (Vis 1986). Probablemente esa tasa sea mayor en los bosques que en los pastizales por los cambios que tienen lugar en las propiedades hidráulicas del suelo. En la Amazonia, por ejemplo, al comparar un área de bosque

primario con un área adyacente de pastizales se encontró que la tasa de infiltración era de 10 a 20 veces mayor en la primera que en la segunda (Schubart 1977). Una vez que el agua entra al suelo, se mueve verticalmente hasta encontrar un obstáculo (como los mantos de rocas) y allí empieza a correr en dirección de la pendiente. Este flujo debajo de la superficie del suelo es por lo general muy lento y es el encargado de alimentar los bordes de quebradas y ríos, y de mantener su caudal aun en épocas de sequía.

En los bosques neotropicales, la escorrentía ("runoff") representa, en promedio, un 41.6% de la precipitación (Tabla 7.2). Este porcentaje es el promedio de valores de escorrentía o drenaje obtenidos en estudios a nivel de microcuenca (35.6%) y en cuatro bosques amazónicos colombianos (55.6%), donde el drenaje se midió por debajo de la profundidad máxima de enraizamiento (a -1.0 m) (Tobón-Marín 1999). Los valores más altos obtenidos en los cuatro bosques colombianos se interpretan como el reflejo de una mayor precipitación anual en la Amazonia noroccidental (>3 000 mm año^{-1}), en comparación con el resto de los estudios, que se llevaron a cabo básicamente en la Amazonia central, donde la precipitación está por debajo de los 2 500 mm año^{-1}.

Deforestación: modificaciones del balance hídrico

La deforestación tiene efectos sobre el balance hídrico y estos pueden estudiarse a escala local (desde parcelas de bosque hasta microcuencas) o a escala regional y global (cuenca del Amazonas).

Escala local

Diferencia en el contenido de agua del suelo

Una de las variables en las que mejor se integran los efectos de la deforestación sobre el balance hídrico es en el contenido de agua del suelo. Al comparar los suelos de un bosque (Reserva Companhis do Vale do Rio Doce) y un pastizal (Fazenda Boa Sorte) al este de la Amazonia brasileña (Marabá), se observaron diferencias notorias en cuanto su contenido de agua (Fig. 7.4). En los suelos del bosque, el contenido de agua fue, en promedio, *más bajo* y las variaciones estacionales *más marcadas* que en los suelos del pastizal. Estas diferencias estacionales responden al régimen de lluvias y son menos obvias en la profundidad (2.0-3.6 m) que en la superficie (0-2.0 m). Los valores más bajos de contenido de agua en el suelo se dieron, en ambos casos, al final de la época de sequía (Fig. 7.4).

Las diferencias en el contenido de agua del suelo de un bosque y un pastizal se pueden explicar en función de las diferencias estructurales y funcionales de los dos tipos de

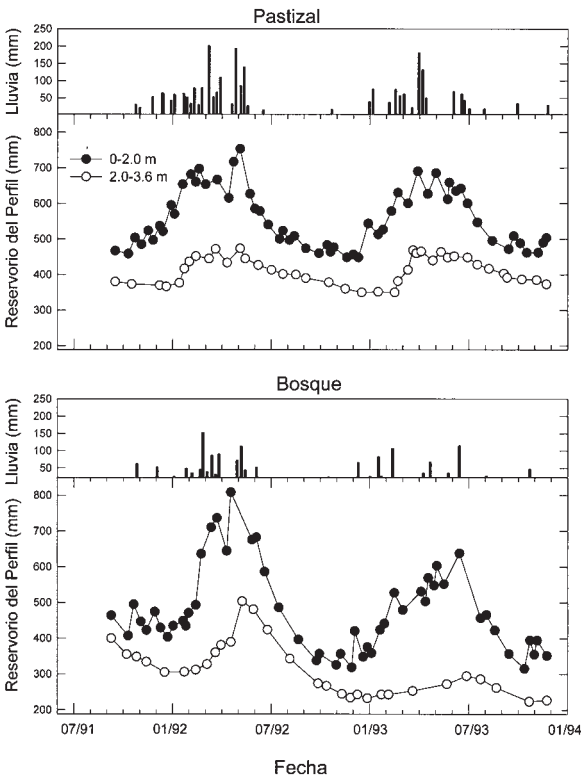


FIGURA 7.4 Lluvias y reservorios de agua en el perfil del suelo en dos horizontes (0-2.0 m y 2.0-3.6 m) bajo pastizales (Fazenda Boa Sorte; 5º 10' S; 48º 45' W) y bosques (Reserva Vale do Rio Doce; 5º 45' S; 49º 10' W) en Marabá, Pará, Brasil. Modificado a partir de Hodnett *et al*. (1996).

vegetación. En primer término, una mayor altura del dosel y un mayor índice de área foliar en los bosques contribuyen a que los valores de evaporación desde el dosel húmedo (o sea, agua capturada como *Ei* = intercepción) sean más altos y a que la cantidad de agua que llega al suelo sea menor que en los pastizales. En los bosques neotropicales, la intercepción representa un 15.2% de la precipitación (Tabla 7.1), mientras que en los pastizales la intercepción es de solo un 4.0% (Waterloo 1994).

En segundo término, en la época seca los valores de transpiración son significativamente más altos en los bosques que en los pastizales, debido a que la superficie foliar verde se reduce más en los pastizales (68%) que en los bosques (16%) (Nepstad *et al*. 1994). Esta reducción de la superficie foliar activa en los pastizales se traduce en una menor transferencia de agua del suelo a la atmósfera a través de la transpiración y, por lo tanto, en un mayor contenido de agua en el suelo. En los bosques, donde el proceso de transpiración continúa durante la época seca, el contenido de agua del suelo disminuye por debajo de los valores encontrados en los pastizales. La transpiración en los bosques es posible durante la época seca, por lo menos en algunos casos, por un sistema de raíces de hasta 18 m de profundidad (Nepstad *et al*. 1994). Durante la época de lluvias no parecen haber diferencias significativas en las tasas de transpiración entre bosques y pastizales (Nepstad *et al*. 1994, Hodnnett *et al*. 1995). Esta similitud es interesante a pesar de las diferencias en conductancia estomática, una medida de la apertura de los estomas (Tabla 7.4) y del factor Omega (Ω), una medida del control estomático sobre la transpiración (Jarvis & McNaughton 1986; ver detalles en el capítulo 11). Los valores del factor Omega para los bosques de la Amazonia central (Ω = 0.28 Roberts *et al*. 1990) y Guyana (Ω = 0-0.38 Granier *et al*. 1996a,b) son muy bajos, mientras que para los pastos son relativamente altos (>5.0; Meinzer 1993). En general, la diferencia anual en evapotranspiración entre bosques y pastizales parece obedecer a la diferencia en el índice de área foliar, y su efecto sobre los volúmenes de agua de intercepción durante la época de lluvias y sobre las tasas de transpiración durante la época seca.

Comparaciones entre un claro y un bosque

En Guyana, al comparar un bosque primario y un claro del dosel recién abierto, se encontraron varias diferencias en el balance hídrico. La pérdida por evapotranspiración en el bosque (56% de la precipitación total: 40% por transpiración y 16% por intercepción) fue reemplazada, en el claro, por una pérdida en forma de evaporación desde la superficie del suelo (25% de la precipitación). La menor pérdida de agua hacia la atmósfera en el claro (por ausencia de vegetación) tuvo como consecuencia un aumento en la percolación, la cual pasó de un 40% a un 70% con respecto al bosque (Tabla 7.5). Un año después de la apertura del claro, la evapotranspiración había aumentado a un 22% y la percolación disminuido

TABLA 7.4 Diferencias estructurales y funcionales entre un bosque y un pastizal en la localidad de Marabá, Amazonas brasileño. El rango de valores de *L** para el bosque indica variación en los estimados de dos métodos, y, en el pastizal, variaciones estacionales.

	Bosque	Pastizal	Referencia
Índice de Area Foliar (*L**)	5.30-5.38	0.88-1.64	Roberts *et al*.(1996)
Altura del dosel (m)	20 (40-50)	*P. maximum*	Sá *et al*. (1996)
Conductancia (g_{lmax}; mmol m^{-2} s^{-1})	400 ± 173(1)	261± 132(2)	Sá *et al*. (1996)

(1) El valor de conductancia máxima foliar (g_{lmax}) en el bosque es el valor medio de las conductancias máximas de tres especies de árboles del dosel, medida durante once salidas de campo entre 1991 y 1993: *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae), *Pourouma guianensis* (Moraceae) e *Inga alba* (Mimosaceae).

(2) El valor de g_{lmax} en el pastizal es para *P. maximum*.

TABLA 7.5 Comparación del balance hídrico entre un bosque maduro o primario (BM), un claro recientemente abierto (CR) y un claro de un año (C1) en un bosque lluvioso en Guyana. Los valores son porcentajes relativos a la precipitación total (*ca*. 2 700 mm anuales). Tomado de Jetten (1994)

	BM	CR	C1
Transpiración (*Et*)	40	0	20
Intercepción (*Ei*)	16	0	2
Flujo del follaje (*Tf* o *Ef*)	84	0	98
Evaporación del suelo (*Es*)	1	25	15
Escorrentía superficial	3	5	3
Infiltración	81	95	95
Percolación (*Q*)	40	70	60

a un 60% (Tabla 7.5). En Costa Rica se encontraron resultados similares al comparar un bosque primario con dos claros de 500 m^2 y 2 500 m^2 (Parker 1985). En ese estudio se encontró, además, que el contenido de agua en los suelos del claro de mayor área fue superior al del bosque maduro. Esta diferencia es producto de una mayor superficie foliar en el bosque, a través de la cual se pierde una importante fracción de agua por transpiración.

Estos resultados muestran claramente que uno de los efectos inmediatos de la deforestación, por lo menos a la escala espacial de un claro en el dosel (decenas de m^2) y en el corto plazo, es un aumento en la salida de agua a través del suelo, ya que las rutas de retorno a la atmósfera (intercepción y transpiración) desaparecen por completo. El restablecimiento de la vegetación, bien sea en forma de rastrojos o de pastizales, incrementa la superficie foliar y aumenta, con ello, el volumen de agua que retorna a la atmósfera por evaporación desde el dosel húmedo (intercepción) o seco (transpiración).

Cuencas hidrográficas

Una de las formas más directas de evaluar el papel de la cobertura vegetal en el balance hídrico es midiendo los cambios en el rendimiento hídrico de las cuencas, los cuales pueden obedecer a una disminución (deforestación) o a un aumento (aforestación) de la cobertura boscosa. El análisis estadístico de los resultados de un estudio realizado en 94 (Bosh & Hewlett 1982) y 145 cuencas experimentales (Sahin & Hall 1996), principalmente en la zona templada, arrojó las siguientes conclusiones respecto a los efectos que el cambio de cobertura vegetal produce en el caudal de las cuencas:

> Una *reducción* en la cobertura de bosques resulta en un *incremento* en el rendimiento hídrico anual, y no en una disminución como generalmente se piensa. El restablecimiento de la cobertura de bosques trae como consecuencia una *disminución* en el rendimiento hídrico (Bosh & Hewlett 1982).
>
> El tipo de cobertura vegetal afecta de manera significativamente diferente el rendimiento hídrico de los bosques. Un cambio de un 10% en la cobertura de un bosque de *Pinus* trae un cambio de 20-25 (Sahin & Hall 1996) a 40 mm (Bosh & Hewlett 1982) en el rendimiento hídrico de la cuenca, mientras que, el mismo cambio en un bosque de *Eucalyptus* implica un cambio de 6 (Sahin & Hall 1996) a 40 mm (Bosh & Hewlett 1982) en el rendimiento hídrico. En contraste, un cambio igual en la cobertura de un bosque latifoliado trae como resultado un cambio de 25 mm en el rendimiento hídrico (Bosh & Hewlett 1982, Sahin & Hall 1996), y un cambio en la cobertura de arbustos resulta en un cambio de solo 5 (Sahin & Hall 1996) a 10 mm (Bosh & Hewlett 1982) en la producción de agua.

Si bien es cierto que estos datos son producto de experimentos realizados en su mayoría en bosques templados, se han observado resultados similares en bosques tropicales, en África

(Pereira 1962, Lal 1997) y en el neotrópico. Por ejemplo, en la Guayana Francesa, al estudiar seis microcuencas, se encontró que durante los primeros 6 a 12 meses después de la deforestación, el rendimiento hídrico aumentó hasta en un 146%, con relación a las cuencas con cubierta boscosa. En esas mismas cuencas, el rendimiento hídrico disminuyó al ocurrir un cambio en el uso de la tierra, el cual incluyó regeneración natural, plantaciones comerciales de *Pinus*, *Eucalyptus*, toronja y pasturas (Fritsch 1990). Es importante aclarar que el aumento que se produce en el caudal a causa de la deforestación se mantiene, siempre y cuando la precipitación local no disminuya. Esta disminución podría ocurrir si las lluvias locales son de tipo convectivo; es decir, si dependen, en gran medida, de los procesos de evapotranspiración del bosque.

El aumento que se produce en el caudal de los ríos al deforestar o al convertir un bosque a pastizal (o a otro tipo de cultivo) puede explicarse en función del efecto que tiene el dosel de la vegetación sobre los componentes del balance hídrico. El agua que en el bosque se "pierde" a la atmósfera por evapotranspiración, en los pastizales (con menores índices de área foliar y pérdidas por evapotranspiración) pasa directamente al suelo para alimentar la escorrentía. Si esta salida de agua aumenta, al tiempo que disminuyen la vegetación y el contenido de agua en el suelo, el retorno de agua a la atmósfera por evapotranspiración local disminuiría (en el largo plazo), y, por ende, disminuiría también la precipitación, especialmente cuando ésta es de tipo convectivo.

Estacionalidad en las cuencas hidrográficas

En contraste con el efecto positivo de la deforestación sobre el rendimiento hídrico anual, durante la época de sequía se puede presentar tanto un aumento como una disminución en el caudal de los ríos (Bruijnzeel 1988). La disminución en el caudal parece obedecer a efectos originados en las propiedades físicas e hidráulicas de los suelos. Cuando se deforesta, por lo general hay un aumento en la densidad aparente de los suelos y una disminución concomitante en su conductividad hidráulica, especialmente si éstos han sido perturbados (Lal 1996). Por ejemplo, en la Amazonia se encontró que la conductividad hidráulica en suelos superficiales (0-20 cm) cubiertos por pastizales era significativamente menor que en suelos de bosque, condición que se atribuyó al pisoteo del ganado sobre los suelos del pastizal (Tomasella & Hodnett 1996). Cuando se dan estos cambios en las tasa de infiltración de los suelos, el agua que ya no es evaporada (intercepción) o transpirada desde el dosel del bosque, y que en la nueva condición del pastizal debería contribuir al flujo de base que alimenta quebradas y ríos, termina por salir rápidamente en forma de flujo superficial (Bruijnzeel 1990). Es por esto que, cuando se comparan hidrogramas (caudal en función del tiempo) de aguaceros individuales, se observa que los picos y los cocientes entre los volúmenes de agua escurrida y agua precipitada son mayores en las cuencas cubiertas por pastizales que en las cuencas cubiertas por bosques (Millet *et al*. 1998). Si, por el contrario, después de la conversión de bosque a pastizal o a cultivo se mantienen las propiedades físicas e hidráulicas de los suelos, la menor pérdida de agua por evapotranspiración en el bosque debería aparecer en las cuencas cubiertas por pastizales como un incremento en el flujo de base (Bruijnzeel 1990). Este tipo de comportamiento, a pesar de no ser común, ha sido documentado en experimentos con cuencas "pareadas" en el espacio (para así disminuir el error experimental) en Tanzanía, donde se ha hecho un manejo adecuado de los suelos (Edwards & Blackie 1981). En conclusión, la observación de que los regímenes hídricos de los ríos se ven deteriorados por la deforestación no es en realidad el resultado mismo de la deforestación, sino el reflejo de un cambio en las propiedades del suelo, lo cual afecta, directamente, la velocidad y la dirección del flujo de agua. Las modificaciones del balance hídrico a escala local y en el corto plazo, deben ser consideradas en escalas de tiempo y espacio mucho más amplias, a fin de entender las implicaciones globales y de largo plazo de los procesos de deforestación sobre el ciclo del agua.

Escala regional

Series de tiempo

Una de las herramientas para estudiar las consecuencias de la deforestación en el balance hídrico de los bosques lluviosos tropicales es el análisis estadístico de registros de precipitación de largo plazo, en combinación con información sobre cambios en el uso de la tierra (Bruijnzeel 1996). A pesar de este potencial, en el trópico húmedo existen pocas localidades con registros de precipitación lo suficientemente largos, e información que permita reconstruir su historia de deforestación (Viña & Cavelier 1999). Aun si una o varias localidades cuentan con estos datos, por lo general es difícil establecer una relación de causa-efecto entre estos dos factores. Además, suele ocurrir que cuando se tienen registros de precipitación a largo plazo, estos no se analizan con el rigor estadístico que se requiere, debido a que en la precipitación existen patrones cíclicos y cambios seculares con períodos de cientos o más años, los cuales no son evidentes o no son tomados en cuenta.

A pesar de estas limitaciones para interpretar los resultados, es interesante mencionar que existe un gran número de casos en los que se ha reportado una disminución de la precipitación media anual asociada a la deforestación en localidades tropicales, incluidas algunas en el neotrópico (Meher-Homji 1989). En Panamá, la precipitación en la Isla de Barro Colorado y demás estaciones meteorológicas en la parte central del istmo ha disminuido significativamente durante los últimos 50-100 años (Windsor 1990). En contraste, las estaciones meteorológicas de la costa Caribe y el Pacífico no informan de cambios significativos en la precipitación (Fig. 7.5). Esta diferencia sugiere que son las lluvias convectivas, producto de la evapotranspiración local, y no las orográficas, producto de la evaporación sobre los océanos y el movimiento horizontal (advectivo) de masas de aire húmedo hacia el continente, las que han disminuido durante este período (Windsor 1990). La conversión de bosques a pastizales que se ha observado en la vertiente Pacífica de Panamá (Pinker *et al*. 1980) produciría un aumento en la reflectancia de luz solar por parte de la superficie terrestre (aumento del albedo) y, por ende, una disminución de su temperatura. Esta reducción de la temperatura produciría una disminución en la convección, lo que, a su vez, se traduciría en una menor precipitación (Windsor 1990).

En Roseau, en la isla de Dominica, la precipitación media anual ha disminuido significativamente desde la segunda mitad del siglo XIX (Figura 7.5). Además, y quizás de mayor importancia ecológica, es el aumento en la duración de la época de sequía, de *ca*. 3 a 5 meses. Al estudiar los registros de precipitación (de 28 a 95 años) de Costa Rica, se encontró que las localidades de tierras bajas mostraban una disminución en su precipitación media anual, mientras que las localidades montanas mostraban un aumento (Fleming 1986). Estos resultados fueron interpretados como el producto de la

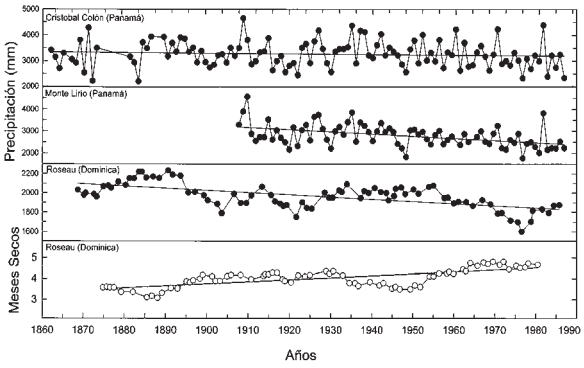


FIGURA 7.5 En los paneles superiores, precipitación anual en las estaciones meteorológicas de "Cristobal Colón" y "Monte Lirio" en la costa Caribe e interior del istmo de Panamá, respectivamente. Las regresiones son estadísticamente significativas tanto para Colón (P<0.05) como para Monte Lirio (P<0.001). Solo para las precipitaciones en Monte Lirio (P<0.001) la línea tiene una pendiente significativamente distinta de cero (Cristóbal Colón: P=0.36). Datos tomados de Windsor (1990). En los dos paneles inferiores, precipitación anual y número de meses secos (< 100 mm) en la estación de Reseau, Dominica (1865-1989). Las regresiones son estadísticamente significativas tanto para la precipitación anual (P<0.001) como para los meses secos (P<0.001). Tanto para las precipitaciones como para los meses secos, las líneas tienen una pendiente significativamente distinta de cero (P<0.001). Modificado a partir de Walsh (1996).

conversión de los bosques de bajura a pastizales y a cultivos anuales, a pesar de que las regresiones fueron en pocos casos estadísticamente significativas. Es importante destacar que una de las características ecológicas de las estaciones pluviométricas de Centroamérica y el mar Caribe es que se encuentran en posición de "sotavento" o de "sombra de lluvias", o sea, que los procesos convectivos (evapotranspiración local) sobre estas zonas serían más importantes como fuente de lluvia que los procesos advectivos (evaporación sobre los océanos y lluvias orográficas) típicos de las vertientes de "barlovento" (Windsor 1990).

Recientemente, en el bosque nublado de Monteverde, en Costa Rica, se realizó un estudio que empleó registros metereológicos a largo plazo para inferir cambios en la precipitación y su efecto en la biota (Pounds *et al*. 1999). En esa localidad boscosa, se han detectado cambios demográficos sustanciales, e incluso extinciones locales en las poblaciones de anfibios y aves. Los autores sugieren que estos cambios han estado regidos por el calentamiento superficial del océano Pacífico ecuatorial desde la década de 1970. Se cree que este calentamiento ha generado en Monteverde una disminución en la cantidad anual de lluvia orográfica, y en particular aquella en forma de niebla, la cual al chocar con la vegetación se deposita en forma de pequeñas gotas. Aparentemente, el calentamiento global ha hecho que la altura promedio de la base de las nubes que causan lluvia orográfica haya aumentado y, por lo tanto, éstas han dejado, poco a poco, de interceptar el macizo montañoso donde se encuentra asentado el bosque de Monteverde.

Modelos de Circulación General (MCG)

Los Modelos de Circulación General (MCG) intentan predecir el comportamiento de distintas variables ambientales (p.ej., precipitación) en base a la relación que existe entre distintos parámetros atmosféricos (temperatura del aire, velocidad del viento), oceanográficos (temperaturas superficiales del agua) y continentales (albedo, cobertura vegetal). Estos modelos son una herramienta importante para simular los cambios climáticos globales que podrían estar siendo ocasionados por actividades humanas, como la emisión de gases a la atmósfera y la deforestación.

Según las predicciones de los Modelos de Circulación General (MCG), entre las consecuencias de una conversión completa de los bosques de la Amazonia a pastizales estarían: un aumento en la temperatura del aire (entre 0.1 ºC y 2.3 ºC), una disminución de la precipitación promedio (entre 15 y 640 mm año^{-1}) y una disminución en la evaporación (entre 25 y 500 mm año^{-1}) (Tabla 7.6). Las dos variables que parecen controlar, en mayor medida, el efecto que tiene la conversión de bosques a pastizales en el balance de agua y energía son los cambios de albedo y de "rugosidad" del dosel. Tanto el albedo como la rugosidad se encuentran en función de la estructura de la vegetación y de la cantidad de follaje y su distribución espacial. Con la transformación de bosques a pastizales, el albedo (en este caso de la vegetación) aumenta entre un 5% y un 8% mientras que la rugosidad, la cual está en función de la altura del dosel, disminuye entre 0.76 y 2.57 m (Tabla 7.6). Al aumentar el albedo en los pastizales, disminuye la energía calórica disponible para la evaporación, bien sea, desde un dosel húmedo (con agua producto de la intercepción) o seco (con agua proveniente de la transpiración). A esta disminución en la energía disponible para evapotranspiración, se suma una superficie aerodinámica más suave en pastizales (menos rugosa), lo que se traduce en una menor turbulencia y, por ende, en una menor transferencia de calor latente a la atmósfera. A su vez, la reducción en la evaporación en pastizales también es el resultado de la disminución del agua de intercepción (*Ei*), que resulta de los cambios del Índice de Area Foliar al pasar de bosques (4.40-5.70) a pastizales (0.49-3.90; Roberts *et al*. 1996).

Síntesis

Las lluvias tropicales tienen patrones de distribución diarios, anuales y multianuales

TABLA 7.6 Cambios en la temperatura del aire (*T*), en la precipitación (*P*) y en la evapotranspiración (*ET*) como producto de la conversión de bosques a pastizales en la cuenca del Amazonas, sugeridos por los varios Modelos de Circulación General de la atmósfera. Se incluyen los datos de albedo y rugosidad del dosel de bosques/pastizales. Modificado de Lean *et al*. (1996).

Modelo	Δ T (ºC)	Δ P (mm)	Δ ET (mm)	Albedo	Rugosidad (m)	Referencia
CCM1	+ 0.6	– 511.0	– 25.5	0.12/0.19	2.0/0.05	Dickinson y Kennedy (1992)
CCM1-0Z	+ 0.6	– 588.0	– 232.0	0.12/0.19	2.0/0.20	Henderson-Sellers *et al*. (1993)
UKMO	+ 2.1	– 295.7	– 198.0	0.14/0.19	0.8/0.04	Lean y Rowntree (1993)
NMC	+ 2.0	– 640.o	– 500.0	0.13/0.20	2.65/0.08	Nobre *et al*. (1991)
LMD	+ 0.1	– 186.2	+ 127.8	0.14/0.22	2.3/0.06	Polcher y Laval (1994a)
LMD	+ 3.8	+ 394.0	– 985.0	0.10/0.18	Sin cambio	Polcher y Laval (1994b)
EMERAUDE	+ 1.3	– 15.0	– 113.0	0.13/0.20	2.0/0.06	Manzi (1993)
UKMO	+ 2.3	– 157.0	– 295.7	0.13/0.18	2.1/0.026	Lean *et al*. (1996)

claramente establecidos. En localidades con clima continental y donde los procesos convectivos son la principal fuente de vapor de agua, las lluvias se presentan, básicamente, durante las horas de la tarde, mientras que en localidades con clima oceánico, las precipitaciones son, sobre todo, nocturnas. A lo largo del año, las lluvias se distribuyen en uno de tres patrones: uniforme (lluvias altas y constantes durante todo el año), unimodal (una época seca y una lluviosa) y bimodal (dos épocas secas y dos lluviosas). La mayoría de los bosques lluviosos y húmedos neotropicales presentan un régimen de lluvias unimodal, con una época seca a principios (norte del ecuador) o mediados de año (sur del ecuador). El fenómeno de El Niño, el patrón interanual de lluvias mejor conocido, presenta una periodicidad media de 3-5 años y se expresa con lluvias por encima de lo normal en las costas regularmente secas de Perú y Ecuador, y períodos de sequía en las normalmente lluviosas costas del sureste de Asia.

Cerca de un 15% de la precipitación total que cae sobre los bosques lluviosos y húmedos neotropicales se evapora directamente desde las copas de los árboles. Menos de un 3% del agua que no se evapora llega al suelo a través de los troncos y cerca de un 80% llega al suelo escurriéndose desde el follaje. En el suelo, aproximadamente un tercio del agua precipitada se infiltra para alimentar las cabeceras de quebradas y ríos, o es tomada por las raíces de las plantas y regresada a la atmósfera mediante el proceso de transpiración (cerca de 40% de la precipitación total). Una fracción muy pequeña del agua se escurre sobre la superficie del suelo, lo cual se ve reflejado en procesos naturales de erosión muy lentos. Entre un 23 y un 35% de la precipitación que cae sobre el Amazonas es "reciclada" gracias al proceso de evapotranspiración. Este porcentaje es probablemente menor en localidades donde los procesos advectivos (transferencia horizontal de humedad) son más importantes que los convectivos (laderas de barlovento y localidades oceánicas).

Los procesos de conversión de bosques a pastizales producen un *aumento* en el contenido de agua del suelo y una mayor escorrentía anual, pues se disminuye la pérdida de agua hacia la atmósfera por evaporación (intercepción) y transpiración. Durante el proceso de reforestación, la transferencia de agua del suelo a la atmósfera tiende a restablecerse, como resultado de un aumento en el follaje, desde el cual se dan los procesos de evaporación del agua de intercepción y de evaporación a través de los estomas. Por esta razón, como consecuencia de la reforestación, el contenido de agua del suelo y la escorrentía disminuyen. Durante la época seca, la escorrentía generalmente se ve disminuida, no por la deforestación en sí, sino porque se reduce la tasa de infiltración. Una de las causas más comunes de este fenómeno es el aumento de la densidad aparente de los suelos como producto del pisoteo del ganado.

Los Modelos de Circulación General de la atmósfera sugieren que a causa de la conversión de bosques a pastizales que está ocurriendo en la cuenca del Amazonas, se va a presentar una disminución en la evapotranspiración y en las lluvias, y un aumento en la temperatura del aire. La disminución en las lluvias observada durante los últimos 50-100 años en localidades de sotavento (con fuerte influencia de procesos convectivos) parece apoyar esta idea.

Literatura citada

Bonell, M. & J. Balek. 1993. Recent scientific developments and research needs in hydrological processes of the humid tropics. Pp. 167-260 *en* M. Bonell, M.M. Hufsschmidt & J.S. Cladwell, editores. Hydrology and Water Management in the Humid Tropics: hydrological research issues and strategies for water management. Cambridge University Press, UK

Bosch, J.M. & J.D. Hewlett. 1982. A review of catchment experiments to determine the effect of vegetation changes on water yield and evaporation. Journal of Hydrology **55**:3-23.

Brant, J. 1988. The transformation of rainfall energy by a tropical rain forest canopy in relation to soil erosion. Journal of Biogeography **15**: 41-48.

Bruijnzeel, L.A. 1988. (De)forestation and dry season flow in the tropics: a closer look. Journal of Tropical Forest Science **1**: 229-243.

Bruijnzeel, L.A. 1990. Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. IHP-UNESCO Humid Tropical Programme, Paris.

Bruijnzeel, L.A. 1996. Predicting the hydrological impacts of land cover transformation in the humid tropics: the need for integrated research. Pp. 15-55 *en* J. H. C. Gash, C.A. Nobre, J.M. Roberts. & R.L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley and Sons, UK.

Bruijnzeel, L.A. & J. Proctor. 1995. Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know ? Pp. 38-78 *en* L. S.Hamilton, J.O. Juvik, & F.N. Scatena editores. Tropical Montane Forests. Springer Verlag, USA.

Cavelier, J. & Goldstein, G. 1986. Mist and fog interception in elfin cloud forest in Colombia and Venezuela. Journal of Tropical Ecology **5**:309-322.

Dickinson, R.E. & P. Kennedy. 1992. Impacts on regional climate of Amazon deforestation. Geophysics Research Letters **19**:1947-1950.

Dietrich, W.E., D.M. Windsor, & T. Dunne. 1982. Geology, climate and hydrology of Barro Colorado Island. Pp. 21-46 *en* E. G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor, editores. The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal rythms and long term changes. Smithsonian Institution, Press, USA.

Edwards, K.A. & J.R. Blackie. 1981. Results of the east African catchment experiments 1958-1974. Pp. 163-188 *en* R. Lal & E.W. Russell, editores. Tropical Agricultural Hydrology. John Wiley & Sons, USA.

Eltahir, E.A.B. & R.L. Bras. 1994. Precipitation recycling in the Amazon basin. Quaterly Journal of the Royal Meteorological Society **119**: 779-793.

Eltahir, E.A.B. & Bras, R.L. 1996. Precipitation recycling. Reviews of Geophysics **34**: 367-378.

Fleming, T. H. 1986. Secular changes in Costa Rican rainfall: correlation with elevation. Journal of Tropical Ecology **2**: 87-91.

Franken, W. & P.R. Leopoldo. 1984. Hydrology of catchment areas of Central-Amazonian forest streams. Pp. 501-519 *en* H. Sioli, editor. The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Dr. W. Junk Publishers, The Netherlands.

Franken, W., P.R. Leopoldo, E. Matsui, & M. De N. Goes-Ribeiro. 1982. Estudo da interceptação da água de chuva em cobertura florestal amazônica do tipo terra firme. Acta Amazonica **12**:327-331.

Fritsch, J. M. 1990. Les effets du defrichement de la forest Amazonienne et de la mise en culture sur l'hydrologie de petits basins versants. Operation ECEREX en Guyane Francaise. Ph.D. thesis, Université de Montpellier, Paris.

Gash, J.H.C., C.A. Nobre, J.M. Roberts, & R.L. Victoria. 1996. An overview of ABRACOS. Pp. 1-14 *en* J. H. C. Gash, C.A. Nobre, J.M. Roberts, & R.L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley & Sons, UK.

Graham, N.E. & W.B. White. 1988. The El Niño Cycle: A natural oscillator of the pacific ocean-atmosphere system. Science **240**: 1293-1302.

Granier, A., P. Biron, N. Bréda, J-Y. Pontailler, & B. Saugier. 1996a. Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sapflow methods. Global Change Biology **2**: 265-274.

Granier, A., R. Huc, & S.T. Barigah. 1996b. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. Agricultural and Forest Meteorology **78**: 19-29.

Henderson-Sellers, A., R.E. Dickinson, T.B. Durbridge, P.J. Kennedy, K. McGuffie, & A.J. Pitman. 1993. Tropical deforestation: modelling local to regional-scale climate change. Journal of Geophysical Research **98**: 7289-7315.

Hodnett, M.G., L.P. Silva, da H.R. Rocha, da R.C. Senna. 1995. Seasonal soil water storage changes beneath central Amazonian rainforest and pastures. Journal of Hydrology **170**:233-254.

Hodnett, M.G., M.D. Oyama, J. Tomasella, & A. de O. Marques-Filho. 1996. Comparisons of long term soil water storage behaviour under pasture and forest in three areas of Amazonia. Pp. 57-77 *en* J. H. C. Gash, C.A. Nobre, J.M. Roberts, & R.L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley & Sons, UK.

Hudson, N. 1971. Soil Conservation. Batsford, UK.

Jackson, I.J. 1971. Problems of throughfall and interception measurements under tropical forest. Journal of Hydrology **12**: 234-254.

Jarvis, P.G. & K.G. McNaughton. 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. Advances in Ecological Research **15**:1-49.

Jetten, V. G. 1994. Modelling the effects of logging on the water balance of a tropical rain forest. A study in Guyana. Ph.D. thesis, University of Utrecht. Tropenbos Series 6.

Jordan, C.F. & J. Heuveldop. 1981. The water balance of an amazonian forest. Acta Amazonica **11**:87-92.

Jordan, C.F., & J.R. Kline. 1977. Transpiration of trees in a tropical rain forest. Journal of Applied Ecology **14**: 853-860.

Kursar, T.A., J. Wright, & R. Radulovich. 1995. The effects of the rainy season and irrigation on soil water and oxigen in a seasonal forest in Panama. Journal of Tropical Ecology **11**: 497-516.

Kutzbach, J.E. 1981. Monsoon climate of the early holocene: climate experiment with earth´s orbital parameters for 9000 years ago. Science **214**:59-61.

Lal, R. 1996. Deforestation effects on soil degradation and rehabilitation in western Nigeria. I. Soil physical and hydrological properties. Land Degradation & Development **7**:19-45.

Lal, R. 1997. Deforestation effects on soil degradation and rehabilitation in western Nigeria. IV. Hydrology and water quality. Land Degradation & Development **8**:95-126.

Lean, J. & P.R. Rowntree. 1993. A GCM simulation of the impact of Amazonian deforestation on climate using an improved canopy representation. Quaterly Journal of the Royal Meteorological Society **119**:509-530.

Lean, J., C.B. Bunton, C.A. Nobre, & P.R. Rowntree. 1996. The simulated impact of Amazonian deforestation on climate using measured ABRACOS vegetation characteristics. Pp. 549-576 *en* J. H. C. Gash, C.A. Nobre, J.M. Roberts, & R.L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley & Sons, UK.

Leopoldo, P.R., W. Franken, & E. Salati. 1982. Balanço hídrico de pequea bacia hidrografica em floresta amazônica de terra firme. Acta Amazonica **12**: 333-337.

Leopoldo, P.R., W. Franken, & N. Villa-Nova. 1995. Real evapotranspiration and transpiration through a tropical rain forest in Central Amazonia as estimated by the water balance. Forest Ecology and Management **73**: 185-195.

Lesack, L.F.W. 1993. Water balance and hydrologic characteristics of a rain forest cathment in the Central Amazon basin. Water Resources Research **29**: 759-773.

Lloyd, C.R. & A. De O. Marques-Filho. 1988. Spatial variability of throughfall and stemflow measurements in Amazonian rain forest. Agricultural and Forest Meteorology **42**:63-76.

Lloyd, C.R., J.H.C. Gash, W.J. Shuttleworth, & A. De O. Marques-Filho. 1988. The measurement and modelling of rainfall by Amazonian rainforest. Agricultural and Forest Meteorology **43**: 277-294.

Manton, M.J. & M. Bonell. 1993. Climate and rainfall variability in the humid tropics. Pp. 13-33 *en* M. Bonell, M.M. Hufschmith, & J.S. Gladwell, editores. Hydrology and Water Management in the Humid Tropics: Hydrological research issues and strategies for water management. Cambridge University Press, UK.

Manzi, A.O. 1993. Introduction d'un schema des transferts sol-vegetation-atmosphere dans un modele de circulation generale et application a la simulation de la deforestation Amazonienne. Ph.D. thesis, Universite Paul Sabatier, France.

Marengo, J.A., J.R. Miller, G.L. Russell, C.E. Rosenzweig, & F. Abramopoulos. 1994. Calculations of river-runoff in the GISS GCM: impact of a new land-surface parameterization and runoff routing model on the hydrology of the Amazon River. Climate Dynamics **10**: 349-361.

Marques, J., E. Salati, & J. Marden dos Santos. 1980. Cálculo da evapotranspiração do método aerologico. Acta Amazonica **10**: 357-361.

Meher-Homji, V.M. 1989. Deforestation and probable climatic change: a review. Pp. 115-129 *en* S. Gupta & R. K. Pachauri, editores. Proceedings of the International Conference on Global Warming and Climate Change. Perspectives from developing countries. Tata Energy Research Institute, New Delhi, India.

Meinzer, F.C. 1993. Stomatal control of transpiration. Trends in Ecology and Evolution **8**:289-294.

Millet, A., T. Bariac, B. Ladouche, R. Mathieu, C. Grimaldi, M. Grimaldi, P. Hubert, H. Molicova, L. Bruckler, V. Valles, P. Bertuzzi, Y. Brunet, & J. Boulègue. 1998. Influence de la déforestation sur le fonctionnement hydrologique de petits bassins versants tropicaux. Revue des Sciences de L'Eau **11**:61-84.

Moran, J.M. & M. D. Moran. 1997. Metereology: The atmosphere and science of weather. Prentice Hall, USA.

Nepstad, D.C., C.R. Carvalho de, E.A. Davidson, P.H. Jipp, P.A. Lefebvre, G.H. Negreiros, da E.D. Silva, T.A.

Stone, S.E. Trumbore, & S. Vieira. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. Nature **372**: 666-669.

Nobre, C.A., P.J. Sellers, & J. Shukla. 1991. Amazonian deforestation and regional climate change. Journal of Climate **4**: 957-988.

Oliver, J.E. & J.J. Hidore. 1993. Climatology: An atmosphere science. Macmillan Publishing Company, USA.

Parker, G.G. 1985. The effects of disturbance on water and solute budgets of hillslope tropical rainforest in northeastern Costa Rica. Ph.D. thesis, University of Georgia, USA.

Pereira, H.C. 1962. Hydrological effects of changes in land use in some east African catchment areas. East African Agriculture & Forest Journal **27**: 1-129.

Pinker, R., O.E. Thompson, & R.F. Eck. 1980. The albedo of a tropical evergreen forest. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society **106**: 551-558.

Pócs, T. 1980. The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). Acta Botanica. Academia. Scientia. Hungaricae **26**:143-167.

Poels, R. 1987. Soils, water and nutrients in a forest ecosystem in Surinam. Ph.D. thesis, Agricultural University Wageningen, The Netherlands.

Poels, R. 1989. Hydrology of a tropical rain forest in Surinam. Netherlands Journal of Agricultural Science **37**: 379-382.

Polcher, J. & K. Laval. 1994a. A statistical study of regional impact of deforestation on climate in the LMD-GCM. Climate Dynamics **10**: 205-219.

Polcher, J. & K. Laval. 1994b. The impact of African and Amazonian deforestation on tropical climate. Journal of Hydrology **155**: 389-405.

Pounds, J. A., M. P. L. Fogden, & J. H. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature **398**: 611-615.

Raich, J.W. 1983. Throughfall and stemflow in mature and year-old wet tropical forest. Tropical Ecology **24**: 234-243.

Roberts, J., O.M.R. Cabral, & L. De F. Aguilar. 1990. Stomatal and boundary layer conductance in Amazonian terra firme rain forest. Journal of Applied Ecology **27**: 336-353.

Roberts, J.M., O.M.R. Cabral, G. Fisch, L.C.B. Molion, C.J. Moore, & W.J. Shuttleworth. 1993. Transpiration from an amazonian rainforest calculated from stomatal conductance measurements. Agricultural and Forest Meteorology **65**: 175-196.

Roberts, J.M., O.M.R. Cabral, da J.P. Costa, A.-L.C. McWilliam, & de A. T.D. Sá. 1996. An overview of the leaf area index and physiological measurements during ABRACOS. Pp. 287-306 *en* J. H. C. Gash, C.A. Nobre, J.M. Roberts, & R.L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley & Sons, UK.

Roche, M.A. 1982. Evapotranspiration réelle de la forêst amazonienne en Guyane. Cahiers ORSTOM, Série Hydrologie **19**: 37-44.

Sá, T.D. de A., da J de P.R. Costa, & J.M. Roberts. 1996. Forest and pasture conductances in southern Pará, Amazonas. Pp. 241-263 *en* J. H. C. Gash, C.A. Nobre, J.M. Roberts, & R.L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley & Sons, Chichester.

Sahin, V. & M.J. Hall. 1996. The effects of afforestation and deforestation on water yields. Journal of Hydrology **178**: 293-309.

Salati, E. 1987. The Forest and the hydrological cycles. Pp. 273-296 *en* R. E. Dickinson, editor. The Geophysiology of Amazonia: vegetation and climate interactions. John Wiley & Sons, UK.

Salati, E. & P.B. Vose. 1984. Amazon Basin: A system in equilibrium. Science **225**:129-138

Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. Pp. 11-45 *en* F. Willeumier & M. Monasterio, editores. High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, NY.

Schubart, H.O.R. 1977. Criterios ecologicos para o desemvolvimento agricola das terras firmes da Amazonia. Acta Amazonica **7**: 559-567.

Shuttleworth, W.J. 1988. Evaporation from Amazon rain forest. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B **233**:321-346.

Shuttleworth, W.J., J.H.C. Gash, C.R. Lloyd, C.J. Moore, J. Roberts, A. Marques Filho, G. Fisch, V. de Paula Silva Filho, M. de Nazare Goes Ribeiro, L.C.B. Molion, L.D. de Abreu Sa, J.C.A. Nobre, O.M.R. Cabral, S.R. Patel, & J. Carvalho de Moraes. 1984. Eddy correlation measuremments of energy partition for Amazon forest. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society **110**: 1143-1162.

Snow, J.W. 1976. The climate of northern South America. Pp. 295-403 *en* W. Schwerdtfeger, editor. Climates of Central and South America. Elsevier, Amsterdan.

Thompson, L.G., E. Mosley-Thompson, J.F. Bolzan, & R.B. Koci. 1985. A 1500-year record of tropical precipitation in ice cores from the Quelccaya ice cap, Peru. Science **229**: 971-973.

Tobón-Marín, C. 1999. Monitoring and modelling hydrological fluxes in support of nutrient cycling studies in Amazonian rain forest ecosystems. Ph.D. thesis, University of Amsterdam. Tropenbos Series 17.

Tomasella, J. & M.G. Hodnett. 1996. Soil hydraulic properties and van Genuchten parameters for an oxisol under pasture in central Amazonia. Pp. 101-124 *en* J. H.

C. Gash, C.A. Nobre, J.M. Roberts, & R.L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley & Sons, UK.

Ubarana, V.N. 1996. Observations and modelling of rainfall interception at two experimental sites in Amazonia. Pp. 151-162 *en* J. H. C. Gash, C.A. Nobre, J.M. Roberts, & R.L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley & Sons, UK.

Van der Hammen, T. & A.M. Cleef. 1992. Holocene change on rainfall and river discharge in northern South America and the El Niño phenomenon. Erkunde **46**: 252-256.

Veneklaas, E.J. & R. van Ek. 1990. Rainfall interception in two tropical montane rain forest, Colombia. Hydrological Processes **4**:311-326.

Villa-Nova, N.A., E. Salati. & E. Matsui. 1976. Estimativa da evapotranspiração na Bacia Amazônica. Acta Amazonica **6**:215-228.

Viña, A. & J. Cavelier. 1999. Deforestation rates (1938-1988) of tropical lowland forest on the Andean foothills of Colombia. Biotropica **31**: 31-36.

Vis, M. 1986. Interception, drop size distributions and rainfall kinetic energy in four colombian forest ecosystems. Earth Surface Processes and Landforms **11**:591-603.

Vörösmarty, C.J., C.J. Willmott, B.J. Choudhury, A.L. Schloss, T.K. Stearns, S.M. Robeson, & T.J. Dorman. 1996. Analyzing the discharge regime of a large tropical river through remote sensing, ground-based climatic data and modeling. Water Resources Research **32**: 3137-3150.

Walsh, R.P.D. 1987. Interception and stemflow in tropical forest environments. Swansea Geographer. Vol. **24**.

Walsh, R.P.D. 1996. Climate. Pp. 159-205 *en* P. W. Richards. The Tropical Rain Forest. Cambridge University Press, UK.

Waterloo, M.J. 1994. Water and nutrient dynamics of *Pinus caribaea* plantation forests on former grassland soils in south Viti Levu, Fiji. Ph.D. Thesis, Vrije Universiteit, Amsterdam.

Wiersum, K. F. 1985. Effects of various vegetation layers in a *Acacia auriculiformis* forest plantation on surface erosion in Java, Indonesia. Pp. 79-89 *en* S. El-Swaify, W.C. Moldenhauer, & A. Lo, editores. Soil Erosion and Conservation. Soil Conservation Society of America, Ankeny, Iowa, USA.

Windsor, D.W. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest: long-term records from Barro Colorado Island, Panama. Smithsonian Contributions to Earth Science. **29**. Smithsonian Institution Press, USA.

8

Reciclaje de nutrientes

Florencia Montagnini
Carl F. Jordan

Introducción

La apariencia vigorosa de los bosques lluviosos neotropicales indujo a los primeros exploradores y científicos a creer estos suelos serían óptimos para la producción comercial de cultivos agrícolas. La realidad es, sin embargo, otra. La mayor parte de estos suelos, y en particular los del Amazonas, se encuentran muy meteorizados y lixiviados, poseen una baja capacidad de retención de nutrientes y se pueden clasificar como Oxisoles y Ultisoles (suelos que generalmente presentan una fertilidad muy baja) (Van Wambeke 1992; ver Tabla 9.1). Ante tal panorama el observador no puede sino preguntarse cómo pueden los bosques húmedos y lluviosos neotropicales mantener esa estructura y esa productividad (realmente vigorosa) si crecen sobre un sustrato relativamente pobre en nutrientes. Parte de la respuesta a este enigma se encuentra en los mecanismos de reciclaje y de conservación de nutrientes –mecanismos, que, cabe mencionar, son extremadamente susceptibles de ser alterados al perturbar el ecosistema–.

En el presente capítulo se explica cómo funciona el reciclaje de nutrientes en los bosques neotropicales húmedos y lluviosos. Para ello, se describen los principales reservorios que existen en estos bosques, las diferentes tasas de reciclaje, el concepto de eficiencia en el uso de nutrientes (por parte de la vegetación) y los mecanismos de conservación de los mismos. Seguidamente, se discute la influencia –sobre el reciclaje de nutrientes– de dos tipos de perturbaciones muy comunes en los bosques neotropicales: la “roza y quema” (práctica asociada a la agricultura migratoria) y la tala selectiva de madera. Al hablar de reciclaje de nutrientes, nos referimos a aquellos elementos minerales que son importantes para el crecimiento de las plantas, por ejemplo, C, N, P, S, los cationes Ca, K, Mg, y algunos micronutrientes como Fe, Mn,

Co, Zn. En algunos casos, sin embargo, se mencionará algún elemento mineral como el aluminio, que pese a no ser un nutriente, se considera importante por sus efectos tóxicos en las plantas y por la influencia que puede ejercer sobre la disponibilidad de nutrientes en el suelo. La escala espacial a la que se trabaja en este capítulo cubre desde unas pocas hectáreas hasta varios cientos de hectáreas. En ocasiones, sin embargo, también se hará referencia a "ciclos biogeoquímicos" de escala global.

Características generales del reciclaje de nutrientes en los bosques tropicales

La Figura 8.1 muestra un diagrama simplificado del reciclaje de nutrientes que tiene lugar en el bosque tropical. Allí aparecen representados en forma de "cajas" o "compartimientos" los lugares donde se almacenan los nutrientes (reservorios de nutrientes). También se señala el flujo que se da dentro del sistema, y las ganancias y pérdidas que pueden ocurrir. Tallos, hojas y raíces, animales, residuos vegetales, la fauna del suelo, la materia orgánica del suelo y los nutrientes que se encuentran disponibles en forma mineral, todos ellos, constituyen reservorios de nutrientes. El principal flujo interno va del compartimiento de "plantas" al compartimiento de "residuos vegetales", y, por medio de la fauna del suelo, al humus. La materia orgánica del suelo (MOS) es la encargada de proveer de nutrientes a las plantas, pero, esta materia no es otra cosa que el resultado de la incorporación de los residuos vegetales al suelo. Los nutrientes retornan a las plantas (a través de las raíces) por medio del *proceso* de mineralización, y, a la vez, el grado de liberación de nutrientes del suelo depende de la *tasa* de mineralización. Las "entradas" o "ganancias" del sistema provienen de nutrientes contenidos en la lluvia y el polvo atmosférico, o que son aportados por la meteorización de las rocas y la fijación simbiótica y asimbiótica del nitrógeno atmosférico. Las "pérdidas" incluyen lixiviación y erosión, cosecha de árboles y productos no maderables, pérdida de gases (durante las quemas), volatilización y desnitrificación. Las principales pérdidas ocasionadas por las quemas se refieren al nitrógeno y el azufre (la mayoría de los otros nutrientes son retenidos en las cenizas y otros restos de la quema). Además, una vez que la materia orgánica ha sido quemada, el fósforo –un nutriente muy importante para las plantas– al quedar en contacto con el suelo mineral, suele ser "inmovilizado" por el hierro y el aluminio presentes. Por su parte, la lixiviación y la erosión pueden ocasionar la pérdida de cualquier nutriente.

Una de las principales diferencias entre el ciclo de nutrientes de las zonas templadas y el de las zonas tropicales reside en el grado de almacenamiento de nutrientes en el compartimiento de "minerales de arcilla". Mientras que en la mayor parte de las zonas templadas, los minerales de arcilla constituyen un reservorio importante de nutrientes, en muchas zonas tropicales este compartimiento no existe, o es muy reducido. Y es que en los trópicos, la combinación de temperaturas elevadas y precipitación abundante tiende a acelerar los procesos de transformacion química y física que tienen lugar en el suelo a lo largo del año (Van Wambeke 1992, Baillie 1996). La meteorización es realmente pronunciada y muy pocos de los minerales originales de las rocas permanecen en los horizontes superiores del suelo. Los minerales de arcillas también se encuentran muy meteorizados, y contienen una importante cantidad de óxidos libres e hidróxidos de aluminio, hierro y manganeso, llamados en conjunto sesquióxidos. El principal grupo de minerales de arcilla presente en estos suelos, las caolinitas, tiene una baja carga eléctrica permanente en su superficie, de manera que su capacidad para retener nutrientes (en forma iónica) es limitada. En consecuencia, en la mayoría de las regiones tropicales, incluyendo los bosques, los nutrientes no se encuentran asociados a los minerales de arcilla, sino a la materia orgánica del suelo.

La MOS, sin embargo, no es uniforme: sus componentes se transforman o mineralizan a diferentes velocidades. Los componentes que se

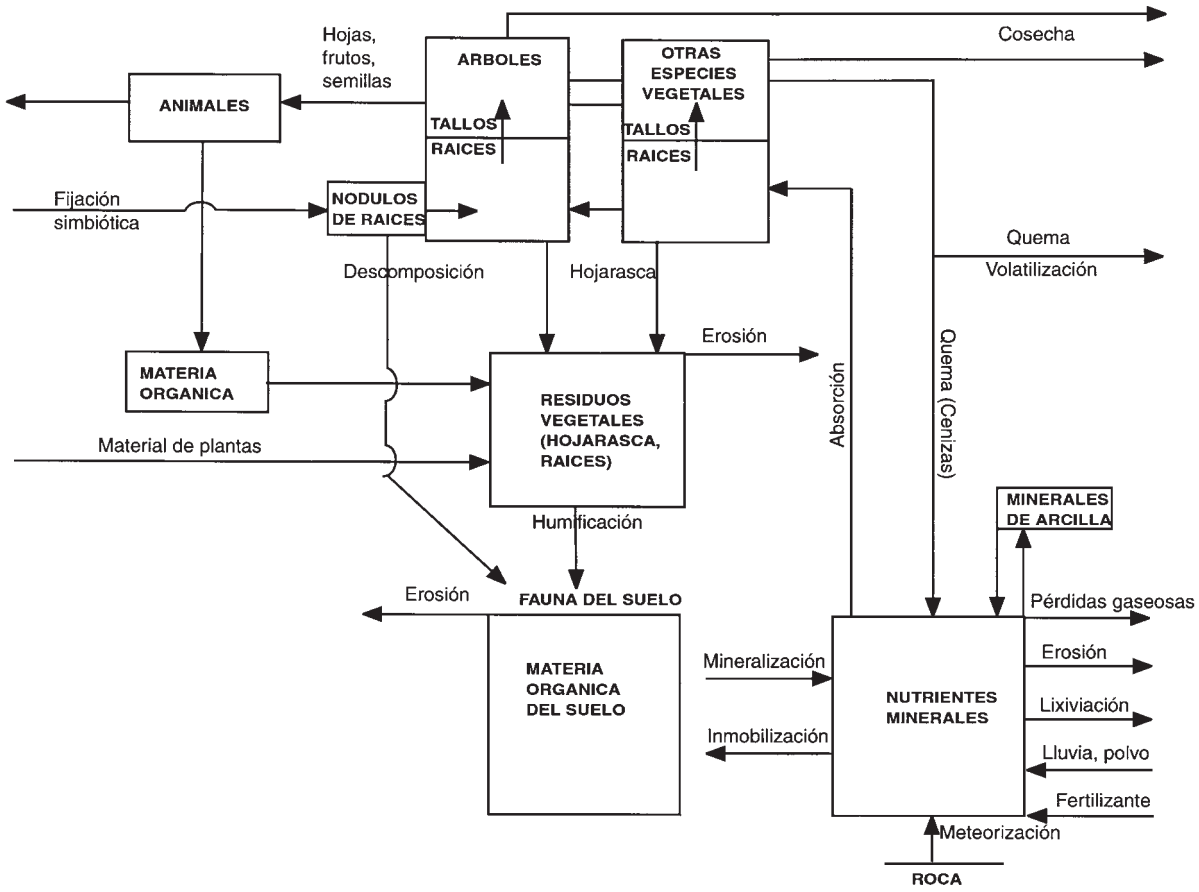


FIGURA 8.1 Reciclaje de nutrientes en un bosque tropical (adaptado de Young 1989). Las "cajas" representan reservorios de nutrientes. Las flechas de entrada o salida de una caja representan las ganancias o pérdidas del ecosistema, respectivamente. Las flechas que conectan una caja con otra representan la transferencia de nutrientes de un reservorio a otro. Esta transferencia es mediada por los procesos que se indican al lado de cada flecha.

transforman más lentamente están relacionados con la disponibilidad, a largo plazo, de nutrientes para las plantas. En cambio, los nutrientes de rápida mineralización –por ejemplo, en la hojarasca– se encuentran disponibles en el corto plazo. Tienen, sin embargo, la desventaja de que pueden acabarse muy rápidamente, en particular después de una perturbación (Tiessen *et al.* 1998). La hojarasca tiene una relación aproximada de carbono: nitrógeno: fósforo (C:N:P) de 500: 10: 0.6 (Tiessen *et al.* 1998). Cuando los organismos descomponedores mineralizan la hojarasca, respiran CO_2, y la relación C: N: P baja a aproximadamente 50: 10 : 1. El residuo de este proceso es precisamente la MOS. Las transformaciones del carbono de la hojarasca resultan, entonces, en la liberación de N y P al suelo.

Por otra parte, se ha observado que, bajo regímenes similares de precipitación, tanto la hojarasca como la misma MOS se transforman aproximadamente cinco veces más rápido en las regiones tropicales que en las regiones templadas (Tiessen *et al.* 1998). Ello obedece no sólo al efecto de las altas temperaturas en los procesos de descomposición, sino también a la menor capacidad de los suelos tropicales de bajura de mantener fracciones "estables" de materia orgánica. Por ejemplo, en San Carlos de Río Negro, en Venezuela, se encontró que la cantidad de MOS acumulada en un bosque lluvioso (incluida la hojarasca) fue de 30 Mg C ha^{-1} (Medina & Cuevas 1989). El tiempo promedio de residencia del C asociado a la fracción orgánica fue de 9 años, mientras que el del C asociado a la

fracción mineral (marcado con el isótopo ^{14}C) osciló entre los 30 y los 50 años. Sin embargo, esta fracción "estable" representaba apenas un 15% de la MOS total (Tiessen *et al.* 1994a,b). Estos autores llegaron a la conclusión de que en los suelos amazónicos de *tierra firme*, la fracción estable de la MOS es muy pequeña, y que su disponibilidad depende, en gran parte, de la acción continua de los procesos bióticos de producción y descomposición.

Cuando un bosque es perturbado, sea de manera natural (deslizamientos de tierra, huracanes) o por acciones humanas (tala selectiva de madera, roza y quema, deforestación), el reciclaje de nutrientes obviamente se altera (ver p. ej., Tabla 23.2). En particular, la pérdida de nutrientes que implica la extracción de productos vegetales puede redundar, en el largo plazo, en una disminución de la productividad, de manera que es necesario compensar esa pérdida. Por eso, uno de los principales objetivos que se debe tener en cuenta al diseñar un sistema de manejo es modificar el sistema de reciclaje, para lograr así un uso más eficiente de los nutrientes –sea que estos provengan de fuentes naturales o de fertilizantes–. En las siguientes secciones se tratan, con mayor detalle, las principales entradas, salidas y mecanismos implícitos en el reciclaje de nutrientes de un bosque neotropical húmedo y lluvioso.

Factores que controlan el reciclaje de nutrientes

¿Por qué es importante estudiar el reciclaje de nutrientes? En general, interesa mantener la productividad primaria de un bosque natural cuando el objetivo es la conservación; sin embargo, si el objetivo es "manejar" el bosque (o una plantación natural), interesa, no solo mantener la productividad, sino aumentarla en el largo plazo. Cuando se habla de rehabilitar un ecosistema "degradado", es fundamental conocer el proceso de reciclaje de nutrientes, pero, ¿qué factores controlan la productividad del bosque? Si bien en los bosques tropicales secos la disponibilidad de agua limita, en gran parte, la productividad primaria, en los bosques húmedos (sean éstos de tierras bajas o de altura), los nutrientes bien podrían ser el factor limitante. (Es necesario tener presente, no obstante, que la disponibilidad de luz puede ser un factor incluso más restrictivo que el agua o los nutrientes, en especial para aquellas plantas que crecen en la penumbra del sotobosque; ver capítulos 6 y 10).

Debido al elevado promedio anual que muestra la temperatura en los bosques húmedos y lluviosos tropicales –y a su constancia a lo largo del año–, es común observar tasas anuales de productividad primaria neta muy altas. Así, en un contexto global, la mayoría de los autores afirman que en estos ecosistemas las tasas de productividad son más elevadas que en otros ecosistemas, más secos o más fríos, o donde las temperaturas presentan una mayor variación a lo largo del año (Jordan 1985, Fassbender 1987, Young 1989) (Tabla 8.1). Sin embargo, la misma temperatura, alta y relativamente constante, redunda en una elevada tasa de transformación del material vegetal (es decir en una elevada tasa de descomposición y de mineralización), a la cual hay que sumarle la pérdida de nutrientes que se produce con la intensa precipitación (lixiviación). En bosques más estacionales, en cambio, los nutrientes pueden acumularse en el suelo durante las épocas de sequía (esto disminuye la tasa de descomposición y las pérdidas por lixiviación). Esta es una de las razones por las cuales el desarrollo agrícola de algunos países ha ocurrido primero en climas con una estación seca definida. (ver revisión en Murphy & Lugo 1995).

Productividad primaria y biomasa

La productividad primaria neta (PPN) de un ecosistema se define como la cantidad de materia orgánica acumulada; es decir, PPN = productividad primaria bruta - respiración. En la Tabla 8.1 se presentan los valores de PPN calculados para varios tipos de ecosistemas naturales del mundo. Los valores de productividad que se han observado en los bosques de la zona templada representan aproximadamente un 60% de los valores obtenidos en el bosque tropical lluvioso. Los

TABLA 8.1 Productividad primaria neta en varios ecosistemas (adaptado de Jordan 1985)

Ecosistema	Productividad primaria neta (kg ha^{-1} año^{-1})	
	Rango normal	Promedio
Bosque lluvioso tropical	10 000-35 000	22 000
Bosque semicaducifolio tropical	10 000-25 000	16 000
Bosque templado		
perennifolio	6 000-25 000	13 000
caducifolio	6 000-25 000	12 000
Bosque boreal	4 000-20 000	8 000
Sabana	2 000-20 000	9 000
Pastizales templados	2 000-15 000	6 000

valores de PPN también son menores en el bosque tropical semicaducifolio (de 10 000 a 25 000 kg ha^{-1} año^{-1}). En la Tabla 8.1 no se incluye la productividad de las raíces; sin embargo, la PPN total debida a las raíces depende de la disponibilidad de nutrientes en el suelo, y varía desde menos de un 10% en los sitios de mayor fertilidad, hasta alrededor de un 25% en suelos poco fértiles (Vogt *et al.* 1997). Esto se relaciona con algunos mecanismos de conservación de nutrientes presentes en los bosques lluviosos tropicales, los cuales se detallan más adelante.

Muchos bosques tropicales poseen una elevada biomasa de raíces finas (< 2 mm diámetro), las cuales aparecen como esteras sobre la superficie del suelo o muy concentradas en los primeros 20 cm de profundidad. Sanford y Cuevas (1996), por ejemplo, observaron que en un bosque amazónico de tierra firme, la mitad de la biomasa de raíces finas se encontraba en los primeros 10 cm de profundidad (1 267 g m^{-2}). Muchas veces la producción de raíces finas es mayor que la producción de hojarasca. En un bosque lluvioso de Costa Rica, por ejemplo, los sitios con suelos más pobres mostraron una productividad de raíces finas de 1 483 g m^{-2}año^{-1}, cantidad equivalente al doble de la producción de hojarasca (718 g m^{-2} año^{-1}); sin embargo, en los suelos más fértiles, la productividad de raíces finas fue menor que la de la hojarasca (412 y 718 g m^{-2} año^{-1}, respectivamente) (Sanford & Cuevas 1996).

Por otra parte, un bosque tropical puede tener una mayor proporción de biomasa de raíces que una plantación forestal de edad similar y localizada en el mismo sitio. En Puerto Rico, por ejemplo, la cantidad de raíces finas encontrada en un bosque secundario fue mayor (unos 10 500 kg ha^{-1}) que la encontrada en una plantación de *Pinus caribaea* (1 000 kg ha^{-1}) (Cuevas *et al.* 1991). El menor número de raíces observado en los pinos podría estar compensado por una mayor presencia de hongos micorrízicos, los cuales facilitan la toma de nutrientes (capítulo 18). Además, en el bosque secundario la cantidad de raíces muertas acumuladas en el suelo fue mayor que la de hojarasca, mientras que en la plantación de pino, la hojarasca del piso fue diez veces mayor que la cantidad de raíces muertas.

La biomasa vegetal representa la principal reserva de nutrientes de un sitio. Por ello, para comprender el proceso de reciclaje de nutrientes es necesario conocer la biomasa del ecosistema por unidad de área. En la Tabla 8.2 se presentan datos de biomasa por hectárea obtenidos tanto en bosques primarios como en otros bosques tropicales en diferentes estadios de sucesión secundaria. En el Amazonas venezolano, en un bosque primario de *tierra firme* cercano a la localidad de San Carlos de Río Negro, la biomasa alcanzó valores de 396 000 kg ha^{-1} (Sanford 1989); sin embargo, estos valores se reducen casi a la mitad en los bosques de *caatinga* – bosques que se encuentran en la misma localidad geográfica, pero en suelos mucho más pobres y

TABLA 8.2 Biomasa total de algunos bosques neotropicales (adaptado de Vogt *et al.* 1997).

Tipo de Bosque	Edad	Biomasa aérea (kg ha^{-1})	Fuente
Tierra firme	Primario	396 000	Sanford (1989)
Caatinga	Primario	246 000	Sanford (1989)
Bosque secundario de *tierra firme*	11 años	61 000	Saldarriaga *et al. (*1988)
Bosque secundario de *tierra firme*	35 años	130 000	Saldarriaga *et al.* (1988)
Tierra firme	Primario	268 000	Saldarriaga *et al.* (1988)
Bosque secundario	"joven"	79 000	Pries y Fölster (1994)
Bosque secundario	50 años	190 000	Pries y Fölster (1994)
Bosque secundario	49 años	99 000	Lugo (1992)

sujetos a inundaciones periódicas–. No cabe duda de que, dependiendo de las características específicas del sitio, así serán los valores que se obtengan. Por ejemplo, en la misma localidad de San Carlos de Río Negro y también para un bosque primario de tierra firme, otros autores obtuvieron valores que no alcanzaron los 300 000 kg ha^{-1} (Saldarriaga *et al.* 1988). Con base en mediciones del área basal de los árboles, se ha estimado que en Brasil los bosques amazónicos con árboles muy grandes, como *Bertholletia excelsa* (nuez de Pará) podrían fácilmente alcanzar valores de hasta 500 000 kg ha^{-1} de biomasa aérea (C. Jordan, datos sin publicar). Cerca de Marabá, en Pará (Brasil) y creciendo sobre Ultisoles se han observado árboles de *Bertholletia* de 2.5 m de diámetro y de aproximadamente 60 m de altura. La madera de este árbol tiene una densidad promedio de 0.60 (Reyes *et al.* 1992), por lo que cada árbol podría pesar más de 80 000 kg.

La biomasa por hectárea es mucho más variable en los bosques secundarios, pues en este caso, además de la edad del rodal y el sustrato, el uso dado a la tierra previo al abandono del sitio juega un papel relevante (ver detalles en el capítulo 23). En San Carlos de Río Negro, Saldarriaga *et al.* (1988) obtuvieron los siguientes valores: 61 000 kg ha^{-1} en un bosque secundario de 11 años y 130 000 kg ha^{-1} en uno de 35 años. En otros bosques amazónicos, Priesss y Fölster (1994) obtuvieron la cifra de 79 000 kg ha^{-1} para un "bosque joven" (la edad no se especifica) y más del doble para un bosque de 50 años. En otro bosque lluvioso, de esa misma edad pero localizado en Puerto Rico, Lugo (1992) señala valores de casi 100 000 kg ha^{-1} (Tabla 8.2). Por último, cabe señalar que la elevación es otro factor que influye marcadamente en la productividad, y, por consiguiente, en la biomasa del bosque: la biomasa tiende a disminuir conforme aumenta la elevación.

A nivel global los bosques contienen más del 90% del carbono terrestre y almacenan entre 20 y 100 veces más carbono por hectárea que los campos agrícolas (Houghton 1990). A su vez, los bosques tropicales almacenan aproximadamente un 70% más carbono que los bosques templados, y más del doble que los bosques boreales (Cairns & Meganck 1994). Los bosques tropicales húmedos y lluviosos contienen, en promedio, entre 155 y 187 toneladas de carbono por hectárea en la biomasa aérea, mientras que los bosques tropicales secos contienen entre 27 y 63 toneladas por ha, dependiendo del sitio (Brown 1990). Por lo general, el contenido de carbono se calcula suponiendo que la biomasa vegetal está formada por un 50 % de carbono (Brown & Lugo 1982). La dinámica de los nutrientes contenidos en la biomasa puede explicarse mediante los procesos de descomposición y mineralización del material vegetal, los cuales se tratan en detalle más adelante. Al mismo tiempo, para completar el escenario que se presenta en la

Figura 8.1, es preciso tomar en consideración los "aportes externos al sistema" –entrada de nutrientes por medio de la precipitación –, así como las pérdidas por escorrentía, los cuales se tratan a continuación (ver también capítulo 7).

Entrada de nutrientes con el agua de lluvia

Los nutrientes que entran con el agua de lluvia pueden ser cruciales para aquellos bosques que crecen en suelos muy meteorizados, como los Oxisoles, los Ultisoles y los Espodosoles –suelos que se observan en las regiones húmedas y lluviosas de la bajura neotropical– (Medina & Cuevas 1994, ver Tabla 9.1). La cantidad de nutrientes que entra al sistema por precipitación generalmente se calcula multiplicando el total de precipitación caído en un período dado por las correspondientes concentraciones de cada nutriente. La Tabla 8.3 muestra datos de entrada de nutrientes en forma inorgánica en varios bosques neotropicales. Estas cifran varían ampliamente y al parecer no existe una correlación clara entre el volumen de precipitación y la cantidad de nutrientes que ingresa a los diferentes bosques examinados (Bruijnzeel 1991, Medina & Cuevas 1994). Existe, sin embargo, una tendencia hacia una mayor deposición de cationes en aquellos sitios que presentan una mayor estacionalidad en la precipitación, situación que se vuelve aún más pronunciada si se incluyen las sabanas y los bosques secos (Vitousek & Sanford 1986). Además, en los sitios examinados se observa una concentración de sulfatos relativamente elevada, debida posiblemente al contenido de azufre en las cenizas del aire (por las "quemas") (Jordan 1985). Esa alta concentración de sulfatos podría explicar la acidez de las muestras de lluvia tomadas en lugares remotos, alejados de una fuente evidente de contaminación atmosférica antrópica (Medina & Cuevas 1994).

La importancia de los nutrientes que ingresan con las aguas de lluvias queda claramente ilustrada en un estudio realizado en Java (Indonesia), en un bosque premontano (4 500 mm año^{-1}). Allí se estimó que las entradas de Mg y K eran suficientes como para compensar las pérdidas que ocasionaba la extracción de madera en plantaciones de *Pinus* y de *Agathis* (Bruijnzeel 1989). Sin embargo, las pérdidas de N no se veían compensadas, pues la entrada de ese nutriente representaba solo de 50 a 90% de lo extraído con la madera. En el caso del P, la entrada por agua de lluvia llegaba solamente al 40-60% de lo extraído, por lo que se estimaba necesario aplicar fertilizante para mantener la productividad de estas plantaciones en el largo plazo.

Salidas de nutrientes en aguas de lixiviación y drenaje

Como ya se mencionó, en el trópico húmedo y lluvioso, la elevada tasa de precipitación anual incrementa las posibilidades de que estos suelos pierdan nutrientes en el agua de infiltración. La baja capacidad de retención de nutrientes que caracteriza a muchos de los suelos del bosque neotropical puede resultar en una pérdida significativa de cationes (a causa del lavado), especialmente cuando la deforestación perturba el ciclo hidrológico (ver capítulo 7) u otros factores dificultan la absorción de agua.

TABLA 8.3 Entrada de nutrientes debida a la precipitación en una serie de bosques lluviosos neotropicales (adaptado de Vitousek y Sanford 1986).

	Nutrientes (kg ha^{-1} año^{-1})				
Localidad	**N**	**P**	**K**	**Ca**	**Mg**
Panamá		1.0	9.5	29.3	4.9
Puerto Rico	14	-	-	34.0	26.0
Venezuela -bajura	21	-	24.0	28.0	3.0
-montano	9.9	1.1	2.6	5.6	5.2
Brasil	10	0.3	-	3.7	3.0

Además, la pérdida de nitratos (NO_3), sobre todo después de una perturbación, puede ser considerable: por ser un anión (carga negativa), el nitrato no suele ser retenido en los sitios de intercambio catiónico del suelo. Sin embargo, algunos suelos desarrollan la capacidad de retener aniones; es decir, pueden poseer una cierta cantidad de cargas positivas. En esos casos, pueden retener aniones de nitrato incluso después de una perturbación como el clareo de un bosque. Matson *et al.* (1987), por ejemplo, describieron las transformaciones sufridas por el nitrógeno luego de la "roza y quema" de un bosque lluvioso en Costa Rica, y encontraron que en el subsuelo se retuvieron cantidades sustanciales de nitrógeno en forma de nitratos intercambiables.

Tanto en los bosques tropicales como en los de las zonas templadas se han realizado numerosos estudios sobre las pérdidas hidrológicas (salida de nutrientes por escorrentía) que experimentan los suelos luego de una perturbación. Sin embargo, muchas veces resulta difícil comparar los resultados (entre una perturbación y otra, o entre un bosque y otro) por la poca uniformidad que presenta la metodología empleada. Para subsanar esta deficiencia lo ideal sería estimar las pérdidas por lixiviación a nivel de cuenca; es decir, que la cuenca se constituya en la unidad de superficie en función de la cual se realicen las mediciones. Es preciso reconocer, sin embargo, que en los bosques de tierras bajas es difícil determinar con exactitud el punto donde drena la cuenca, además de que siempre pueden existir pérdidas en profundidad que hagan que se subestimen las mediciones a nivel del flujo de drenaje. Por otra parte, es necesario realizar muestreos de aguas que cubran un amplio rango de condiciones de precipitación, ya que la concentración de nutrientes tiende a disminuir cuando el flujo de drenaje es elevado, y viceversa (Bruijnzeel 1991).

El uso de lisímetros (dispositivos para tomar muestras de aguas del suelo) permite medir la concentración de nutrientes a diferentes profundidades, con lo cual se puede deducir el potencial de lixiviación de un sitio (p. ej., Russell & Ewel 1985). No obstante, este método tiene la desventaja de que para lograr una estimación cuantitativa de las pérdidas necesita una estimación correcta del flujo de drenaje por unidad de superficie. Además, algunos de estos dispositivos recurren a la succión para tomar las muestras de agua del suelo, por lo que la concentración de nutrientes en esas muestras puede diferir de las tomadas con dispositivos de "tensión libre" (sin succión).

A pesar de estos inconvenientes metodológicos, se cuenta con algunos datos sobre la salida de nutrientes por escorrentía para varios bosques lluviosos neotropicales (Tabla 8.4). Vitousek y Sanford (1986) consideran que a partir de esos datos no se pueden inferir tendencias, debido, como se mencionó anteriormente, a las diferencias metodológicas. Estos autores dudan, además, de la veracidad de los datos de P para el bosque venezolano con suelos poco fértiles: no parece probable un bosque tan deficiente en P presente una pérdida tan elevada de ese elemento. En general, se esperaría que las pérdidas fueran mayores en los sitios más fértiles. Reiteramos, la posibilidad de realizar comparaciones con estos datos es variable, ya que en algunos casos la información se obtuvo en el punto de drenaje de la cuenca, y en otros se recurrió al uso de lisímetros. De ahí la dificultad de interpretar las diferencias que aparecen mencionadas en la Tabla 8.4.

El balance entre entrada de nutrientes por precipitación y salida de nutrientes con el agua de drenaje puede ser un buen indicador de si el ecosistema está acumulando nutrientes en el suelo o está más bien perdiéndolos, y puede también dar una idea sobre los nutrientes más susceptibles de perderse luego de una perturbación. Luego de estudiar 25 bosques tropicales de todo el mundo (19 de tierras bajas y 6 de altura), los cuales cubrían un amplio rango de condiciones geológicas, Bruijnzeel (1991) observó que el nivel de pérdida hidrológica de Ca, Mg, y K reflejaba el nivel de fertilidad del sitio estudiado; o sea, los sitios más fértiles mostraban las mayores pérdidas. Además, se encontraron, de manera generalizada, acumulaciones de P, lo cual refleja la poca movilidad de este elemento en el suelo. El balance de N tendió a ser incompleto, ya que este elemento puede presentar pérdidas y

TABLA 8.4 Pérdida hidrolólogica de nutrientes en bosques lluviosos neotropicales (adaptado de Vitousek y Sanford 1986).

Sitio	Nutrientes (kg ha^{-1} año^{-1})				
	N	P	K	Ca	Mg
Costa Rica					
Moderadamente fértil	19.4	0	3.6	5.7	8.5
Panamá					
Moderadamente fértil	-	0.7	9.3	163.0	44.0
Venezuela					
Poco fértil (Oxisoles)	-	-	4.6	3.9	0.7
Spodosoles (muy infértil)	-	16.0	-	2.8	-
Bosque montano	5.0	0.3	2.2	1.6	0.6

ganancias no solo a nivel del suelo, sino a nivel atmosférico (volatilización, desnitrificación; fijación de nitrógeno gaseoso), lo que dificulta las estimaciones.

Producción y descomposición de hojarasca

La descomposición de residuos orgánicos (hojarasca, ramas, troncos, raíces, otros restos vegetales y animales) es el principal proceso de reciclaje de nutrientes en un ecosistema. Existe abundante literatura sobre las tasas de descomposición de hojarasca y de otros residuos en los bosques tropicales (Grubb 1995). Vitousek y Sanford (1986), por ejemplo, presentan una lista de 32 datos de diferentes localidades tropicales, y se puede decir que existen datos para cada una de las principales regiones de bosque tropical del planeta (Grubb 1995).

En general, la producción de hojarasca y su descomposición figuran entre los procesos de transferencia de nutrientes más estudiados, y esto se debe, no solo al papel tan importante que juegan como fuente inmediata de nutrientes para el ecosistema, sino también a su relativa facilidad de estudio. Por lo general, la tasa de caída de hojarasca se mide colocando cajas u otro tipo de recipiente cerca del suelo y recogiendo el material caído en ella periódicamente. Los métodos son relativamente sencillos; la mayor dificultad consiste en cuantificar la alta variabilidad espacial y temporal que muestra la caída de hojarasca. Las tasas de reciclaje se pueden estimar –en el campo– cuantificando la pérdida de peso de la hojarasca encerrada en saquitos confeccionados para tal fin, operación que se lleva a cabo a intervalos regulares (ver ejemplos en Montagnini *et al.* 1993, Byard *et al.* 1996). La tasa de descomposición también puede estimarse evaluando el cambio de peso del mantillo del suelo a lo largo del año, información que se complementa con datos sobre la caída de hojarasca.

En la Tabla 8.5 se presentan datos sobre la caída de "hojarasca fina" (es decir, hojas, no ramas, frutos u otros) en distintos bosques lluviosos tropicales, y su contenido de nutrientes (N, P, K, Ca y Mg) en el suelo. En general, se ha observado que los bosques lluviosos de tierras bajas que crecen en suelos fértiles (desde el punto de vista agrícola) reciclan una mayor cantidad de N, P, K y Mg por unidad de superficie y de tiempo, que los bosques que crecen en suelos poco fértiles (como las caatingas del Amazonas venezolano). En los bosques tropicales montanos, la hojarasca muestra valores de descomposición que varían entre el 15% y el 70% de su peso por año; en cambio, en ecosistemas boscosos de bajura se han encontrado valores mucho más altos, a veces por encima del 80% de su peso por año (Fassbender 1987). Esto indica que en los bosques lluviosos de bajura, prácticamente cada 15 meses se descomponen, total o casi totalmente, los residuos vegetales que en algún momento se encontraron en el mantillo del suelo.

Si toda la hojarasca que cae al año se descompone, eso quiere decir que no se acumula

TABLA 8.5 Producción de hojarasca fina y contenido de nutrientes en la hojarasca en bosques lluviosos tropicales sobre suelos de diferente fertilidad (adaptado de Grubb 1995).

Tipo de Suelo	Hojarasca kg ha^{-1} año^{-1}	Nutrientes (kg ha^{-1}año^{-1}) N	P	K	Ca	Mg
Suelos moderadamente fértiles	10 500	162	8.8	41	171	37
Suelos poco fértiles	8 800	108	3.1	22	53	17
Bosque amazónico de *tierra firme* (Oxisol muy lixiviado)	5 800	61	0.8	6	8	4
Bosque amazónico de *caatinga* (muy poco fértil)	5 600	42	2.6	27	43	9

sobre el piso del bosque; en otras palabras, la tasa de caída de hojarasca iguala la tasa de descomposición. Tal situación es relativamente frecuente en los bosques tropicales húmedos y lluviosos donde no se observa una capa de mantillo considerable en el piso del bosque, excepto durante períodos anormalmente secos. Sin embargo, y como ya se apuntó, la tasa de descomposición varía según las distintas fracciones que componen la materia orgánica del suelo: las partículas entre 2 mm y 0.25 mm y la biomasa microbiana conforman la fracción "activa" de la MOS (la biomasa microbiana se descompone muy rápidamente y de hecho es el componente más afectado por las perturbaciones); la fracción "lenta" está compuesta por material orgánico más resistente a la descomposición, y, la fracción "pasiva" es la más resistente, física y químicamente, y presenta una tasa de transformación mucho más lenta (siglos o miles de años) (Cuevas & Medina 1998).

Los nutrientes que se liberan durante el proceso de descomposición son incorporados por las plantas o por la biomasa microbiana. La competencia que se da entre las plantas y los microorganismos –tales como las bacterias y los hongos– por los nutrientes presentes en la hojarasca depende de la relación C : N del material mismo en descomposición (Swift *et al.* 1979, Cuevas & Medina 1998). Si la relación C : N del sustrato a descomponer es mayor que la del organismo microbiano (p.ej., una relación C : N de 20-25), entonces la descomposición es más lenta. Una relación C : N elevada significa que hay mucho C (el cual, debido a su amplia disponibilidad es digerido rápidamente por los microorganismos) y, proporcionalmente, poco N (el cual es utilizado por los microorganismos sobre todo como material estructural para sus tejidos). Existe, por lo tanto, una gran demanda de N por parte de los microorganismos, y, debido a su escasez en el sustrato, el poco N disponible es "inmovilizado" o "secuestrado" por la masa microbiana. En otras palabras, no es liberado al suelo (mediante el proceso de mineralización) y con el tiempo, su disponibilidad (para las plantas) será menor. En contraste, una relación C : N de aproximadamente 10 implica una descomposición más rápida, puesto que la demanda de N es menor (hay una mayor disponibilidad en relación al carbono presente) en los mismos microorganismos descomponedores. Así, la mineralización procede normalmente (Jordan 1985). Se ha comprobado que luego de una perturbación natural extensa (p.ej., un huracán), la disponibilidad a mediano plazo del nitrógeno en el suelo disminuye –por la gran cantidad de troncos y ramas, ricos en carbono, que caen simultáneamente al piso del bosque– (Zimmerman *et al.* 1995; ver también Recuadro 23.2).

Otros estudios más detallados acerca de la calidad química de la hojarasca indican que existen otros aspectos que pueden predecir mejor la tasa de descomposición que la proporción C : N antes señalada. Uno de esos factores se refiere al contenido de polifenoles y lignina, ya que ambos compuestos retardan la

descomposición del material vegetal (Palm 1995). Por ejemplo, en los bosques amazónicos, la hojarasca se descompone más lentamente que en otros bosques que crecen sobre suelos más fértiles (Medina & Cuevas 1996), debido, precisamente, a la baja razón de nitrógeno: lignina presente en ella (Cuevas & Medina 1988).

A veces resulta relevante conocer si la contribución relativa de nutrientes de la hojarasca varía en el tiempo, especialmente al estudiar los efectos de las perturbaciones en el reciclaje de nutrientes. Por ejemplo, al estudiar los derrumbes naturales ocurridos en un bosque montano de Puerto Rico, Zarin y Johnson (1995), observaron que en los derrumbes "jóvenes" (< 27 años) y carentes de materia orgánica (Guariguata 1990), la principal entrada de nutrientes provenía, directamente, de la hojarasca de un bosque adyacente no perturbado, y en menor grado, de la meteorización del material madre que permanecía expuesto luego del derrumbe (saprolita), y del agua de lluvia. En cambio, en los derrumbes "más viejos", donde la vegetación ya está bien desarrollada, la descomposición de la materia orgánica del suelo es el proceso dominante en la entrada y salida de nutrientes en el suelo. A continuación se describe, con mayor detalle, el reciclaje de nutrientes que tiene lugar en los bosques montanos.

Características del reciclaje de nutrientes en los bosques montanos

El término "bosque nuboso" o "bosque nublado" se refiere a los bosques del trópico húmedo que tienden a estar cubiertos de nubes o neblina. Tal condición hace que estos bosques reciben humedad adicional a la de las lluvias –debido a la captura o condensación de gotas de agua (precipitación horizontal)–, lo cual influye en su régimen hidrológico, su balance energético y en numerosos parámetros climáticos, edafológicos y ecológicos (Stadmüller 1987). En general, los bosques nublados se encuentran en las grandes cordilleras continentales y a elevaciones superiores a los 1 500 m . Sin embargo, en algunas islas, como Puerto Rico y Jamaica, y en ciertos macizos continentales aislados (p. ej., la serranía de Macuira en Colombia y el cerro Santa Ana en Venezuela) es posible encontrar bosques nublados a una elevación mucho menor (500-900 m) (Grubb 1977).

La productividad primaria de los bosques nublados es menor que la de los bosques de bajura situados en las mismas latitudes. También son menores su tasa de reciclaje de nutrientes y la concentración de N y/o P en el follaje. Recientemente, Bruijnzeel y Veneklaas (1998) hicieron un análisis de los factores que se han sugerido como los responsables de la corta estatura y la baja productividad primaria de los bosques nublados. Entre ellos figuran:

(1) la escasez de agua, especialmente en suelos someros o rocosos (a pesar de la frecuente presencia de nubes),

(2) suelos saturados de agua (lo que limita la respiración de las raíces),

(3) tasas de fotosíntesis más bajas (debido a una radiación solar menos intensa y a las bajas temperaturas del aire,

(4) toma de nutrientes limitada (a causa de una menor tasa de transpiración, suelos ácidos, y una también baja descomposición y mineralización de nutrientes),

(5) exposición constante a vientos fuertes, y

(6) una alta concentración de compuestos fenólicos en el follaje.

Bruijnzeel y Veneklas (1998) llegaron a la conclusión de que el único factor común a todos estos bosques es la presencia casi constante de nubes a nivel del suelo, y que ninguno de los factores antes mencionados controla, de manera aislada, ni la estructura, ni el funcionamiento del bosque. Dichos autores sugieren que la baja productividad de los bosques nublados obedece, en parte, al clima, y en parte a la estructura y longevidad de las hojas (las hojas longevas tienen una tasa de fotosíntesis neta baja), además de que el ecosistema invierte una porción muy elevada del carbono fotosintético en el mantenimiento de

una estructura de raíces relativamente grande (causada por las condiciones desfavorables del suelo). Tanner *et al.* (1998), por su parte, hicieron una revisión crítica de la información que existe sobre el papel del reciclaje de nutrientes en el control de la productividad. Uno de los puntos que parece evidente es que, como las tasas de mineralización del N disminuyen conforme aumenta la elevación (por tratarse de un proceso bioquímico), es muy posible que la vegetación de los bosques nublados tropicales esté limitada por la disponibilidad de N. Los autores concluyen, además, que los bosques nublados tropicales se encuentran limitados de alguna forma por la disponibilidad de nutrientes, ya que en todos los experimentos de fertilización realizados (y que se describen más adelante) se ha observado algún tipo de respuesta positiva.

Sin embargo, hasta el momento se han realizado pocos estudios comparativos sobre fertilización en bosques a diferentes elevaciones, de manera que no se ha podido esclarecer, en forma definitiva, qué limitaciones nutricionales tienen un bosque montano y qué limitaciones tiene uno de tierras bajas. Además, al comparar los aspectos nutricionales de los bosques de tierras bajas con los aspectos de los bosques montanos, entran en juego factores que tienden a confundir los resultados, como por ejemplo, el material madre de los suelos, lo cual impide, muchas veces, llegar a una conclusión clara (Tanner *et al.* 1998).

Flujo de nutrientes a través de la hojarasca y eficiencia en el uso de nutrientes

Como se ha mencionado, la caída de hojarasca y el flujo de nutrientes asociado a ella (hojarasca-suelo-planta-hojarasca) es uno de los procesos básicos en el reciclaje de nutrientes de un bosque tropical. Ahora bien, para evaluar la capacidad productiva y la disponibilidad de nutrientes del ecosistema, es importante conocer la cantidad de nutrientes reciclados por la hojarasca (Vitousek & Sanford 1986, Medina & Cuevas 1994). La tasa relativa de producción de hojarasca en relación con cada nutriente específico aporta un índice de la eficiencia con que los nutrientes están siendo utilizados por la vegetación ("eficiencia en el uso de nutrientes" o EUN). La EUN es una medida de la productividad primaria por unidad de nutriente; es decir, sirve para medir la eficiencia con que los elementos esenciales para el crecimiento son utilizados por la planta para producir biomasa (Ewel & Hiremath 1998). En la agricultura se ha reconocido por mucho tiempo que las distintas especie y variedades de cultivo muestran, cada una, un distinto grado de EUN, y esa diferencia se ha utilizado para seleccionar las variedades más eficientes en cuanto a absorción de nutrientes (de esa forma se aprovechan mejor los fertilizantes aplicados) (Ewel & Hiremath 1998). En la actualidad existe una gran demanda por especies y variedades con una alta EUN, particularmente para ser empleadas en agricultura de bajos insumos o "agricultura orgánica".

La EUN ha sido definida a diferentes escalas de espacio y tiempo. A nivel de poblaciones y de comunidades vegetales, la EUN se define, por lo general, como la relación que existe entre la productividad total y el total de nutrientes disponible para alcanzar esa productividad (Ewel & Hiremath 1998). En términos prácticos, el cálculo de la EUN se refiere a la cantidad de biomasa producida por unidad de nutriente absorbido (Grubb 1989, Binkley *et al.* 1992, Medina 1995). Puesto que normalmente no es posible efectuar una medición directa de la absorción de nutrientes, lo que se hace es medir los nutrientes contenidos en la hojarasca como un estimador de la cantidad de nutrientes absorbida (Vitousek 1984, Grubb 1989, Binkley *et al.* 1992). Vitousek (1984) calculó la relación entre el peso seco de la hojarasca y la cantidad de nutrientes contenida en ella para definir la EUN. De esta forma, al graficar la EUN como variable dependiente *vs.* el contenido de nutrientes en la hojarasca como variable independiente, se tiene una idea cuantitativa de la EUN para diferentes tipos de bosque, o para un nutriente específico en diferentes especies de un mismo bosque. Lo ideal es medir la producción total por tallos y raíces, y

considerar tanto la absorción de nutrientes como las pérdidas ocasionadas por plagas y lixiviación (Grubb 1989). Si no se toman en cuenta los nutrientes que la planta ha empleado para producir biomasa y que luego ha perdido (por lixiviación o por herbivoría), se estará subestimando la EUN, y, si se ignora la proporción de nutrientes que provienen del reciclaje interno (p.ej., por reabsorción previa a la caída de las hojas), se estará sobreestimando. Las diferencias que presenta cada especie en cuanto al reciclaje y la utilización, más o menos eficiente, de los nutrientes, pueden ser el resultado de varios mecanismos de conservación de nutrientes, mediados por interacciones fisiológicas o mutualísticas (Chapin 1980, 1983).

Existen varias formas de lograr una mayor EUN en las plantas, desde la selección genética (para lograr una tasa de fotosíntesis más alta), hasta el diseño de comunidades de plantas que utilicen los recursos del suelo en forma complementaria (Ewel & Hiremath 1998). La EUN puede, entonces, constituir una herramienta útil cuando se trata de mantener la productividad de un sistema, o de recuperar y conservar los nutrientes a largo plazo. Por ejemplo, en Puerto Rico, Cuevas y Lugo (1998) examinaron el flujo de nutrientes en la hojarasca de diez especies de árboles (se trataba de plantaciones de 26 años de antiguedad que crecían sobre suelos similares), y encontraron que todas las especies diferían en cuanto a su capacidad para retornar biomasa y nutrientes al suelo, o sea, diferían en cuanto a la EUN. Las especies que retornaban la mayor cantidad de biomasa al suelo no retornaban la mayor cantidad de P, N o cationes, y esa diferencia estaba relacionada con la cantidad de N y P que era reabsorbida por la planta antes de la caída de las hojas. Diferencias como esa son un reflejo de las distintas respuestas ecofisiológicas de cada especie (Cuevas & Lugo 1998), y subrayan la importancia de conocer más sobre su comportamiento –en lo que respecta al metabolismo de nutrientes y biomasa– antes de utilizarlas en plantaciones o en la rehabilitación de un área boscosa degradada.

El impacto de un árbol en la fertilidad del suelo, y por ende, su potencial para ser utilizado en la rehabilitación de un área degradada, depende, en gran medida, de la cantidad de hojarasca que es capaz de producir, de su composición química y de su tasa de descomposición (cosa que se relaciona asimismo con la EUN de cada especie). En la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, por ejemplo, al estudiar una serie de plantaciones forestales monoespecíficas, se observó que, en las plantaciones de *Vochysia ferruginea*, la alta cantidad de hojarasca producida y su lenta descomposición resultaron en un elevado contenido de materia orgánica en el suelo. Esta especie sería, entonces, apropiada para proteger contra la erosión. Por su parte, la cantidad de hojarasca producida por *Hyeronima alchorneoides* fue menos abundante, pero su contenido de nutrientes fue mayor que el de otras especies, característica que promovió el reciclaje, especialmente de N, Ca, Mg, K y P (Montagnini *et al.* 1993).

A partir de los datos sobre productividad y caída de hojarasca (incluyendo su composición química), se procedió a calcular la EUN de doce especies de árboles nativos (también en condiciones de plantación), ocho de ellas en Bahía (Brasil) y cuatro en la Estación Biológica La Selva (Costa Rica) (Montagnini *et al.* 2000) (Tabla 8.6). Los resultados obtenidos en Bahía sugieren, por ejemplo, que *Bombax macrophyllum* y *Plathymenia foliolosa*, cuyos valores de EUN son altos, crecerían bien en suelos relativamente pobres en nutrientes, y, por lo tanto, podrían ser una buena alternativa para reforestar sitios degradados (por ejemplo, sitios abandonados tras actividades agrícolas o ganaderas) (Montagnini *et al.* 1994). Especies como estas pueden ser adecuadas en proyectos de rehabilitación de suelos que buscan incrementar el contenido de materia orgánica.

Mecanismos de conservación de nutrientes

La paradoja que surje al observar un bosque muy productivo creciendo en un suelo de poca fertilidad, o, si se quiere, la respuesta al enigma de por qué los suelos de la Amazonia pueden

TABLA 8.6 Eficiencia en el uso de nutrientes (EUN) (Megagramos de incremento de biomasa / kg nutriente en la hojarasca) para especies de plantaciones en Brasil y en Costa Rica.

Porto Seguro, Bahía, Brasil:	**N**	**Ca**	**Mg**	**K**	**P**
Bombax macrophyllum	0.36	0.20	0.88	20.70	20.70
Buchenavia grandis	0.05	0.04	0.38	0.68	1.70
Caesalpinia echinata	0.04	0.03	0.54	0.78	1.81
Centrolobium robustum	0.05	0.05	0.37	0.87	1.74
Eschweilera ovata	0.12	0.10	0.44	0.96	5.73
Hymenaea aurea	0.06	0.09	0.45	0.64	1.91
Lecythis pisonis	0.12	0.11	0.89	1.58	3.56
Platymenia foliolosa	0.08	0.34	7.00	3.51	4.66
Estación Biológica La Selva, Costa Rica:	**N**	**Ca**	**Mg**	**K**	**P**
Hyeronima alchorneoides	0.09	0.03	0.15	0.22	0.45
Stryphnodendron microstachyum	0.08	0.06	0.35	0.63	0.53
Vochysia ferruginea	0.08	0.03	0.26	0.38	0.56
Vochysia guatemalensis	0.16	0.05	0.29	0.84	1.07

sostener un bosque primario de una biomasa impresionante pero no una producción comercial agrícola sostenida, puede explicarse, en parte, por los mecanismos de conservación de nutrientes –mecanismos de los cuales depende la estructura y el funcionamiento del bosque–. Como bien lo expresara el naturalista y viajero Alexander von Humboldt: "en el bosque tropical lluvioso, una immensa capa de moho es prueba palpable de la ininterrupida acción de los poderes orgánicos" (traducido de Humboldt 1821). La idea de que los hongos fueran importantes eslabones en un ciclo cerrado de nutrientes fue desarrollada luego por Hardy (1936) en los bosques de las islas del Caribe, y por Walter (1936) y Milne (1937) en los bosques africanos (citados en Richards 1952). Con base en esos trabajos y en sus propias observaciones sobre el bosque lluvioso de la Guayana Británica (hoy Guyana), Richards (1952, p. 219) señala que "…en el bosque tropical, la vegetación misma establece procesos que tienden a contrarrestar la pobreza de los suelos, y en condiciones de bosque no perturbado, existe un reciclaje cerrado de nutrientes en la vegetación. El suelo bajo su cobertura natural alcanza así un estado de equilibrio en el cual su empobrecimiento, si no se detiene, procede con extremada lentitud". Más adelante, Went y Stark (1968a,b) sugirieron que un eslabón crítico en el reciclaje cerrado al que se refería Richards eran los hongos micorrízicos (ver capítulo 18). En lugar de hablar de un traslado de nutrientes desde la materia orgánica en descomposición hacia el suelo mineral, ellos propusieron que los nutrientes fluían, directamente, de la materia orgánica –a través de las micorrizas– a las raíces de los árboles. De esta forma, se reducían al mínimo las pérdidas por lavado. Las micorrizas, entonces, debían ser capaces de descomponer la celulosa y la lignina de las hojas (Went & Stark 1968a).

Esta "teoría del reciclaje directo", fue, sin embargo, duramente criticada por micólogos y edafólogos, debido a la falta de pruebas sobre la participación directa de las micorrizas en la descomposición de la hojarasca (Swift *et al.* 1979). Lo más probable es que la absorción de nutrientes ocurra luego de que otros hongos hayan descompuesto la celulosa (y otros carbohidratos complejos) contenidos en la hojarasca (Janos 1983). Por otra parte, la idea de que los nutrientes circulan de manera "cerrada" de la materia orgánica a las raíces no necesariamente depende de que las micorrizas mismas puedan descomponer materia orgánica. Existen otros mecanismos por los cuales los nutrientes pueden ser reciclados sin pasar por el suelo mineral. A medida que se descompone la

hojarasca, los nutrientes son liberados y pueden entonces ser absorbidos por otros microorganismos del suelo, o bien, pueden ser adsorbidos en la superficie del suelo o en la superficie del humus. De hecho, y como ya se expuso, la materia orgánica tiene una gran capacidad de retención de nutrientes, y una vez que éstos entran al horizonte orgánico del suelo, pueden entrar en una gran variedad de mini-ciclos. Estas ideas fueron comprobadas en una serie de experimentos realizados cerca de San Carlos de Río Negro, en Venezuela (Jordan 1989). Los reservorios de una parcela de agricultura migratoria ("roza y quema") y el flujo de nutrientes que tenía lugar en ella, fueron medidos y comparados con los de un "bosque control" no perturbado. Los resultados demostraron que la materia orgánica (en descomposición) que permanecía en el suelo después de la quema, era la fuente más importante de nutrientes para los cultivos. Mientras exista una capa de hojarasca en descomposición entremezclada con las raíces, los nutrientes pueden reciclarse sin grandes pérdidas.

Lo que sí hacen las micorrizas, tanto en los bosques templados como en los tropicales, es aumentar el área de absorción de las raíces de los árboles, y esto contribuye a una toma y conservación de nutrientes más eficiente (Vogt *et al.* 1997). Tanto las micorrizas vesículo-arbusculares (endomicorrizas), como las ectomicorrizas, están presentes en los bosques tropicales, las primeras como las micorrizas predominantes en todos los bosques a través del mundo, las segundas, más abundantes en los bosques de Asia y África (Sanford & Cuevas 1996). En los bosques tropicales, la presencia de endomicorrizas mejora la absorción del P; de ahí que su importancia y efectos beneficiosos para las plantas dependan de la disponibilidad misma de P en el suelo (Cuevas & Medina 1988).

Otros mecanismos de conservación de nutrientes en las plantas son: la presencia de hojas esclerófilas, las cuales pueden retardar el lavado de nutrientes y disminuir la herbivoría, y la presencia de compuestos secundarios, que también pueden disminuir las pérdidas ocasionadas por insectos (ver capítulo 19). Las epífitas (musgos, líquenes, otras), de gran abundancia en los troncos y hojas de los bosques tropicales, también acumulan nutrientes (en la biomasa aérea del bosque), con lo cual retardan e incluso evitan su lavado al suelo (ver capítulo 12).

Por último, la transferencia de nutrientes –de la hoja senescente (antes de su caída) al follaje verde– también puede contribuir a la conservación de los mismos. Aunque una comparación del contenido de nutrientes de las hojas verdes con los de la hojarasca no corresponde exactamente con la cantidad transferida (ya que existen pérdidas por lavado u otros factores), en general estos dos valores pueden dar una idea de la magnitud de la transferencia (Vitousek & Sanford 1986). Según los valores mostrados en la Tabla 8.7, el grado de transferencia de P –de las hojas senescentes a otros tejidos vivos de la planta– varía de acuerdo al tipo de bosque, y parece ser más alto en los bosques de bajura (bosques que crecen sobre suelos muy pobres en P, como Oxisoles y Ultisoles) que en los bosques montanos: en los bosques de bajura, las hojas verdes tienen el doble de P que la hojarasca. La tendencia, en los bosques de bajura, hacia una utilización más eficiente del P parece ser el producto de una transferencia más eficaz de este elemento antes de que la hoja se desprenda (Vitousek & Sanford 1986), como se discute a continuación.

Nutrientes que limitan el crecimiento en los bosques tropicales

La idea de que existen ya sea "suelos fértiles", o "nutrientes limitantes" es un concepto derivado de la agricultura: el crecimiento de un cultivo puede verse limitado por un nutriente en particular. Este nutriente puede ser identificado (por medio de un análisis de suelos) y luego ser agregado al suelo. El crecimiento del cultivo puede mejorar significativamente hasta que otro nutriente se vuelva "limitante" para su crecimiento. (Recordemos, nuevamente, que cuando los nutrientes y el agua están presentes en cantidades excesivas, la disponibilidad de luz

TABLA 8.7 Concentración de nutrientes en las hojas verdes y en la hojarasca de los bosques lluviosos neotropicales (adaptado de Vitousek y Sanford 1986).

Sitio	Elementos (%) N	P	Ca
Poco fértil (Oxisol/Ultisol)			
Colombia			
Hojas verdes	1.93	0.07	0.50
Hojarasca	1.30	0.035	0.80
Venezuela			
Hojas verdes	1.78	0.06	0.11
Hojarasca	1.59	0.03	0.17
Muy poco fértil (Spodosol)			
Venezuela			
Hojas verdes	1.08	0.07	0.53
Hojarasca	0.70	0.05	0.77
Bosque Montano			
Venezuela			
Hojas verdes	1.74	0.08	0.64
Hojarasca	1.2	0.06	0.73

puede tornarse el factor limitante para el crecimiento).

Con base en la concentración de nutrientes en la hojarasca de diversos bosques tropicales (una medida de la eficiencia en el uso de nutrientes discutida anteriormente), Vitousek (1984) sugirió que, en en términos generales, el nitrógeno constituye un factor limitante para el crecimiento de los bosques de las regiones templadas, mientras que en las regiones tropicales lo es el fósforo. Este autor revisó una gran cantidad de estudios sobre productividad primaria y cantidad de nutrientes en la hojarasca, y encontró un patrón que apunta hacia una concentración baja de P en la hojarasca de los bosques tropicales de bajura, –señal de que, y debido precisamente a su escasez en el suelo, el P se transfiere a la planta antes de la caída de las hojas–. Esto contrasta con la limitación por N que se observa no solo en los bosques templados sino también en los bosques tropicales montanos, donde las tasas de mineralización de N son menores que las de los bosques de tierras bajas (y, por ende, la disponibilidad de este nutriente para las plantas es reducida).

Esto coincide, al parecer, con los resultados de un estudio realizado en la Amazonia venezolana (en San Carlos de Río Negro), con el fin de determinar qué nutrientes limitaban el crecimiento de la vegetación (Cuevas & Medina 1986, Medina & Cuevas 1989). En dicho estudio se midió el flujo de nutrientes en la hojarasca, así como el crecimiento que experimentaban las raíces tras agregar una serie de nutrientes al suelo. (Este trabajo se realizó en bosques de tierra firme que crecían sobre Oxisoles, y en bosques de caatinga alta y caatinga baja que crecían en suelos arenosos y poco fértiles). Los resultados señalaron que los bosques de tierra firme eran relativamente pobres en P, Ca y Mg, pero poseían cantidades relativamente grandes de N en la vegetación y en el suelo. Por su parte, los bosques de caatinga (alta y baja) acumularon y reciclaron una cantidad relativamente grande de P, y mostraron relaciones N: P comparables con las de bosques en suelos más fértiles. Aparentemente, en el bosque de tierra firme el crecimiento de las raíces estaba limitado por la disponibilidad de P, Ca y Mg, en el de caatinga alta por la disponibilidad de N, y en el de caatinga baja por la disponibilidad de N y P.

Es importante destacar que muchas especies que ya se han adaptado a crecer en suelos muy pobres pueden responder en forma apenas perceptible a la adición de fertilizantes (Chapin

et al. 1986); en cambio, especies que no crecen bien en esos mismos suelos pueden mostrar una respuesta positiva. Por ejemplo, cuando Turner *et al.* (1993) agregaron fertilizante NPK a una serie de plántulas de árboles de la familia Dipterocarpaceae sembradas en suelo del mismo sotobosque en donde ellas abundan (en condiciones de invernadero) no observaron ninguna respuesta positiva; sin embargo, en un experimento paralelo, Turner (1991) observó una respuesta sumamente positiva en las plántulas de *Trema tomentosa*, especie que crece en sitios abiertos con suelos ricos en nutrientes, y de *Melastoma malabathricum*, otra especie pionera que invade sitios expuestos. En experimentos de invernadero, Denslow *et al.* (1987) tampoco observaron ninguna respuesta positiva al adicionar P o N a las estacas de seis especies de arbustos (*Piper* spp. y *Miconia* spp.) propias del sotobosque de tierras bajas de Costa Rica.

En cuanto a bosques montanos, Vitousek *et al.* (1987) añadieron N en un bosque de *Metrosideros polymorpha* localizado en Hawaii y observaron un incremento en el diámetro del tronco de estos árboles. La tasa de incremento varió según la edad del bosque y la edad del sustrato (producto de erupciones volcánicas en diferentes épocas), pero en general el incremento fue considerable. No hubo respuesta a la adición de P o de una combinación de nutrientes exceptuando N y P. En un bosque montano en Jamaica, Tanner *et al.* (1990) observaron que al aplicar N y P por separado se producía un incremento en el diámetro de unas especies, pero no en el de otras. Una respuesta similar se observó en experimentos realizados en un bosque nublado en Colombia y en los Andes venezolanos, donde el N y el P fueron aplicados en forma conjunta (Tanner *et al.* 1992, Grubb 1995).

Los estudios mencionados nos dan una idea de la dificultad que encierra el concepto de "nutrientes limitantes": con mucha frecuencia, no es fácil dilucidar cuál o cuáles nutrientes *limitan* el crecimiento de un bosque. Aunque la adición de un nutriente puede estimular el crecimiento de un cultivo, esto no significa que necesariamente va a beneficiar a todas las especies. Además, ese beneficio puede depender del estadio de la planta (juvenil o adulto). Por otra parte, muchas de las especies nativas de los bosques tropicales ya se han adaptado a vivir en suelos con bajo contenido de nutrientes.

Lo que sí resulta de vital importancia es conocer los mecanismos que mantienen la *disponibilidad* de nutrientes (sin los cuales se alterarían las funciones del bosque) y poder prever la forma en que esos mecanismos podrían verse alterados, luego de una deforestación extensiva (ver detalles en el capítulo 23) o luego de una perturbación "menos severa", como sería la apertura de un claro en el dosel. En la Estación Biológica La Selva, Vitousek y Denslow (1986) examinaron la disponibilidad de nutrientes en diferentes zonas de un claro (en las partes cercanas a la copa del árbol caído y en las partes cercanas al tronco) y no encontraron mayores diferencias en cuanto a la disponibilidad de P o de N. Denslow *et al*. (1990) llegaron a la conclusión de que más que la disponibilidad de nutrientes, la disponibilidad de luz puede ser el factor más importante para el crecimiento de las plantas que se encuentran en el sotobosque (ver capítulos 6 y 10).

El efecto de las perturbaciones de mayor escala (como los huracanes) en los mecanismos de conservación de nutrientes también ha sido objeto de atención, particularmente en el bosque Experimental de Luquillo (Puerto Rico), sitio que se ve afectado por los vientos huracanados una o dos veces cada siglo (ver *Biotropica* vol. **28** [4a]). Tanto Scatena *et al.* (1996) como Vogt *et al.* (1996) observaron que 5 años después del paso del devastador huracán Hugo (en 1989), en dicho bosque aún no se había podido restablecer la tasa de reciclaje de nutrientes (medida a través de la producción y descomposición de hojarasca fina y gruesa, y raíces) que prevalecía antes de la perturbación. En contraste con la caída de un árbol, los huracanes sí pueden alterar por varios años los procesos de reciclaje de nutrientes y su disponibilidad en el bosque neotropical. El tema de las perturbaciones y su efecto sobre el reciclaje de nutrientes se aborda con más detalles a continuación.

Influencia de las perturbaciones sobre la pérdida y el reciclaje de nutrientes

De nuevo cabe señalar que todos los mecanismos de conservación de nutrientes hasta ahora discutidos dependen de la estructura del bosque. La pregunta que surge, sin embargo, es hasta qué punto puede afectarse esa estructura sin que se deterioren totalmente los mecanismos de conservación de nutrientes, de modo que pueda garantizarse un manejo productivo a largo plazo.

Un bosque está expuesto a perturbaciones naturales y antropogénicas, y éstas pueden variar según su intensidad, su escala de acción y su duración (ver capítulos 1 y 5). Su efecto sobre el reciclaje de nutrientes, así como la posibilidad de que se recuperen valores que permitan el mantenimiento de la estructura y las funciones del bosque son también variables (Jordan 1985). A continuación se tratan con mayor detalle dos tipos comunes de perturbaciones antrópicas en el bosque lluvioso neotropical: la "roza y quema", y la tala selectiva de árboles.

Movilización y pérdida de nutrientes en la agricultura migratoria

Los efectos de la "roza y quema" en la dinámica de nutrientes han sido objeto de considerable atención, debido a la frecuencia y la importancia socioeconómica de este sistema de uso de la tierra (Nye & Greenland 1960, Watters 1971, Andreiesse & Schelhaas 1987, Bandy *et al.* 1993). Por mucho tiempo se pensó que la disminución tan abrupta que mostraban los cultivos anuales (p.ej., el maíz y el arroz) en su productividad, tras dos o tres años de ser cultivados en una parcela migratoria, se debía a la pérdida de nutrientes del suelo (p.ej., percolación del calcio y el potasio, y volatilización del N). Sin embargo, los resultados del proyecto "El Hombre y la Biosfera" (el cual se llevó a cabo en la región amazónica, cerca de San Carlos de Río Negro) (Jordan 1989), señalan que durante los primeros 2 o 3 años de cultivo sólo una pequeña parte de los nutrientes almacenados se pierde por lixiviación. La merma en la productividad parece obedecer, más bien, a la fijación de un elemento tan importante como el fósforo (por el hierro y el aluminio del suelo mineral), fijación que lo inmoviliza y lo vuelve inutilizable para las plantas. En el Recuadro 8.1 se detallan algunos mecanismos de retención de nutrientes en los suelos de la Amazonia venezolana, especialmente en lo que respecta al fósforo.

La recuperación del capital de nutrientes de un sitio que ha sido sometido a la "roza y quema" procede de manera inversa a las pérdidas. En la Amazonia colombo-venezolana, Saldarriaga (1987) estudió una secuencia de 23 bosques secundarios de diferentes edades luego del abandono del sitio (sobre Oxisoles) y encontró que el K era el nutriente que más rápidamente se recobraba, seguido por el P y el Ca (la edad de abandono era variable pero el más antiguo había estado abandonado por unos 80 años). En contraste con los otros nutrientes estudiados, la cantidad de N continuó disminuyendo hasta por 10 años después de ocurrido el abandono del sitio, posiblemente debido a que las pérdidas (por lixiviación y volatilización) superaban las entradas (por mineralización de la hojarasca o por el agua de lluvia). Conforme se avanzaba en la secuencia de edades, el nivel de N fue aumentando gradualmente hasta alcanzar valores similares a los del bosque primario. En suelos más fértiles, tales como aquéllos derivados de materiales volcánicos, la recuperación del capital de nutrientes puede ocurrir mucho más rápidamente.

Otros estudios han explorado las consecuencias –en el reciclaje de nutrientes– de convertir un bosque en un pastizal (ver Tabla 23.2), perturbación ésta mucho más extensa y permanente que la agricultura migratoria. En los bosques lluviosos de Costa Rica, Reiners *et al.* (1994) observaron una serie de cambios –en las propiedades del suelo– asociados a este tipo de conversión. Algunos cambios fueron positivos, como una disminución en la acidez y un aumento en la concentración de algunas bases; pero otros

RECUADRO 8.1 Mecanismos de retención de P en los suelos del Amazonas venezolano

En los bosques no perturbados de la región de San Carlos de Río Negro, en Venezuela, el P del suelo se encuentra en formas disponibles para la vegetación (Jordan 1989). Inclusive luego de cortar y quemar el bosque, durante los primeros 1-2 años de cultivo, la mayor parte del fósforo del suelo se mantiene en tales formas móviles. Ello ocurre porque los ácidos orgánicos provenientes de la hojarasca en descomposición se combinan con el Fe y el Al y forman compuestos complejos en el suelo. Estos ácidos ocupan los sitios donde de otra manera hubiera sido inmovilizado el P, dejando así una mayor cantidad de este elemento disponible para las plantas. Una vez que un sitio es cortado y quemado, el humus y la hojarasca desaparecen gradualmente (durante los tres primeros años de cultivo), la liberación de ácidos orgánicos disminuye, y una mayor proporción de P se inmoviliza en el suelo. Al final del tercer año, todo el humus y la mayor parte de los troncos de los árboles han desaparecido. La falta de P provoca una disminución en la productividad del cultivo. La conversión del P de un estado disponible para las plantas a uno inmóvil se debe, entonces, a la desaparición progresiva del humus y la materia orgánica de la superficie del suelo.

A pesar de la inmovilización del P, la vegetación sucesional secundaria invade los sitios abandonados. Cuando un sitio es abandonado (al cabo de unos cuatro años de practicar en él la roza y quema), el nivel de nutrientes en el suelo (excepto N) puede ser mayor que en los bosques adyacentes no perturbados. Este incremento obedece al paso de nutrientes del "compartimiento árboles" al "compartimiento suelos". Además, conforme la vegetación de carácter sucesional se establece, se observa un incremento de P en su biomasa. Probablemente este P se encuentra asociado a compuestos de Fe y Al no disponibles para los cultivos, pero que sí pueden ser aprovechados por las especies nativas del bosque, de carácter pionero o sucesional.

Situaciones como la descrita para San Carlos de Río Negro ocurren en otros bosques húmedos y lluviosos tropicales donde el bosque ha sido cortado y quemado, y utilizado para la agricultura itinerante. En cada caso particular, los nutrientes limitantes pueden ser diferentes, pero muy frecuentemente el P es el nutriente más susceptible de perderse, o cuya disponibilidad se ve reducida por mecanismos como los ya descritos. La baja disponibilidad de nutrientes lleva muchas veces al abandono de un sitio, hasta que los procesos de sucesión (el "tiempo de descanso") logren recuperar los mecanismos de reciclaje de nutrientes y permitan, una vez más el crecimiento de un nuevo cultivo.

fueron negativos; entre ellos, un aumento en la densidad aparente del suelo (con la consecuente disminución en la porosidad), una menor concentración de nitratos, y una menor nitrificación y mineralización del N del suelo. Los datos indicaron, no obstante, que por lo general estos cambios eran reversibles (una vez abandonado el pastizal).

Influencia de la tala selectiva en la pérdida y el reciclaje de nutrientes

La posibilidad de cosechar madera en forma sostenible depende, no tanto de los nutrientes del sitio, sino de otros factores como la selección adecuada de árboles semilleros (Guariguata & Pinard 1998), el uso de técnicas de manejo orientadas a favorecer el crecimiento de determinadas especies, la regeneración natural y el efecto del manejo sobre la fauna dispersora de semillas (Johns 1997). No obstante, las consecuencias de una disminución en el capital de nutrientes (consecuencia implícita en la extracción de madera), y los posibles cambios en los mecanismos de reciclaje, deberían ser, también, objeto de especial atención, sobre todo para prever consecuencias en el largo plazo.

La mayoría de los estudios al respecto se ha concentrado en la proporción de nutrientes que se extraen con la cosecha y en la perturbación que causan las operaciones mecanizadas (p.ej., el efecto de la maquinaria pesada en el sitio, las consecuencias, en el suelo, de la apertura de caminos y el arrastre de troncos). Evidentemente, los productos forestales constituyen un "compartimiento" de nutrientes y, por lo tanto, su cosecha representa un "costo" para el ecosistema (Wang *et al.* 1991, Montagnini & Sancho 1994, Nykvist 1997). Importa tener en cuenta, sin embargo, que la concentración de nutrientes difiere según el tejido vegetal de que se trate (follaje, ramas, troncos). Si las normas de cosecha se establecieran tomando en cuenta el

contenido de nutrientes de cada tejido, podrían lograrse pautas de manejo mucho más eficaces para la conservarción de nutrientes. La hojarasca y el mantillo, por ejemplo, pueden contener una porción importante de los nutrientes de un sitio. De hecho, al estudiar diversas plantaciones forestales, varios autores observaron que el mantillo representaba entre el 16 y el 50% de los nutrientes contenidos en la biomasa aérea arbórea (Wang *et al.* 1991, Montagnini & Sancho 1994, Stanley & Montagnini 1999). Los autores citados consideran que si el mantillo se retuviera en el suelo una vez cosechados los árboles, se estaría conservando una reserva sustancial para la siguiente rotación. Aún resta determinar, sin embargo, si esta relación se mantiene en los bosques naturales.

Como se mencionó anteriormente, se ha sugerido que, en los bosques tropicales, especialmente en aquellos que crecen en suelos poco fértiles, la acumulación de nutrientes en la biomasa (donde no pueden ser lixiviados, como sí ocurre con los que se encuentran en el suelo), constituye un mecanismo más de conservación de nutrientes (Richards 1952, Walter 1979, Jordan 1985). Si esta suposición es válida, entonces las pérdidas que le ocasiona la tala selectiva a los bosques tropicales podrían ser sustanciales debido a la baja cantidad de nutrientes presentes en sus suelos. Algunos autores, sin embargo, han señalado la falta de evidencia científica respecto a la pérdida de nutrientes causada por la tala selectiva de árboles en el bosque tropical (Whitmore 1984, Poels 1987, Proctor 1987, Anderson & Spencer 1991).

Recientemente, Nykvist (1998) comparó una serie de datos sobre los nutrientes contenidos en los árboles, la hojarasca, el humus y el suelo de los bosques tropicales (24 publicaciones), los bosques de coníferas de las zonas templadas (29 publicaciones) y los bosques latifoliados de las zonas templadas (14 publicaciones). Dicho autor llegó a la conclusión de que aun cuando los suelos del bosque tropical albergan comparativamente menos nutrientes con respecto a los de bosques templados, el porcentaje del total de nutrientes que se remueve del ecosistema al cosechar un árbol es el mismo en un bosque tropical y en un bosque latifoliado de zona templada. Sin embargo, al analizar el nitrógeno y el magnesio, las pérdidas resultaron mayores en los bosques tropicales que en los bosques de coníferas de las zonas templadas. Ahora bien, es posible que el autor haya trabajado únicamente con datos de bosques tropicales asentados en suelos volcánicos (u otro tipo de suelo fértil). Es posible, también, que si se hubieran incorporado datos de bosques de suelos más pobres (Ultisoles u Oxisoles) se hubiera manifestado algún tipo de diferencia entre el contenido de nutrientes de los troncos de las regiones templadas y el de las regiones tropicales. En todo caso, aún cuando no se hubiera observado una diferencia al respecto, es claro que los suelos de los bosques tropicales tienen una menor cantidad de cationes que los de los bosques templados. Por consiguiente, el porcentaje de pérdidas que representa la cosecha de madera sería mayor, con referencia al total de nutrientes, en los bosques tropicales húmedos y lluviosos que en los bosques templados.

Otros autores han estimado las pérdidas que produce la tala selectiva de bosques tropicales combinando datos de campo y modelos de simulación. Poels (1987), por ejemplo, utilizó datos sobre flujo de agua y nutrientes para hacer comparaciones entre un bosque inalterado y un bosque sometido a tala selectiva y a prácticas silviculturales (sus datos provenían de cuencas con suelos poco fértiles localizadas en Surinam). Uno de los modelos de simulación del flujo de materia orgánica mostró que durante los primeros tres años posteriores al tratamiento se liberaron grandes cantidades de nutrientes, pero solamente una pequeña proporción de esos nutrientes salió de la cuenca a través de las aguas de drenaje. Asimismo, se observó una considerable entrada de nutrientes con las aguas de lluvia, tanto en la cuenca tratada como en la cuenca sin perturbar, de manera que se concluyó que el tratamiento silvicultural no resultó en una pérdida significativa de nutrientes del ecosistema.

Por su parte, Anderson y Spencer (1991) hicieron una revisión crítica de la literatura que trata del efecto de las perturbaciones del bosque tropical en la pérdida de nutrientes, y llegaron a la conclusión de que, siempre y cuando se eviten

formas extremas de perturbación (como la perturbación de tipo mecánico durante el corte y arrastre de la madera), existe poca evidencia de que la disminución en el contenido de nutrientes del ecosistema limite la tasa de regeneración de los bosques dedicados a la cosecha de madera. Dichos autores recomiendan retener los residuos vegetales como una medida particularmente importante para conservar los suelos, sobre todo en zonas donde el relieve es muy quebrado. La retención de residuos (luego de la corta) resultaría en una liberación lenta de nutrientes que ayudaría al desarrollo de la regeneración natural.

Al estudiar el impacto de la tala selectiva en la pérdida de nutrientes, es importante considerar, también, las pérdidas que se producen una vez finalizadas las operaciones de extracción, en particular aquellas ocasionadas por la lixiviación y la erosión (Nykvist 1998). Una de las principales consecuencias de la extracción selectiva de madera, sobre todo si ésta se realiza de manera mecanizada, es la pérdida de suelos (con la consiguiente disminución en la cantidad y disponibilidad de nutrientes): por un lado, la maquinaria tiende a eliminar la capa superficial del suelo, y, por otro, la falta de cobertura y la compactación conducen a la erosión del suelo subyacente. En los bosques húmedos y lluviosos, las pérdidas de suelo por erosión suelen ser bajas (por lo general con valores de menos de 10 toneladas de suelo por hectárea y por año); pero en las plantaciones forestales que aplican la quema o la eliminación del mantillo, pueden llegar a más de 100 ton ha^{-1} $año^{-1}$ (Tabla 8.8). En cuanto a la eliminación de la capa de suelo superficial, en un Ultisol de la Amazonia ecuatoriana, se observó que ésta provocó un 70% de aumento en la densidad aparente del suelo, condición que estuvo acompañada de una disminución significativa en la cantidad de materia orgánica, nitrógeno y fósforo, en el nivel de saturación de bases, en la porosidad y en la disponibilidad de agua (Woodward 1996).

En el sudeste asiático, donde el manejo de bosques se ha llevado a cabo a gran escala y durante décadas (y por lo general recurriendo a maquinaria pesada), se han estudiado ciertas características físicas de los suelos asociadas a la compactación. Una de ellas es la disminución que se observa en la capacidad de infiltración del suelo, disminución que puede provocar un aumento considerable en el flujo superficial y, a su vez, en la erosión y el lavado de nutrientes (Malmer & Grip 1990, Nussbaum *et al.* 1995). En un estudio realizado en Sabah (Malasia), se observó que los suelos de los bosques que habían sido sometidos a tala selectiva mostraban una disminución significativa en su capacidad de infiltración. Esto se observó tanto en los suelos arcillosos como en los arenosos, pero el efecto fue tres veces mayor en los suelos arcillosos (Malmer & Grip 1990).

Este cambio en la condición de los suelos dificulta la regeneración, sea natural o artificial, y es particularmente palpable en áreas que han sido afectadas por el paso de maquinaria (caminos, y sitios de carga y descarga). Al investigar los factores que más influían en la regeneración de sitios como estos, Nussbaum *et al.* (1995) encontraron que la deficiencia de nutrientes, y no la compactación del suelo, era el factor que más limitaba el crecimiento inicial de los árboles (su investigación se llevó a cabo también en Sabah). La aplicación de fertilizantes a las plántulas de especies árboreas mejoró considerablemente su crecimiento. Igual resultado generó la adición de suelo superficial.

TABLA 8.8 Tasas de erosión estimadas en ecosistemas tropicales (adaptado de Young 1989).

Ecosistema	Erosión (ton ha^{-1} $año^{-1}$)
Bosque lluvioso	0.03-6.16
Plantaciones forestales no manejadas	0.02-6.20
Agricultura migratoria	0.40-70.05
Cultivos arbóreos, desmalezados	1.20-182.90
Plantaciones forestales sujetas a quema o sin mantillo	5.92-104.80

En Costa Rica, en varios bosques de bajura, Guariguata y Dupuy (1997) hicieron una tipificación de la regeneración vegetal que tenía lugar en cuatro caminos de arrastre de troncos (estos caminos tenían entre 12 y 17 años de haber sido abandonados). Los valores de abundancia y densidad de brinzales que arrojaron las parcelas ubicadas en el centro de los caminos fueron, en promedio, una cuarta parte de los valores encontrados en el borde de los caminos y en el bosque perturbado. Los autores consideran que, en el centro de los caminos, la recuperación del área basal podría tomar, como mínimo, 80 años –debido, probablemente, a una mayor compactación y a una menor fertilidad del suelo–.

En resumen, a pesar de que los datos aportados por los trabajos científicos tienden a estimar que la pérdida de nutrientes debido a la extracción selectiva de madera no es considerable en los bosques lluviosos tropicales, el impacto causado por la maquinaria sí puede afectar negativamente el balance de nutrientes del sitio. Y esto lo hace de manera indirecta, al alterar las propiedades físicas del suelo. En última instancia, lo que se estaría perjudicando es la dinámica de la regeneración natural.

Perspectivas de investigación futura

En los últimos cincuenta años, se ha adquirido un mayor conocimiento sobre el reciclaje de nutrientes en los bosques lluviosos tropicales, la participación de los componentes de plantas y suelos, las tasas de reciclaje, y los mecanismos de conservación del ecosistema. A nivel global, sin embargo, cuantificar la importancia de los bosques tropicales lluviosos como reservorios de carbono y nitrógeno atmosférico, y evaluar los cambios que puede ocasionar el manejo en estos reservorios, constituyen un objetivo de investigación fundamental. A nivel de ecosistema, el desafío más importante lo constituye el estudio del roce que suele presentarse entre los aspectos económicos y las técnicas de manejo orientadas a la conservación de nutrientes. Por otra parte, y en contraste con la gran cantidad de estudios que se han dedicado al reciclaje de nutrientes en los bosques naturales, es relativamente poco lo que se conoce sobre la relación entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y el crecimiento de las especies del bosque (ver p. ej., Herrera & Finegan 1997); aspecto este último que resulta fundamental para el manejo de estos ecosistemas.

Literatura citada

Anderson, J. M., & T. Spencer. 1991. Carbon, nutrient and water balances of tropical rain forest ecosystems subject to disturbance: management implications and research proposals. MAB Digest 7. UNESCO, Paris.

Andreiesse, J.P., & R. M. Schelhaas. 1987. A monitoring study of nutrient cycles en soils used for shifting cultivation under various climatic conditions en tropical Asia. III. The effects of land clearing through burning on the fertility level. Agriculture, Ecosystems and Environment **19**: 311-332.

Baillie, I. C. 1996. Soils of the humid tropics. Pp. 256-286 *en* P. W. Richards. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press, UK.

Bandy, D.E., D. P. Garriti, & P. A. Sánchez, P. A. 1993. The worldwide problem of slash and burn agriculture. Agroforestry Today **5**: 2-9.

Binkley, D., A. Dunkin, D. DeBell, & M. G. Ryan. 1992. Production and nutrient cycling in mixed plantations of *Eucalyptus* and *Albizia* in Hawaii. Forest Science **38**: 393 -408.

Brown, L.R. editor. 1990. State of the world 1990. W.W. Norton and Company, USA.

Brown, S., & A. E. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. Biotropica **14**: 161-187.

Bruijnzeel, L.A. 1989. Nutrient content of bulk precipitation in south-central Java, Indonesia. Journal of Tropical Ecology **5**: 187-202.

Bruijnzeel, L.A. 1991. Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: a review. Journal of Tropical Ecology **7**: 1-24.

Bruijnzeel, L. A., & E. J. Veneklaas. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. Ecology **79**: 3-9.

Byard, R., L. C. Lewis, & F. Montagnini. 1996. Leaf litter decomposition and mulch performance from mixed and monospecific plantations of native tree species in Costa Rica. Agriculture, Ecosystems and Environment **58**: 145-155.

Cairns, M. A., & R. A. Meganck. 1994. Carbon sequestration, biological diversity, and sustainable development: Integrated forest management. Environmental Management **18**: 13-22.

Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 233-260.

Chapin, F.S. 1983. Patterns of nutrient absorption and use by plants from natural and man-modified environments. Pp. 175-187 *en* H. A. Mooney & M.Godron, editores. Disturbance and Ecosystems. Ecological Studies **44**. Springer-Verlag, USA.

Chapin, F.S., P. M. Vitousek, & K. Van Cleeve. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. American Naturalist **127**: 48-58.

Cuevas, E., & A. E. Lugo. 1998. Dynamics of organic matter and nutrient return from litter fall in stands of ten tropical plantation species. Forest Ecology and Management **112**: 263-279.

Cuevas, E., & E. Medina. 1986. Nutrient dynamics within amazonian forest cosystems. I. Nutrient flux in fine litter and efficiency of nutrient utilization. Oecologia **68**: 466-472.

Cuevas, E., & E. Medina. 1988. Nutrient dynamics within amazonian forests. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. Oecologia **76**: 222-235.

Cuevas, E., & E. Medina. 1998. The role of nutrient cycling in the conservation of soil fertility in tropical forest ecosystems. Pp. 263-278 *en* B. Gopal, P. S. Pathak, K. & G. Saxena, editores. Ecology Today: An Anthology of Contemporary Ecological Research. International Scientific Publications. New Delhi, India.

Cuevas, E., S. Brown, & A. E. Lugo. 1991. Above and belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broaleaved secondary forest. Plant and Soil **135**: 257-268.

Denslow, J. S., P. M. Vitousek, & J. C. Schultz. 1987. Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. Oecologia **74**: 370-376.

Denslow, J. S., J. C. Schultz, P. M. Vitousek, & B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. Ecology **71**: 165-179.

Ewel, J. J., & A. Hiremath. 1998. Nutrient use efficiency and the management of degraded lands. Pp. 199 -215 *en* B. Gopal, P. S. Pathak, & K. G. Saxena, editores. Ecology Today: An Anthology of Contemporary Ecological Research. International Scientific Publications. New Delhi, India.

Fassbender, H. W. 1987. Modelos edafológicos de sistemas agroforestales. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Serie de Materiales de Enseñanza No. 29. Turrialba, Costa Rica.

Grubb, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. Annual Review of Ecology and Systematics **8**: 83-107.

Grubb, P. J. 1989. The role of mineral nutrients in the tropics: a plant ecologist view. Pp. 417-440 *en* J. Proctor, editor. Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems. Blackwell Scientific Publications, USA.

Grubb, P. J. 1995. Mineral nutrients and soil fertility in tropical rain forests. Pp. 308- 330 *en* A. E. Lugo, & C. Lowe, editores. Tropical Forests: Management and Ecology. Ecological Studies **112**. Springer-Verlag, USA.

Guariguata, M. R. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. Journal of Ecology **78**: 814-832.

Guariguata, M. R., & J. M. Dupuy. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. Biotropica **29**: 15-28.

Guariguata, M. R. & M. A. Pinard. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. Forest Ecology and Management **112**: 87-99.

Hardy, F. 1936. Some aspects of cacao soil fertility in Trinidad. Tropical Agriculture, Trinidad **13**: 315-317.

Herrera, B., & B. Finegan. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. Plant and Soil **191**: 259-267.

Houghton, R. A. 1990. The global effects of tropical deforestation. Environmental Sciences and Technology **24**: 414-422.

Humboldt, A. von. 1821. Personal narrative of travels to the equinoctial regions of the new continent, during the years 1799-1804. Longman, UK.

Janos, D. P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. Pp. 327-345 *en* S.L. Sutton, T.C. Whitmore, & A.C. Chadwick, editores. Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, UK.

Johns, A. G. 1997. Timber production and biodiversity conservation in tropical rain forests. Cambridge University Press, UK.

Jordan, C. F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. John Wiley & Sons, UK.

Jordan, C. F. 1989. An Amazonian Rain Forest. UNESCO and The Parthenon Group. Carnforth, U.K.

Lugo, A. E. 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. Ecological Monographs **62:** 1-41.

Malmer, A., & H. Grip. 1990. Soil disturbance and loss of infiltrability caused by mechanized and manual extraction of tropical rainforest in Sabah, Malaysia. Forest Ecology and Management **38**:1-12.

Matson, P. A., P. M. Vitousek, J. J. Ewel, M. J. Mazzarino, & G. P. Robertson. 1987. Nitrogen transformations following tropical forest felling and burning on a volcanic soil. Ecology **68:** 491-502.

Medina, E. 1995. Physiological ecology of trees and application to forest management. Pp.289-307 *en* A. E. Lugo & C. Lowe, editores. Tropical Forests: Management and Ecology. Ecological Studies **112**. Springer- Verlag, USA.

Medina, E., & E. Cuevas. 1989. Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Rio Negro basin. Pp. 217-240 *en* J. Proctor, editor. Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems. Blackwell Scientific Publications, UK.

Medina, E., & E. Cuevas. 1994. Mineral nutrition: humid tropical forests. Progress in Botany **55**:115-129.

Medina, E., & E. Cuevas. 1996. Biomass production and accumulation in nutrient -limited rainforests: implications for responses to global change. Pp. 221-240 *en* J. H. C. Gash, C. A. Nobre, J. M. Roberts, & R. L. Victoria, editores. Amazonian Deforestation and Climate. John Wiley and Sons, UK.

Montagnini, F., K. Ramstad, K., & F. Sancho. 1993. Litterfall, litter decomposition and the use of mulch of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. Agroforestry Systems **23**: 39-61.

Montagnini, F., A. Fanzeres, & S. G. da Vinha, S. G. 1994. Studies on restoration ecology in the Atlantic forest region of Bahia, Brazil. Interciencia **19**: 323-330.

Montagnini, F., & F. Sancho. 1994. Aboveground biomass and nutrients in young plantations of indigenous trees on infertile soils in Costa Rica: implications for site nutrient conservation. Journal of Sustainable Forestry **1**: 115-139.

Montagnini, F., C. F. Jordan, & R. Matta Machado. 2000. Nutrient cycling and nutrient- use efficiency in agroforestry systems. Pp. 131-160 *en* P. M. S. Ashton, & F. Montagnini, editores. The Silvicultural Basis for Agroforestry Systems. CRC Press, USA.

Murphy, P. G., & A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp 9-34 *en* S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina, editores. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK.

Nussbaum, R., J. Anderson, & T. Spencer. 1995. Factors limiting the growth of indigenous tree seedlings planted on degraded rainforest soils in Sabah, Malaysia. Forest Ecology and Management **74**: 149-159.

Nye, P. H., & D. J. Greenland. 1960. The soil under shifting cultivation. Technical Communication No. 51, Commonwealth Bureau of Soil Sciences, UK.

Nykvist, N. 1997. Total distribution of plant nutrients in a tropical rainforest ecosystem, Sabah, Malaysia. Ambio **26**:152-157.

Nykvist, N. 1998. Do logs from tropical rain forests contain more plant nutrients than logs from temperate forests: a literature review. Journal of Sustainable Forestry **7**: 1-19.

Palm, C.A. 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. Agroforestry Systems **30**: 105-124.

Poels, R. L. H. 1987. Soils, water and nuntrients in a forest ecosystem in Suriname. Doctoral thesis, Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.

Priess, J. & H. Fölster. 1994. Carbon cycle dynamics and soil respiration of forests under natural degradation in the Gran Sabana. Interciencia **19**:317-322.

Proctor, J. 1987. Nutrient cycling in primary and secondary rain forests. Applied Geography **7**:135-152.

Reiners, W. A., A. F. Bouwman, W. F. J. Parsons, & M. Keller. 1994. Tropical rainforest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. Ecological Applications **4**: 363-377.

Reyes, G., S. Brown, J. Chapman, & A. E. Lugo. 1992. Wood Densities of Tropical Tree Species. General Technical Report SO-88. Southern Forest Experiment Station, USDA Forest Service, New Orleans, USA.

Richards, P. W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge University Press, UK.

Russell, A.E., & J. J. Ewel. 1985. Leaching from a tropical andept during big storms: a comparison of three methods. Soil Science **139**:181-189.

Saldarriaga, J. G., 1987. Recovery following shifting cultivation. Pp. 24-33 *en* C. Jordan, editor. Amazonian Rain Forests. Ecosystem disturbance and recovery. Springer-Verlag, USA.

Saldarriaga, J.G., D. C. West, M. L. Tharp, & C. Uhl. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology **76**:938-958.

Sanford, R.L., Jr. 1989. Root systems of three adjacent, old growth Amazon forests and associated transition zones. Journal of Tropical Forest Science **3**: 268-279.

Sanford, R.L, Jr., & E. Cuevas. 1996. Root growth and rhizosphere interactions in tropical forests. Pp. 268-300 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, USA.

Scatena, F. N., S. Moya, C. Estrada, & J. D. Chinea. 1996. The first five years in the reorganization of aboveground biomass and nutrient use following hurricane Hugo in the Bisley Experimental Watersheds, Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Biotropica **28**: 424-440.

Stadmüller, T. 1987. Cloud forests in the humid tropics. A bibliographic review. The United Nations University, Tokyo, Japan.

Stanley, W., & F. Montagnini. 1999. Biomass and nutrient accumulation in pure and mixed plantations of

indigenous tree species grown on poor soils in the humid tropics of Costa Rica. Forest Ecology and Management **113**: 91-103.

Swift, M. J., O. W. Heal, & J. M. Anderson. 1979. Decomposition in terrestrial systems. University of California Press, USA.

Tanner, E.V.J., V. Kapos, S. Freskos, J. R. Healey, & A. M. Theobald. 1990. Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees. Journal of Tropical Ecology **6**:231-238.

Tanner, E.V.J., V. Kapos, & W. Franco, W. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. Ecology **73**: 78 -86.

Tanner, E. V. J., P. M. Vitousek, & E. Cuevas. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. Ecology **79**: 10-22.

Tiessen, H., E. Cuevas, & P. Chacón. 1994a. The role of soil organic matter in sustaining soil fertility. Nature **371**:783-785.

Tiessen, H., P. Chacón, & E. Cuevas, E. 1994b. Phosphorus and nitrogen status in soils and vegetation along a toposequence of dystrophic rainforests of the upper Rio Negro. Oecologia **99**: 145-150.

Tiessen, H., E. Cuevas, & I. H. Salcedo. 1998. Organic matter stability and nutrient Availability under temperate and tropical conditions. Pp. 415-422 *en* Towards Sustainable Land Use. Advances in GeoEcology **31**. Catena Verlag.

Turner, I. M. 1991. Effects of shade and fertilizer addition on the seedlings of two tropical woody pioneer species. Tropical Ecology **32**: 24-29.

Turner, I. M., Brown, N. D., Newton, A. C. 1993. The effect of fertilizer application on dipterocarp seedling growth and mycorrhizal infection. Forest Ecology and Management **57**: 329-337.

Van Wambeke, A. 1992. Soils of the Tropics. Properties and Appraisal. McGraw-Hill, USA.

Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. Ecology **65**: 285-298.

Vitousek, P. M., & J. S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rain forest. Journal of Ecology **74**: 1167-1178.

Vitousek, P. M., & R. L. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Annual Review of Ecology and Systematics **17**:137-167.

Vitousek, P.M., L. R. Walker, L. D. Whittaker, D. Mueller-Dombois, & P. A. Matson 1987. Biological invasion of *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. Science **238**: 802-804.

Vogt, K. A., D. J. Vogt, P. Boon, A. Covich, F. N. Scatena, H. Asbjörnsen, J. L. O'Hara, J. Pérez, T. G. Siccama, J. Bloomfield, & J. F: Ranciato. 1996. Litter dynamics along stream, riparian and upslope areas following hurricane Hugo, Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Biotropica **28**: 458-470.

Vogt, K. A., H. Asbjörsen, A. Ercelawn, F. Montagnini, & M. Valdes. 1997. Roots and mycorrhizas in plantation ecosystems. Pp. 247-296 *en* E. K. S. Nambiar, & A. G. Brown, editores. Management of Soil, Nutrients and Water in Tropical Plantation Forests. ACIAR/CSIRO/CIFOR. ACIAR, Canberra, Australia.

Walter, H. 1979. Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere. Springer-Verlag, USA.

Wang, D., F, H. Bormann, A. E. Lugo, & R. D. Bowden. 1991. Comparison of nutrient-use efficiency and biomass production in five tropical tree taxa. Forest Ecology and Management **46**: 1-21.

Watters, R. F. 1971. Shifting Cultivation in Latin America. FAO Forestry Development Paper No. 17. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.

Went, F.W., & N. Stark. 1968a. Mycorrhiza. BioScience **18**:1035-1039.

Went, F.W., & N. Stark. 1968b. The biological and mechanical role of soil fungi. Proceedings of the National Academy of Sciences **60**: 497-504.

Whitmore, T.C. 1984. Tropical rain forests in the Far East. Clarendon Press, UK.

Woodward, C.L. 1996. Soil compaction and topsoil removal effects on soil properties and seedling growth in Amazonian Ecuador. Forest Ecology and Management **82**:197 -209.

Young, A. 1989. Agroforestry for Soil Conservation. C.A.B. International and International Council for Research in Agroforestry, Wallingford, UK.

Zarin, D. J., & A. H. Johnson. 1995. Base saturation, nutrient cation, and organic matter increases during early pedogenesis on landslide scars in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Geoderma **65**: 317-330.

Zimmerman, J. K., W. M. Pulliam, D. J. Lodge, V. Quiñones Orfila, N. Fetcher, S. Guzmán Grajales, J. A. Parrota, C. E. Asbury, L. R. Walker, & R. B. Waide. 1995. Nitrogen immobilization by decomposing woody debris and the recovery of tropical wet forest from hurricane damage. Oikos **72**: 314-322.

9

Los factores edáficos y la distribución de las plantas

David B. Clark

Introducción

Uno de los fenómenos naturales más estudiados por los ecólogos es el incremento gradual que se observa en el número de especies (animales y vegetales) a lo largo de cualquier gradiente latitudinal, desde los polos hasta el ecuador terrestre. A nivel global este aumento se puede correlacionar, de manera importante, con la energía solar y la precipitación que recibe una región (Currie 1991, Wright *et al*. 1993). Pero a escalas espaciales más pequeñas, la relación entre biodiversidad y energía incidente es mucho menos marcada e incluso puede ser inexistente (Latham & Ricklefs 1993). Cuando se trabaja a ese tipo de escalas, son otros los factores que determinan la variación en la distribución y la abundancia de especies. Particularmente en las plantas, la variación a nivel de paisaje se puede relacionar con la variación en los factores edáficos. Por factores edáficos nos referimos a la composición química y física del suelo, incluida la modificación que pueden sufrir las propiedades del suelo por su posición espacial (por ejemplo, el grado de pendiente). El propósito de este capítulo es examinar los principales factores edáficos que se conocen, discutir su influencia en las plantas (sobre todo en los árboles), y señalar algunas orientaciones que pueden ser de utilidad para quienes estudian este tipo de relación. Hasta la fecha, la mayoría de las investigaciones en este campo se ha llevado a cabo en bosques primarios, o sea, en bosques que según su estructura, tienen poca o ninguna evidencia de perturbaciones antropogénicas recientes (Clark 1996). Estos bosques, según el sistema de zonas de vida de Holdridge (Holdridge 1979) (ver capítulo 3) corresponden, básicamente, a los bosques tropicales húmedos y muy húmedos (lluviosos). Posiblemente los factores que se discuten aquí sean igualmente importantes para los bosques secundarios, pero estos han sido menos estudiados (ver capítulo 23 para algunos ejemplos).

El tema de los factores edáficos como determinantes de la riqueza que muestran las plantas tropicales ha sido objeto de mucha atención. Sin embargo, no se ha logrado ningún consenso al respecto. Continúa siendo, por tanto, un campo abierto a muchas posibilidades de estudio. Aprender más sobre la relación entre las plantas y los factores edáficos es, además, algo que traspasa las fronteras de lo puramente teórico. Día con día los bosques del neotrópico son destinados a otros usos; de ahí la necesidad de desarrollar estrategias de conservación que intenten reducir al mínimo la pérdida de especies que se está ocasionando. No obstante, para poder planificar y manejar los paisajes tropicales es indispensable apreciar, por lo menos a nivel general, la influencia de los factores edáficos en la distribución y la fisiología de la vegetación. En este capítulo se resume lo que se sabe hasta ahora al respecto, y se proponen, al mismo tiempo, algunas líneas de investigación que podrían desarrollarse en los bosques neotropicales.

La relación entre la vegetación y los factores edáficos se asumirá desde diferentes escalas espaciales (ver Recuadro 9.1). Recordemos que en los análisis ecológicos no existe una escala "correcta": todo depende de la meta del investigador (capítulo 1). Tampoco existen límites fijos para definir las escalas espaciales (ver p. ej., Fig. 1.3): éstas pueden variar no solo entre una disciplina y otra, sino también dentro de una misma disciplina. Para los propósitos del presente trabajo se definen tres escalas espaciales: (1) la escala grande (>100 km^2), que es la que abarca desde la cuenca de un río de tamaño mediano hasta un área como la Amazonia o América Central; (2) la escala pequeña (<1 km^2), que es la escala que suele utilizar la mayoría de los estudios ecológicos y todos los estudios que se basan en una sola parcela; y (3) la mesoescala (1-100 km^2) o escala de "paisaje". Esta última escala abarca las cuencas de pequeñas quebradas y ríos, y muestra gran diversidad de condiciones edáficas.

Los suelos de los bosques tropicales

El mito de que los suelos de los bosques tropicales húmedos son uniformemente pobres y propensos a formar horizontes impermeables una vez deforestados ha sido ampliamente cuestionado (Sánchez 1980, Sánchez & Logan 1992). Los suelos del trópico son tan variados como los suelos de la zona templada. Aunque es verdad que existen grandes áreas con suelos pobres en nutrientes, también existen importantes áreas con suelos muy fértiles. Se estima que el área total con potencial para formar horizontes impermeables de laterita equivale a tan solo un 4% del área de la Amazonia (Sánchez 1980).

La clasificación de los suelos y el estudio de su distribución es un campo muy vasto y no pretendemos resumirlo en este capítulo. El trabajo de Richter y Babbar (1991) constituye un

RECUADRO 9.1 Una cuestión de escala....

La definición de escala es bien clara en el campo de la geografía. En un mapa, la escala es la razón entre una unidad de distancia en el mapa y lo que esto representa en el terreno. En un mapa de escala 1:10 000, 1 mm representa 10 000 mm en el campo. Si los geógrafos usan el término "escala", significa que cuanto más pequeña es el área real representada en el mapa, mayor es la escala que se ha utilizado. Un mapa de 1: 100 es de mayor escala que uno de 1:10 000, porque representa mayor detalle, aunque el área que cubra sea menor. En ecología, en cambio, el término se emplea de manera diferente. Su uso se refiere, más bien, a procesos que ocurren en áreas de distintos tamaños. Se habla de una escala pequeña cuando el área afectada es pequeña y de una escala grande cuando el área considerada es grande, completamente al revés de la terminología cartográfica. ¿Cuál es el uso correcto? Los geográfos tienen la prioridad, ya que ellos establecieron el uso de esta palabra desde hace mucho tiempo; sin embargo, no es fácil para los ecólogos emplearla del mismo modo. Por eso, en este capítulo, el término "escala" se usará como lo usan los ecólogos: cuanto más grande es el área en cuestión, mayor será, también, la escala espacial. Para reforzar este punto, se tratará siempre de incluir el adjetivo "espacial". La tarea de desarrollar una terminología que no choque con la de los geógrafos queda para el futuro (adaptado y modificado de Silbernagel 1997).

buen punto de partida para los ecólogos que quieran iniciarse en este tema. Dichos autores explican los principios de clasificación de suelos más utilizados, y examinan la distribución y las características de los suelos del trópico. Sánchez (1980) analiza la variedad de suelos tropicales desde la perspectiva de su potencial agronómico, mientras que Vitousek y Sanford (1986) se centran en los principales patrones de reciclaje de nutrientes de los bosques tropicales (ver además el capítulo 8). En la Tabla 9.1 se resumen las características generales de los once grandes grupos (órdenes) de suelos del mundo.

Conocer la distribución geográfica de los principales tipos de suelo es importante para evaluar muchos aspectos de una región, entre ellos, su potencial para la producción agrícola o forestal, así como diversos aspectos de su ecología a gran escala (por ejemplo, la biodiversidad y el reciclaje de nutrientes). No obstante, los mapas de suelos a gran escala (a nivel de región) o la clasificación de un suelo hasta una categoría general como la de orden, suele indicarle muy poco a quien trate de entender, por ejemplo, la distribución de una planta a una escala pequeña o incluso mediana. Y, sin embargo, un área de

TABLA 9.1 Principales órdenes de suelos en el mundo y sus respectivas características, según el sistema de clasificación del Soil Survey Staff (1987 a,b). Este sistema de clasificación pone especial énfasis en las características cuantitativas de los suelos (Richter & Babbar 1991). Adaptado de Richter y Babbar (1991) y Foth (1990).

Orden	Características generales
Alfisol	Suelos enriquecidos con arcilla en los subsuelos, generalmente de pH moderado y con un nivel también moderado de nutrientes
Andisol	Suelos derivados de cenizas volcánicas, con mucha materia orgánica, baja densidad aparente y alta capacidad de intercambio catiónico.
Aridisol	Suelos que permanecen secos más de la mitad el año, con bajo contenido de materia orgánica. Es es tipo de suelo que predomina en los desiertos.
Entisol	Suelos de origen reciente, con horizontes poco desarrollados. Los suelos que no pueden clasificarse en los otros 10 órdenes se clasifican como entisoles, así que en este orden hay una gran diversidad de suelos (Foth 1990).
Histosol	Suelos con más del 30% de materia orgánica hasta una profundidad mayor a 40 cm. Por lo general son suelos que permanecen saturados de agua durante la mayor parte del año (si no han sido drenados).
Inceptisol	Suelos más desarrollados que los entisoles, pero todavía no muestran horizontes bien diferenciables.
Molisol	Suelos con una concentración de nutrientes de moderada a alta, con un horizonte superficial profundo y con mucha materia orgánica.
Oxisol	Son los suelos más afectados por la acción de las lluvias, las temperaturas altas y el paso del tiempo. Muestran poca diferencia entre la superficie y el subsuelo. Su nivel de nutrientes es muy bajo, así que sin fertilizantes no son aptos para la agricultura.
Spodosol	Suelos con un horizonte en el subsuelo en el que se ha acumulado materia orgánica, hierro y aluminio. Sus horizontes tienen poca arcilla y son ácidos. Por ser poco fértiles y por su poca capacidad de retención de agua no suelen ser aptos para la agricultura.
Ultisol	Suelos enriquecidos con arcilla en el subsuelo, con bajo pH, pocos nutrientes y mucho aluminio.
Vertisol	Suelos con más de un 30% de arcilla en todos los horizontes. Abundan en climas con estaciones marcadas de lluvia y sequía. Con las lluvias el suelo se expande; en la estación seca se contrae y se agrieta.

apenas 0.7 ha puede contener suelos de 3 órdenes diferentes (Johnston 1992), y la deforestación puede provocar en el suelo un cambio de un orden a otro (Wielemaker & Lansu 1991). Tanto a escala de parcela como de paisaje, es necesario considerar no solo el tipo de suelo, sino también el conjunto de factores edáficos presentes y su variación a través del paisaje.

Los principales factores edáficos y sus efectos en las plantas

La complejidad de los suelos

En este capítulo se discutirán varios factores edáficos como si fueran variables estadísticamente independientes, aunque en realidad muchos de ellos están correlacionados. Hay casos en los que es posible entender los patrones de vegetación estudiando un solo factor edáfico, pero lo más frecuente es que sea necesario estudiar la relación suelo-planta tomando en cuenta la naturaleza multivariada de los suelos (Hammer 1988), e incluir la distribución espacial misma de los factores edáficos. En el futuro estos estudios van a depender, en gran medida, del uso de Sistemas de Información Geográfica (SIG), para resumir datos que contemplen múltiples factores y para entender su interacción con el paisaje (McSweeney *et al*. 1994). A continuación, sin embargo, repetimos, todos estos factores se discutirán en forma separada. Aunque esto es, evidentemente, una simplificación de la Naturaleza, la idea es introducir los principales factores edáficos y sentar así las bases para proceder luego a estudios más realistas y también más complejos.

Estructura física

La capacidad de un determinado suelo para mantener plantas depende, en parte, de su estructura física. La cantidad de arcilla presente y sus características físico-químicas definen la capacidad del suelo para retener agua y nutrientes (Jordan 1985, Sánchez & Logan 1992). Igualmente, la profundidad del suelo y la presencia o ausencia de horizontes impermeables influyen en la profundidad a la que pueden llegar las raíces. La profundidad del suelo también afecta la tasa de mortalidad de las plantas –de hecho, ésta aumenta en suelos poco profundos (Meredieu *et al*. 1996)–.

La estructura física interactúa con la geomorfología y el clima para determinar el volumen de suelo que puede ser utilizado por las plantas. Estas tres variables, en conjunto, definen algunas de las características más importantes de la vegetación. En los trópicos, por ejemplo, las zonas con una estación seca muy marcada y donde el suelo no permite el acceso de las raíces al agua profunda, es común observar bosques caducifolios. Tal es el caso de grandes áreas de la península de Yucatán, en México (Whigham *et al.* 1991). En la parte oriental de la Amazonia brasileña, en cambio, Daniel Nepstad y sus colegas demostraron que las raíces pueden alcanzar hasta 18 m de profundidad (Nepstad *et al*. 1994) –debido a la falta de un horizonte impermeable y a la gran profundidad que muestran los suelos–. Allí, a pesar de sufrir una estación seca marcada, los bosques son perennifolios –precisamente porque los árboles tienen acceso al agua del subsuelo–. La estructura física de los suelos puede explicar, en gran parte, la variación ecológica que exhibe un paisaje. La textura y la profundidad del suelo son aspectos relativamente fáciles de observar, así que éste pareciera ser un buen punto de partida para un análisis sobre distribución de plantas.

Nutrientes

Relación entre biodiversidad y fertilidad del suelo

La cantidad y el tipo de nutrientes disponibles ("la fertilidad del suelo"), afectan, de manera muy marcada, la distribución de la plantas en un paisaje boscoso. Por ejemplo, y tomando en consideración todo el gradiente de fertilidad que en forma natural existe en los bosque húmedos y lluviosos neotropicales no pantanosos, vemos

que los peores suelos (en cuanto a nutrientes), las arenas blancas, son los que presentan la menor diversidad de plantas (c.f. Anderson 1981, Duivenvoorden 1996; ver capítulo 4). Sin embargo, aparte de este ejemplo claro, el efecto de la fertilidad sobre el número de especies de plantas no es tan obvio. Huston (1994, 1997) resume varios trabajos que proponen que la diversidad de plantas es baja en suelos pobres, aumenta conforme sube el nivel de nutrientes, y, vuelve a disminuir cuando el suelo es muy fértil. La relación entre diversidad y nutrientes dependerá, entonces, de la sección del gradiente que se tome en consideración (Fig. 9.1). Según esta hipótesis, son muy pocas las especies que pueden sobrevivir en condiciones extremas (de ahí la escasa diversidad que se observa en sitios poco fértiles), en cambio, cuando aumenta el nivel de nutrientes se abren más oportunidades para la coexistencia de especies. No obstante, cuando el nivel de nutrientes es muy alto, las especies mejor calificadas (las mejores competidoras) se encargan de desplazar al resto.

Con el fin de probar esta hipótesis, Huston (1980) realizó un estudio en Costa Rica, y allí observó que el número de especies de árboles (en 46 sitios boscosos) se podía correlacionar negativamente con el índice de fertilidad del suelo. Sin embargo, Clinebell *et al*. (1995), luego de analizar los datos provenientes de 69 sitios boscosos de Centroamérica y Suramérica (muestras de 0.1 ha), observaron que las dos variables que mejor se correlacionaban con el número de especies eran la precipitación y su grado de estacionalidad. Estos últimos autores notaron que había una correlación negativa entre la cantidad total de precipitación y el índice de nutrientes disponibles en el suelo. Según su interpretación de los datos, "la diversidad de especies [de plantas] del bosque tropical es sorprendentemente independiente de la calidad del suelo" (traducido del inglés original).

Un problema con este tipo de análisis correlativo a gran escala es que el efecto observado puede deberse a la interacción de múltiples factores. Sin hacer un experimento directo, lo cual es muy difícil cuando se trata de la diversidad de las plantas de un bosque primario, es prácticamente imposible separar los efectos de la biogeografía, la historia geológica, las perturbaciones y otros factores, como los mismos que analizaron Clinebell y colaboradores, precipitación y nutrientes. Por ejemplo, Dumont *et al*. (1990) señalaron que en la Amazonia peruana la diversidad de plantas es mayor en las áreas de *tierra firme* que en las terrazas aluviales, aún cuando los suelos de tierra firme contienen, en muchos casos, menos nutrientes que los aluviones recientes (Duivenvoorden 1995). Con todo, es preciso tener en cuenta que las áreas de tierra firme también son áreas bastante más antiguas en términos geológicos, y que las áreas de aluvión son más jóvenes y se ven perturbadas,

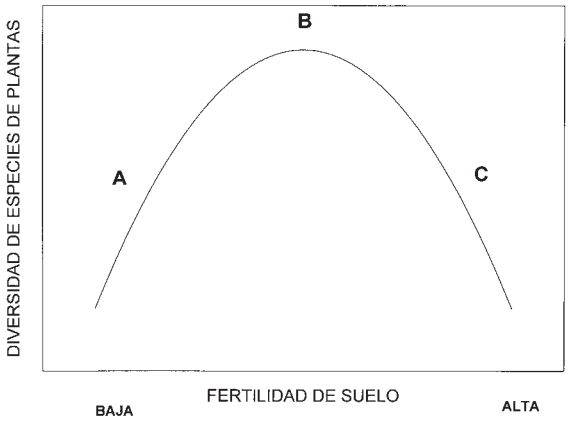


FIGURA 9.1 Modelo que muestra una posible relación entre la diversidad de plantas de una comunidad "madura" y la fertilidad del suelo (basado en Huston 1997). Pocas especies pueden adaptarse a un ambiente poco fértil; en un ambiente muy fértil los mejores competidores desplazan a sus rivales. Nótese que para apreciar la relación es importante evaluar todo el gradiente de condiciones. Los datos de la región **A** indican una correlación positiva entre la diversidad de plantas y la fertilidad del suelo, en la región **B** tal relación no existe, y en la región **C** se trata de una correlación negativa. Estas relaciones podrían verse alteradas por la presencia de una perturbación, lo cual detendría el proceso de exclusión competitiva en la región **C** y abriría nuevos nichos en la comunidad. Para evaluar este modelo hipotético se necesitarían datos representativos sobre la diversidad de plantas, los nutrientes del suelo, y el efecto de las perturbaciones a lo largo de un amplio gradiente de condiciones ecológicas.

regularmente y a gran escala espacial, por la acción de los meandros de los grandes ríos (Salo *et al.* 1986) (ver una descripción de este proceso en el capítulo 16). En este caso, el nivel de nutrientes se correlaciona negativamente con el tiempo transcurrido desde la última gran perturbación. No es fácil, entonces, separar los factores "tiempo" y "nutrientes" en cuanto su contribución a la biodiversidad de la región.

La mejor forma de estudiar el efecto de la fertilidad del suelo en la diversidad de plantas es trabajando en un área relativamente homogénea (en cuanto a clima e historia de perturbaciones a gran escala), pero que al mismo tiempo ofrezca una variación sustancial en cuanto a fertilidad del suelo. Hasta hoy el estudio que más se acerca a este ideal, es el trabajo de Joost Duivenvoorden, realizado en la cuenca del río Caquetá, en la Amazonia colombiana (Duivenvoorden 1996). Este autor analizó 40 parcelas de 0.1 ha ubicadas en bosques de tierra firme que mostraban dos tipos de suelo. Los suelos diferían, por un factor de aproximadamente dos veces, en su concentración de Ca, P y N, y, sin embargo, el número de especies de árboles por parcela fue casi idéntico en todas las parcelas. Las parcelas con los suelos más fértiles tuvieron ligeramente más especies que las parcelas menos fértiles.

Hasta el momento, el trabajo de Duivenvoorden parece ser el único que presenta, a un mismo tiempo, abundantes datos de suelo y abundantes datos de vegetación provenientes de un área relativamente uniforme en cuanto a su historia ecológica reciente. Las investigaciones futuras deben seguir ese marco, y tomar en cuenta no solo la precipitación y el nivel de nutrientes del sitio, sino asegurarse, también, de que los sitios sean comparables en cuanto a su legado histórico.

El efecto de cada nutriente en particular

Existe una enorme literatura agronómica sobre el efecto de determinados nutrientes en el crecimiento y el rendimiento de la biomasa vegetal. En cambio, es relativamente poco lo que se sabe sobre su efecto en los bosques tropicales no manejados (Grubb 1995). Luego de analizar el contenido de nutrientes en la hojarasca de 62 bosques tropicales y de examinar la razón entre la biomasa seca de la hojarasca y la concentración de K, Ca, N, y P, Vitousek (1984) argumentó que cuanto mayor era el valor de esa razón (más gramos de carbono por gramo de nutriente) más "eficientemente" se podía decir que estaba empleando el bosque el elemento analizado (para una descripción detallada del concepto de uso eficiente de nutrientes, ver capítulo 8). El autor afirmó, también, que el fósforo (pero no el nitrógeno) es un elemento limitante en los bosques tropicales primarios que no se encuentran sobre suelos de arenas blancas, caso este último, donde el nitrógeno sí puede ser limitante (Coomes & Grubb 1996). Es preciso señalar, sin embargo, que Knops *et al.* (1997) criticaron este y otros análisis que han empleado este índice de eficiencia, argumentando que sus resultados son artilugios estadísticos. Por otra parte, el exceso de ciertos elementos puede afectar la distribución y el crecimiento de las plantas. Sánchez (1980), por ejemplo, estima que el 73% de la Amazonia tiene niveles de aluminio tan altos que impedirían cualquier producción agrícola.

Para examinar el efecto de un nutriente específico sobre la distribución y el crecimiento de una planta, se han empleado dos grandes métodos. Uno consiste en correlacionar la distribución, por lo general de las plantas adultas, con la concentración del nutriente en cuestión. Otro consiste en estudiar una serie de plántulas sembradas en condiciones diferentes. Como ejemplo del primer enfoque se puede mencionar a Baillie *et al.* (1987) quienes, en Sarawak (en el sudeste asiático) estudiaron la distribución de 33 especies de árboles con relación a 10 factores edáficos en un área > 9 000 km^2 . Dichos autores encontraron que el grado de presencia de 13 de las 33 especies se correlacionaba significativamente con una variable compuesta por factores edáficos. Sin embargo, diferentes especies se correlacionaban, positiva o negativamente, con diferentes nutrientes, lo que llevó a los autores a concluir que los efectos edáficos son muy complejos y que varios de los factores medidos estaban afectando, al mismo tiempo, la distribución de diferentes especies. En

Ghana, Swaine (1996) examinó la distribución de 51 especies de árboles en función de la precipitación y los nutrientes, y llegó a la conclusión de que el nivel de cationes podría influir tanto como el nivel de fósforo en la distribución de esas especies.

Varios autores han estudiado la forma en que las plántulas (de árboles o arbustos) de los bosques primarios responden a diferentes combinaciones de nutrientes y luz (Denslow *et al*. 1987, Ter Steege 1994a,b; Itoh 1995, Veenendall *et al*. 1996a). Al parecer, los resultados dependen del ambiente en que se siembren las plántulas: si el crecimiento está limitado básicamente por la luz, como ocurre, por ejemplo, en el sotobosque (Clark and Clark 1992) (ver capítulo 10), agregar más nutrientes tendrá poco efecto en el crecimiento (Denslow *et al*. 1990). Un problema con estos experimentos es que generalmente son de corta duración, y esto dificulta la detección de cualquier efecto en las plantas leñosas (Denslow *et al*. 1987). Al igual que ha ocurrido con las especies arbóreas (ver capítulo 8), los experimentos de fertilización de plántulas no han dado resultados sistemáticos. Unos estudios muestran un efecto positivo con suplementos de fósforo (Denslow *et al*. 1987, Burslem *et al*. 1994), otros no detectan tal efecto (Denslow *et al*. 1990, Burslem *et al*. 1995). Otros le atribuyen un papel importante al magnesio (Burslem *et al* 1995, Gunatilleke *et al*. 1997) y otros, a otros elementos químicos (Burslem *et al*. 1996).

Para entender el efecto de un nutriente (o de varios nutrientes) en la distribución de las plantas en un paisaje dado, lo ideal sería conocer la distribución y la concentración espacial de ese nutriente. De esa forma, se podrían determinar aquellos sitios en los que las plantas podrían enfrentar limitaciones (por escasez de nutrientes, o por toxicidad, como sería el caso de un exceso de aluminio o de hierro). Con esta información, se podrían diseñar muestreos y experimentos que tomen en cuenta, tanto las condiciones ambientales, como las especies adaptadas a tales condiciones. Hasta el día de hoy no ha sido posible hacer ningún tipo de generalización que señale la falta o el exceso de nutrientes como determinantes de la distribución de los bosques primarios del neotrópico (ver además el capítulo 8). Nos encontramos, entonces, ante un campo abierto a futuros estudios.

Aireación

La cantidad de oxígeno presente en el suelo está determinada, en parte, por la estructura física del suelo y, en parte, por el nivel freático, ya que la difusión de oxígeno es 10 000 veces más lenta en el agua que en el aire (Foth 1990). Las plantas son muy sensibles a las variaciones en la aireación del suelo, así que es común observar que la vegetación de un área mal drenada sea distinta a la de un área de tierra firme (Duivenvoorden 1995, 1996).

Kursar *et al*. (1995) resumen varios estudios que demuestran que, por lo general, los suelos de tierra firme, sean arcillosos o arenosos, presentan un buen drenaje. Tienen, por lo tanto, una cantidad de oxígeno adecuada para propiciar el crecimiento de las raíces. Durante tres años, estos autores midieron la cantidad de oxígeno en la atmósfera del suelo del bosque de la Isla de Barro Colorado, en Panamá. El promedio del contenido de oxígeno, a una profundidad de 20 cm, nunca bajó a menos de 15%, señal de que mientras duró el estudio no hubo escasez de oxígeno.

No obstante, en las áreas de tierra firme, el nivel freático puede subir ocasionalmente, y causar períodos excepcionalmente adversos y hasta letales para la vegetación. En un bosque de tierra firme, en la Amazonia central, Mori y Becker (1991) observaron un evento excepcional de lluvia intensa. El total de lluvia caído ese año (1989) durante la estación lluviosa fue el mayor desde 1910, y fue un 41% más alto que el promedio a largo plazo. Una parcela de 100 ha presentó nueve sitios inundados y, en ellos, el agua llegaba hasta 1.5 m de profundidad. Al evaluar la supervivencia de varias especies de árboles de la familia Lecythidaceae presentes en la parcela, los autores encontraron que, en la parte no inundada, <1% de los árboles murió, mientras que en la parte inundada la mortalidad fue de un 12%. Es muy posible que la mortalidad, y la consiguiente caída de estos árboles, haya causado un impacto significativo en la estructura y en la

dinámica de ese bosque. Este estudio es el único que hasta el momento ha demostrado los graves efectos ecológicos que puede ocasionar una inundación en un bosque de tierra firme. Es probable, también, que este tipo de inundaciones sea más común de lo que se cree.

Grado de pendiente y posición topográfica

El efecto del suelo en la vegetación puede verse modificado por la topografía; es decir, por el grado y la extensión de la pendiente. En un bosque en pendiente, por ejemplo, la tasa de formación de claros puede ser más alta (Poorter *et al.* 1994) y el dosel más bajo (Clark *et al.* 1996) que en uno que se encuentre en plano. A lo largo de una pendiente, es posible encontrar toda una zonificación de propiedades edáficas. Esta zonificación se llama una "catena", y se define como una secuencia de suelos adyacentes de más o menos la misma edad, pero que en virtud de las diferencias en el drenaje o en el relieve presentan características diferentes (Foth 1990). Entre los factores que pueden ser modificados por la pendiente se encuentran: la cantidad de agua disponible en el suelo (Becker *et al.* 1988), el pH y la cantidad de nutrientes (Johnston 1992, Silver *et al.* 1994, Botschek *et al.* 1996), y la textura (Chauvel *et al.* 1987). El impacto de estos factores en la distribución de las plantas se tratará más adelante.

El efecto de las perturbaciones en los factores edáficos

Los factores edáficos de un paisaje pueden ser modificados por la acción de una perturbación, sea natural o antropogénica. Por "perturbación" se entiende un evento, relativamente discreto en el tiempo, que produce un cambio en la estructura física del ecosistema (Clark 1990; cf. Capítulo 5). En un bosque, una perturbación puede modificar la estructura de la vegetación, la del suelo, o la de ambas (cuando causa la muerte de los árboles del dosel, cuando remueve los suelos, cuando los mezcla o simplemente cuando los deja expuestos).

Las perturbaciones pueden analizarse según la escala espacial que afecten y su frecuencia en el tiempo (ver capítulo 1). Las perturbaciones a gran escala incluyen huracanes, inundaciones, erupciones volcánicas e incendios. Las de mediana y pequeña escala incluyen derrumbes, tormentas, caídas de árboles en grupo o solitarios, caídas de ramas y la acción de animales como las hormigas cortadoras de hojas (*Atta*) y las termitas (Fig. 1.3). Cualquiera que sea su extensión, una perturbación puede modificar varios aspectos del suelo. Puede, por ejemplo, aumentar la cantidad disponible de algunos nutrientes, como occure después de un incendio (Jordan 1985) o disminuirla, como ocurre cuando el suelo queda expuesto por un derrumbe (Walker *et al*. 1996). Puede uniformar la topografía o el suelo, como ocurre luego de una inundación (por los sedimentos depositados) o puede aumentar la heterogeneidad, como ocurre cuando en un paisaje se instalan nidos de hormigas cortadoras del género *Atta* o se acumulan grandes troncos muertos. Existe una gran cantidad de información sobre el efecto de las perturbaciones en la ecología de las plantas, sobre todo en cuanto a la forma en que éstas responden a los cambios de luz (Chazdon *et al*. 1996) (ver capítulos 10 y 16); sin embargo, la relación entre las perturbaciones de un sistema natural y su impacto en los factores edáficos (y la consiguiente respuesta de las plantas) se ha estudiado poco.

Las perturbaciones de escala grande y mediana suelen exponer el suelo mineral y "abrir" la vegetación, de manera que la insolación aumenta. En Jamaica (en un bosque montano), Dalling y Tanner (1995) compararon los suelos y la vegetación de una serie de derrumbes con los del bosque adyacente no perturbado. El suelo de los derrumbes mostró una mayor pobreza de nutrientes, y, de hecho, allí la aplicación de fertilizantes provocó un aumento en la biomasa de las tres especies de árboles estudiadas –lo que indica que en esos sitios la regeneración (por lo menos la de estas especies)

se ve limitada por la presencia de nutrientes–. Además, el contenido de agua en el suelo fue mayor, y más constante, en los derrumbes (debido posiblemente a que la falta de árboles grandes reduce la evapotranspiración; ver capítulo 7). En este caso, la perturbación aumentó la variedad de factores edáficos a nivel de paisaje, y su efecto en la regeneración de las plantas fue muy claro.

Las perturbaciones de menor escala espacial también pueden aumentar la heterogeneidad de los factores edáficos. Cuando un árbol cae, se observan zonas donde queda expuesto el suelo mineral (justo debajo de las raíces levantadas del árbol), como también zonas que no se alteran mucho (donde descansan el tronco y la copa del árbol) (Putz 1983, Vitousek & Denslow 1986). Este tipo de heterogeneidad puede, a su vez, causar heterogeneidad en la distribución espacial de las diversas especies de árboles que colonizan un claro. Por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva (Costa Rica), Brandani *et al.* (1988) observaron que de las 30 especies de árboles que más comúnmente se establecieron en los claros naturales, 24 presentaron una distribución espacial no aleatoria. De esas 24 especies, 20 tenían una distribución sesgada hacia la zona de raíces levantadas, una zona que también suele tener mucha luz incidente. En Ghana, Veenendaal *et al*. (1996b) observaron una tasa de mortalidad muy diferente entre las plántulas de dos especies de árboles, dependiendo de si se encontraban o no en un claro. Los individuos que estaban en los claros no solo tenían más luz disponible, sino también más agua en el suelo, lo que elevó su tasa de crecimiento y supervivencia.

Otra fuente de heterogeneidad en los factores edáficos la constituyen las perturbaciones causadas por animales. Haines (1975), por ejemplo, demostró que, en Panamá, los "basureros" de *Atta colombica* tenían un nivel de fósforo, potasio, magnesio y calcio más alto que el suelo del bosque. Estos "basureros", donde las hormigas botan los desechos de sus nidos, contienen una mayor cantidad de raíces finas que los sitios adyacentes, lo que sugiere que las plantas aprovechan la gran cantidad de nutrientes que allí se concentra. A veces estas perturbaciones de origen animal llegan a ser muy comunes; por ejemplo, cerca de San Carlos de Río Negro (Venezuela), en un sitio de tierra firme y con suelos pobres, Salick *et al.* (1983) contaron hasta 1 500 nidos de termitas por hectárea. En estos nidos la concentración de nutrientes fue mucho más alta que en el suelo adyacente. Los nidos fueron abandonados a una tasa de 165 ha^{-1} $año^{-1}$. Aunque no se estudió en forma directa, los autores señalan que la heterogeneidad de nutrientes producida por el abandono de estos nidos puede influir en la dinámica de la regeneración de plantas de la región. Este tipo de efecto, donde una especie de animal causa un cambio en los factores edáficos, y éstos, a su vez, resultan en un cambio en la comunidad de plantas, se ha documentado ampliamente en ecosistemas de la zona templada (p.ej., Platt 1975). En los bosques tropicales es probable que también existan muchos casos semejantes, aunque están por documentarse.

Además de las perturbaciones arriba mencionadas, existe otro tipo de cambio que, si bien no se acoge a la definición de perturbación antes dada, está haciendo sentir sus efectos en las condiciones edáficas de todos los bosques del mundo. Nos referimos a los cambios que está experimentando la composición química de la atmósfera y, a la consiguiente transformación de los insumos que llegan a la tierra. Estos cambios no son "perturbaciones" en el sentido discutido anteriormente, porque no se trata de cambios puntuales, sino más bien, de cambios graduales. Pero, sin importar como se les clasifique, lo importante es que son cambios a gran escala y sus consecuencias podrían ser enormes.

Dos ejemplos ilustran la magnitud de esos cambios. A comienzos de la década de 1800, la concentración de dióxido de carbono (CO_2) en la atmósfera era de aproximadamente 280 p.p.m. (partes por millón). Hoy en día, debido al consumo de combustibles fósiles y a la deforestación, ha alcanzado la cifra de 362 p.p.m., y, lo que es peor, sigue aumentando exponencialmente (Vitousek *et al*. 1997a). Se sabe que parte ese carbono atmosférico es absorbido por los bosques de la zona templada (Kauppi *et al.* 1992, Dixon *et al*. 1994, Ciais *et al.*

1995); el papel de los bosques tropicales al respecto no se conoce todavía a cabalidad. Algunos datos señalan que podrían ser sumideros de carbono (Fan *et al.* 1990, Grace *et al.* 1995), otros sugieren que faltan aún muchos estudios para poder demostrar eso concretamente (Keller *et al*. 1996). ¿Qué implica una mayor absorción de carbono por parte de los bosques tropicales? El carbono adicional podría almacenarse tanto en la biomasa aérea como en la biomasa subterránea, o bien, en la materia orgánica del suelo. Una mayor proporción de carbono en los tejidos vegetales podría tener múltiples consecuencias en los ecosistemas terrestres (Vitousek 1994): se podría alterar, por ejemplo, la tasa de descomposición de la hojarasca, y esto afectaría considerablemente el flujo de nutrientes (ver capítulo 8).

El otro caso lo constituye el ciclo global del nitrógeno. Vitousek *et al*. (1997b) demostraron que la cantidad de nitrógeno en el ciclo terrestre prácticamente se ha duplicado desde la era pre-industrial (debido, sobre todo, al uso de fertilizantes artificiales y combustibles fósiles). El nitrogeno en la atmósfera puede aumentar la acidez de la lluvia y elevar la tasa de pérdida de nutrientes del suelo (de calcio y potasio, por ejemplo). En ecosistemas donde el crecimiento de plantas está limitado por el nitrógeno, el nitrógeno adicional puede provocar un aumento en la tasa de crecimiento de las plantas y, por lo tanto, un aumento en el carbono almacenado en la biomasa. El efecto de este tipo de perturbación (de dimensiones globales) no está claro todavía.

Los patrones de vegetación y su relación con los factores edáficos de gran escala

En las regiones de clima tropical húmedo y lluvioso (≥ 2 000 mm año^{-1} de precipitación y ≥ 24º C de temperatura promedio) (Holdridge 1979), la vegetación típica suele ser el bosque. La excepción la constituyen las áreas con suelos extremadamente pobres en nutrientes, las que muestran algún grado de inundación y las áreas perturbadas. Existe, sin embargo, una gran variedad de sistemas para clasificar la vegetación (ver capítulo 3). La elección de un determinado sistema depende del propósito del investigador. Tuomisto (1993), por ejemplo, cita, solo para los bosques de tierra firme, más de una docena de sistemas de clasificación. Puesto que el propósito de este capítulo es analizar las relaciones entre la vegetación y los factores edáficos, se usará una clasificación muy resumida de los diferentes tipos de bosque.

La vegetación de las áreas inundables en relación con los factores edáficos

Dos son los principales factores que afectan la vegetación de las áreas inundables: el tiempo de inundación y la composición química del agua. De acuerdo con Prance (1979; ver también Puhakka & Kalliola 1993), existen cinco clases de bosques inundables (Tabla 9.2) –esquema, obviamente, muy simplificado–. Como bien dice Tuomisto (1993), "en la naturaleza no existen clases definidas de vegetación, ya que las condiciones ecológicas son muy variadas y pueden combinarse casi de cualquier manera". Si visualizamos un gráfico de dos dimensiones, el tiempo de inundación en el eje *x*, y la fertilidad de los sedimentos en el eje *y*, lo que tendremos es un continuo de condiciones ecológicas, no solo 5 combinaciones pareadas.

Gran parte de los bosques de inundación estacional se encuentran en la cuenca amazónica, donde el ciclo anual del río Amazonas y sus afluentes crea extensas áreas de *várzea* e *igapó*. En cambio, los bosques de pantano y los bosques aluviales están presentes en toda el área comprendida por el bosque húmedo y lluvioso neotropical (es decir, no necesariamente se les encuentra adyacentes a ríos y quebradas). Los bosques aluviales de suelos fértiles, por ser de fácil acceso y aptos para la agricultura, fueron objeto de una intensa explotación, primero por los indígenas, después por los colonos (Huston 1993). En Centroamérica, esas áreas se han deforestado considerablemente para dedicarlas a la agricultura. En la Amazonia, la *várzea* estacional se explota, de

TABLA 9.2 Diferentes tipos de bosques de inundación. La categorización se realizó con base en el tiempo de inundación y la composición química de las aguas (adaptado de Prance 1979).

Tiempo de inundación	Tipo de sedimento	Término empleado en Prance (1979)	Término empleado en este capítulo
Estacional (anual)	Muy fértil (de aguas "blancas")	Seasonal várzea	Várzea estacional
Estacional (anual)	Poco fértil (de aguas negras o claras)	Seasonal igapó	Igapó estacional
Permanente (se incluyen sitios con drenaje deficiente)	Muy fértil (de aguas "blancas")	Permanent white-water swamp forest	Bosque de pantano de aguas blancas
Permanente (se incluyen sitios con drenaje deficiente)	Poco fértil (de aguas negras o claras)	Permanent igapó	Bosque de pantano de aguas negras
Ocasional (como en las vegas de los ríos)	De muy fértiles a poco fértiles	Floodplain forest	Bosque aluvial

manera intensiva, para extraer de ella unas cuantas especies maderables –especies que se cortan durante la estación seca y se sacan en balsas cuando el río sube– (Ayres 1993).

La duración del período de inundación tiene consecuencias sorprendentes en la estructura del bosque y en sus procesos ecológicos. Tanto en la *várzea* como en el *igapó* estacionales, la diversidad y el porte de la vegetación disminuyen conforme aumenta el tiempo de inundación anual (Junk 1989, Campbell *et al*. 1992, Ayres 1993). La falta de estudios acerca de la colonización de plántulas en los bosques de inundación estacional hace que su dinámica de regeneración sea básicamente desconocida (Junk 1989). Tampoco se conoce mucho acerca de la interacción entre los nutrientes y la luz en estos sistemas. Sin embargo, al estudiar 25 especies de árboles (las muestras eran de >10 individuos) en un bosque de *várzea*, Campbell *et al*. (1992) observaron que todas se encontraban significativamente asociadas a una cierta posición a lo largo del gradiente de inundación. En el futuro, los estudios sobre regeneración de bosques inundados deberán dirigirse no solo a los factores edáficos asociados al tiempo de inundación y al tipo de sustrato, sino también a la forma en que las diferentes especies de plantas responden a esas condiciones; es decir, a elucidar cuáles son los procesos ecológicos y demográficos que producen determinados patrones de distribución.

Los bosques de inundación permanente presentan una situación diferente: no existe un período anual definido en el que los suelos no están saturados o inundados. En esas condiciones, una pequeña diferencia en la microtopografía puede tener importantes consecuencias en la composición de la vegetación (M. Lieberman *et al*. 1985). En general, los bosques de inundación tienen menos especies de árboles que los bosques de tierra firme (M. Lieberman *et al*. 1985, Junk 1989, Duivenvoorden 1996). El efecto de la fertilidad de los sedimentos sobre la diversidad de árboles es algo que aún debe resolverse (Junk 1989). Este problema se debe, en parte, a que no se han realizado suficientes inventarios en sitios que presenten períodos comparables de inundación.

Aunque algunas especies de plantas pueden crecer en diferentes tipos de bosque de inundación, muchas están restringidas a un solo tipo de bosque (Prance 1979, M. Lieberman *et al.* 1985). Foster (1990) analizó los bosques de las terrazas aluviales del río Manu, en Perú y notó que la flora del área era una flora típica de suelos muy fértiles. A pesar de que dicho autor solo

tenía datos preliminares, lanzó la hipótesis de que debían existir semejanzas entre esa flora y la vegetación de otras áreas típicas de sedimentos fértiles, como las várzeas estacionales y ciertas partes de Centroamérica. Kubitzki (1989), por su parte, sugirió que las especies de la várzea estacional están emparentadas con las especies de los bosques de tierra firme adyacentes. En los bosques pantanosos, el número de especies arbóreas es muy restringido (cf. M. Lieberman *et al*. 1985) y, además, las pocas especies que son dominantes en el pantano son escasas en suelos bien drenados y viceversa. En el trópico se han estudiado poco los procesos ecológicos que producen este patrón.

La vegetación de los bosques de tierra firme y su relación con los factores edáficos a gran escala

Al igual que los bosques de inundación, los bosques de tierra firme (bosques bien drenados) también cuentan con toda una serie de sistemas de clasificación (cf. Beard 1944, Encarnación 1985, Pires & Prance 1985, Ruokolainen & Tuomisto 1993). La estructura de la vegetación de los bosques de tierra firme guarda, sin embargo, poca relación con las condiciones edáficas. En los bosques que descansan sobre arenas blancas, en cambio, el efecto de los factores edáficos sí es notorio: en este caso (un caso extremo), la vegetación es apenas un matorral de pequeños arbustos y árboles con hojas coriáceas, muchas especies endémicas (Pires & Prance 1985, ver además el capítulo 4) y una riqueza de especies más baja que la que se observa en suelos menos arenosos. Este tipo de vegetación, baja y abierta, que crece en las arenas blancas, tiene diferentes nombres en diferentes países: "campina", en algunas partes de Brasil, "barrial bajo" en el Perú. Anderson (1981) lo llama "Amazonian caatinga scrub" (caatinga amazónica arbustiva). Pero existe toda una variedad de formas intermedias entre la caatinga amazónica arbustiva y el bosque de tierra firme, de mayor biomasa y biodiversidad. Se supone que la composición y la estructura que presenta la vegetación de arenas blancas se debe a la escasez de nutrientes, particularmente de nitrógeno (Coomes & Grubb 1996), además de que el nivel freático oscila entre el exceso y la carencia de agua (Anderson 1981).

Si no fuera por las áreas de arena blanca, el efecto, a gran escala, de los factores edáficos en la estructura y composición de los bosques húmedos y lluviosos neotropicales apenas sí sería perceptible (ver p.ej., Pitman *et al.* 1999). Sin embargo, Phillips *et al.* (1994) observaron (luego de estudiar 25 bosques tropicales de todo el mundo) que el dinamismo de los bosques (índice que combina la tasa de formación de claros y el reclutamiento de nuevos individuos al rodal) se encontraba positivamente correlacionado con el índice de productividad primaria, y a su vez, con la riqueza de especies arbóreas (ver Fig. 16.1). En otras palabras, estos autores señalan que los bosques que crecen en los sitios más fértiles son los más productivos y al mismo tiempo, los más dinámicos y diversos. Para probar esta hipótesis, lo ideal sería comparar el dinamismo del bosque en una serie de parcelas que tuvieran la misma topografía, los mismos regímenes de perturbación y el mismo clima, pero que presentaran suelos de fertilidades distintas. Así se podrían eliminar las complicaciones que surgen de factores que tienden a variar en forma conjunta, como la precipitación y el nivel de nutrientes (Clinebell *et al*. 1995), lo que dificulta la interpretación certera de cada efecto por separado.

Un resultado que se repite con regularidad al estudiar la distribución de plantas en relación con los factores edáficos a gran escala (en los bosques de tierra firme) es que éstos tienen un impacto considerable en la estructura de las comunidades locales de plantas (Duivenvoorden 1995). Ruokolainen *et al*. (1997), por ejemplo, al investigar la distribución de helechos, arbustos (de la familia Melastomataceae) y árboles (en ocho sitios de la Amazonia occidental) encontraron que la distribución de los tres grupos se podía explicar más por diferencias edáficas que por la distancia geográfica entre un sitio y otro. Tuomisto y Poulsen (1996), por su parte, analizaron la distribución de helechos en 28 bosques neotropicales y observaron que dos terceras partes de las especies estaban restringidas a un tipo de suelo específico (ya fuera rico en nutrientes, pobre, o medianamente

fértil), y que solamente un 10% estaba presente en los tres tipos de suelo.

Ya hemos señalado algunas relaciones entre la fertilidad del suelo y la diversidad de plantas. Se espera, sin embargo, que esa relación difiera entre un grupo de plantas y otro. Las epífitas, por ejemplo, son muy sensibles a la cantidad de lluvia, pero no muestran ninguna relación obvia con los nutrientes del suelo (ver capítulo 12). Por otra parte, si los nutrientes tuvieran un efecto directo en la diversidad, lo lógico sería observar una diferencia muy marcada entre la diversidad de plantas de la Amazonia occidental y la de la parte central –debido a los suelos tan diferentes (en cuando a edad y fertilidad) que presentan estas regiones–. Sin embargo, tal diferencia parece no existir, por lo menos en lo que respecta a las especies arbóreas. Por ejemplo, en la Amazonia central, Prance *et al*. (1976, citado en Gentry 1990) encontraron 179 especies de árboles (≥ 15 cm d.a.p.) en 1 ha, y A. Adelardo de Oliveira (*comunicación personal*) 280-285 especies (≥ 10 cm d.a.p.) por ha en tres parcelas de 1 ha localizadas en la misma región. Aunque las comparaciones basadas solo en número de especies por unidad de área no siempre son estrictamente válidas (ver capítulo 4), estos números son similares a los observados, en cuanto a diversidad de árboles del mismo tamaño, en la Amazonia ecuatoriana y peruana, y en el Chocó (Gentry 1990, Valencia *et al*. 1994).

La distribución de las plantas a pequeña y mediana escala, y su relación con los factores edáficos

Mosaico de factores edáficos a escala de paisaje

Todo paisaje presenta múltiples combinaciones de tipos de suelo, pendientes e historias de perturbación. El estudio de la interrelación de estos aspectos y de su efecto sobre la distribución de las plantas ofrece una nueva y poderosa visión acerca de la organización y el funcionamiento de los bosques tropicales.

Salo *et al.* (1986) figuran entre los primeros investigadores que llamaron la atención sobre de la enorme cantidad de áreas boscosas neotropicales que a pesar de estar adyacentes presentaban un claro contraste en su historial de perturbaciones y en su origen geomorfológico. Estos autores demostraron, con imágenes de satélite, que hasta un 27% del bosque de la Amazonia peruana descansa sobre suelos recientes (producto de la erosión o la sedimentación asociada a los grandes ríos de la bajura). Tuomisto *et al*. (1995), también analizaron las imágenes de satélite (de 185 x 185 km) de la misma área, y observaron hasta 54 diferentes tipos de biotopos ("biotope patches"), los cuales, posiblemente, representan diferentes agrupaciones de especies de plantas. De acuerdo con ellos, solo un número muy pequeño de esas áreas ha sido estudiado. Trabajos como éste delimitan, en forma muy clara, un objetivo importante para las futuras investigaciones: determinar las características estructurales de esos biotopos, y averiguar si realmente representan diferentes comunidades de plantas (Tuomisto & Ruokolainen 1997).

Aunque estos dos trabajos se centraron en áreas mayores a los 500 000 km^2, el mismo patrón de variación se repite a escalas espaciales mucho menores. En Guyana, en una área de 480 ha, ter Steege *et al*. (1993) encontraron cinco "comunidades" (grupos de especies) de árboles cuya distribución estaba determinada en gran medida por el tipo de suelo y el grado de drenaje. En Costa Rica, en una microcuenca de 32.5 ha, Herrera y Finegan (1997) encontraron que la composición y la estructura de un bosque secundario se podía correlacionar con la acidez del suelo y la concentración de aluminio. Clark *et al.* (1999), también en Costa Rica, encontraron que de las 134 especies de árboles examinadas en un área de 573 ha de bosque primario (con muestras de ≥ 5 individuos), 25% mostraba una distribución no aleatoria en relación con los cinco tipos de suelo identificados, y 10% una distribución no aleatoria en relación con las cuatro clases de posición topográfica analizadas (se

estudiaron 1 170 parcelas circulares de 0.01 ha ubicadas en una cuadrícula con un espaciamiento de 50 m x 100 m). Los autores consideran, sin embargo, que estos datos subestiman el nivel real de especialización edáfica, debido a una serie de dificultades estadísticas relacionadas con el alto número de especies poco abundantes. Por lo general, las especies que presentaban una distribución sesgada hacia un tipo de suelo, mostraban una densidad menor en otros suelos, pero no una restrición total a un tipo de suelo particular (Figura 9.2).

En ese mismo bosque (trabajando esta vez en un área de 216 ha), Clark *et al*. (1998) examinaron la distribución de nueve especies de árboles y su relación con el tipo de suelo, la posición topográfica y el grado de pendiente. El área en cuestión se seleccionó con el fin de excluir suelos "extremos" (pantanos y aluviones fértiles) y de incluir únicamente tres clases de suelos (suelos con una concentración de arcilla alta, y con una fertilidad de mediana a baja). Las nueve especies examinadas mostraron una relación significativa con uno o más de los tres factores edáficos mencionados, y cada uno de los tres factores afectó la distribución de por lo menos cuatro de las nueve especies. El efecto del suelo fue el más evidente. Le siguieron la topografía y el grado de la pendiente. Los autores señalan, no obstante, que, en términos globales, el ámbito de los factores edáficos investigados fue muy restringido, y que un estudio mejor diseñado notaría que varias especies arbóreas muestran una distribución no aleatoria a lo largo de pequeños gradientes edáficos.

El efecto de los factores edáficos en la distribución de las plantas se ha observado claramente incluso en áreas muy pequeñas. Young y León (1989), por ejemplo, examinaron la distribución de 61 especies de helechos en una parcela de 1 ha (en la Amazonia peruana). Dicha parcela presentaba dos tipos de suelo, uno arcilloso y otro arenoso. Dos terceras partes de las especies crecían solamente en uno de los dos tipos de suelo. En otro estudio realizado también en una parcela de 1 ha, pero esta vez en la Amazonia ecuatoriana, Poulsen y Balslev (1991) examinaron la distribución de las especies herbáceas allí presentes. A pesar de que no analizaron los datos estadísticamente, los autores sugieren que la distribución de por lo menos 16 de las 96 especies estudiadas respondió al gradiente de condiciones edáficas de la parcela.

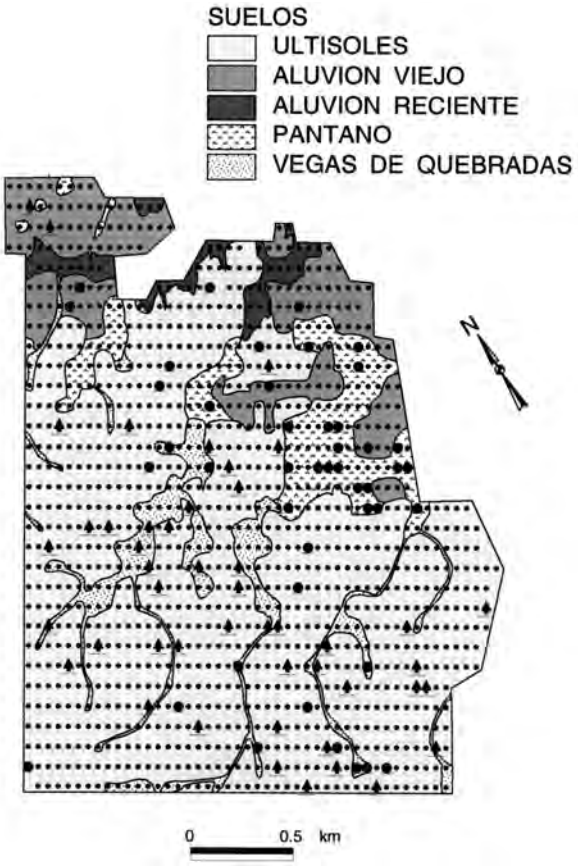


FIGURA 9.2 Distribución de dos especies de árboles maderables en 573 ha de bosque primario en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Los puntos en la figura indican la ubicación de 1 170 parcelas de 0.01 ha (descritas en Clark *et al*. 1999). Los círculos grandes indican la presencia de *Carapa nicaraguensis* (Meliaceae). La distribución de esta especie está claramente sesgada hacia suelos pantanosos, pero también se presenta en suelos inundables (aunque en densidades mucho menores). En cambio, la distribución de *Minquartia guianensis* (Olacaceae) (indicado por las flechas) está sesgada hacia los suelos poco fértiles de *tierra firme* (los Ultisoles y las vegas de las quebradas), es menos abundante en los aluviones antiguos y está casi totalmente ausente de los aluviones más recientes y más fértiles, y de los pantanos.

Este tipo de estudios demuestra que tanto a escalas espaciales grandes (de cientos de kilómetros cuadrados) como pequeñas (de menos

de una hectárea), en los bosques de tierra firme es común observar una estrecha relación entre la distribución de las plantas y los factores edáficos (tipo de suelo, posición topográfica y grado de pendiente). Aún resta esclarecer, sin embargo, la forma en que la distribución de tipo no aleatorio contribuye al mantenimiento de la biodiversidad y a la coexistencia de especies (en diferentes escalas espaciales). También vale la pena mencionar que, aunque los factores edáficos normalmente afectan la distribución de plantas, desde el punto de vista estadístico, el efecto detectado sigue siendo bajo en magnitud (cf. Duivenvoorden 1995, Clark *et al*. 1999). Además, no cabe duda de que los factores "no edáficos" también afectan la distribución de las plantas (ver más adelante), de ahí que sea necesario desarrollar métodos que realmente midan la contribución del efecto edáfico que experimentan las plantas en condiciones naturales, con respecto a otros factores.

La influencia de las catenas en la distribución de las plantas

Como ya se mencionó, una catena es una secuencia de suelos adyacentes, casi siempre ubicados a lo largo de una pendiente. En términos generales, en el campo se realizan dos tipos de estudios de catenas. Uno de ellos busca la catena con el propósito específico de examinar su variación, desde la cima de la pendiente hasta la base (p. ej., Johnston 1992, Trichon 1997). El otro las estudia indirectamente, es decir, su investigación tiene otros fines, pero aprovecha y estudia las catenas que se encuentran en su área de trabajo. Ambos métodos tienen ventajas y desventajas.

El trabajo de Tuomisto y Ruokolainen (1994) es un ejemplo del primer tipo de investigación. Se selecionó un sitio (cerca de Iquitos, en la Amazonia peruana) con el propósito específico de estudiar una catena que iba de suelo arcilloso (en la parte baja) hasta suelo arenoso (en la loma). La diferencia máxima en elevación era de unos 15 m. De 40 especies de helechos estudiadas, 18 crecían únicamente en el suelo arcilloso y 11 únicamente en el suelo arenoso. De 22 especies de Melastomataceae, 14 estaban restringidas a la parte arcillosa y 2 a la parte arenosa. (Para estudiar la catena se habían colocado dos transectos de 5 m de ancho, separados por 50 m).

Del mismo modo, en la Amazonia central, cerca de Manaos (Brasil), Kahn *et al.* (1988) colocaron una serie de transectos sobre distintas catenas para estudiar la distribución de diversas especies de palmeras. En esa área, las catenas normalmente corren en sentido opuesto a la de Tuomisto & Ruokolainen (1994): en la Amazonia central, por lo general el suelo arcilloso se encuentra en las áreas altas y planas (conforme se desciende, desciende también el contenido de arcilla) (Chauvel *et al*. 1987). Kahn y colaboradores encontraron que la densidad de las distintas especies de palmeras era entre dos y tres veces mayor en las partes planas y al inicio de la pendiente que en la base, o en las áreas adyacente a las quebradas.

Estas dos investigaciones habían seleccionado la catena como unidad de estudio –aproximación que tiene la ventaja de que puede reducir la heterogeneidad ambiental puesto que se trabaja en un área que muestra en forma muy clara la variación del ambiente o de la comunidad de plantas–, y ambas demostraron una interacción evidente entre los factores edáficos y la estructura, la composición y la dinámica de la vegetación.

Aunque hacen falta más estudios que apliquen este tipo de enfoque, no cabe duda de que son muchas las áreas en donde es posible detectar un patrón apreciable de covariación entre los factores edáficos y los factores bióticos (incluso en distancias muy cortas). El próximo paso será generalizar los resultados; es decir, hacer proyecciones a escalas más amplias. ¿Qué tan generalizados son, por ejemplo, los efectos de una catena a nivel de mesoescala? ¿Hasta qué punto contribuye esta heterogeneidad a mantener la diversidad de plantas y la coexistencia de especies a escala de paisaje? Tales inquietudes exigen una nueva estrategia de muestreo, la cual se discutirá más adelante.

El otro tipo de estudio de catenas, es aquel que se lleva a cabo en un área que fue seleccionada con otros propósitos (para realizar, por ejemplo, un monitoreo a largo plazo de la

vegetación). Hubbell y Foster (1986a), por ejemplo, establecieron una parcela de 50 ha en la Isla de Barro Colorado, en Panamá (ver Recuadros 16.2 y 16.3) y encontraron que 40 de 239 especies de árboles y arbustos se encontraban significativamente asociadas al área en pendiente, mientras 70 preferían la parte plana. Clark *et al*. (1998), en Costa Rica, y en un área de 216 ha de bosque primario, observaron que 8 de 9 especies de árboles (para un mismo tipo de suelo) se encontraban, también, significativamente asociadas con ciertas posiciones topográficas. En estos casos, las áreas de estudio no habían sido seleccionadas deliberadamente para incluir pendientes, pero eran lo suficientemente grandes como para que esa interacción se hiciera evidente desde el punto de vista estadístico (por incluir una topografía variada y un número apropiado de individuos de varias especies). Por el contrario, si una parcela es pequeña y a la vez ha sido seleccionada con el objetivo de reducir al mínimo el grado de variación topográfica, lo más probable es que no se encuentren en ella, ni catenas completas (con su respectiva variación de condiciones edáficas), ni el número adecuado de individuos para estudiar una especie en particular.

Por lo general, cuando se estudia un mosaico de factores edáficos o una catena, se hace evidente la relación que existe entre esos factores y la ecología del bosque. No hay que olvidar, sin embargo, que también existe toda una serie de factores "no asociados al suelo" que, igualmente, ejercen su influencia en la distribución de las plantas (Fig. 9.3). Para entender dicha distribución es preciso, entonces, tomar en cuenta ambos tipos de factores, tal y como se explica a continuación.



FIGURA 9.3 Distribucion del árbol *Anaxagorea crassipetala* (Annonaceae) en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (el muestreo realizado fue igual al indicado en la Fig. 9.2). La distribución de esta especie no se correlaciona de manera obvia con un tipo particular de suelo. La distribución no es aleatoria, pero hasta el momento no se sabe qué factores causan este patrón.

Factores no edáficos que pueden afectar la distribución de las plantas

Factores históricos

Sería relativamente sencillo limitarse a evaluar las condiciones edáficas de un bosque y su relación con las plantas; no obstante, existe toda una serie de factores de tipo más bien histórico que es preciso tomar en cuenta. Uno de ellos es la biogeografía, o sea, la historia geológica de la diversificación y la dispersión de diferentes grupos de plantas y animales. El conjunto de especies que observamos hoy es, en parte, producto de esa historia. En el neotrópico y en África, por ejemplo, la familia Leguminosae es casi siempre la familia de árboles más diversa, excepto en suelos muy ricos en nutrientes donde las Moraceae pueden igualarla (Gentry 1988). En Asia, en cambio, la familia dominante es la Dipterocarpaceae (Whitmore 1984). Por otra parte, muchas especies de Leguminosae presentan nódulos con bacterias fijadoras de

nitrógeno, y muchas tienen, también, micorrizas vesículo-arbusculares (ver discusión en Baillie 1996 y capítulo 18). En cambio, las Dipterocarpaceae no tienen nódulos y suelen tener ectomicorrizas (Bagyaraj 1989). No se sabe cúales son las consecuencias de esa diferencia básica en cuanto a los mecanismos de obtención de nutrientes, aunque Connell y Lowman (1989) consideran que podría afectar directamente los patrones de diversidad de árboles. En todo caso, para explicar fenómenos como ese debemos tomar en cuenta ese tipo de diferencias, muchas de las cuales se originaron hace millones de años.

Otro fenómeno que encuentra explicación histórica es el origen, más reciente en términos geológicos, de la flora neotropical. El comportamiento de la flora amazónica durante los períodos glaciales e interglaciales es todavía un tema que genera mucha controversia (Colinvaux *et al.* 1996, Jolly & Haxeltine 1997). No cabe duda de que las áreas que hoy presentan bosque húmedo neotropical estuvieron sujetas a numerosos cambios climáticos; lo que no está claro aún es la forma en que esos cambios afectaron la composición de la biota actual. La idea original de que ciertas áreas de la Amazonia permanecieron prácticamente intactas durante los períodos glaciales, y que sirvieron como "refugio" de especies, ha sido duramente criticada (ver detalles en el capítulo 2). Además, una serie de investigaciones realizadas en Norteamérica demostraron que tanto los ambientes actuales como las distintas agrupaciones de especies son de origen reciente (McGlone 1996). Ciertamente el origen de las comunidades de plantas que hoy día prosperan en los bosques tropicales, y su aparente estabilidad florística (en términos de miles de años), están todavía por esclarecerse (ver una discusión en el Recuadro 2.2).

Otro factor histórico que puede dejar ver sus efectos en la vegetación actual lo constituyen las perturbaciones naturales que tuvieron lugar en tiempos remotos. Meggers (1994), por ejemplo, señala que las grandes discontinuidades temporales que se observan en la ocupación humana precolombina en varias localidades de la Amazonia pueden relacionarse con años en los que los efectos climáticos del fenómeno de El Niño (ver capítulo 7) se hicieron sentir de manera particularmente intensa (lo que ella llama "los mega-Niños"). La magnitud que puede alcanzar este evento se hizo patente recientemente en Panamá, donde el paso de El Niño (el más fuerte del siglo XX) hizo que la tasa de mortalidad de los árboles se elevara en un 50 % (comparado con un período en el que no se sintió su acción) (Condit *et al*. 1995; ver capítulo 16). No cabe duda de que los grandes árboles que hoy emergen sobre el dosel de cualquier bosque neotropical se establecieron allí hace cientos de años (Clark & Clark 1992, De Camargo *et al.* 1994, Chambers *et al.* 1998), y es muy posible que sean el producto, directo o indirecto, de eventos climáticos extremos ocurridos durante los últimos siglos (Clark & Clark 1996), los cuales pudieron estimular su regeneración. Tuomisto y Ruokolainen (1997) sugieren, al respecto, la siguiente estrategia de investigación: primero, intentar determinar qué factores ecológicos (incluyendo suelos) son los responsables de la variación que actualmente muestra la vegetación, y, segundo, asumir que la evidencia que no encuentra explicación obvia obedece a factores históricos, o a otros factores contemporáneos no cuantificados.

El azar

Hubbell y Foster (1986b) propusieron la hipótesis de que gran parte de la estructura actual de los bosques tropicales se debe al azar, y que más que un alto grado de especialización (a diferentes microambientes), la gran mayoría de especies arbóreas tienden a presentar unos pocos patrones definidos de regeneración. Así las cosas, en este "mar" de especies generalistas, una especie podría fácilmente ocupar un lugar en el bosque gracias a un acontecimiento meramente aleatorio y no a una supuesta especialización de nichos. Esta hipótesis, además de interesante, resulta muy útil, sobre todo por los estudios, un tanto obvios, que sugiere para refutarla. Según este pensamiento, si examinamos una serie de parcelas a nivel de mesoescala, lo que cabría esperar (para un mismo tipo de suelo) es una considerable variación en la composición florística –en vista de la poca especialización y de que muchas especies son básicamente "intercambiables" en el espacio– .

Una hipótesis alterna sería la de que las especies de árboles son, más bien, sumamente especializadas; es decir, no podrían vivir más que en el ambiente en que uno se las encuentra. En esas circunstancias, uno esperaría una gran concordancia –en cuanto a composición florística– en sitios con condiciones edáficas similares. De hecho, eso fue lo que encontraron Terborgh *et al.* (1996) al examinar 5 parcelas de 2-2.5 ha situadas a lo largo de 39 kilómetros de un río de la Amazonia peruana, y no la mezcla al azar (o sea, poca similitud florística entre sitios) predicha por la hipótesis de Hubbell y Foster (1986b). El capítulo 16 examina en detalle ésta y otras hipótesis que se han propuesto para explicar la coexistencia del gran número de especies de árboles que pueblan los bosques neotropicales.

Efectos antrópicos

Tal y como se detalla en el capítulo 5, la tendencia prevaleciente hoy día es la de asumir que casi todos los bosques neotropicales, aun cuando parezcan "primarios", han sido objeto de algún tipo de alteración antrópica, ya sea en épocas prehispánicas (p. ej., Sanford *et al.* 1985, Horn & Sanford 1992, Smith *et al.* 1995, Bush & Colinvaux 1994, Clark 1996, Lips & Duivenvoorden 1996) o post-hispánicas (Veríssimo *et al*. 1995, Clark *et al*. 1995; ver además Fig 9.4). Una de las perturbaciones que más efecto tiene en la vegetación, y posiblemente una de las más difíciles de apreciar, se refiere a las alteraciones que puede causar el hombre en las comunidades de animales (ver detalles en el capítulo 22). Los animales, particularmente los mamíferos y las aves, influyen, de manera directa, en la estructura de la vegetación –a través de la herbivoría (capítulo 19), la dispersión de semillas (capítulos 15, 16, y 21) y el flujo genético (capítulos 13 y 20)–. Por lo tanto, es muy probable que su remoción, ya sea por cacería o extinción local (causada en muchas ocasiones por la fragmentación) tenga un efecto palpable en la estructura y composición de la vegetación (ver Recuadro 16.4). Este efecto dependerá de cuáles especies animales estén ausentes y cuáles sean particularmente abundantes (Dirzo & Miranda 1991, Redford 1992, Terborgh & Wright 1994, Asquith *et al.* 1997, Brewer *et al*. 1997, Wright *et al*. 2000). Entonces, al diseñar un estudio destinado a entender la distribución de la vegetación contemporánea, es importante tener en cuenta el impacto humano, directo o indirecto, sobre las comunidades de animales.



FIGURA 9.4 La distribución espacial de la palmera *Iriartea deltoidea* en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, refleja los efectos de las actividades extractivas que probablemente tuvieron lugar durante la primera mitad del siglo pasado. Los círculos grandes representan las parcelas donde se observan individuos de *Iriartea*, los puntos pequeños, los sitios donde la planta está ausente. Aunque *Iriartea* está presente en los cinco tipos de suelo detectados en La Selva, su distribución en la parte occidental del aluvión antiguo es claramente distinta a la de la parte oriental. Las áreas en donde no se observan individuos de *Iriartea* son las zonas más cercanas a los centros de actividad humana (fincas activas y tráfico a lo largo del río Puerto Viejo).

El "efecto de masa"

Shmida y Wilson (1985) identificaron un proceso ecológico que, en teoría, podría tener gran influencia en la estructura que presenta la vegetación de un sitio determinado. Según esta hipótesis, cada especie tiene un área preferida, y allí se presenta en grandes densidades y produce suficientes semillas como para colonizar otras áreas. Algunas de estas semillas se establecen en áreas adyacentes que no son particularmente aptas para mantener una población viable; sin embargo, debido a la tasa tan alta de inmigración de semillas, en estas áreas "menos óptimas", siempre habrá individuos de esa especie. Esta población "no viable" es subsidiada por la "masa" de la población nuclear, de ahí el término "efecto de masa". El "efecto de masa" puede ser causado por factores edáficos o por factores no edáficos presentes en el ambiente menos óptimo.

El "efecto de masa" debería observarse cuando enfrentamos un mosaico de condiciones ecológicas contrastantes y, al mismo tiempo, adyacentes, como por ejemplo, donde se juntan un bosque de pantano y uno de *tierra firme*. De hecho, al realizar estudios de vegetación hay que tener particular cuidado porque muchas áreas de investigación podrían estas sesgadas hacia sitios que presentan este efecto. Huston (1993) señala, por ejemplo, que la ubicación de muchas estaciones biológicas y otras áreas protegidas (sobre todo fuera de la Amazonia) está sesgada hacia suelos con poco potencial agrícola. Se genera, entonces, un mosaico compuesto por pequeñas áreas de suelos fértiles que corren paralelas a áreas más extensas de suelos pobres, que, a su vez, incluyen muchas áreas protegidas. En la Estación Biológica La Selva, Clark *et al.* (1999) observaron que muchas especies "preferían" los suelos fértiles, aunque también se presentaban en suelos más pobres (eso sí, en menor densidad). Sin embargo, a nivel de mesoescala, encontraron que estas mismas especies eran más abundantes en los suelos menos fértiles (a pesar de su "preferencia" por los suelos más fértiles). Existe la posibilidad de que las poblaciones que se encuentran hoy día en suelos pobres sean poblaciones "subsidiadas", o que lo hayan sido anteriormente, gracias a la inmigración proveniente de poblaciones más densas asentadas sobre suelos fértiles.

Hasta ahora no parece existir un estudio que haya evaluado directamente el "efecto de masa" en el bosque neotropical. Shmida y Wilson (1985) sugieren que dichos estudios se diseñen aprovechando los gradientes naturales, para evaluar, así, la distribución relativa de una especie; es decir, según sean los hábitats que la rodeen. Sin embargo, es difícil demostrar que una población "depende" de otra; o sea, que el establecimiento y el reclutamiento *in situ* no son suficientes para mantener a la población sin inmigración de propágulos. La importancia del efecto de masa en la estructura de la vegetación a nivel de mesoescala queda aún por resolver.

Consideraciones metodológicas: plantas y factores edáficos a escala de paisaje

La selección de la unidad de estudio

Al seleccionar un área de estudio en el campo es preciso, siempre, tomar en cuenta el objetivo de la investigación. Si lo que se desea es examinar la relación entre la abundancia de una especie y la variación en las condiciones edáficas, el área de estudio tiene que tener suficientes individuos de esa especie y suficiente variación en las condiciones edáficas como para poder sacar conclusiones. Si lo que se desea es generalizar los resultados a una escala mediana o grande, el diseño debe abarcar esa escala. Muchas veces las parcelas de estudio se establecen sin pensar en ese apecto, y muchas veces, también, se buscan áreas planas, de fácil acceso, con árboles grandes y "representativas" del bosque de la región. Brown (1996) mostró que los datos de este tipo de parcelas "ecológicas" sobrestiman el área basal que realmente existe (tanto a nivel de mesoescala como a escalas aún mayores), y es que los

ecólogos probablemente tienden a seleccionar, instintivamente, aquellas áreas que presentan el mayor número de árboles grandes. Botkin y Simpson (1990) ofrecen un ejemplo que ilustra de manera contundente este problema. Para determinar la biomasa a gran escala del bosque boreal, estos autores aplicaron un muestreo estratificado y, además, seleccionaron los sitios de muestreo estrictamente al azar. Su estimación de la biomasa resultó ser hasta 4 veces menor que la obtenida en estimaciones previas. Los autores atribuyeron esta diferencia al muestreo al azar, porque esto los obligó a incluir áreas "feas" (como pantanos o sitios en los que recientemente se habían suscitado incendios forestales), las cuales normalmente habían sido "submuestreadas" por los estudios anteriores.

Un ejemplo del neotrópico lo ofrecen Terborgh *et al*. (1996). Como se mencionó anteriormente, en dicho trabajo se observó un alto grado de concordancia florística entre las especies arbóreas de cinco parcelas, bastante distanciadas una de la otra y ubicadas a lo largo de 39 kilómetros de uno de los grandes ríos de la Amazonia. Sin embargo, esas parcelas no fueron ubicadas al azar: fueron colocadas en aquellos lugares que a los investigadores les parecieron "representativos". No se puede descartar, entonces, la posibilidad de que la semejanza florística haya sido el resultado de la selección de las parcelas (es probable que los investigadores, todos con mucha experiencia en el campo, seleccionaran subjetivamente manchas de bosque con especies parecidas). Un muestreo sistemático podría haber arrojado un grado menor de similitud florística entre una parcela y otra.

Como recomendaciones generales se debe, entonces:

1. Considerar la escala a la que se quieren generalizar los resultados, y diseñar el estudio de manera que en el muestreo se incluya la variación presente a esa escala.
2. Usar algún tipo de muestro sistemático, estratificado, aleatorio, o combinado para muestrear la unidad de interés con el menor sesgo posible.
3. En lo posible, usar parcelas repetidas para cada factor a analizar (tratamiento). De esa forma se podrá evaluar cualquier variación que ocurra en el tratamiento, y se podrán hacer comparaciones válidas entre un factor y otro. En otras palabras, así se evitan los problemas de "pseudo-repetición" ampliamente discutidos por Hurlbert (1984).

Estas sugerencias suponen algún conocimiento previo del área de interés y de la variación ecológica que ocurre en ella. Si no se cuenta con este conocimiento, lo mejor sería llevar a cabo un muestreo inicial antes de proceder a ubicar las parcelas (ver Recuadro 9.2).

Diseño del estudio

La relación que existe entre la distribución de una especie de planta y los factores edáficos se puede determinar por varios métodos. Estos son: la ordenación (Ashton 1977); el análisis de factores (Baillie *et al.* 1987); el análisis de correspondencia ("detrended correspondence analysis", o DCA) y el análisis canónico de correspondencia ("canonical correspondence analysis", o CCA) (Duivenvoorden 1995); los modelos lineales y generales ("generalized linear modelling") (Austin *et al*. 1996), y el análisis de tablas de contingencia (Basnet 1992). Sin embargo, independientemente del método de análisis seleccionado, siempre es necesario tomar en consideración los siguientes factores: el tamaño de la muestra, el muestreo adecuado de las variables edáficas y la independencia estadística de los diferentes puntos de muestreo.

Cuando se trabaja con las plantas del bosque húmedo y lluvioso neotropical, la obtención del número adecuado de individuos para llevar a cabo el análisis puede ser muy problemática. Recordemos que la densidad de más de la mitad de las especies de árboles del dosel es de ≤ 1 individuo ≥ 10 cm d.a.p. por hectárea (Valencia *et al*. 1994, D. Lieberman *et al*. 1985, Pitman *et al*. 1999). En Costa Rica, por ejemplo, un inventario forestal en una área de 573 ha de bosque primario, arrojó un total de 5 127 individuos y 267 especies; 56 de esas especies presentaban únicamente un individuo, y 73%

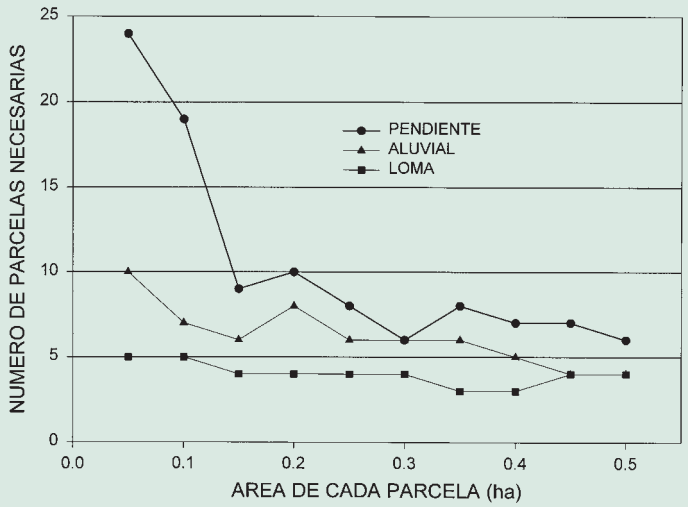
RECUADRO 9.2 Un buen diseño, un buen comienzo

Para poder diseñar un estudio de campo de cualquier tipo, incluido el estudio de los factores edáficos y su relación con la vegetación, es preciso tener por lo menos una idea general de la variación natural que muestran los factores por estudiar. Para establecer la magnitud de variación de la variable de interés, muchas veces será necesario hacer un estudio preliminar. El "muestreo piloto" revelará qué se puede esperar de un muestreo y ayudará al investigador a tomar decisiones en cuanto a la asignación de los recursos disponibles.

El gráfico ilustra los resultados de un estudio preliminar que se llevó a cabo antes de establecer un proyecto a largo plazo en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica (D.B. Clark, D.A. Clark, S. Oberbauer & E. Veldkamp, datos no publicados). Una de las metas del proyecto era establecer parcelas permanentes y repetidas en suelos con distintas condiciones de fertilidad y topografía. Luego de analizar el resultado de los estudios previos, se identificaron tres áreas con características distintivas entre sí: terrazas planas de aluvión viejo con suelos relativamente fértiles, lomas relativamente planas con suelos poco fértiles, y pendientes pronunciadas con suelos poco fértiles. Con la ayuda de un mapa topográfico, se ubicaron seis parcelas de muestreo en cada una de los ambientes identificados. La ubicación se hizo siguiendo una serie de normas previamente establecidas, para evitar así cualquier sesgo de parte del investigador (por ejemplo, seleccionar sitios "bonitos" o evitar áreas difíciles de trabajar).

Se acordó colocar seis parcelas por ambiente (tratamiento), considerando los recursos de que disponía el proyecto. Pero, ¿cuán grandes debían ser las parcelas?, y, ¿serían suficientes seis? Muchas veces un estudio preliminar no permite medir todas las variables que se quisiera. En este caso, se optó por medir el área basal de los árboles de cada parcela, por ser ésta una variable relativamente fácil y poco costosa de medir, y porque a la vez ofrece mucha información sobre la condición del bosque. La pregunta a responder en el estudio preliminar fue: ¿cuán grande tiene que ser la parcela seleccionada para poder estimar de manera confiable el área basal del bosque? En un principio se escogió como norma una precisión de ±10%, pero el análisis demostró que iban a ser necesarias más parcelas para obtener esa precisión, y los recursos disponibles no eran suficientes para hacerlo. El análisis se hizo, entonces, con el criterio de ±20%. La forma de calcular el número de muestras necesarias para detectar un promedio, dentro de cierto rango de precisión y con cierto grado de probabilidad, aparece explicado en Zar (1996). Lo que se hizo fue utilizar la varianza de la muestra, que en este caso fue la varianza en área basal que mostraban las seis parcelas, en función a datos tomados de subparcelas sucesivamente más grandes.

El análisis mostró que, en términos de área basal, los bosques que crecían en las pendientes eran más heterogéneos, a pequeña escala, que los bosques que crecían en las lomas. Sin embargo, como en relación con los bosques de las lomas, los bosques en pendiente presentaban una mayor variabilidad en su área basal, hubiera sido necesario tener más parcelas (o más área muestreada) para poder estimar mejor su área basal real. El bosque de los suelos aluviales presentó un valor intermedio en cuanto a la variabilidad de su área basal. En el gráfico se puede observar que seis parcelas de 0.25 ha fueron suficientes para caracterizar el área basal de dos de los tratamientos (loma y aluvial) con una precisión de ±20%, pero no para caracterizar el área basal de los bosques en pendiente. Con base en este análisis, los investigadores decidieron luego usar parcelas de 0.5 ha. Análisis como estos se pueden aplicar prácticamente a cualquier variable o diseño experimental. Un buen diseño es, sin duda, la piedra angular de un buen estudio ecológico.



mostraba una densidad ≤1 individuo ha^{-1} (Clark *et al*. 1999). Esta escasez de individuos, característica de la mayoría de las especies de los bosques tropicales húmedos del mundo, ha conducido a dos estrategias de investigación: concentrar los estudios en las pocas especies que son abundantes (cf. Hartshorn 1972, Piñero *et al*. 1984, Lieberman *et al*. 1988), o estudiar áreas muy extensas para así obtener muestras de buen tamaño (Hubbell & Foster 1987, Clark & Clark 1992; ver Recuadros 16.2 y 16.3). Pese a ser una respuesta lógica al problema, si nos concentramos en las especies más comunes, el estado del conocimiento no avanzará mucho, ya que las especies escasas son, precisamente, las que forman el grueso de la diversidad de árboles tropicales. Las grandes áreas de estudio o los muestreos a gran escala pueden, por su parte, aumentar el número de especies a analizar, pero obviamente el costo monetario será mucho mayor. En todo caso, por más extensa que sea un área, siempre va a haber especies que se presentan en forma muy escasa. Por esto, al diseñar un estudio que busque establecer la relación entre la vegetación y los factores edáficos, es preciso evaluar la meta del proyecto, los recursos de que se dispone y la forma en que la diversidad se encuentra distribuida en la región. De esa forma se podrá recopilar la mayor cantidad posible de información sobre las especies de interés.

Es preciso asegurarse, además, de que el diseño propuesto capte adecuadamente la información edáfica presente en el campo. Como ya se mencionó, un diseño experimental puede maximizar estadísticamente el efecto de la variación edáfica, colocando, por ejemplo, transectos paralelos orientados perpendicularmente a un gradiente conocido (una catena, una terraza aluvial o un cambio de drenaje). Un enfoque como este es sobre todo apto para estudios a pequeña escala, y para evaluar procesos ecológicos y fisiológicos que generan una distribución de plantas no aleatoria.

Si el interés del investigador es dilucidar la distribución de las plantas a nivel de mesoescala o a escalas aún mayores, el muestreo de los factores edáficos tiene que ser también a esa escala. Un buen ejemplo de esto lo ofrecen Clark *et al.* (1998), quienes utilizaron una cuadrícula con muchos puntos de muestreo para obtener una muestra sin sesgo de las condiciones edáficas en un área de 216 ha. Con los datos obtenidos, estos autores pudieron describir la distribución de las condiciones edáficas a nivel de mesoescala, y, además, analizar la distribución de diferentes especies con relación a esas condiciones. La tecnología de los sistemas de posicionamiento global (GPS, por sus siglas en inglés) va a hacer este tipo de muestreo cada vez más factible en los bosques tropicales (Clark 1998), ya que se puede diseñar un plan de muestreo de cualquier tipo y después encontrar cada punto con el GPS, sin necesidad de utilizar una cuadrícula. Los futuros estudios podrán incorporar esta tecnología para mejorar así los diseños experimentales, y extender la escala espacial hasta donde sea posible extrapolar los resultados.

Otra tema que suele generar problemas al estudiar la relación entre la vegetación y los factores edáficos se refiere a la independencia estadística que deben guardar las muestras. Varios tipos de análisis, incluyendo las tablas de contingencia y la regresión, suponen que los datos representan muestras independientes –tanto los de vegetación como los de las condiciones edáficas–. No obstante, es casi una ley universal que las muestras adyacentes se parecen más que las muestras separadas (Robertson 1987, Rossi *et al*. 1992). Esto produce el fenómeno de "autocorrelación" entre los datos, y viola el supuesto de independencia estadística. Una solución a este problema es estudiar la autocorrelación misma. De esta forma, se puede detectar la escala espacial a la que está actuando el efecto; es decir, detectar la distancia mínima a la que dos valores de una misma variable ya no están correlacionados y, posteriormente, proceder a analizar las muestras que se encuentren separadas por esa distancia (ver un ejemplo en Clark *et al*. 1996).

Otra alternativa es utilizar métodos de simulación o "remuestreos" (muestreos repetidos) para obtener una distribución estadística de los datos edáficos, y obviar, así, la autocorrelación que podría darse. Este método

permite trabajar con muestras pequeñas sin violar los supuestos estadísticos. Clark *et al*. (1999) utilizaron el "remuestreo" para demostrar que por lo menos un 25% de las 134 especies que presentaban un tamaño de muestra ≥ 5 individuos se podía asociar, de manera significativa, con cada una de las cinco unidades de suelos en las 573 ha que constituían su área de estudio. Sin embargo, dichos autores también notaron que este método es, por diversas razones, muy conservador; es decir, que con cierta regularidad no va a poder detectar especies que sí están distribuidas en forma no aleatoria. En fin, ahora existen muchas opciones para minimizar, o al menos tomar en cuenta, el impacto de la falta de independencia de los datos ecológicos en los resultados de un estudio en particular. Se espera que con el avance que muestra el diseño experimental de estudios de campo, aumente, también, el número de investigaciones que incorporen esta perspectiva.

Conclusiones y recomendaciones

En este capítulo se han señalado algunos de los aspectos más relevantes para estudiar la relación entre las plantas y los factores edáficos en los bosques tropicales. Culminamos esa labor con una serie de recomendaciones generales, todas ellas basadas en la experiencia personal del autor. El autor considera que este capítulo habrá servido su propósito si fomenta la discusión de los siguientes aspectos.

1. La primera gran pregunta –que en el fondo tiene que ver con la sorprendente biodiversidad tropical– es la siguiente: ¿cuál es la relación entre la diversidad de factores edáficos y la diversidad que presentan las plantas a escalas grandes y medianas? A pesar de todos los estudios aquí comentados, la respuesta a esta pregunta sigue siendo un enigma (cf. Tuomisto *et al*. 1995).

2. Es evidente que muchas especies de plantas se encuentran distribuidas de acuerdo con ciertas condiciones edáficas específicas, evidencia que proviene, sobre todo, del estudio de patrones de distribución. Sin embargo, los procesos ecológicos y fisiológicos que generan estos patrones casi no se han estudiado, por lo que hacen falta más estudios ecofisiológicos, transplantes recíprocos entre condiciones edáficas distintas (Ter Steege 1994a), y estudios de laboratorio que les den seguimiento, en condiciones controladas, a las hipótesis generadas por los estudios de campo (Swaine 1996).

3. La distribución de los organismos puede estudiarse mediante transectos o parcelas temporales. Sin embargo, para estudiar los cambios que tienen lugar en el largo plazo, ya sea en la vegetación, en el suelo, o en la relación entre ambos, es necesario delimitar áreas de estudio permanentes. Dichas áreas podrían ser parcelas o transectos, pero lo que resulta indispensable es contar con una "red de sitios de estudio" que tenga, no solo buenos datos de suelo y vegetación, sino estabilidad ecológica y política (Condit 1995 describe el comienzo de tal red). Es prácticamente un hecho que, durante el resto del tiempo que nos queda a los seres humanos en este planeta, la vegetación y los suelos del mundo entero van a enfrentar profundos cambios –nuevos nutrientes, nuevas sustancias sintéticas, distintos niveles de radiación, de CO_2 y de otros gases–. Los cambios globales que se están suscitando provocarán, además, cambios en la temperatura y en el nivel de precipitación. Si queremos monitorear esta situación, debemos, por tanto, establecer nuevos sitios de investigación y mejorar los existentes.

4. Una colaboración más estrecha entre distintas disciplinas no puede sino beneficiar a quienes estudian la relación entre la vegetación y el suelo. Para resolver preguntas como las discutidas en este capítulo será necesario que los ecólogos trabajen de la mano con los especialistas en suelos, en teledetección (ver el capítulo 24) y en Sistemas de Información Geográfica (SIG). Los esfuerzos llevados a cabo por Tuomisto y sus colegas para documentar la diversa vegetación de la Amazonia (Tuomisto *et al*. 1995) son un claro ejemplo del enorme potencial que depara este tipo de colaboración.

5. Los ecólogos de los países tropicales tienen la oportunidad de asumir el liderazgo en este tipo de investigaciones. Una breve ojeada a la literatura citada en este capítulo basta para corroborar que, hasta hoy, la mayoría de los trabajos publicados en los medios internacionales han sido escritos por científicos norteamericanos o europeos. No obstante, son los científicos y los estudiantes latinoamericanos los que tienen estos bosques a mano, y son ellos, al fin y al cabo, quienes tienen que convivir con las consecuencias de la deforestación y el mal manejo. Son muchas las barreras que se alzan en contra de la colaboración internacional (Toni & Velho 1996), pero la deforestación y los cambios globales no se detienen ante estas minucias. Ni los científicos del sur, ni los científicos del norte pueden enfrentar esta amenaza en solitario. La colaboración internacional resulta por tanto, y particularmente al estudiar la ecología forestal, indispensable.

En resumen, en el neotrópico, el estudio de la relación suelo-vegetación ha logrado importantes progresos en las últimás décadas, y las nuevas tecnologías (la teledetección, los SIG y los GPS) ofrecen la oportunidad de avanzar aún más (ver cap. 24) Sin embargo, la situación ambiental se torna cada día más crítica. Ante ese panorama, el esfuerzo por entender los procesos básicos que regulan la relación entre la vegetación y el suelo cobra mayor importancia aún, y se constituye en un medio fundamental para poder alcanzar un uso razonable y sostenible del paisaje neotropical.

Literatura citada

Anderson, A.B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. Biotropica **13**:199-210.

Ashton, P.S. 1977. A contribution of rain forest research to evolutionary theory. Annals of the Missouri Botanical Garden **64**:694-705.

Asquith, N.M., S.J. Wright, & M.J. Clauss. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropial forests? Evidence from Panama. Ecology **78**:941-946.

Austin, M.P., J.G. Pausas, & A.O. Nicholls. 1996. Patterns of tree species richness in relation to environment in southeastern New South Wales, Australia. Australian Journal of Ecology **21**:154-164.

Ayres, J. M. 1993. As Matas de Várzea do Mamirauá - Médio Rio Solimões. CNPq: Sociedade Civil Mamirauá, Brasília, DF, Brasil.

Bagyaraj, D.J. 1989. Mycorrhizas. Pp. 537-546 *en* H. Leith & M.J.A. Werger, editores. Tropical Rain Forest Ecosystems - Biogeographical and Ecological Studies. Elsevier, USA.

Baillie, I.C. 1996. Soils of the humid tropics. Pp. 256-286 *en* P. W. Richards. The tropical rain forest. Second edition, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Baillie, I.C., P.S. Ashton, M.N. Court, J.A.R. Anderson, E.A. Fitzpatrick, & J. Tinsley. 1987. Site characteristics and the distribution of tree species in Mixed Dipterocarp Forest on Tertiary sediments in central Sarawak, Malaysia. Journal of Tropical Ecology **3**:201-220.

Basnet, K. 1992. Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest in Puerto Rico. Biotropica **24**:31-42.

Beard, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. Ecology **25**:127-158.

Becker, P., P.E. Rabenold, J.R. Idol, & A.P. Smith. 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. Journal of Tropical Ecology **4**:173-184.

Botkin, D.B. & L.G. Simpson. 1990. Biomass of the North American boreal forest. Biogeochemistry **9**:161-74.

Botschek, J., J. Ferraz, M. Jahnel, & A. Skowronek. 1996. Soil chemical properties of a toposequence under primary forest in the Itacoatiara vicinity (Amazonas, Brazil). Geoderma **72**:119-132.

Brandani, A., G.S. Hartshorn, & G.H. Orians. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. Journal of Tropical Ecology **4**:99-119.

Brewer, S.W., M. Rejmanek, E.E. Johnstone, & T.M. Caro. 1997. Top-down control in tropical forests. Biotropica **29**:364-367.

Brown, S. 1996. Tropical forests and the global carbon cycle: estimating state and change in biomass density. Pp. 135-144 *en* M. J. Apps & D.T. Price, editores. Forest ecosystems, forest management and the global carbon cycle. Springer-Verlag, USA.

Burslem, D.F.R.P., I.M. Turner, & P.J. Grubb. 1994. Mineral nutrient status of coastal hill dipterocarp forest and adinandra belukar in Singapore: bioassays of nutrient limitation. Journal of Tropical Ecology **10**:579-599.

Burslem, D.F.R.P., P.J. Grubb, & I.M. Turner. 1995. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. Journal of Ecology **83**:113-122.

Burslem, D.F.R.P., P.J. Grubb, & I.M. Turner. 1996. Responses to simulated drought and elevated nutrient

supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. Biotropica **28**:636-648.

Bush, M.B. & P.A. Colinvaux. 1994. Tropical forest disturbance: paleoecological records from Darien, Panama. Ecology **75**:1761-1768.

Campbell, D.G., J.L. Stone, & A. Rosas. 1992. A comparison of the phytosociology and dynamics of three floodplain (Varzea) forests of known ages, Rio Jurua, western Brazilian Amazon. Botanical Journal of the Linnean Society **108**:213-237.

Chambers, J.Q., N. Higuchi & J.P. Schimel. 1998. Ancient trees in Amazonia. Nature **391**:135-136.

Chauvel, A., Y. Lucas & R. Boulet. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. Experientia **43**:234-241.

Chazdon, R.L., R.W. Pearcy, D.W. Lee & N. Fetcher. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. Pp. 5-55 *en* S. S. Mulkey, R.L. Chazdon, & A.P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Ciais, P., P.P. Tans, M. Trolier, J.W.C. White, & R.J. Francey. 1995. A large northern hemisphere terrestrial CO_2 sink indicated by the $^{13}C/^{12}C$ ratio of atmospheric CO_2. Science **269**:1098-1102.

Clark, D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. Pp. 291-315 *en* K. S. Bawa & M. Hadley, editores. Reproductive ecology of tropical forest plants. UNESCO/Parthenon Publishing Group, Paris.

Clark, D.B. 1996. Abolishing virginity. Journal of Tropical Ecology **12**:735-739.

Clark, D.A. 1998. Deciphering landscape mosaics of neotropical trees: GIS and systematic sampling provide new views of tropical rain forest diversity. Annals of the Missouri Botanical Garden **85**:18-33.

Clark, D.A. & D.B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rainforest. Ecological Monographs **62**:315-344.

Clark, D.B. & D.A. Clark. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. Forest Ecology and Management **80**:235-244.

Clark, D.A., D.B. Clark, R. Sandoval, & M.V. Castro C. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. Ecology **76**:2581-2594.

Clark, D.B., Clark, D.A., Rich, P.M., Weiss, S. & Oberbauer, S.F. 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. Canadian Journal of Forest Research **26**:747-757.

Clark, D.B., D.A. Clark & J.M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. Journal of Ecology **86**:101-112.

Clark, D. B., M. W. Palmer, D. A. Clark. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. Ecology **80**:2662-2675.

Clinebell, R.R., O.L. Phillips, A.H. Gentry, N. Stark, & H. Zuuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. Biodiversity and Conservation **4**:56-90.

Colinvaux, P.A., P.E. De Oliveira, J.E. Moreno, M.C. Miller, & M.B. Bush. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. Science **274**:85-88.

Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. Trends in Ecology and Evolution **10**:18-22.

Condit, R., S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. Ecological Monographs **65**:419-439.

Connell, J.H. & M.D. Lowman. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. American Naturalist **134**:88-119.

Coomes, D.A. & P.J. Grubb. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soil factors. Vegetatio **122**:167-191.

Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. American Naturalist **137**:27-49.

Dalling, J.W. & E.V.J. Tanner. 1995. An experimental study of regeneration on landslides in montane rain forest in Jamaica. Journal of Ecology **83**:55-64.

De Camargo, P.B., R. de P.Salomao, S. Trumbore, & L.A. Martinelli. 1994. How old are large Brazil-nut trees (*Bertholletia excelsa*) in the Amazon? Scientia Agricola **51**:389-391.

Denslow, J.S., P.M. Vitousek, & J.C. Schultz. 1987. Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. Oecologia **74**:370-376.

Denslow, J.S., J.C. Schultz, P.M. Vitousek & B.R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. Ecology **71**:165-179.

Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Pp. 273-287 *en* P. W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, & W.W. Benson editores. Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate forests. John Wiley & Sons, USA.

Dixon, R.K., S. Brown, R.A. Houghton, A.M. Solomon, M.C. Trexler, & J. Wisniewski. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science **263**:185-190.

Duivenvoorden, J.F. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle

Caqueta area, Columbia, NW Amazonia. Vegetatio **120**:91-113.

Duivenvoorden, J.F. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. Biotropica **28**:142-158.

Dumont, J.F., S. Lamotte, & F. Kahn. 1990. Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. Forest Ecology and Management **33/34**:125-139.

Encarnación, F. 1985. Introducción a la flora y vegetación de la Amazónia Peruana: estado actual de los estudios, medio natural y ensayo de una clave de determinación de las formaciones vegetales en la llanura Amazónica. Candollea **40**:237-252.

Fan, S.-M., S.C. Wofsy, P.S. Bakwin, & D.J. Jacob. 1990. Atmosphere-biosphere exchange of CO_2 and O_3 in the Central Amazon forest. Journal of Geophysical Research **95**:16851-64.

Foster, R.B. 1990. The floristic composition of the Rio Manu floodplain forest. Pp. 99-111 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.

Foth, H.D. 1990. Fundamentals of Soil Science. 8th Edition. John Wiley & Sons, USA.

Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographic gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden **75**:1-34.

Gentry, A.H. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and upper and central Amazonia. Pp. 141-157 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA

Grace, J., J. LLoyd, J. McIntyre, A.C. Miranda, P. Meir, H.S. Miranda, C. Nobre, J. Moncrieff, J. Massheder, Y. Malhi, I. Wright, & J. Cash. 1995. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993. Science **270**:778-780.

Grubb, P.J. 1995. Mineral nutrition and soil fertility in tropical rain forests. Pp. 308-330 *en* A. E. Lugo & C. Lowe, editores. Tropical Forests: Management and Ecology. Springer-Verlag, USA.

Gunatilleke, C.V.S., I.A.U.N. Gunatilleke, G.A.D. Perera, D.F.R.P. Burslem, P.M.S. Ashton, & P.S. Ashton. 1997. Responses to nutrient addition among seedlings of eight closely related species of *Shorea* in Sri Lanka. Journal of Ecology **85**:301-311.

Haines, B.L. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. Pp. 99-111 *en* F. B. Golley & E. Medina, editores. Tropical Ecological Systems:Trends in Terrestrial and Aquatic Research. Springer-Verlag, USA.

Hammer, R.D. 1998. Space and time in the soil landscape: the ill-defined universe. Pp.105-140 *en* D. L. Peterson & V.T. Parker, editores. Ecological Scale: Theory and Applications. Columbia University Press, USA.

Hartshorn, G.S. 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra macroloba*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Doctoral dissertation, University of Washington, Seattle, WA, USA.

Herrera, B. & B. Finegan. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distribution of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. Plant and Soil **191**:259-267.

Holdridge, L.R. 1979. Ecologia Basada en Zonas de Vida. Editorial IICA, San José, Costa Rica.

Horn, S.P. & R.L.J. Sanford. 1992. Holocene fires in Costa Rica. Biotropica **24**:354-361.

Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1986a. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. Pp. 205-231 *en* M. E. Soule, editor. Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates, USA.

Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1986b. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Pp. 314-329 *en* J. Diamond & T.J. Case, editores. Community Ecology. Harper and Row, USA.

Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. Revista de Biologia Tropical **35**:7-22.

Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs **54**:187-211.

Huston, M.A. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. Journal of Biogeography **7**:147-157.

Huston, M.A. 1993. Biological diversity, soils, and economics. Science **262**:1676-1680.

Huston, M.A. 1994. Biological Diversity: the Co-existence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press, UK.

Huston, M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia **110**:449-460.

Itoh, A. 1995. Effects of forest floor environment on germination and seedling establishment of two Bornean rainforest emergent species. Journal of Tropical Ecology **11**:517-527.

Johnston, M.H. 1992. Soil-vegetation relationships in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. Journal of Tropical Ecology **8**: 253-263.

Jolly, D. & A. Haxeltine. 1997. Effect of low glacial atmospheric CO_2 on tropical African montane vegetation. Science **276**:786-788.

Jordan, C.F. 1985. Soils of the Amazon rainforest. Pp. 83-94 *en* G. T. Prance & T.E. Lovejoy, editores. Amazonia. Pergamon Press, USA.

Junk, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. Pp. 47-64 *en* L. B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen, & H. Balslev, editores. Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation, and Diversity. Academic Press, USA.

Kahn, F., K. Mejia, & A. de Castro. 1988. Species richness and density of palms in terra firme forests of Amazonia. Biotropica **20**:266-269.

Kauppi, P.E., K. Mieliäinen, & K. Kuusela. 1992. Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. Science **256**:70-74.

Keller, M., D.A. Clark, D.B. Clark, A.M. Weitz, & E. Veldkamp. 1996. If a tree falls in the forest... Science **273**:201

Knops, J.M.H., W.D. Koenig, & T.H. Nash. 1997. On the relationship between nutrient use efficiency and fertility in forest ecosystems. Oecologia **110**:550-556.

Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. Plant Systematics and Evolution **162**:285-304.

Kursar, T.A., S.J. Wright, & R. Radulovich. 1995. The effects of the rainy season and irrigation on soil water and oxygen in a seasonal forest in Panama. Journal of Tropical Ecology **11**:497-516.

Latham, R.E. & R.E. Ricklefs. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. Oikos **67**:325-333.

Lieberman, D., M. Lieberman, G.S. Hartshorn & R. Peralta. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **1**:97-109.

Lieberman, M., D. Lieberman, G.S. Hartshorn & R. Peralta. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. Journal of Ecology **73**:505-516.

Lieberman, M., D. Lieberman & J.H. Vandermeer. 1988. Age-size relationships and growth behavior of the palm *Welfia georgii*. Biotropica **20**:270-273.

Lips, J.M. & J.F. Duivenvoorden. 1996. Regional patterns of well drained upland soil differentiation in the middle Caqueta basin of Colombian Amazon. Geoderma **72**:219-57.

McGlone, M.S. 1996. When history matters: scale, time, climate, and tree diversity. Global Ecology and Biogeography Letters **5**:309-314.

McSweeney, K., B.K. Slater, R.D. Hammer, J.D. Bell, P.E. Gessler & G.W. Petersen. 1994. Towards a new framework for modeling the soil-landscape continuum. Pp. 127-145 *en* R. Amundson, J. Harden, & M. Singer, editores. Factors of Soil Formation: a Fiftieth Anniversary Retrospective. Soil Science Society of America, Madison, USA.

Meggers, B.J. 1994. Archeological evidence for the impact of mega-Niño events on Amazonia during the past two millennia. Climatic Change **28**:321-338.

Meredieu, C., D. Arrouays, M. Goulard, & D. Auclair. 1996. Short range soil variability and its effects on red oak growth (*Quercus rubra* L.). Soil Science **161**:29-38.

Mori, S.A. & P. Becker. 1991. Flooding affects survival of Lecythidaceae in terra firme forest near Manaus, Brazil. Biotropica **23**:87-90.

Nepstad, D.C., C.R. de Carvalho, E.A. Davidson, P.H. Jipp, P.A. Lefebvre, G.H. Negreiros, E.D. da Silva, T.A. Stone, S.E. Trumbore, & S. Vieira. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. Nature **372**:666-669.

Phillips, O.L., P. Hall, A.H. Gentry, S.A. Sawyer, & R. Vasquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. Proceedings of the National Academy of Sciences **91**:2805-2809.

Piñero, D., M. Martinez-Ramos, & J. Sarukhan. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity analysis of its finite rate of increase. Journal of Ecology **72**:977-91.

Pires, J.M. & G.T. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. Pp. 109-145 *en* G. T. Prance & T.E. Lovejoy, editores. Amazonia. Pergamon Press, UK.

Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman, & P. Nuñez V. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. Ecology **80**: 2651-2661.

Platt, W.J. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbance in a tall-grass prairie. Ecological Monographs **45**:285-305.

Poorter, L., L. Jans, F. Bongers, & R.S.A.R. van Rompaey. 1994. Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Tai National Park, Ivory Coast. Journal of Tropical Ecology **10**:385-398.

Poulsen, A.D. & H. Balslev. 1991. Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. Journal of Vegetation Science **2**:315-322.

Prance, G.T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. Brittonia **31**:26-38.

Puhakka, M., & R. Kalliola. 1993. La vegetación en áreas de inundación en la selva baja de la Amazonia Peruana. Pp. 113-138 *en* R. Kalliola, M. Puhakka, & W. Danjoy, editores. Amazonia Peruana. PAUT & ONERN, Jyvaskyla, Finland.

Putz, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer species on Barro Colorado Island, Panama. Ecology **64**:1069-1074.

Redford, K.H. 1992. The empty forest. BioScience **42**:412-22.

Richter, D.D. & L.I. Babbar. 1991. Soil diversity in the tropics. Advances in Ecological Research **21**:315-389.

Robertson, G.P. 1987. Geostatistics in ecology: interpolating with known variance. Ecology **68**:744-748.

Rossi, R.E., D.J. Mulla, A.G. Journel, & E.H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. Ecological Monographs **62**:277-314.

Ruokolainen, K., A. Linna, & H. Tuomisto. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. Journal of Tropical Ecology **13**:243-256.

Ruokolainen, K. & H. Tuomisto. 1993. La vegetación de terrenos no inundables (*tierra firme*) en la selva baja de la Amazonia Peruana. Pp. 139-53 *en* R. Kalliola, M. Puhakka, & W. Danjoy, editores. Amazonia Peruana. PAUT & ONERN, Jyvaskyla, Finland.

Salick, J., R. Herrera, & C.F. Jordan. 1983. Termitaria: nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forests. Biotropica **15**:1-7.

Salo, J., R.E. Coville, I. Hakkinen, Y. Makinen, P. Niemela, M. Puhakka, & P.D. Coley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. Nature **322**:254-258.

Sánchez, P.A. 1980. Soils of the humid tropics. Pp. 347-410 *en* V. H. Sutlive, N. Altshuler, & M.D. Zamora, editores. Blowing in the Wind: Deforestation and Long-range Implications. Department of Anthropology, College of William and Mary, Williamsburg, VA, USA.

Sánchez, P.A. & T.J. Logan. 1992. Myths and science about the chemistry and fertility of soils in the tropics. Pp. 35-46 *en* Myths and Science of Soils of the Tropics. Soil Science Society of America Special Publication #29, Madison, Wisconsin, USA.

Sanford, R.L.J., J. Saldarriaga, K.E. Clark, C. Uhl. & R. Herrera. 1985. Amazon rain forest fires. Science **227**:53-55.

Shmida, A. & M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. Journal of Biogeography **12**:1-20.

Silbernagel, J. 1997. Scale perception - from cartography to ecology. Bulletin of the Ecological Society of America **78**:166-169.

Silver, W. L., F.N. Scatena, A.H. Johnson, T.G. Siccama, & M.J. Sanchez. 1994. Nutrient availability in a montane wet tropical forest: spatial patterns and methodological considerations. Plant and Soil **164:** 129-145.

Smith, N.J.H., E.A.S. Serrão, P.T. Alvim, & I.C. Falesi. 1995. Amazonia: Resiliency and Dynamism of the Land and its People. United Nations University Press, New York, USA.

Soil Survey Staff. 1987a. Amendments to Soil Taxonomy. Issue No. 11. Soil Conservation Service, US Department of Agriculture. Washington, D.C., USA.

Soil Survey Staff. 1987b. Keys to Soil Taxonomy. Monography No. 6. Soil Management Support Services. Washington D.C. and Cornell University, Ithaca, NY, USA.

Swaine, M.D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. Journal of Ecology **84**:419-428.

Terborgh, J. & S.J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. Ecology **75**:1829-1833.

Terborgh, J., R.B. Foster, & P. Nunez V. 1996. Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. Ecology **77**:561-567.

Ter Steege, H. 1994a. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. Oecologia **100**:356-367.

Ter Steege, H. 1994b. Seedling growth of *Mora gonggrijpii*, a large seeded climax species, under different soil and light conditions. Vegetatio **112**:161-170.

Ter Steege, H., V.G. Jetten, A.M. Polak, & M.J.A. Werger. 1993. Tropical rain forest types and soil factors in a watershed area in Guyana. Journal of Vegetation Science **4**:705-716.

Toni, F. & L. Velho. 1996. A presenca francesa no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia - INPA. Interciencia **21**:25-30.

Trichon, V. 1997. Hétérogénéité spatiale d'une forêt tropicale humide de Sumatra: effet de la topographie sur la strucutre floristique. Annales des Sciences Forestales **54**:431-446.

Tuomisto, H. 1993. Clasificación de vegetación en la selva baja Peruana. Pp. 103-112 *en* R. Kalliola, M. Puhakka, & W. Danjoy, editores. Amazonia Peruana. PAUT & ONERN, Jyvaskyla, Finland.

Tuomisto, H. & A.D. Poulsen. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. Journal of Biogeography **23**:283-293.

Tuomisto, H. & K. Ruokolainen. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. Journal of Vegetation Science **5**:25-34.

Tuomisto, H. & K. Ruokolainen. 1997. The role of ecological knowledge in explaining biogeography and biodiversity in Amazonia. Biodiversity and Conservation **6**:347-57.

Tuomisto, H., K. Ruokolainen, R. Kalliola, A. Linna, W. Danjoy & Z. Rodriguez. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. Science **269**:63-66.

Valencia, R., H. Balslev & G. Paz y Miño C. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. Biodiversity and Conservation **3**:21-28.

Veenendaal, E.M., M.D. Swaine, R.T. Lecha, M.F. Walsh, I.K. Abebrese, & K. Owusu-Afriyie. 1996a. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. Functional Ecology **10**:501-511.

Veenendall, E.M., M.D. Swaine, V.K. Agyeman, D. Blay, I.K. Abebrese, & C.E. Mullins. 1996b. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. Journal of Ecology **84**:83-90.

Verissimo, A., P. Barreto, R. Tarifa, & C. Uhl. 1995. Extraction of a high-value natural resource in Amazonia: the case of mahogany. Forest Ecology and Management **72**:39-60.

Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. Ecology **65**:285-298.

Vitousek, P.M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. Ecology **75**:1861-1876.

Vitousek, P.M. & J.S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. Journal of Ecology **74**:1167-1178.

Vitousek, P.M. & R.L. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Annual Review of Ecology and Systematics **17**:137-167.

Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco, & J.M. Melillo. 1997a. Human dominance of Earth's ecosystems. Science **277**:494-499.

Vitousek, P.M., J.D. Aber, R.W. Howarth, G.E. Likens, P.A. Matson, D.W. Schindler, W.H. Schlesinger & D.G. Tilman. 1997b. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. Ecological Applications **7**:737-750.

Walker, L.R., D.J. Zarin, N. Fetcher, R.W. Myster, & A.H. Johnson. 1996. Ecosystem development and plant succession on landslides in the Caribbean. Biotropica **28**:566-576.

Wielemaker, W.G. & A.L.E. Lansu. 1991. Land-use change affecting classification of a Costa Rican soil. Soil Science Society of America Journal **55**:1621-1624.

Whigham, D.F., I. Olmsted, E. Cabrero Cano, & M.E. Harmon. 1991. The impact of Hurrican Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula. Biotropica **23**:434-441.

Whitmore, T.C. 1984. Tropical Rain Forests of the Far East. 2nd ed. Clarendon Press, UK.

Wright, D.H., D.J. Currie, & B.A. Maurer. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. Pp. 66-74 *en* R. E. Ricklefs & D. Schluter, editores. Species Diversity in Ecological Communities. The University of Chicago Press, USA.

Wright, S. J., H. Zeballos, I. Dominguez, M. M. Gallardo, M. C. Moreno & R. Ibañez. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. Conservation Biology **14**: 227-239.

Young, K.R. & B. León. 1989. Pteridophyte species diversity in the central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization. Brittonia **41**:388-395.

Zar, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. Third Edition. Prentice Hall, USA.

Procesos ecofisiológicos

En esta sección se relaciona el ambiente abiótico (luz, agua, nutrientes) con procesos ecológicos. Pero, a diferencia de la sección anterior, se examinan tales relaciones a la escala del individuo. Además, se contrastan en esta sección diferentes formas de crecimiento (árboles, arbustos, epífitas), y aún a nivel de una misma forma de crecimiento, estrategias ecológicas opuestas (ya sea especies con diferentes requerimientos lumínicos, o especies caducifolias y perennifolias). Se espera así ofrecer una visión variada acerca de procesos ecofisiológicos comunes: fotosíntesis, transporte y uso del agua, y el efecto de los nutrientes sobre la ganancia de carbono atmosférico.

En el capítulo 10, Chazdon y Montgomery presentan una revisión sobre las diferentes modalidades de adquisición de carbono por las plantas del bosque en distintas formas de crecimiento, a nivel interespecífico dentro de una misma forma de crecimiento, y además, a nivel intraespecífico. Un tema común es que todas las plantas del bosque deben hacer frente a la alta variabilidad espacio-temporal en la disponibilidad de luz. Este dinamismo del bosque implica, desde el punto de vista de las plantas, que éstas deben presentar un nivel acorde de plasticidad fotosintética para maximizar la adquisición de carbono. Otro aspecto relevante de este capítulo es que desde el punto de vista fisiológico, la mayoría de las especies de plantas del bosque no son ni exclusivamente “pioneras” ni solamente “tolerantes a la sombra”. Finalmente, el capítulo describe como las plantas logran modificar la adquisición del carbono atmosférico y evitar una pérdida excesiva de agua durante el proceso de fotosíntesis, cuando su disponibilidad se limita por la estacionalidad.

En el capítulo 11, Goldstein, Meinzer y Andrade presentan información sobre como los árboles del dosel regulan el uso del agua. Los autores resaltan los patrones de utilización del agua en el suelo por parte de diferentes especies de árboles, describen el transporte de agua desde el suelo hasta la copa de los árboles, y señalan el importante papel que puede jugar el tronco como reservorio de agua en los procesos de transpiración y fotosíntesis. Los autores demuestran que el agua almacenada en el tronco y en las ramas es fundamental en mantener un flujo constante de agua desde las raíces hasta las copa, particularmente en árboles de gran porte. Una herramienta que ha permitido realizar tales estudios son las torres o grúas que facilitan el acceso al dosel del bosque. Este estrato se encuentra descrito ampliamente en el capítulo siguiente.

En el capítulo 12, Zotz y Andrade revisan aspectos relevantes de la ecología y fisiología de epífitas y hemiepífitas. Los autores enfatizan que existe una gran variabilidad en el tiempo y el espacio en la disponibilidad de recursos para un individuo epifítico (tal vez mucha más variabilidad que para las plantas terrestres),

lo que hace difícil caracterizar el sitio típico de crecimiento de una epífita. De igual forma, el hábito hemiepifítico es tambien variable, dado el doble carácter que tiene el ciclo vital de estas plantas: epifítico y terrestre. Los autores enfatizan la escasez de conocimiento en aspectos demográficos, polinización y herbivoría, en epífitas y hemiepífitas. Ya que las plantas epífitas pueden llegar a ser el grupo de mayor diversidad de especies en algunos bosques del neotrópico, son muchos los vacíos de información y a su vez, muchas las oportunidades de investigación.

10

La adquisición de carbono en las plantas

Robin L. Chazdon
Rebecca A. Montgomery

La fotosíntesis es fundamental para el crecimiento de las plantas. El dióxido de carbono que se fija durante este proceso es transformado en compuestos de carbono, elementos esenciales para la construcción del tejido vegetal. La "economía del carbono" de una planta está regulada no sólo por la tasa fotosintética de sus hojas, sino también por la cantidad de luz que éstas logran interceptar. La posibilidad de interceptar la luz (y la consiguiente ganancia de carbono de la planta) está, a su vez, influida por la disposición geométrica de las hojas y por la distribución de la biomasa dentro de la planta misma (Chazdon 1985, Givnish 1988, Ackerly & Bazzaz 1995a,b; Herbert 1996). Aunque los estudios de campo señalan, de manera contundente, que la luz es el factor ambiental más importante para el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de las plantas de un bosque tropical (Chazdon 1988), el agua y los nutrientes también juegan un papel preponderante en la adquisición y fijación de carbono, tanto a nivel de hojas como de individuo.

En este capítulo se presenta una visión general de las modalidades de adquisición del carbono atmosférico en las plantas de los bosques húmedos y lluviosos, y en particular, en los bosques del neotrópico. En primer lugar, se describe la variedad de respuestas fotosintéticas observada en diferentes especies. Al respecto, se destaca la plasticidad que muestran algunas especies para responder a los cambios ambientales y la capacidad de otras para aprovechar los destellos de luz ("sunflecks"), esa efímera cantidad de radiación solar directa que logra penetrar el dosel y llegar al sotobosque (ver capítulo 6). Seguidamente, se desarrolla la idea de que la respuesta fotosintética de una planta está determinada, tanto por factores ambientales externos a ella (disponibilidad de recursos), como por la distribución y retención de recursos que tiene lugar dentro de la planta misma (asignación de recursos). Se revisan, además, los efectos de la luz, el agua y la

disponibilidad de nutrientes (y de su interacción) en la adquisición de carbono atmosférico. Los factores que determinan la absorción de carbono atmosférico a nivel de individuo se examinan a partir de la intercepción de la luz y de la fotosíntesis que se lleva a cabo a nivel de la hoja. Por último, y tomando como ejemplo una serie de especies tropicales, se discute la relación que existe entre la tasa de ganancia de carbono (a través de la fotosíntesis) y el crecimiento de los individuos. A lo largo del capítulo se hará mención a una amplia variedad de estudios de campo que contemplan una también amplia variedad de especies y formas de crecimiento, particularmente árboles, arbustos y lianas.

Variaciones en la capacidad fotosintética y en la ganancia de carbono

En un bosque tropical, la disponibilidad de luz varía notablemente en dos dimensiones: una horizontal y otra vertical (Chazdon *et al.* 1996). Los árboles del dosel, las epífitas, las lianas y las hemiepífitas se asemejan en que sus hojas suelen estar expuestas a la máxima densidad de flujo de fotones (PFD, por sus siglas en inglés). Encima del dosel, la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor de agua suelen ser, también, los más altos. En el sotobosque, en cambio, la densidad del flujo de fotones se reduce en forma drástica y llega a menos del 2% de los niveles que se alcanzan en el dosel (Fig. 6.4). Las hierbas del sotobosque, las enredaderas, los arbustos y las plántulas de árboles deben, todos, hacerle frente a esos niveles extremadamente bajos de radiación fotosintéticamente activa. Sin embargo, el dosel del bosque no es ni continuo ni uniforme: la variedad de claros y de "fases de recuperación" presentes en él hacen que la distribución espacial de la luz sea sumamente heterogénea (Chazdon & Fetcher 1984) (Fig. 6.5). Así, las especies pioneras -aquellas que para reproducirse dependen de la existencia de claros en el dosel- explotan en forma oportunista la alta densidad de flujo de fotones que prevalece en los claros y en los terrenos descubiertos, mientras que las especies que sí pueden germinar y reproducirse en el sotobosque deben procurar mantener un balance neto positivo de carbono para crecer con la poca luz de que disponen (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996). A continuación se examinará una serie de especies cuya tasa fotosintética varía según la posición que ocupan, tanto horizontal como verticalmente, en el bosque.

La capacidad fotosintética y su relación con la forma de crecimiento

Se puede suponer que las especies cuyas hojas están expuestas a la máxima densidad de flujo de fotones presenten tasas fotosintéticas más altas a niveles de saturación de luz (Mulkey *et al.* 1996). Como la capacidad fotosintética (A_{max}; tasa de fotosíntesis neta a niveles de saturación de luz y concentraciones ambientales de CO_2) declina conforme envejece la hoja (Kitajima *et al.* 1997a), es preciso que, al efectuar mediciones, los estudios comparativos tengan en cuenta la edad de la hoja. Normalmente se miden hojas recién expandidas, pero maduras (de 4 a 8 semanas de edad) (Kitajima *et al.* 1997a).

En Panamá, en un bosque estacional húmedo, la media de la tasa fotosintética máxima obtenida para seis especies del dosel osciló entre 10 y 20 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ (Kitajima *et al.* 1997a,b). Las tasas de fotosíntesis neta determinadas para el higuerón *Ficus insipida*, árbol del dosel, son las más altas que se hayan obtenido hasta ahora para cualquier árbol: más de 30 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ (a principios de la estación seca; Zotz *et al.* 1995). Otras medidas realizadas *in situ* en las hojas más expuestas del dosel de otras especies de este bosque, variaron entre 18 (*Ceiba pentandra*) y 23.3 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ (*Didymopanax morototoni*) (Zotz & Winter 1994). En nueve especies del dosel (entre ellas *Ficus insipida*), la ganancia diaria de carbono (en un período de 12 horas) mostró una estrecha relación lineal con la capacidad fotosintética, A_{max} (Zotz *et al.* 1995; Zotz & Winter 1993, 1996). Esta relación sugiere

que la ganancia diaria de carbono atmosférico de estos árboles se ve limitada por la capacidad fotosintética de sus hojas, independientemente de la fluctuación en la densidad de flujo de fotones, la eficiencia con que es utilizada el agua (lo que se explicará más adelante) y la fotosíntesis neta realizada durante el día (Zotz & Winter 1993, 1996). Una de las razones para explicar esta estrecha relación entre A_{max} y la ganancia diaria de carbono es que la fotosíntesis de muchas de las hojas de los árboles del dosel se "satura" (o sea, la fijación de CO_2 deja de aumentar y se mantiene constante) a niveles relativamente bajos (el "punto de saturación de luz" ocurre, por lo general, a menos del 50 % de radiación solar máxima recibida por la hoja) (Zotz & Winter 1993). Sin embargo, se requieren más estudios para confirmar si esto es válido para las hojas más expuestas del dosel, las cuales con mucha frecuencia resultan difíciles de medir.

El dosel superior del bosque lo comparten los árboles y las lianas. A partir de un pequeño número de estudios sobre las lianas de los bosques tropicales (resumido en Castellanos 1991), Holbrook y Putz (1996), llegaron a la conclusión de que no existe una diferencia marcada en cuanto a la fotosíntesis que, a nivel de hoja, tiene lugar en los árboles y en las lianas. La A_{max} de *Uncaria tomentosa* (Rubiaceae), liana muy común en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, llegó a 13.9 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ (Zotz & Winter 1996), y la ganancia diurna de carbono no mostró una diferencia significativa entre la estación seca y la lluviosa.

Muchas epífitas también viven en el dosel superior, pero como carecen de conexiones radiculares con el suelo, el intercambio de gases a nivel de la hoja se ve muy limitado por la disponibilidad de agua. Por ello, no es de extrañar que un gran número de epífitas vasculares utilice, para conservar agua, la vía fotosintética denominada Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés) (ver descripción en Recuadro 12.2). Se han encontrado géneros que emplean la vía CAM en las Polypodiaceae (helechos), en dos familias de monocotiledóneas (Bromeliaceae y Orquidaceae) y en siete familias de dicotiledóneas (Asclepiadaceae, Cactaceae, Clusiaceae, Crassulaceae, Gesneriaceae, Piperaceae y Rubiaceae). En las familias Orquidaceae, Bromeliaceae y Cactaceae, el CAM se desarrolló inicialmente en especies terrestres de ambientes secos. La subsecuente radiación adaptativa de algunas especies hacia el hábitat epifítico o a los sitios más húmedos y sombreados de los bosques tropicales sugiere que la fotosíntesis CAM no es un atributo necesariamente desventajoso desde el punto de vista metabólico, pues ocurre bajo una amplia gama de condiciones ecológicas (Medina 1974, 1996). Las orquídeas y las bromelias contienen el mayor número de especies epífitas CAM (Medina 1996). En las dos familias, un considerable número de especies presenta fotosíntesis CAM en ambientes parcial o sumamente sombreados (ver revisiones en Benzing 1990 y Martin 1994); pero en general, las bromelias epifíticas CAM tienden a ser más abundantes en condiciones de exposición total al sol (Smith *et al.* 1986).

Las hemiepífitas son especies de plantas que a través de su ciclo de vida combinan tanto estilos de vida epifíticos como terrestres. Como epífitas, la disponibilidad de agua es uno de los factores que más les limitan la fotosíntesis. Por consiguiente, algunas especies del género hemiepifítico *Clusia* recurren, en la fase epifítica, al metabolismo CAM para reducir la pérdida de agua al realizar el proceso fotosintético. De hecho, los individuos de *Clusia* pueden pasar de un típico metabolismo fotosintético C_3 a uno CAM y luego revertirlo en un período de 24 horas (Zotz & Winter 1993). Zotz y Winter (1996) compararon los patrones de ganancia neta diaria de carbono (24 horas) en individuos de *Ficus* y *Clusia*, epífiticos y terrestres, y encontraron que tanto en la estación seca como en la lluviosa, los individuos enraizados mostraban, regularmente, una ganancia de hasta 2 y 3 veces mayor que la de los individuos epifíticos. (En el capítulo 12 se presenta una revisión detallada de la ecología y la ecofisiología de epífitas y hemiepífitas.)

El sotobosque lo comparten especies "residentes" -hierbas terrestres, enredaderas, arbustos, juveniles y palmas- y especies

"transitorias" -plántulas y brinzales de árboles que están simplemente de paso en su ruta ascendente hacia el dosel-. Muchas de estas especies transitorias pasan décadas esperando ser "liberadas" del estado de inhibición en que las mantiene la penumbra del sotobosque (Whitmore 1984, 1996). Las características fotosintéticas de estos grupos de plantas son similares: la A_{max} varía entre 1 y 5 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} y la saturación de luz ocurre a densidades de flujo de fotones entre 200 y 500 µmol m^{-2} s^{-1} (ver revisiones en Chazdon *et al.* 1996, Press *et al.* 1996). Aunque la capacidad fotosintética de las diversas formas de crecimiento vegetal presentes en el sotobosque (enredaderas, hierbas, arbustos, árboles) no parece diferir significativamente (Chazdon *et al.* 1996), *Aechmea magdalenae*, bromelia terrestre de amplia distribución entre México y Ecuador, constituye una excepción. Se ha demostrado que esta especie con metabolismo CAM tiene una capacidad fotosintética dos o tres veces mayor que las especies con metabolismo C_3 con las que comparte el sotobosque (Königer *et al.* 1995, Skillman & Winter 1997).

La capacidad fotosintética y su relación con la distribución ecológica de las especies

La capacidad fotosintética varía dramáticamente según los diferentes regímenes de luz del bosque (ver revisiones en Chazdon *et al*. 1996, Press *et al.* 1996 y Whitmore 1996). Las diferencias más evidentes se observan entre especies pioneras y especies tolerantes a la sombra. Para las plantas que crecen en terrenos descubiertos y en los grandes claros, la posibilidad de aprovechar una densidad de flujo de fotones muy alta depende de una también alta capacidad bioquímica para fijar CO_2 y transportar electrones. Entre las plantas tropicales, las especies pioneras son las que muestran esta enorme capacidad fotosintética (Bazzaz & Pickett 1980, Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996). Estas especies que crecen donde hay mucha luz, cuentan también con mecanismos bien desarrollados para disipar el exceso de energía luminosa, y por lo tanto son más resistentes a sufrir fotoinhibición que las especies tolerantes a la sombra (Demmig-Adams & Adams 1992, Lovelock *et al.* 1994, Castro *et al*. 1995, Königer *et al.* 1995).

Las especies tolerantes a la sombra, en cambio, tienen una tasa máxima de fotosíntesis más baja, y a menudo su ganancia de carbono se satura a densidades de flujo de fotones menores a los 500 µmol m^{-2} s^{-1} (Chazdon *et al.* 1996, Press *et al.* 1996). La capacidad fotosintética de las especies del sotobosque se encuentra, entonces, limitada en gran medida por la baja concentración de enzimas fotosintéticas y de compuestos de transporte de electrones que muestran sus hojas por unidad de área (Anderson & Osmond 1987). Sus hojas son, por lo general, delgadas, con un bajo volumen de células por unidad de área y con un número también bajo de cloroplastos por unidad de área (Sims & Pearcy 1989, Chazdon & Kaufmann 1993). Esta concentración reducida ayuda a mantener bajos los "costos" metabólicos de construcción foliar y de mantenimiento de las funciones fisiológicas (Williams *et al.* 1989, Sims & Pearcy 1991). En el sotobosque la sobrevivencia a largo plazo exige un crecimiento lento y conservador; por ello, resulta útil reducir al mínimo los costos de construcción foliar (Chabot & Hicks 1982, Chazdon 1986).

Respuesta fotosintética en condiciones de luz estable: variación intraespecífica

En un bosque tropical, las diferentes especies de plantas deben hacerle frente a tres tipos de variación en cuanto a disponibilidad de recursos -reto que incide directamente en la adquisición de carbono a nivel de la hoja-. En primer lugar, la fluctuación estacional en la disponibilidad de agua afecta, simultáneamente, la tasa de pérdida de agua de las hojas y la tasa de captura de CO_2. Segundo, en el bosque, las condiciones de luz son sumamente variables, tanto en el espacio como en el tiempo: la apertura y el cierre de claros producidos por la caída de uno o varios árboles hace que tanto las especies que residen permanentemente en el sotobosque como aquellas transitorias se vean expuestas a un ambiente luminoso que puede cambiar en

cualquier momento. Tercero, conforme van creciendo, los juveniles que van "de paso" hacia el dosel experimentan un profundo cambio en las condiciones ambientales que atraviesan. Es por esto que la gran mayoría de las especies de plantas de los bosques tropicales no son ni exclusivamente pioneras ni exclusivamente tolerantes a la sombra (ver discusiones similares pero desde el punto de vista demográfico en los capítulos 6 y 16). Desde el punto de vista fisiológico, y dada la impresionante variabilidad que presenta en el bosque tropical la luz en el tiempo y en el espacio, una respuesta fotosintética extremadamente especializada (ya sea a un nivel alto o bajo de luz) podría ser contraproducente: la especialización podría atentar contra la plasticidad fotosintética necesaria para enfrentar tal heterogeneidad (Chazdon *et al.* 1996).

Fenotipos foliares estacionales

Los estudios más recientes sugieren que la A_{max} de un individuo puede variar según la estación en que se producen las hojas (Mulkey *et al.* 1992, Kitajima *et al.* 1997b). En efecto, al estudiar las hojas de las copas de cuatro especies de árboles, se observó que la capacidad fotosintética por unidad de área foliar era mayor en las hojas producidas justo antes de la estación seca que en las hojas que brotaban al inicio de la estación lluviosa (Kitajima *et al.* 1997b). Por ejemplo, al estudiar las hojas de *Luehea seemanii* y *Antirrhoea tricantha*, se observó que, dada una misma tasa de conductancia estomática, las hojas producidas antes de la estación seca mostraban una toma de CO_2 significativamente mayor que las producidas en otra época –señal de que en estas especies los fenotipos foliares estacionales también difieren con respecto a la eficiencia con que utilizan el agua– (este concepto se explica en detalle más adelante).

Otro ejemplo lo ofrece *Psychotria marginata*, arbusto del sotobosque que logra mantener la ganancia de carbono durante los períodos de escasez de agua produciendo un fenotipo de hoja característico de la estación seca (Mulkey *et al.* 1992). Las hojas de este arbusto muestran dos picos de producción, uno al inicio de la estación lluviosa y otro justo antes de iniciarse la estación seca. Las hojas producidas durante la estación seca tienen tasas de transpiración más bajas que las producidas durante la estación lluviosa, pero ambas tienen una tasa de saturación de luz similar. De esa forma se logra utilizar de manera más eficiente el agua para la fotosíntesis durante la estación seca (Mulkey *et al.* 1992).

La plasticidad fotosintética como respuesta a la apertura y el cierre de claros en el bosque

Las especies de los bosques tropicales muestran un continuo de respuestas fotosintéticas ante diversas condiciones de luz (ver revisiones de Chazdon *et al.* 1996, Press *et al.* 1996, y Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996). De acuerdo con Chazdon *et al.* (1996), el ajuste fotosintético que ocurre ante un *aumento* en la disponibilidad de luz es un proceso distinto al que ocurre ante una *disminución* en la disponibilidad de luz (aunque ambos son ejemplos de plasticidad). Para ilustrar esa diferencia, a continuación se describe un estudio de caso de plasticidad fotosintética, en el cual se utilizaron estacas de dos especies de arbustos: *Piper arieianum*, especie tolerante a la sombra y común en el sotobosque, y *P. sancti-felicis*, especie pionera, común en terrenos abiertos y abandonados y en las orillas de los bosques. Ambas especies abundan en los bosques lluviosos de Costa Rica. Recordemos que la plasticidad fotosintética se describe como la gradación de fenotipos que pueden ser expresados por un solo genotipo en respuesta a un cambio en las condiciones ambientales (Chazdon *et al.* 1996, Nicotra *et al.* 1997).

Los transectos colocados a lo largo de varios claros naturales mostraron que estas dos especies respondían a la luz de manera claramente distinta (Fig. 10.1). La capacidad fotosintética de *Piper sancti-felicis* (la especie pionera) siguió muy de cerca los cambios diarios en la densidad de flujo de fotones: la A_{max} varió de menos de 2 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} en las orillas del claro, a más de 12 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} en el centro del claro. En cambio, *P. arieianum* (la especie propia del sotobosque) mostró una relación más débil: la A_{max} varió de 2

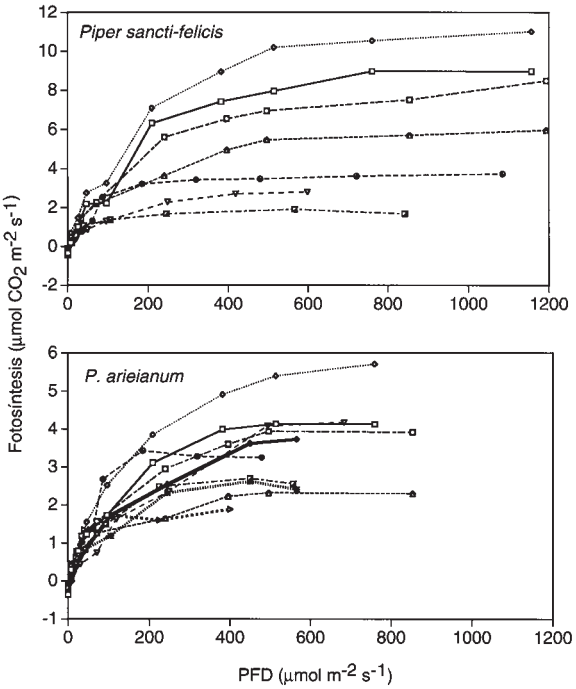


FIGURA 10.1 Curvas de respuesta fotosintética a la luz. Para el estudio se utilizaron estacas de *Piper sancti-felicis* y de *P. arieianum* plantadas en macetas y colocadas a lo largo de diversos transectos en los claros de un bosque lluvioso en Costa Rica. Ambas especies fueron expuestas al mismo ámbito de condiciones de luz, y aunque ambas dieron muestras de plasticidad en su respuesta fotosintética, *P. sancti-felicis* mostró una mayor capacidad fotosintética. PFD= densidad de flujo de fotones.

µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} en la orilla del claro, a 8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} en el centro de los claros (Fig. 10.1). La A_{max} de la especie pionera mostró una gran plasticidad en todas las condiciones de luz, tanto en el claro pequeño (54 m^2) como en el claro grande (300 m^2), mientras que la especie propia del sotobosque mostró una plasticidad limitada en el claro pequeño y en las orillas del claro grande (Chazdon 1992). Muchos estudios de aclimatación han arrojado resultados similares (ver revisiones en Fetcher *et al.* 1994, Chazdon *et al.* 1996, Press *et al.* 1996, y Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996).

Las consecuencias de la aclimatación en la adquisición de carbono atmosférico (ya sea en los espacios abiertos o en el sotobosque) no están del todo claras. Por ejemplo, ¿conducirá la aclimatación que se da como respuesta a un cambio en la luminosidad a una mayor ganancia de carbono en el nuevo ambiente? Luego de medir las curvas de respuesta a la luz (Fig. 10.1) y la densidad de flujo de fotones en los micrositios en que se encontraban los individuos de las dos especies de *Piper*, se procedió a examinar el efecto de la plasticidad en la ganancia diaria de carbono de las hojas (Chazdon 1995). Primero, se ajustó cada curva de respuesta a la luz a una función matemática de Michaelis-Menten. Luego, esa función se utilizó para transformar las lecturas instantáneas de densidad de flujo de fotones (tomadas cada 5 segundos) a los valores correspondientes de toma de carbono por parte de la hoja (es importante aclarar que este es un enfoque simplificado y que ignora los efectos de la dinámica fototosintética, la fotoinhibición, la temperatura y la humedad, en la ganancia de carbono). La pérdida de carbono que produce la respiración durante un período nocturno de 12 horas se sustrajo de la toma total de carbono diurna. La curva ajustada de respuesta a la luz de cada especie de *Piper* se utilizó para predecir la ganancia de carbono atmosférico que se podía esperar en 14 micrositios que diferían en cuanto a la intensidad de luz solar incidente. Luego se comparó la ganancia simulada de carbono de cada hoja en cada uno de los micrositios muestreados en los dos claros. Si la aclimatación sirviera para maximizar la ganancia de carbono en un nuevo ambiente de luz, entonces, la interacción entre la respuesta a la luz de cada individuo y el ambiente luminoso en que éste se encuentra, debería conducir a una mayor ganancia de carbono diaria por unidad de área foliar en ese micrositio en particular.

Sin embargo, el resultado de estas simulaciones no confirmó tal predicción. Más bien, en ambas especies, las hojas que tuvieron la ganancia simulada de carbono más alta por unidad de área foliar fueron aquellas que se encontraban en los sitios más iluminados (Fig. 10.2). Este resultado se obtuvo independientemente de que la ganancia de carbono se calculara en base al área foliar o en base a la masa foliar seca. Estas simulaciones sugieren que la aclimatación a la luz no necesariamente conduce a una *maximización* de la ganancia de carbono en un nuevo ambiente.

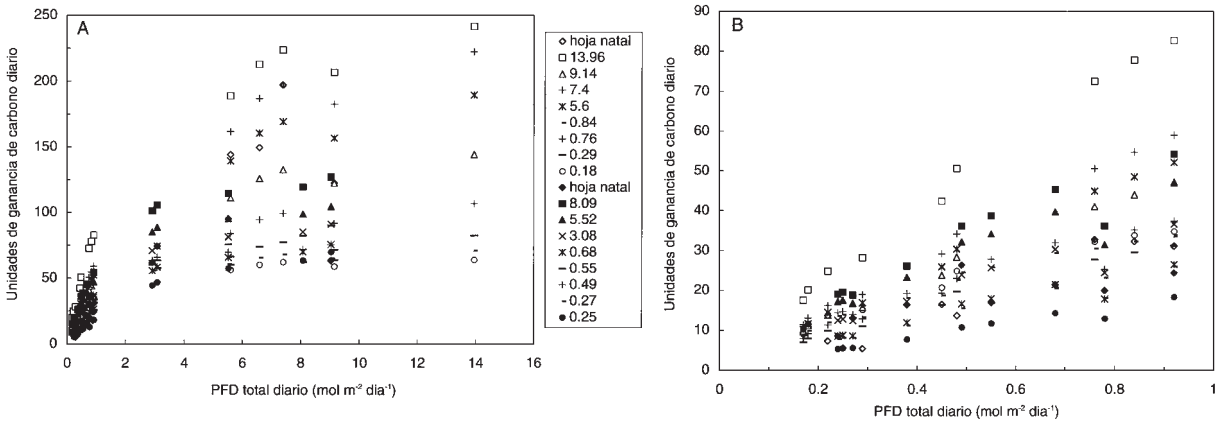


FIGURA 10.2 Ganancia diaria de carbono (simulada), por unidad de área foliar, en hojas de *Piper sancti-felicis* (o) y *P. arieianum* (•). Como base se tomaron las curvas de respuesta a la luz mostradas en la Fig. 10.1 y las mediciones diarias de la densidad de flujo de fotones (PFD) efectuadas (A) en una serie de micrositios ubicados en claros, y (B) en un subgrupo de micrositios de baja luminosidad ubicados en las orillas de los claros. Las unidades de ganancia diaria de carbono se expresan en µmol CO_2 cm^{-2} $día^{-1}$. Las mediciones de PFD (a intervalos de 5 segundos) se hicieron en todos los micrositios y en un plazo no mayor a dos semanas después de efectuadas las mediciones de fotosíntesis. La leyenda muestra la PFD diaria total (mol $m^{-2}d^{-1}$) en cada uno de los micrositios. El símbolo en forma de diamante representa la ganancia de carbono de la hoja que la planta produjo en el micrositio correspondiente ("hoja natal"). Las hojas (de ambas especies) que crecían en los micrositios relativamente más iluminados tuvieron la ganancia simulada de carbono más alta, pero las hojas de *P. sancti-felicis* mostraron una mayor ganancia de carbono que las de *P. arieianum*.

Pareciera, más bien, que al pasar de un ambiente de mucha luminosidad a otro menos iluminado, la aclimatación que se produce en la maquinaria fotosintética de la hoja es más importante para *minimizar* costos (costos metabólicos de construcción de hojas y costos de mantenimiento), aun cuando esto signifique una reducción en la ganancia diaria de carbono. Para decirlo de una manera más sencilla, las plantas que crecen en la penumbra no pueden *incurrir en el costo* de producir hojas con una gran capacidad fotosintética por unidad de área (si, por ejemplo, se abriera repentinamente un claro en el dosel), aunque esto resultara en una mayor ganancia diaria de carbono.

De hecho, para aquellas plantas que se encuentran creciendo en el sotobosque y que se ven sujetas a un *aumento* repentino (y tal vez medianamente duradero) en la disponibilidad de luz, la aclimatación podría estar dirigida más a reducir un posible daño en su maquinaria fotosintética (por el exceso de luminosidad) que a maximizar la ganancia total de carbono (a través de un aumento en la A_{max}). Estos hallazgos se apoyan en estudios de campo que han mostrado que, en comparación con las plantas del sotobosque, las plantas que crecen en los claros tienen una mayor capacidad para disipar el exceso de energía a través del ciclo de las xantófilas (Königer *et al.* 1995, Logan *et al.* 1996). Es más, luego de ser expuestas a períodos de mucha luminosidad, las plantas que crecen en los claros o en los deslizamientos de tierra, rápidamente recuperan su capacidad fotosintética (Castro *et al.* 1995, Krause y Winter 1996, Logan *et al.* 1997, Watling *et al.* 1997b). Tomemos como ejemplo las plántulas de *Dryobalanops lanceolata*: mientras crecían en condiciones de sombra o de mucha luz, no mostraron ningún aumento significativo en su capacidad fotosintética; pero, en condiciones de alta luminosidad, sí exhibieron una mayor capacidad para *disipar* el exceso de energía incidente en la hoja (de una forma no fotoquímica) (Scholes *et al.* 1997). Las plántulas de esta especie ocupan un amplio espectro de condiciones de luz, desde la penumbra casi total del bosque hasta los grandes claros. Esta forma de ver la aclimatación como respuesta al exceso de luz es, además, coherente con la naturaleza dinámica de los claros y con la gran velocidad con que, en

muchos bosques tropicales, éstos vuelven a cerrarse (ver p. ej., Fraver *et al.* 1998).

En las dos especies de *Piper* arriba mencionadas, la aclimatación a la luz tiene otra consecuencia ecológica importante: a pesar de las típicas curvas de ganancia instantánea neta de carbono en función de la densidad del flujo de fotones (PFD) observadas en cada hoja (Fig. 10.1), la ganancia diaria de carbono se vuelve una función lineal de la PFD diaria en una amplia gama de micrositios (Fig. 10.3). Esta relación lineal también ha quedado claramente demostrada en dos especies de árboles de la familia de las Dipterocarpáceas (Zipperlen & Press 1996). La distinta respuesta fotosintética que se observa, a nivel de individuo y de micrositio, elimina, por tanto, el efecto que la saturación de la luz tiene en la ganancia diaria de carbono *a nivel de hoja.* Este patrón podría ayudar a explicar por qué, en el sotobosque, el crecimiento a nivel de *individuo* (plántulas) suele estar en relación lineal con la disponibilidad de luz, aunque la relación entre la tasa de fotosíntesis a nivel de la hoja y la luz incidente en ella no sea una relación lineal (Pearcy 1983, Chazdon 1988).

Transiciones ontogenéticas en la fotosíntesis: plántulas vs. adultos

Son pocos los estudios que han comparado la tasa fotosintética de las plántulas con la de los individuos maduros de la misma especie. En la actualidad conocemos más acerca del desempeño demográfico de los árboles tropicales según el tamaño del individuo (Clark & Clark 1992; ver además capítulo 16) que sobre los aspectos ecofisiológicos que determinan el crecimiento y la supervivencia durante la época de transición de la etapa juvenil a la etapa madura. Las hojas de *Pentaclethra macroloba* (árbol del dosel tolerante a la sombra común en la bajura de Costa Rica) recolectadas a diferentes alturas del dosel, no mostraron ninguna diferencia sustancial en cuanto a su capacidad fotosintética (Oberbauer & Strain 1986). Sin embargo, las hojas de los brinzales y de los latizales que crecían en el sotobosque, mostraron una tasa de respiración en la oscuridad y puntos de compensación de luz más bajos que las hojas de aquellos individuos en el dosel. El rendimiento cuántico, en cambio, fue más que el de las hojas del dosel. Por su parte, en un bosque lluvioso australiano, se observó que las hojas del dosel de *Argyrodendron peralatum* alcanzaban una capacidad fotosintética dos veces mayor que las hojas de los brinzales del sotobosque (Pearcy 1987). El aumento en la A_{max} se correlacionó con

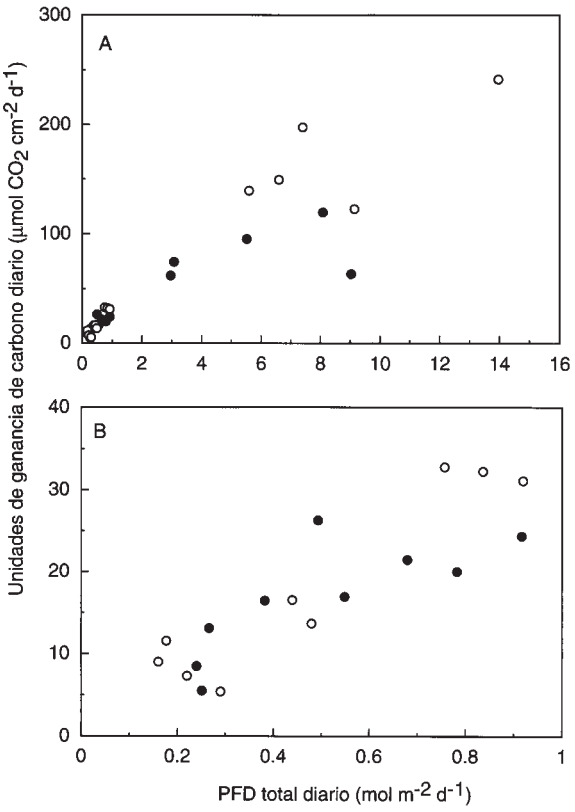


FIGURA 10.3 Ganancia diaria de carbono (simulada), por unidad de área foliar, en hojas de *Piper sancti-felicis* (o) y *P. arieianum* (•), como una función de la densidad de flujo de fotones (PFD) diaria recibida por las plantas en diferentes micrositios ubicados a lo largo de los transectos en los claros. Las unidades de ganancia diaria de carbono se expresan en µmol CO_2 cm^{-2} día^{-1}. El cuadro **A** muestra todos los micrositios, mientras que el cuadro **B** muestra un detalle de los micrositios que se encontraban en el sotobosque y en las orillas de los claros, y que recibían una PFD diaria < 1 mol m^{-2} d^{-1}. Como resultado de la plasticidad fotosintética, la ganancia diaria de carbono es una función lineal de la PFD diaria. En los micrositios de alta luminosidad, las hojas de *P. sancti-felicis* mostraron una mayor A_{max} y una mayor ganancia diaria de carbono que las de *P. arieianum.*

un aumento en la conductividad de vapor de agua de la hoja, en el contenido de nitrógeno y en la masa foliar por unidad de área (Pearcy 1987). Un patrón similar se observó en las hojas del dosel y del sotobosque de *Castanospermum australe*, especie tolerante a la sombra, y en el árbol pionero *Toona australis* (Pearcy 1987). Como las especies pioneras requieren de mucha luminosidad para el establecimiento de las plántulas y el crecimiento de los brinzales, su respuesta fotosintética debería mostrar una menor variación entre plántulas y adultos que la que mostrarían aquellas especies capaces de regenerar en la sombra. Para probar esta hipótesis, sin embargo, es necesario estudiar en más detalle una amplia gama de especies de árboles, y comparar así las respuestas fotosintéticas que se suscitan en las distintas etapas del ciclo vital de un individuo.

Variación genética en la capacidad fotosintética

Aunque es un tema que ha sido bien estudiado en las zonas templadas (ver revisión en Hogan 1996), la variación ecotípica que presentan las plantas tropicales en sus patrones de intercambio de gases (CO_2, H_2O) con la atmósfera ha sido objeto de relativamente poca investigación. Hogan *et al.* (1994) estudiaron las diferencias genotípicas que presentaban la fotosíntesis y la conductancia estomática en *Psychotria horizontalis*, un arbusto del sotobosque neotropical. Para eso, procedieron a sacar estacas de una serie de individuos que se encontraban a lo largo de un gradiente de precipitación en la zona central del istmo de Panamá. Esas estacas, que supuestamente pertenecían a genotipos distintos, fueron colocadas durante 14 meses en un sitio protegido, para que crecieran en condiciones idénticas. Al cabo de este tiempo, los genotipos que provenían de condiciones más lluviosas (de la zona caribeña) mostraron una conductancia estomática y un nivel de transpiración significativamente mayor, y una eficiencia en el uso del agua significativamente menor, que los genotipos de la zona Pacífica, mucho más seca. Las plantas de la zona caribeña tenían una densidad estomática significativamente mayor en la superficie abaxial de la hoja, mientras que las plantas del Pacífico mostraron una densidad de tricomas significativamente mayor. Las tasas fotosintéticas en condiciones de saturación de luz no mostraron ninguna diferencia significativa entre el genotipo de una zona y el genotipo de la otra (Hogan *et al.* 1994).

Una serie de estudios realizados con *Piper arieianum*, otro arbusto del sotobosque neotropical, mostraron una variación genética significativa en la conductancia estomática y en el contenido de clorofila de las hojas, pero no en su capacidad fotosintética (Nicotra *et al.* 1997). De manera similar, *P. sancti-felicis*, arbusto de carácter pionero, mostró una variación genética significativa en la proporción de clorofilas *a* y *b* (ver detalles en el capítulo 6) pero ninguna variación significativa en cuanto a su capacidad fotosintética o conductancia estomática. Al evaluar la capacidad fotosintética o la conductancia estomática de estas especies no se observaron interacciones estadísticamente significativas entre el nivel de luz y el genotipo; sin embargo, ambas especies mostraron variaciones genotípicas significativas en cuanto al crecimiento de su biomasa y el desarrollo del área foliar (Nicotra *et al.* 1997).

Dinámica fotosintética y ganancia de carbono en las hojas

Hasta aquí, nuestra discusión sobre la fotosíntesis ha tratado sobre la forma en que una planta responde a condiciones de luz constantes; pero, ni en los bosques, ni en ningún ambiente natural, las condiciones de luz son estables en el tiempo y el espacio. Particularmente en el sotobosque tropical la luminosidad es impredecible: los períodos de luz baja y difusa se ven constantemente interrumpidos por destellos luminosos, de gran heterogeneidad espacial y temporal. Estos destellos ("sunflecks") son los responsables de un 30 a un 60 % de la ganancia diaria de carbono de las plantas del sotobosque (Chazdon 1988, Chazdon & Pearcy 1991, ver capítulo 6). Ahora bien, para analizar la ganancia de carbono en un ambiente donde la luz es heterogénea, es indispensable entender cómo responden las hojas a esa luminosidad fluctuante.

La utilización de los destellos de luz durante la fotosíntesis depende no sólo de las características que determinan la tasa fotosintética para una densidad dada de flujo de fotones, sino también de las propiedades dinámicas del aparato fotosintético mismo.

La habilidad para usar eficientemente los destellos de luz depende de la inducción fotosintética, lo cual implica la activación de enzimas fotosintéticas y la apertura estomática. Estas propiedades dinámicas determinan tanto los requerimientos necesarios para inducir la fotosíntesis como la capacidad para realizar una mayor fijación de carbono durante el corto período que dura un destello (Chazdon & Pearcy 1991, Pearcy *et al*. 1994, Chazdon *et al*. 1996, Press *et al*. 1996). En teoría, una apertura estomática lenta podría disminuir la ganancia de carbono que se derivaría de una breve exposición a la luz; en cambio, mantener constante la conductancia estomática (aunque sea mínima) entre un destello y otro, podría aumentar la ganancia de carbono, aún a expensas de un uso menos eficiente del agua (ver una definición de este término más adelante) para la fotosíntesis (Knapp & Smith 1990a,b; Ögren & Sundin 1996). Es posible que en el sotobosque, donde la luz (y no el agua) constituye una poderosa limitante para la fotosíntesis, el empleo eficiente del agua no le aporte a la planta los mismos beneficios que le aportaría en el dosel o en un claro del bosque.

La respuesta estomática a condiciones de luz fluctuante ha sido estudiada en detalle en las especies leñosas y en las herbáceas de las zonas montañosas templadas (Knapp & Smith 1987, 1989; Knapp & Smith 1990a,b; Ögren & Sundin 1996). En estos hábitats, la fluctuación de la luz -debida al rápido movimiento de las nubes- juega un papel importante en la ganancia diaria de carbono; pero las especies leñosas y las herbáceas responden de manera diferente a esta luminosidad fluctuante. En las herbáceas, un rápido cierre de los estomas sirve para conservar agua, a expensas de una posible ganancia de carbono; las especies leñosas, en cambio, muestran poco cierre estomático entre los períodos de sol y de sombra. Esto resulta en una mayor ganancia de carbono, pero también en una mayor pérdida de agua (Knapp & Smith 1990b).

Recientemente, en los trópicos se han planteado preguntas similares a éstas, aunque el ambiente de luz fluctuante que se ha estudiado es diferente: los rayos de luz que logran traspasar el dosel del bosque y crean los detellos luminosos. En México, por ejemplo, en un bosque lluvioso, Tinoco-Ojanguren y Pearcy (1992) compararon la respuesta fotosintética de dos especies de *Piper* a estos destellos luminosos. *Piper auritum*, un pequeño árbol pionero y *P. aequale*, arbusto del sotobosque tolerante a la sombra, fueron estudiados tanto en condiciones de luz estable como en condiciones de luz fluctuante. Aunque las plantas aclimatadas a la sombra mostraban una conductancia estomática similar en condiciones de luz estable, no ocurría lo mismo en condiciones de luz fluctuante: *P. aequale* abría los estomas mucho más rápidamente que *P. auritum*. Luego de una breve exposición a la luz, la conductancia estomática de *P. aequale* disminuyó en forma significativamente más lenta, lo que provocó un aumento de un 30 a un 200 % en la ganancia de carbono durante los destellos subsiguientes.

Valladares *et al*. (1997) compararon la respuesta fotosintética de seis especies de arbustos de la familia Rubiaceae a los destellos de luz -en el sotobosque, en los claros del bosque y en terrenos descubiertos-. Pese a su corta duración (11 s) y a su baja densidad máxima de flujo de fotones (PFD), los destellos luminosos aportaron el 33% de la PFD total diaria del sotobosque (ver también Tabla 6.2). Fue necesario recurrir a un período de 20 a 40 min de inducción para alcanzar la tasa fotosintética que se logra en condiciones de luz estables. Si desde un inicio la conductancia estomática era alta, el tiempo de inducción era mucho más rápido; en cambio, si en un inicio la conductancia estomática era baja, la respuesta a la inducción era lenta (Valladares *et al*. 1997). En comparación con las especies de claros o de terrenos descubiertos, las especies del sotobosque mostraron estados de inducción significativamente más altos después de 60 segundos de exposición a la luz. Es más, la

pérdida de inducción (luego de un período de sombra) era más lenta en las especies del sotobosque. Las hojas de las plantas del sotobosque, tanto las "inducidas" como las "no inducidas" mostraron una mayor eficiencia en la utilización de la luz (en destellos de 1 y 5 segundos de duración) que las especies de los claros o de los terrenos descubiertos (Valladares *et al*. 1997). Este estudio confirma informes previos de que el crecimiento en condiciones de PFD bajas está asociado a características fotosintéticas que amplifican la utilización de la luz fluctuante, tales como una rápida respuesta a la inducción, una pérdida lenta de la inducción y una alta fijación de CO_2 posterior a la iluminación (Chazdon & Pearcy 1986a,b; Küppers *et al*. 1996, Ögren & Sundin 1996). Por ejemplo, las plántulas de los árboles *Dryobalanops lanceolata* y *Shorea leprosula* mostraron un mayor potencial para utilizar eficientemente los destellos de luz cuando crecían en ambientes poco iluminados; esto como resultado de una tasa de pérdida de inducción y de cierre de estomas más bajas en los períodos de poca luminosidad que se sucedían entre un destello y otro (Zipperlen & Press 1997).

Varios estudios recientes sobre dinámica fotosintética han centrado su interés en la fotoinhibición que sobreviene luego de una exposición a una densidad de flujo de fotones alta (Long *et al*. 1994). En las plantas del sotobosque, una capacidad fotosintética baja y un estado de inducción también bajo, podrían ser motivo de estrés -por exceso de luminosidad- durante el tiempo que dura un destello luminoso (Le Gouallec *et al*. 1990, Mulkey & Pearcy 1992). En un estudio realizado al norte de Queensland, en Australia, Watling *et al*. (1997b) midieron la fluorescencia de la clorofila y la conversión de los pigmentos del ciclo de la xantófila de tres especies de árboles tropicales del sotobosque. Dichas mediciones se realizaron tras exponer los árboles a destellos luminosos de 10 a 15 minutos, en condiciones de saturación de luz (PFD de 800 µmol m^{-2} s^{-1}). Durante los destellos, se dio algo de fotoinhibición, y ésta se mantuvo durante los siguientes 110 minutos; sin embargo, los fotosistemas no sufrieron ningún daño grave (Watling *et al*. 1997b). Mientras los destellos estaban en curso, entraba en funcionamiento un mecanismo fotoprotector que disipaba térmicamente la energía luminosa a través de la conversión de los pigmentos del ciclo de la xantófila (Watling *et al*. 1997b). Logan *et al*. (1997) obtuvieron resultados similares con *Alocasia brisbanensis*: los individuos que crecían en micrositios expuestos a destellos luminosos mostraban una mayor cantidad de pigmentos del ciclo de la xantófila que las plantas que no recibían ningún destello.

El efecto de la disponibilidad de nutrientes en la fotosíntesis

Puesto que más de la mitad de los nutrientes presentes en las hojas se destina a construir la maquinaria fotosintética, la adquisición de carbono atmosférico está muy influida por el nivel de nitrógeno de la hoja misma. La disponibilidad de nutrientes tiene consecuencias directas en la tasa fotosintética y en el crecimiento de toda la planta, especialmente cuando la densidad de flujo de fotones alcanza niveles de saturación (Field & Mooney 1986, Evans 1989). En Puerto Rico, en un derrumbe relativamente reciente ocurrido en un bosque montano, se observó que, en los ambientes más expuestos a radiación solar, la A_{max} de *Cecropia schreberiana*, especie típicamente pionera, aumentaba significativamente luego de que se le aplicara un fertilizante nitrogenado (Fetcher *et al*. 1996). Aún así, existen pocas pruebas de que la disponibilidad de nutrientes influya en el crecimiento de plantas que se encuentran en ambientes donde la luz es más restringida (Denslow *et al.* 1990; ver también revisión en Burslem 1996). Con todo, la disponibilidad de nitrógeno puede influir significativamente en la aclimatación fotosintética (a condiciones de mayor luminosidad) de las especies tolerantes a la sombra (Osmond 1983, Thompson *et al*. 1992).

La respuesta de las plántulas a la adición de nitrógeno varía, con respecto al crecimiento, según la especie de que se trate. En Sri Lanka, por ejemplo, las plántulas de la mayoría de las especies de *Shorea* crecieron más rápidamente cuando se les agregó nitrógeno (estas plantas se

encontraban en macetas, en suelo proveniente del bosque y en condiciones de mucha luminosidad) (Gunatilleke *et al*. 1997). Sin embargo, en otros estudios realizados con plántulas de la familia de las Dipterocarpáceas, la aplicación de fertilizantes no tuvo ningún efecto en el crecimiento (Turner 1991, Turner *et al*. 1993, Burslem *et al*. 1995, Burslem *et al*. 1996). En otro estudio sobre crecimiento de plántulas realizado con 15 especies de árboles de África occidental, sólo tres de ellas dieron muestras de que el tipo de suelo tenía algún efecto significativo en su tasa de crecimiento relativo (Veenendaal *et al*. 1996).

En Puerto Rico, en el mismo derrumbe mencionado anteriormente, *Cecropia schreberiana* y *Phytolacca rivinoides*, ambas especies pioneras, mostraron un crecimiento significativo luego de que se les aplicara un fertilizante con fósforo; en cambio, dos especies "no pioneras", no mostraron ninguna respuesta significativa (Fetcher *et al*. 1996). En un suelo pobre en nutrientes o carente de micorrizas (ver capítulo 18), como el que típicamente se observa en un derrumbe recién ocurrido, una respuesta significativa a la adición de fósforo se asocia, por lo general, a tasas de crecimiento y de fotosíntesis más altas, lo que, a su vez, incrementa la demanda de nutrientes necesarios para realizar la fotosíntesis (Fetcher *et al*. 1996). *Phytolacca rivinoides* no es una especie micorrízica, y *Cecropia schreberiana* es micorrízica facultativa (Fetcher *et al*. 1996).

La fertilización con fosfatos no tuvo ningún efecto, ni en las tasas fotosintéticas ni en la concentración de minerales o en la tasa de crecimiento de *Beilschmiedia pendula*, árbol micorrízico y tolerante a la sombra, que había sido despojado de su simbionte micorrízico vesículo-arbuscular (VA) (Lovelock *et al*. 1996, Lovelock *et al*. 1997). Como muchos otros árboles tropicales de los Laurales y Magnoliales, *Beilschmiedia pendula* tiene pocas raíces finas y, además, carece de pelos radiculares; sin embargo, sin micorrizas VA, estas plantas tienen poca capacidad para extraer fósforo del suelo (St. John 1980). Tanto en condiciones ambientales normales como con una mayor cantidad de CO_2, la presencia de la micorriza VA hizo que incrementara la concentración de fósforo en la hoja y a la vez, su capacidad fotosintética (Lovelock *et al*. 1997). Otros estudios también han encontrado una correlación entre la A_{max} y el contenido de fósforo de las hojas de algunas especies tolerantes a la sombra que crecen en suelos con bajo contenido de fósforo (Raaimakers *et al*. 1995, Reich *et al*. 1995). Por lo tanto, es posible que las micorrizas VA jueguen un papel importante en la regulación de la tasa fotosintética de aquellas plantas que crecen en los claros del bosque o en terrenos descubiertos y que además, se encuentran en suelos que presentan deficiencias de fósforo (Lovelock *et al*. 1997). En los bosques de la zona templada, algunos estudios recientes han demostrado que el carbono, el nitrógeno y el fósforo pueden ser transferidos de una especie a otra mediante las conexiones de las hifas de las micorrizas VA (Simard *et al*. 1997).

Algunos estudios llevados a cabo en los bosques tropicales sugieren que, además del fósforo y el nitrógeno, otros nutrientes podrían limitar el crecimiento de las plantas. Por ejemplo, en Costa Rica, las estacas de seis especies de arbustos micorrízicos mostraron una acumulación de biomasa significativamente mayor cuando se les agregó un fertilizante "completo" y se les expuso a un 20% de radiación solar (con respecto a condiciones abiertas); pero la adición de nitrógeno o de fósforo por separado no aumentó significativamente el crecimiento de las plantas que servían de control (Denslow *et al*. 1987). Las plántulas de *Antidesma cuspidatum*, especie tolerante a la sombra, respondieron a la aplicación de $MgSO_4$, pero no a los otros macronutrientes que se les agregaron individualmente (Burslem *et al*. 1996).

Funciones de la hoja en relación con la fotosíntesis

La capacidad fotosintética de las hojas se ha vinculado, funcionalmente, con una serie de rasgos como longevidad, contenido de nitrógeno, razón área foliar : peso seco (área foliar específica) y conductancia estomática

(Chabot & Hicks 1982, Mooney & Gulmon 1982, Field & Mooney 1986, Evans 1989, Reich *et al.* 1991, Reich *et al*. 1992, Reich *et al*. 1994, Reich *et al*. 1995). En la Amazonia venezolana, cerca de San Carlos de Río Negro, un estudio de 23 especies de árboles que abarcaban seis comunidades vegetales mostró que las especies con mayor capacidad fotosintética tenían, por lo general, un área foliar específica baja, una alta concentración de nitrógeno por unidad de peso, y hojas que viven relativamente poco tiempo (Reich *et al*. 1991). En cambio, las especies con baja capacidad fotosintética tendían a tener un área foliar específica alta, una baja concentración de nitrógeno por unidad de peso y hojas más longevas (Reich *et al.* 1991). La producción de fenotipos foliares estacionales también parece estar relacionada con el período de vida de las hojas. En Panamá, en un bosque seco, se observó que *Cecropia* y *Urera*, dos especies pioneras cuyas hojas tienen un período de vida relativamente corto, producen, a inicios de la estación seca, hojas con mayor área foliar específica y mayor A_{max}, que las que se producen a inicios de la estación lluviosa (Kitajima *et al*. 1997a, b).

Ackerly (1992, 1996) proyectó estos hallazgos a la relación entre tasa fotosintética, longevidad de la hoja y patrones de crecimiento de las especies pioneras neotropicales. A nivel de grupos de hojas (que sería una unidad de escala intermedia entre la planta entera y la hoja individual), la tasa de crecimiento relativo se encuentra en relación inversa al período de vida de la hoja. También la tasa de crecimiento de las plántulas muestra una correlación negativa con el período de vida de la hoja (Reich *et al*. 1992). Al estudiar una secuencia de diferentes etapas de sucesión secundaria, se observó que las hojas que mostraban el período de vida más corto eran las de las especies que se encontraban en campos de cultivo o en hábitats de sucesión temprana; el período de vida de la hoja aumentaba, de manera considerable, cuando se trataba de las especies que normalmente dominan en la sucesión tardía (Reich *et al*. 1995). La capacidad fotosintética y la concentración de calcio, nitrógeno y fósforo en las hojas disminuía conforme aumentaba su longevidad (Reich *et al*. 1995). Estas relaciones funcionales resultan cruciales para entender hasta qué punto los patrones de variación fotosintética entre una hoja y otra se asemejan a las variaciones inter-específicas e intra-específicas que se observan en las tasas de crecimiento a nivel de individuo (Kitajima 1996).

La fotosíntesis y el uso del agua en la planta

Pese a la alta precipitación, en los bosques tropicales también se dan sequías, y los tejidos de las plantas pueden sufrir pequeños déficits hídricos, ya sea a una escala diaria o estacional (Robichaux *et al*. 1984). Un buen número de bosques tropicales experimenta una estación seca pronunciada, todos, sin excepción, experimentan cortos períodos de ausencia de lluvias, y muchos sufren sequías ocasionales (Wright 1996). La deficiencia de agua puede jugar un papel importante en la ganancia de carbono -tanto a nivel de las hojas como de toda la planta- y por ello, su influencia se hace sentir no solo en el funcionamiento de la planta sino en su tasa de crecimiento (Mulkey & Wright 1996). (En el capítulo 11 se le presta especial atención a la disponibilidad de agua en los bosques neotropicales, como también a la regulación del *flujo* de agua a través de la planta. En esta sección se examina la influencia del *uso* del agua en la adquisición de carbono atmosférico por parte de las plantas).

La posibilidad de mantener un balance positivo en cuanto a la fijación de carbono, aun en presencia de un déficit hídrico, depende de un conjunto de respuestas que tienen lugar a diferentes niveles de organización biológica. Una serie de cambios en los tejidos, en las hojas y en la planta entera se combinan para asegurar la supervivencia, y en ocasiones para retardar el crecimiento, durante los períodos de escasez de agua. Estas respuestas se dan en un lapso de minutos, horas o días, y entre ellas podemos mencionar: la respuesta de los estomas a los destellos de luz, el ajuste de las tasas fotosintéticas y de conductividad, el cambio en el ángulo de las hojas (con respecto a la vertical) y,

finalmente, el marchitamiento o el desarrollo de hojas que toleren la carencia de agua (Chiarello *et al*. 1987, Hogan *et al*. 1995, Mulkey *et al*. 1992, Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1992).

Eficiencia en el uso del agua

La eficiencia con que se utilice el agua es, normalmente, un indicador del déficit hídrico a que está siendo sometida una planta. La eficiencia en el uso del agua (WUE, por sus siglas en inglés) se refiere a la relación entre la ganancia de carbono y la pérdida de agua, y por lo general se expresa como *A/E*: tasa fotosintética (A) dividida por tasa de transpiración (E). Muchos estudios también se refieren a la relación entre asimilación de carbono y conductancia estomática (g) como una medida de la eficiencia intrínseca en el uso del agua. En teoría, las plantas con una alta WUE deberían mostrar también una tasa de crecimiento alta; sin embargo, en la práctica, una WUE alta suele ser indicio de una productividad baja, porque la eficiencia en el uso del agua se logra cerrando los estomas y esto, obviamente, limita la ganancia de carbono (Mulkey & Wright 1996).

Los árboles y los arbustos tropicales obtienen una mayor eficiencia en el uso del agua -durante las épocas en que esta escasea- modificando las características de su intercambio gaseoso con el ambiente (Hogan *et al*. 1995, Mulkey *et al*. 1992, Zotz & Winter 1994). Al estudiar el intercambio de gases que tenía lugar entre distintas especies de árboles del dosel neotropical, se encontró que la relación entre la fotosíntesis y la conductividad estomática era similar en cuatro de las cinco especies perennifolias estudiadas (Hogan *et al*. 1995). Durante la estación seca, esas cuatro especies presentaron una mayor eficiencia intrínseca en el uso del agua, con lo cual compensaban, en parte, una alta demanda evaporativa. Esta mayor eficiencia en la utilización del agua fue el resultado de diferentes tipos de respuesta: *Cecropia longipes*, *Luehea seemanii* y *Anarcadium excelsum* disminuyeron la tasa fotosintética y la tasa de conductancia estomática, pero la tasa de conductancia disminuyó más que la tasa fotosintética y esto resultó en un uso más eficiente del agua. En cambio, *Ficus obtusifolia* mantuvo, durante las dos estaciones, una tasa fotosintética similar, y lo único que disminuyó durante la estación seca fue la conductancia estomática (Hogan *et al.* 1995).

Como ya se mencionó, la producción de fenotipos foliares estacionales es un mecanismo para ajustar las características del intercambio de gases, y conduce a un uso más conservador del agua por parte de la planta. Esta estrategia fue descrita anteriormente para *Psychotria marginata*, un arbusto del sotobosque que reduce la transpiración de las hojas en la estación seca y produce hojas con características muy particulares (Mulkey *et al*. 1992). Una respuesta fisiológica similar se observó en tres especies herbáceas de bambú de sotobosque, pero en este caso las diferencias no estaban asociadas a fenotipos foliares producidos estacionalmente. El uso eficiente del agua se incrementó en respuesta a un tratamiento de alta luminosidad que simulaba la formación de un claro en el dosel y fue el resultado de una reducción diferencial en la pérdida de agua con relación a la ganancia de carbono. Mulkey (1986) sugiere que ésta podría ser una característica generalizada en aquellas especies del sotobosque que en algún momento de su vida experimentan las condiciones propias de un claro.

Por otra parte, algunos trabajos realizados con *Calathea inocephala*, otra hierba del sotobosque, demostraron que la estructura de la raíz y la longevidad de la hoja, sumadas a un intercambio conservador de gases, conducía, durante las sequías, a una mayor eficiencia intrínseca en el uso el agua (A/g) y a una mayor sobrevivencia en lugares sombreados (Mulkey *et al*. 1991). Otros autores han propuesto la hipótesis de que los tejidos que almacenan agua (ver capítulo 11), así como las hojas longevas, posibilitan la persistencia de la planta en una amplia gama de condiciones de luz y de agua.

Respuestas de los individuos al déficit hídrico

El grado de eficiencia en el uso del agua y la respuesta de los estomas a los destellos de luz son indicadores, a nivel foliar, de la forma en que el agua influye en la adquisición de carbono.

Pero además, las plantas pueden responder de manera generalizada, ya sea cambiando el patrón de disposición espacial de las hojas, marchitándolas, o ajustando su área foliar total. Estas respuestas influyen en el uso del agua y en la ganancia de carbono (a nivel foliar), pero también son influenciadas por ellos.

Para estudiar la relación existente entre la disposición espacial de las hojas, la conductancia estomática y la fotosíntesis, se observó la forma en que reaccionaba un grupo de especies pioneras neotropicales en suelos con poca humedad. *Piper auritum* y *Cecropia obtusifolia* respondieron con un marchitamiento generalizado, mientras que *Trichospermum mexicanum* aumentó, en forma impresionante, el ángulo de sus hojas con respecto a la vertical. Ambas respuestas disminuyeron la proporción de área foliar desplegada y, presumiblemente, disminuyeron también la pérdida de agua (Reekie & Wayne 1992). Chiarello *et al*. (1987) encontraron que en *Piper auritum* el marchitamiento sirvió, además, para mermar la carga de calor y para mantener la temperatura de la hoja cercana a la temperatura del aire. Con ello, se disminuía la demanda de transpiración, se mantenía la conductancia estomática y se hacía un uso más eficiente de agua.

En muchos casos -y para enfrentar la limitación de recursos- entre las respuestas fisiológicas *a nivel de la hoja* se observa la homeostasis o habilidad de realizar ajustes fisiológicos (Meinzer & Goldstein 1996). Además, la planta puede responder *a nivel del individuo* cambiando la disposición espacial de sus hojas o cambiando el área foliar total. Por ejemplo, al ser expuesto a diferentes regímenes de irrigación, *Coffea arabica* mantuvo la misma tasa fotosintética por unidad de área foliar pero redujo, en forma significativa, la conductancia estomática. Las plantas a las que más se les restringió el agua mostraron, además, una drástica reducción en su área foliar. Estos resultados llevaron a los autores a señalar que el cafeto, para ajustarse a una menor humedad en el suelo, debe mantener la misma tasa fotosintética por unidad de área foliar, pero reducir el área foliar total (Meinzer *et al*. 1992, Meinzer & Goldstein 1996).

Ganancia de carbono a nivel de individuo

Una de las premisas centrales en ecofisología vegetal establece que, independientemente del patrón de asignación del carbono fijado en la fotosíntesis a los diferentes órganos (hojas, tallos, o raíces), el crecimiento y el funcionamiento de la planta depende, sobre todo, de la adquisición de carbono. Por esta razón, numerosos investigadores han tratado de detectar algún tipo de relación entre la fisiología de la hoja y el crecimiento de la planta (Abrams *et al*. 1992, Chazdon 1986, Kitajima 1994, Lechowicz & Blais 1988, Mulkey *et al*. 1993). Los estudios sobre la variación de la capacidad fotosintética de la hoja utilizan la típica curva de ganancia de carbono en respuesta a la luz (Fig. 10.1) como una herramienta para vincular características fisiológicas a nivel de hoja con medidas de crecimiento, reproducción y mortalidad. Sin embargo, a pesar de su utilidad, las mediciones de la fotosíntesis a nivel foliar constituyen tan sólo mediciones del *potencial* de la planta para asimilar carbono atmosférico. Tanto la fotosíntesis como la ganancia de carbono (a nivel de toda la planta), dependen de una serie de propiedades del individuo como un todo, entre ellas, la disposición de las hojas, el área foliar total, la dinámica foliar, y la forma en que se encuentra repartida la biomasa (Ackerly 1996, 1997). Las tasas fotosintéticas dependen también de la relación que exista entre las propiedades de la hoja, las propiedades de la planta, y el entorno. Diferentes características, que van desde la capacidad fotosintética hasta la longevidad de la hoja, interactúan para generar determinadas respuestas de crecimiento y determinadas distribuciones en las plantas (Mulkey *et al*. 1991, Reich *et al*. 1992).

La disposición de las hojas y la intercepción de la luz

La arquitectura de la planta, al igual que la disposición de las hojas y su longevidad, actúan como mediadores entre la fisiología de la hoja y la ganancia de carbono de toda la planta. La

forma de la copa (su "arquitectura") y la disposición espacial de las hojas pueden a veces atentar contra una óptima ganancia de carbono: las hojas podrían hacerse sombra entre sí, y, por tanto, interceptar la luz en forma poco eficiente. Tal situación afectaría el desarrollo de las hojas nuevas. Por otra parte, la flexibilidad de un individuo o una especie para realizar ajustes morfológicos podría compensar su incapacidad para responder en forma fisiológica. El área foliar, la disposición de las hojas y la estructura de la copa también pueden afectar la capa límite ("boundary layer" en inglés) que se forma sobre la superficie de la hoja y de la copa, situación que afectaría el intercambio de vapor de agua y CO_2 de toda la planta (Meinzer & Goldstein 1996; ver detalles en el capítulo 11). Los patrones de distribución de hojas y de intercepción de luz (Recuadro 10.1) son las variables que mejor explican el vínculo funcional entre la ganancia de carbono a nivel de hoja y la ganancia de carbono a nivel de individuo en las plantas de los bosques tropicales (Ackerly & Bazzaz 1995a,b; Chazdon 1985, Pearcy & Yang 1996, Ackerly 1997).

Recientemente, Pearcy y Yang (1996) desarrollaron un modelo de simulación por computador, *YPLANT,* que vincula las características de intercepción de luz de la copa con una serie de mediciones sobre la luminosidad ambiental, y así calcula la captura de luz y la ganancia de carbono de toda la planta. Al igual que el planteamiento de Chazdon (1985), este modelo precisa de una caracterización explícita de la arquitectura de la planta (de todo: ángulos, azimuts, longitud y diámetro de hojas, tallos y ramas). Los parámetros fisiológicos del modelo incluyen: capacidad fotosintética, rendimiento cuántico, punto de compensación de luz, capacidad de la hoja de absorber y reflejar luz, respiración en la oscuridad y un factor matemático de curvatura para la curva de ganancia de carbono *vs.* intensidad de luz. Para caracterizar el ambiente luminoso se utilizan fotografías hemisféricas (técnica descrita en el capítulo 6) y de esa forma se calcula la ganancia diaria de carbono (para toda la planta o para cada hoja). Entre otras cosas, el modelo permite obtener lo siguiente: un estimado de la densidad media de flujo de fotones absorbida por la planta

RECUADRO 10.1 Cuantificación de la intercepción de la luz por las plantas.

El grado de intercepción de la luz por parte de la copa de un individuo depende la forma en que las hojas están desplegadas y orientadas con respecto a sí mismas, y con respecto a la luz incidente. Por lo general los estudios de intercepción de luz efectúan mediciones relativas a la forma en que están dispuestas las hojas y así calculan tanto la *eficiencia* como la *capacidad* de la copa de la planta para interceptar la luz (Ackerly & Bazzaz 1995b, Chazdon 1985, Warren Wilson 1981).

$$\text{Eficiencia en la intercepción de luz} = \frac{\text{flujo total de luz interceptado}}{\text{flujo total de luz incidente}}$$

La eficiencia en la intercepción de luz consta de dos componentes: eficiencia angular y eficiencia de exposición. Estos componentes describen la influencia que ejercen tanto el ángulo de las hojas con respecto a la vertical, como la distribución espacial de las hojas dentro de la copa, sobre la eficiencia de intercepción.

$$\text{Eficiencia angular} = \frac{\text{área de proyección horizontal de la copa}}{\text{área foliar total}}$$

$$\text{Eficiencia de exposición} = \frac{\text{área de proyección horizontal de la copa}}{\text{área de proyección horizontal de la copa + área de proyección horizontal de la copa que se produce sombra a sí misma}}$$

Por último, la "capacidad de intercepción de luz" es el producto de la eficiencia de intercepción de luz por el área foliar total (Chazdon 1985, Warren Wilson 1981). Esta definición equivale a la definición de "área foliar efectiva" de Honda y Fisher (1978) y a la de "área proyectada" de Niklas y Derchner (1984).

(en forma de radiación directa, difusa y total; ver capítulo 6); eficiencia en la absorción de luz; tasas medias de asimilación para ciertas zonas de la copa (a la sombra o no); totales diarios de absorción y asimilación de carbono; área foliar proyectada, y área foliar desplegada (Pearcy & Yang 1996).

Este modelo se ha utilizado para estudiar el papel que juega la orientación de la copa en la intercepción de la luz en ciertas especies de árboles y arbustos pioneros del bosque tropical (Ackerly & Bazzaz 1995b, Pearcy & Yang 1996). Takenama *et al*. (1998) desarrollaron un planteamiento similar para estimar la luz que es interceptada por la copa de un árbol. Para evaluar, precisamente, el efecto de la arquitectura de la copa en la ganancia diaria de carbono, se realizaron simulaciones con *Conostegia cinnamomea* y *Clidemia octona*, dos arbustos presentes en los bosques panameños. Una mayor eficiencia en la captura de luz le confirió a *Clidemia* un 27 % de ventaja en cuanto a ganancia de carbono en el sotobosque (Pearcy & Yang 1996). Utilizando fotografías hemisféricas, Ackerly y Bazzaz (1995) analizaron la relación entre la geometría de los claros y la orientación de las copas de las plántulas -para ello emplearon plántulas de *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Piper auritum* y *Trema micrantha* sembradas en claros naturales-. Todas las especies orientaron sus copas en forma no aleatoria hacia el vector medio de radiación solar de tipo difuso (o sea, principalmente la luz reflejada por las nubes). Las simulaciones demostraron que las plántulas interceptaban más eficientemente la luz en condiciones de poca luminosidad que en condiciones de claro.

Las simulaciones de ganancia de carbono de toda la planta practicadas con el *YPLANT* en *Siparuna tonduziana*, arbusto dioico (sexos opuestos en individuos diferentes) del bosque lluvioso neotropical, ayudaron a explicar las discrepancias entre las tasas fotosintéticas a nivel de la hoja y las tasas de crecimiento a nivel de toda la planta, en individuos masculinos y femeninos. Al estudiar la partición de recursos por sexo en *Siparuna*, Nicotra (1997) observó que las plantas femeninas crecían más rápidamente que las masculinas, a pesar de que mostraban una tasa fotosintética máxima menor. Es importante recalcar que en condiciones de luz similares, y tomando en cuenta únicamente los valores de A_{max} a nivel de hoja, se esperaría que las plantas masculinas mostraran (a nivel de toda la planta) una tasa de adquisición de carbono más alta. A. Nicotra y R. Montgomery utilizaron el modelo *YPLANT* para simular la ganancia de carbono a nivel de toda la planta en un grupo de estacas de *Siparuna* (de 1 año de edad) y, partiendo del supuesto de que las estacas representaban las condiciones de individuos en etapa pre-reproductiva, simularon tasas de asimilación diaria de carbono para tres plantas masculinas y tres femeninas en un sitio representativo del sotobosque. La diferencia observada, en cuanto al área foliar total, entre las plantas masculinas y las femeninas, podría explicar en parte la tendencia de las plantas femeninas a mostrar una mayor adquisición de carbono a nivel de toda la planta. Las investigadoras llegaron a la conclusión de que la interacción entre la disposición de las hojas y las tasas fotosintéticas conduce a los patrones observados entre individuos de diferente sexo.

Estos resultados, al igual que los datos obtenidos respecto a la forma en que una planta (a nivel del individuo) puede responder al déficit hídrico (Meinzer & Goldstein 1996), señalan una tendencia cada vez más evidente en la investigación ecofisiológica: las técnicas ecofisiológicas convencionales, centradas en los procesos que ocurren a nivel de la hoja, están siendo duramente reevaluadas, y ahora se tiende más bien a mirar los procesos que ocurren a escala de individuo, o incluso a escalas mucho mayores (Ehleringer & Field 1993). Cada día es más común observar a los investigadores explorando procesos que se suscitan a distintos niveles jerárquicos de organización, así como la interacción entre desarrollo, morfología y fisiología –interacción que conduce al rendimiento total de la planta–. De hecho, se ha sugerido que la escala más apropiada para evaluar el impacto de las variaciones ambientales en la adquisición de carbono la constituye, precisamente, el individuo como un todo (Meinzer & Goldstein 1996).

Ganancia de carbono y crecimiento a nivel de planta

El crecimiento de las plantas es, por diversas razones, un proceso mucho más difícil de cuantificar que la fotosíntesis foliar, pues hay que tomar en cuenta más niveles jerárquicos, hay que medir más parámetros y el rango de escalas de tiempo que se podrían incorporar es mucho más amplio. La mayoría de los estudios adopta una tasa de crecimiento relativo para medir el crecimiento de la biomasa aérea, de la biomasa total, de las ramas y, en general, de la altura del individuo. Las técnicas de análisis de crecimiento vegetal reducen la ecuación de crecimiento a dos términos básicos: el tamaño de la planta y su tasa de asimilación. En los bosques tropicales, cuando la luminosidad es restringida, la tasa de crecimiento relativo puede determinarse midiendo tanto la ganancia diaria de carbono (análoga a la tasa de asimilación de toda la planta) como el área foliar efectiva de toda la planta (análoga al tamaño de la planta). La ganancia diaria de carbono puede, en muchos casos, predecirse a partir de la A_{max} (Zotz & Winter 1996); sin embargo, son pocos los estudios que han examinado el crecimiento de las plantas en condiciones naturales y en relación con estos factores ecofisiológicos básicos.

Uno de esos estudios, el de Zipperlen y Press (1996), analizó el crecimiento y la fotosíntesis de dos especies de la familia de las Dipterocarpáceas con características ecológicas diferentes: *Shorea leprosula* y *Dryobalanops lanceolata*. La primera es una especie de crecimiento rápido cuyas plántulas no pueden persistir en la sombra; en cambio, las plántulas de *D. lanceolata* sobreviven en una gran variedad de condiciones de luz, desde la penumbra hasta la luminosidad de los grandes claros. Luego de medir las diferentes respuestas fotosintéticas a la luz y de analizar el ambiente luminoso en diferentes sitios, los autores hicieron una simulación de la dinámica de asimilación diurna de carbono para un grupo de plántulas que había sido transplantado a tres ambientes luminosos contrastantes. Para ello, integraron los efectos del ambiente luminoso y del potencial de aclimatación fotosintética en la ganancia diaria de carbono.

Shorea leprosula mostró una tasa de crecimiento absoluto en altura significativamente mayor que *Dryobalanops lanceolata*, y el largo total de sus ramas también fue mayor –aunque estas diferencias solo fueron estadísticamente significativas en los ambientes de mayor luminosidad– (Zipperlen & Press 1996). *Shorea leprosula* mostró valores medios de A_{max} y de rendimiento cuántico aparente significativamente mayores. En todos los casos, la ganancia diurna de carbono fue significativamente mayor en *S. leprosula*, incluso cuando la densidad de flujo de fotones (PFD) diaria se utilizó como covariable. Como era de esperar, en los tres tipos de bosque ambas especies mostraron una correlación positiva significativa entre la PFD media diurna y las medidas de crecimiento (crecimiento en altura y crecimiento de las ramas). En ambas especies, la A_{max} aumentó significativamente con la PFD diaria, y en todos los ambientes la ganancia de carbono se pudo correlacionar positivamente con el crecimiento (Zipperlen & Press 1996).

En los ambientes de poca luminosidad, *Dryobalanops lanceolata* mostró una ganancia de carbono mayor; pero, en comparación con *S. leprosula*, no logró alcanzar una mayor altura, en gran parte por diferencias arquitectónicas (en el tipo de ramificación). En ambientes de luminosidad media y alta, *S. leprosula* logró una mayor ganancia diurna de carbono y un mayor crecimiento en altura. Si bien las características fotosintéticas se pueden *correlacionar* con los patrones de crecimiento, en última instancia no aportaron una explicación mecanicista para las diferencias observadas en la ecología de las plántulas de las dos especies (Zipperlen & Press 1996). Las diferencias arquitectónicas observadas entre una especie y otra influyeron de manera mucho más contundente en las respuestas de crecimiento que el desempeño fotosintético de las hojas mismas.

En un estudio comparativo realizado en los bosques australianos y en el que se utilizaron las variables “fotosíntesis” y “crecimiento”, Watling

et al. (1997a) observaron que las plántulas estudiadas diferían sustancialmente en su habilidad para aprovechar los destellos luminosos. Por ejemplo, la biomasa de *Micromelum minutum*, especie del sotobosque, aumentó mucho más cuando se le sometió a condiciones de luz fluctuante que cuando se le sometió a condiciones de luz constante (a la misma PFD diaria total). Del mismo modo, tanto esa especie como *Diploglottis diphyllostegia*, especie tolerante a la sombra, mostraron un mayor aumento en su biomasa cuando se les trató con luz fluctuante que cuando se les sometió a una luminosidad baja y constante (a una PFD diaria total más baja). Curiosamente, *Omalanthus novo-guinensis*, especie pionera y *Alocasia macrorrhiza*, especie del sotobosque, no mostraron un mayor crecimiento en el régimen de luz fluctuante que en el de baja luminosidad constante (Watling *et al*. 1997a). Sims y Pearcy (1993) también observaron que el crecimiento de las plántulas de *A. macrorriza* se reducía considerablemente cuando se encontraban en condiciones de luz fluctuante (en comparación con lo observado a luz constante y a la misma PFD diaria). La capacidad para responder favorablemente a la luz fluctuante se atribuyó, más que a ajustes morfológicos (cambios en la razón área foliar: peso seco de la planta o "leaf area ratio"), a una mejor utilización fotosintética. Es más, tanto *M. minutum* como *D. diphyllostegia*, mostraron una buena correlación entre la A_{max} y la tasa de crecimiento relativo (Watling *et al*. 1997a).

El estudio de las diferentes especies del género *Piper* mencionado en las secciones anteriores muestra cómo las diferencias interespecíficas –en cuanto a la cuota de recursos provenientes de la fotosíntesis asignada a producir área foliar–, interactuaban con las respuestas fotosintéticas y determinaban la variación en el crecimiento de las plantas que se encontraban en los claros. Después de 13 meses, se pudo establecer una correlación significativa entre el área foliar total y la biomasa total de la planta, y una mayor disponibilidad de luz (aunque la especie pionera, *P. sancti-felicis*, mostró una pendiente mucho más pronunciada y un ajuste estadístico más alto en esta correlación). Cuando los claros fueron considerados en forma individual, sólo la biomasa de *P. arieianum*, especie tolerante a la sombra, mostró una dependencia significativa a la disponibilidad de luz (en el claro pequeño) (Fig. 10.4.A). Aunque la A_{max} no varió entre las especies del claro pequeño, *P. arieianum* presentó un área foliar significativamente mayor. Y, en el claro grande, únicamente la biomasa de *P. sancti-felicis* mostró una dependencia significativa a la disponibilidad de luz (Fig.10.4.B). La forma diferente en que la variación en la luz (en los dos claros) afectó el crecimiento sugiere que en *P. arieianum* la ganancia de carbono podría ser más sensible a esa variación (causada por los destellos luminosos),

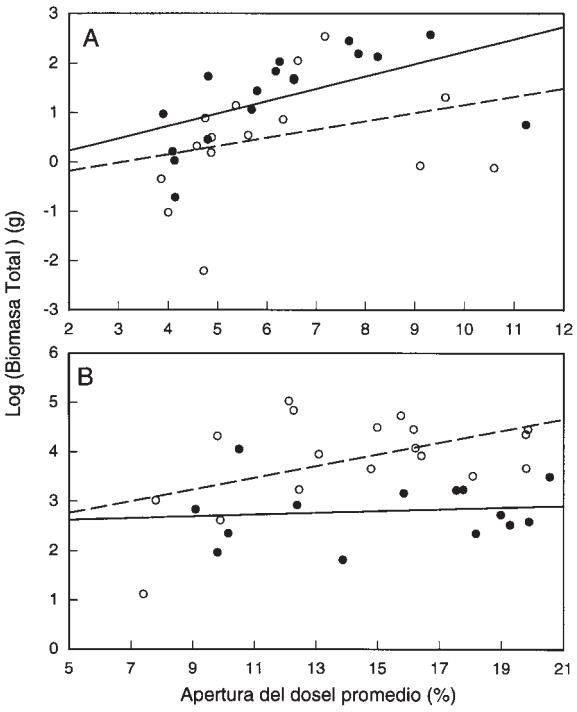


FIGURA 10.4 Crecimiento de la biomasa de las estacas de *Piper sancti-felicis* (o) y *P. arieianum* (•), 13 meses después de haber sido colocadas en (A) un claro pequeño (52 m^2), y (B) en un claro grande (300 m^2). Con base en el análisis de tres grupos de fotografías hemisféricas tomadas durante el experimento, se observó que en el claro pequeño sólo la biomasa de *P. arieianum* mostró una dependencia significativa en función de la apertura promedio del dosel. En el claro grande, sólo *P. sancti-felicis* mostró una respuesta de crecimiento significativa a la apertura promedio del dosel.

que en *P. sancti-felicis*, especie cuyo crecimiento no respondió a las variaciones a nivel de microsito (en los claros pequeños). En los claros grandes, el crecimiento de *P. arieianum* se vio en gran medida obstruido por la restringida plasticidad en su fotosíntesis (Fig. 10.1).

La posibilidad de utilizar la A_{max} para predecir el crecimiento también varió según la especie examinada. La biomasa de la especie tolerante a la sombra (*Piper arieianum*) mostró una dependencia marginalmente significativa desde el punto de vista estadístico ($P = 0.06$) en función de la A_{max} de las hojas jóvenes y expandidas que se midieron a mitad del experimento. La variación en el crecimiento de esta especie se debió, en gran medida, a la interacción entre área foliar y disponibilidad de luz, y no tanto a variaciones en la A_{max}. En cambio, la biomasa de la especie pionera (*Piper sancti-felicis*) mostró una fuerte dependencia estadística hacia la A_{max} ($P < 0.001$; Fig. 10.5). En esta especie, la variación en el crecimiento se vio muy influida no sólo por la A_{max}, sino por la interacción entre área foliar existente y disponibilidad de luz.

Oberbauer *et al*. (1993) examinaron las condiciones de luz, el intercambio de gases, el incremento anual en altura y el crecimiento diamétrico que presentan los brinzales de tres especies de árboles del bosque de la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica. En *Lecythis ampla* y *Pithecellobium elegans*, especies emergentes del dosel, la variación en área foliar total y en crecimiento en altura se podía correlacionar positivamente con la disponibilidad de luz. En cambio, *Simarouba amara*, especie que requiere mucho más luz para crecer y sobrevivir que las otras dos (Clark & Clark 1992), no mostró ninguna correlación entre el área foliar y el crecimiento de los brinzales (Oberbauer *et al*. 1993). Las pequeñas diferencias que en cuanto a disponibilidad de luz se observaron en los diferentes micrositios del sotobosque, no ejercieron mayor influencia en la variación intraespecífica de las tasas fotosintéticas. Únicamente en *Simarouba amara* la capacidad fotosintética se pudo correlacionar positivamente con la altura del individuo y con su crecimiento diamétrico. De hecho, de todas las especies estudiadas, ésta fue la que mostró las tasas más altas de crecimiento en altura y en diámetro (Oberbauer *et al*. 1993).

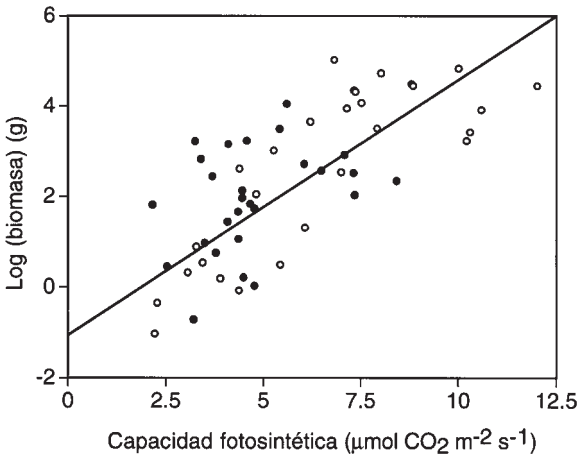


FIGURA 10.5 *Piper arieianum* (•) y *P. sancti-felicis* (o): relación entre el crecimiento de la biomasa luego de 13 meses y la A_{max} (capacidad fotosintética; µmol CO_2 cm^{-2} $día^{-1}$) medida al cabo de seis meses. La regresión es estadísticamente (muy) significativa para *P. sancti-felicis* y marginalmente significativa para *P. arieianum*.

Todos los estudios anteriormente mencionados indican que, cuando una especie presenta una tasa fotosintética máxima alta, el crecimiento estará controlado, en gran medida, por la A_{max} (tanto en los claros como en el sotobosque). Ahora bien, cuando la disponibilidad de luz disminuye, la A_{max} también disminuye, reduciendo con ello el crecimiento de la planta. Pero esta disminución no es suficiente para asegurar el almacenamiento de carbono a largo plazo, es decir, la supervivencia de la planta en la semioscuridad. Cuando la sombra es mucha, las plántulas que crecen más lentamente son también más susceptibles de ser atacadas por herbívoros, o por patógenos (Augspurger 1984, Coley 1983, Zipperlen & Press 1996; ver capítulo 18). Además, en los micrositios poco iluminados, la ganancia diaria de carbono será extremadamente sensible al área foliar total y relativamente independiente de la A_{max}. Por lo tanto, para poder mantener el crecimiento en condiciones de poca luminosidad es más importante mantener una cuota relativamente alta

de área foliar que afinar (aclimatar) la A_{max}. De nuevo, en las especies tolerantes a la sombra, tal vez el ajuste de la capacidad fotosintética se puede visualizar mejor como un mecanismo para proteger los fotosistemas de una alta luminosidad, que como un mecanismo destinado a aumentar la ganancia de carbono.

Pautas para investigaciones futuras

La presente revisión sugiere varias áreas para investigaciones futuras. Por ejemplo, existe poca información sobre los cambios que experimentan las características fotosintéticas de un árbol en su paso de brinzal (en el sotobosque) a adulto. Hasta ahora, la mayor parte de nuestro conocimiento sobre la fotosíntesis de los árboles tropicales se basa en el estudio de las plántulas, pero aún no sabemos si los cambios que ocurren en la fisiología de la hoja de una plántula, como consecuencia de variaciones en la disponibilidad de luz, son similares a los cambios a los que está sujeto un brinzal a medida que madura y va cobrando altura.

En la actualidad se cuenta con las herramientas necesarias para examinar el efecto recíproco que las propiedades fotosintéticas de la hoja y la arquitectura de la copa tienen sobre la ganancia de carbono de toda la planta (Pearcy & Yang 1996, Takenaka *et al*. 1997). Hoy día es posible medir, con gran detalle, las condiciones de luz, las tasas fotosintéticas y la arquitectura de la copa, y comparar la ganancia de carbono de diferentes especies y de diferentes hábitats boscosos. En las plantas de mayor tamaño, estos análisis podrían llevarse a cabo en ramas individuales. Consideramos, además, que las simulaciones de carbono deberían incorporar la respuesta fotosintética a la luz fluctuante, basándose para ello en los últimos modelos que simulan la dinámica fotosintética (Pearcy *et al*. 1997).

Los estudios más recientes sugieren que los componentes estables y dinámicos de respuesta fotosintética a la luz, varían , tanto al interior de una misma especie, según las condiciones de crecimiento, como entre especies diferentes que crecen en condiciones similares. Es necesario, entonces, realizar más investigaciones para entender el mecanismo que hay tras esas diferencias. Igualmente necesario es estudiar la vinculación que existe entre las respuestas fotosintéticas estables y las dinámicas durante el proceso de aclimatación a la luz. Una vez que tenga un mejor entendimiento de esta vinculación será posible evaluar, en forma cuantitativa, y en condiciones naturales de fluctuación de luz, el efecto de la aclimatación en la ganancia diaria de carbono.

No cabe duda de que las diferentes especies de plantas del bosque tropical muestran un continuo de respuestas, fisiológicas y de crecimiento, a la disponibilidad de luz, y que las especies pioneras ocupan el extremo superior de ese continuo y las especies que crecen a la sombra ocupan el extremo inferior. Sin embargo, todavía se sabe poco sobre la forma en que la disponibilidad de luz incide en el crecimiento de aquellas que se ubican en la parte intermedia de ese continuo y que constituyen, precisamente, la gran mayoría de especies arbóreas de los bosques tropicales. Un estudio de esa naturaleza exige una supervisión cuidadosa de las condiciones de luz (y posiblemente de la disponibilidad de agua y nutrientes) durante todo el tiempo en que se estén tomando las medidas de crecimiento. Para entender las variaciones que se observan en el crecimiento, es necesario recolectar datos sobre la arquitectura de la copa y sobre la respuesta de la fotosíntesis a la luz, e integrarlos en algún tipo de modelo. De esa forma se obtendría un conocimiento importante sobre la coordinación que se establece entre la arquitectura de la planta y la hoja misma cuando la luminosidad es particulamente heterogénea.

Por último, es necesario estudiar la variación genética, en cuanto a rasgos fotosintéticos y de crecimiento, en un ámbito mucho más amplio de especies de bosques tropicales. El cambio climático global y el efecto que las perturbaciones humanas provocan en los bosques tropicales nos obligan a investigar más a fondo los principios genéticos que causan esas variaciones. La información que depare ese tipo de estudios, sumada a la que arrojen las investigaciones sobre

plasticidad fenotípica nos permitirán entender mejor la forma en que el genotipo de la planta y el ambiente se influyen mutuamente.

Literatura citada

Abrams, M. D., B. D. Kloeppel, & M. E. Kubiske. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. Tree Physiology **10**: 343-355.

Ackerly, D. D. 1992. Light, leaf age, and leaf nitrogen concentration in a tropical vine. Oecologia **89**: 596-600.

Ackerly, D. D. 1996. Canopy structure and dynamics: Integration of growth processes in tropical pioneer trees. Pp. 619-658 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology, Chapman & Hall, USA.

Ackerly, D. 1997. Allocation, leaf display and growth in fluctuating light environments. Pp. 231-264 *en* F. A. Bazzaz & J. Grace, editores. Plant Resource Allocation, Academic Press, USA.

Ackerly, D. D. & F. A. Bazzaz. 1995a. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. Oecologia **101**: 289-298.

Ackerly, D. D. & F. A. Bazzaz. 1995b. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. Ecology **76**: 1134-1146.

Anderson, J. M. & C. B. Osmond. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. Pp. 1-38 *en* D. J. Kyle, C. B. Osmond, & C. J. Arntzen, editores. Topics in Photosynthesis, Vol. 9. Elsevier, The Netherlands.

Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. Ecology **65**: 1705-1712.

Bazzaz, F. A. & S. T. A. Pickett 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 287-310.

Benzing, D. H. 1990. Vascular Epiphytes. General Biology and Related Biota. Cambridge, Cambridge University Press, UK.

Burslem, D. 1996. Differential responses to nutrients, shade and drought among tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. Pp. 211-244 *en* M. D. Swaine, editor. The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. Parthenon Publishing Group, France.

Burslem, D. F. R. P., P. J. Grubb, & I. M. Turner. 1995. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. Journal of Ecology **83**: 113-122.

Burslem, D. F. R. P., P. J. Grubb, & I. M. Turner. 1996. Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. Biotropica **28**: 636-648.

Castellanos, A. E. 1991. Photosynthesis and gas exchange of vines. Pp. 181-204 *en* F. E. Putz, F. & H. A. Mooney, editores. The Biology of Vines. Cambridge University Press, USA.

Castro, Y., N. Fetcher, & D. S. Fernández. 1995. Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. Physiologia Plantarum **94**: 560-565.

Chabot, B. F. & D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. Annual Review of Ecology and Systematics **13**: 229-259.

Chazdon, R. L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. American Journal of Botany **72**: 1493-1502.

Chazdon, R. L. 1986. Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. Principes **30**: 92-99.

Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. Advances in Ecological Research **18**: 1-63.

Chazdon, R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. Oecologia **92**: 586-595.

Chazdon, R. L. 1995. Evaluating photosynthetic consequences of light response curves in heterogeneous tropical forest light environments. Bulletin of the Ecological Society of America **76**: 45.

Chazdon, R. L. & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. Journal of Ecology **72**: 553-564.

Chazdon, R. L. & S. Kaufmann. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. Functional Ecology **7**: 385-394.

Chazdon, R. L. & R. W. Pearcy. 1986a. Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. Oecologia **69**: 517-523.

Chazdon, R. L. & R. W. Pearcy. 1986b. Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. Oecologia **69**: 524-531.

Chazdon, R. L. & R. W. Pearcy. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. BioScience **41**: 760-766.

Chazdon, R. L., R. W. Pearcy, D. W. Lee, & N. Fetcher. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. Pp. 5-55 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Chiariello, N. R., C. B. Field, & H. A. Mooney. 1987. Midday wilting in a tropical pioneer tree. Functional Ecology **1**: 3-11.

Clark, D. A. & D. B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. Ecological Monographs **62**: 315-344.

Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs **53**: 209-233.

Demmig-Adams, B. & W. W. I. Adams. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **43**: 599-626.

Denslow, J. S., J. C. Schultz, P. M. Vitousek and B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. Ecology **71**: 165-179.

Denslow, J. S., P. M. Vitousek & J. C. Schultz. 1987. Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. Oecologia **74**: 370-376.

Ehleringer, J. R. & C. B. Field. 1993. Scaling physiological processes from leaf to globe. Academic Press, USA.

Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. Oecologia **78**: 9-19.

Fetcher, N., B. L. Haines, R. A. Cordero, D. J. Lodge, L. R. Walker, D.S. Fernández, & W.T. Lawrence. 1996. Responses of tropical plants to nutrients and light on a landslide in Puerto Rico. Journal of Ecology **84**: 331-341.

Fetcher, N., S. F. Oberbauer, & R. L. Chazdon. 1994. Physiological ecology of plants at La Selva. Pp. 128-141 *en* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. Hespenheide, & G. S. Hartshorn, editores. La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest. The University of Chicago Press, USA.

Field, C. & H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. Pp. 25-55 *en* T. J. Givnish, editor. On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, UK.

Fraver, S., N. V. L. Brokaw, & A. P. Smith. 1998. Delimiting the gap phase in the growth cycle of a Panamanian forest. Journal of Tropical Ecology **14**: 673-681.

Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective Australian Journal of Plant Physiology. **15**: 63-92.

Gunatilleke, C. V., I. A. Gunatilleke, G. A. D. Perera, D. F. Burslem, P. M. S. Ashton, & P. S. Ashton. 1997. Responses to nutrient addition among seedlings of eight closely related species of *Shorea* in Sri Lanka. Journal of Ecology **85**: 301-311.

Herbert, T. 1996. On the relationship of plant geometry to photosynthetic response. Pp. 139-161 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Hogan, K. 1996. Ecotypic variation in the physiology of tropical plants. Pp. 497-530 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Hogan, K. P., A. P. Smith, J. L. Araus, & A. Saavedra. 1994. Ecotypic differentiation of gas exchange responses and leaf anatomy in a tropical forest understory shrub from areas of contrasting rainfall regimes. Tree Physiology **14**: 819-831.

Hogan, K. P., A. P. Smith & M. Samaniego. 1995. Gas exchange in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons. Biotropica **27**: 324-333.

Holbrook, N. M. & F. E. Putz. 1996. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: Plants that climb up and plants that climb down. Pp. 363-394 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Honda, J. B., & J. B. Fisher. 1978. Tree branch angle: maximizing effective leaf area. Science **199**: 888-890.

Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation pattern as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia **98**: 419-428.

Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. Pp. 559-596 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Kitajima, K., S. S. Mulkey, & S. J. Wright. 1997a. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. American Journal of Botany **84**: 702-708.

Kitajima, K., S. S. Mulkey, & S. J. Wright. 1997b. Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. Oecologia **109**: 490-498.

Knapp, A. K. & W. K. Smith. 1987. Stomatal and photosynthetic responses during sun/shade transitions in subalpine plants: Influence on water use efficiency. Oecologia **74**: 62-67.

Knapp, A. K. & W. K. Smith. 1989. Influence of growth form on ecophysiological responses to variable sunlight in subalpine plants. Ecology **70**: 1069-1082.

Knapp, A. K. & W. K. Smith. 1990a. Contrasting stomatal responses to variable sunlight in two subalpine herbs. American Journal of Botany **77**: 226-231.

Knapp, A. K. & W. K. Smith. 1990b. Stomatal and photosynthetic responses to variable sunlight. Physiologia Plantarum **78**: 160-165.

Köniğer, M., G. C. Harris, A. Virgo, & K. Winter. 1995. Xanthophyll-cycle pigments and photosynthetic capacity in tropical forest species: a comparative field study on canopy, gap and understory plants. Oecologia **104**: 280-290.

Krause, G. H. & K. Winter. 1996. Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps. A chlorophyll fluorescence study. Botanica Acta **109**: 456-462.

Kuppers, M., H. Timm, F. Orth, J. Stegemann, R. Stöber, H. Schneider, K. Paliwal, K. S. T. Karunaichamy, & R. Ortiz. 1996. Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. Tree Physiology **16**: 69-80.

Le Gouallec, J.-L., G. Cornic, & P. Blanc. 1990. Relations between sunfleck sequences and photoinhibition of photosynthesis in a tropical rain forest understory herb. American Journal of Botany **77**: 999-1006.

Lechowicz, M. J. & P. Blais. 1988. Assessing the contributions of multiple interacting traits to plant reproductive success: Environmental dependence. Journal of Evolutionary Biology **1**: 255-272.

Logan, B. A., D. H. Barker, W. W. I. Adams, & B. Demmig-Adams. 1997. The response of xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in *Alocasia brisbanensis* to sunflecks in a subtropical rainforest. Australian Journal of Plant Physiology **24**: 27-33.

Logan, B. A., D. H. Barker, B. Demmig-Adams & W. W. I. Adams. 1996. Acclimation of leaf carotenoid composition and ascorbate levels to gradients in the light environment within an Australian rainforest. Plant, Cell and Environment **19**: 1083-1090.

Long, S. P., S. Humphries, & P. G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **45**: 633-662.

Lovelock, C. E., E. Jebb and C. B. Osmond. 1994. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. Oecologia **97**: 297-307.

Lovelock, C. E., D. Kyllo, & K. Winter. 1996. Growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhizae and elevated CO_2 in seedlings of a tropical tree, *Beilschmiedia pendula*. Functional Ecology **10**: 662-667.

Lovelock, C. E., D. Kyllo, M. Popp, H. Isopp, A. Virgo, & K. Winter. 1997. Symbiotic vesicular-arbuscular mycorrhizae influence maximum rates of photosynthesis in tropical tree seedlings grown under elevated CO_2. Australian Journal of Plant Physiology **24**: 185-194.

Martin, C. E. 1994. Physiological ecology of Bromeliaceae. Botanical Review **60**: 1-82.

Medina, E. 1974. Dark CO_2 fixation, habitat preference, and evolution within the Bromeliaceae. Evolution **28**: 677-686.

Medina, E. 1996. CAM and C_4 plants in the humid tropics. Pp. 56-88 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Meinzer, F. & G. Goldstein. 1996. Scaling up from leaves to whole plants and canopies for photosynthetic gas exchange. Pp.114-138 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Meinzer, F. C., N. Z. Saliendra, & C. H. Crisosto. 1992. Carbon isotope discrimination and gas axchange in *Coffea arabica* during adjustment to different soil moisture regimes. Australian Journal of Plant Physiology **19**: 171-184.

Mooney, H. A. & S. L. Gulmon. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. BioScience **32**: 198-206.

Mulkey, S. S. 1986. Photosynthetic acclimation and water-use efficiency of three species of understory herbaceous bamboo (Gramineae) in Panama. Oecologia **70**: 514-519.

Mulkey, S. S. & R. W. Pearcy. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. Functional Ecology **6**: 719-729.

Mulkey, S. S. & S. J. Wright. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. Pp.187-216 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman and Hall, New York.

Mulkey, S.S., A. P. Smith, & S. J. Wright. 1991. Comparative life history and physiology of two understory Neotropical herbs. Oecologia **88**: 263-273.

Mulkey, S. S., A. P. Smith, S. J. Wright, J. L. Machado, & R. Dudley. 1992. Contrasting leaf phenotypes control seasonal variation in water loss in a tropical forest shrub. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA **89**: 9084-9088.

Mulkey, S. S., S. J. Wright, & A. P. Smith. 1993. Comparative physiology and demography of three Neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. Oecologia **96**: 526-536.

Mulkey, S. S., K. Kitajima, & S. J. Wright. 1996. Plant physiological ecology of tropical forest canopies. Trends in Ecology and Evolution **11**: 408-412.

Nicotra, A. 1997. The Functional Ecology of Dioecy in *Siparuna grandiflora*, a Tropical Understory Shrub. Ph. D. Thesis, The University of Connecticut, USA.

Nicotra, A. B., R. L. Chazdon, & C. D. Schlichting. 1997. Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical *Piper* (Piperaceae) species. American Journal of Botany **84**: 1542-1553.

Niklas, K., & V. Kerchner. 1984. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. Paleobiology **10**: 79-101.

Oberbauer, S. F., D. B. Clark, D. A. Clark, P. M. Rich, & G. Vega. 1993. Light environment, gas exchage, and annual

growth of saplings of three species of rain forest trees in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **9**: 511-523.

Oberbauer, S. F. & B. R. Strain. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). American Journal of Botany **73**: 409-416.

Ögren, E. & U. Sundin. 1996. Photosynthetic responses to variable light: A comparison of species from contrasting habitats. Oecologia **106**: 18-27.

Osmond, C. B. 1983. Interactions between irradiance, nitrogen nutrition, and water stress in the sun-shade responses of *Solanum dulcamara*. Oecologia **57**: 316-321.

Pearcy, R. W. 1983. The light environment and growth of C_3 and C_4 species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia **58**: 26-32.

Pearcy, R. W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory microenvironments. Functional Ecology **1**: 169-178.

Pearcy, R. W. & W. Yang. 1996. A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. Oecologia **108**: 1-12.

Pearcy, R. W., R. L. Chazdon, L. J. Gross, & K. A. Mott. 1994. Photosynthetic utilization of sunflecks, a temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. Pp.175-208 *en* M. M. Caldwell & R. W. Pearcy, editores. Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above and Below Ground. Academic Press, USA.

Pearcy, R. W., L. J. Gross, & H. D. 1997. An improved dynamic model of photosynthesis for estimation of carbon gain in sunfleck light regimes. Plant, Cell and Environment **20**: 411-424.

Press, M. C., N. D. Brown, M. G. Barker, & S. W. Zipperlen. 1996. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. Pp. 41-58 *en* M. D. Swaine, editor. The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. Parthenon Publishing Group, France.

Raaimakers, D., R. G. A. Boot, P. Dijkstra, S. Pot & T. Pons. 1995. Photosynthetic rates in relation to leaf phosphorus content in pioneer versus climax tropical rainforest trees. Oecologia **102**: 120-125.

Reekie, E. G. & P. Wayne. 1992. Leaf canopy display, stomatal conductance, and photosynthesis in seedlings of three tropical pioneer tree species subjected to drought. Canadian Journal of Botany **70**: 2334-2338.

Reich, P. B., C. Uhl, M. B. Walters, & D. S. Ellsworth. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. Oecologia **86**: 16-24.

Reich, P. B., M. B. Walters, & D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecological Monographs **62**: 365-392.

Reich, P. B., M. B. Walters, D. S. Ellsworth, & C. Uhl. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species I. Patterns among species and communities. Oecologia **97**: 62-72.

Reich, P. B., D. S. Ellsworth, & C. Uhl. 1995. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. Functional Ecology **9**: 65-76.

Robichaux, R. H., P. W. Rundel, L. Stemmermann, J. E. Canfield, & S. R. Morse. 1984. Tissue water deficits and plant growth in wet tropical rainforests. Pp. 99-112 *en* E. Medina, H. A. Mooney, & C. Vázquez-Yánes, editores. Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. W. Junk Publishers, The Netherlands.

Scholes, J. D., M. C. Press, & S. W. Zipperlen. 1997. Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. Oecologia **109**: 41-48.

Simard, S. W., D. A. Perry, M. D. Jones, D. D. Myrold, D. M. Durall, & R. Molina. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. Nature **388**: 579-582.

Sims, D. A. & R. W. Pearcy. 1989. Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, Alocasia macrorrhiza, and a related crop species, Colocasia esculenta grown in contrasting light environments. Oecologia **79**: 53-59.

Sims, D. A. & R. W. Pearcy. 1991. Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. Oecologia **86**: 447-453.

Sims, D. A. & R. W. Pearcy. 1993. Sunfleck frequency and duration affects growth rate of the understorey plant, *Alocasia macrorrhiza*. Functional Ecology **7**: 683-689.

Skillman, J. B. & K. Winter. 1997. High photosynthetic capacity in a shade-tolerant Crassulacean acid metabolism plant. Plant Physiology **113**: 441-450.

Smith, J. A. C., H. Griffiths, & U. Luttge. 1986. Comparative ecophysiology of CAM and C_3 bromeliads. I. The ecology of the Bromeliaceae in Trinidad. Plant, Cell and Environment **9**: 395-410.

St. John, T. V. 1980. Root size, root hairs and mycorrhizal infection, a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. New Phytologist **84**: 483-487.

Strauss-Debenedetti, S. & F. Bazzaz. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. Pp.162-186 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Takenaka, A., Y. Inui, & A. Osawa 1998. Measurement of three-dimensional structure of plants with a simple device and estimation of light capture of individual leaves. Functional Ecology **12**: 159-165.

Thompson, W. A., L.-K. Huang, & P. E. Kriedemann. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-

tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. Australian Journal of Plant Physiology **19**: 19-42.

Tinoco-Ojanguren, C. & R. W. Pearcy. 1992. Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated to high and low light. Oecologia **92**: 222-228.

Turner, I. M. 1991. Effects of shade and fertilizer addition on the seedlings of two tropical woody pioneer species. Tropical Ecology **32**: 24-49.

Turner, I. M., N. D. Brown, & A. C. Newton. 1993. Effect of fertilizer application on dipterocarp seedling growth and mycorrhizal infection. Forest Ecology and Management **57**: 329-337.

Valladares, F., M. T. Allen, & R. W. Pearcy. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occuring along a light gradient. Oecologia **111**: 505-514.

Veenendaal, E. M., M. D. Swaine, R. T. Lecha, M. F. Walsh, I. K. Abebrese, & K. Owusu-Afriyie. 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. Functional Ecology **10**: 501-511.

Warren Wilson, J. 1981. Analysis of light interception by single plants. Annals of Botany **48**: 501-505.

Watling, J. R., M. C. Ball, & I. E. Woodrow. 1997a. The utilization of lightflecks for growth in four Australian rain-forest species. Functional Ecology **11**: 231-239.

Watling, J. R., S. A. Robinson, I. E. Woodrow, & C. B. Osmond. 1997b. Responses of rainforest understorey plants to excess light during sunflecks. Australian Journal of Plant Physiology **24**: 17-25.

Whitmore, T. C. 1984. Tropical Rain Forests of the Far East, 2nd edition. Clarendon Press, UK.

Whitmore, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. Pp. 3-39 *en* M.D. Swaine, editor. The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings, Parthenon Publishing Group, France.

Williams, K., C. B. Field, & H. A. Mooney. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environments in rain-forest plant of the genus Piper. American Naturalist **133**: 198-211.

Wright, J. S. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. Pp.440-460 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Zipperlen, S. W. & M. C. Press. 1996. Photosynthesis in relation to growth and seedling ecology of two dipterocarp rain forest tree species. Journal of Ecology **84**: 863-876.

Zipperlen, S. W. & M. C. Press. 1997. Photosynthetic induction and stomatal oscillations in relation to the light environment of two dipterocarp rain forest tree species. Journal of Ecology **85**: 491-503.

Zotz, G. & K. Winter. 1993. Short-term photosynthesis measurements predict leaf carbon balance in tropical rain forest canopy plants. Planta **191**: 409-412.

Zotz, G. & K. Winter. 1994. Photosynthesis of a tropical canopy tree, *Ceiba pentandra*, in a lowland forest in Panama. Tree Physiology **14**: 1291-1302.

Zotz, G. & K. Winter. 1996. Diel patterns of CO_2 exchange in rainforest canopy plants. Pp. 89-113 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editors. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Zotz, G., G. Harris, M. Köniğer, & K. Winter. 1995. High rates of photosynthesis in the tropical pioneer tree, *Ficus insipida* Willd. Flora **190**: 265-272.

11

El flujo del agua en los árboles del dosel: mecanismos y patrones

Guillermo Goldstein
Frederick C. Meinzer
José Luis Andrade

Introducción

Los bosques lluviosos tropicales son ecosistemas de una productividad extraordinaria (Begon *et al*. 1990). Entre los factores responsables de ese fenómeno figuran el elevado nivel de radiación solar, las altas temperaturas y la abundante disponibilidad de agua. Igualmente importante resulta la calidad del suelo (capítulos 8 y 9); sin embargo, la precipitación anual y, obviamente, su distribución en el tiempo parecen ser los factores que más inciden en la estructura y productividad de los bosques tropicales de tierras bajas (exceptuando, por supuesto, los suelos anegados y muy pobres en nutrientes, o aquellos sitios que se ven constantemente azotados por huracanes) (Richards 1996). Las zonas que albergan vegetación boscosa reciben anualmente entre 1 700 y 10 000 mm de precipitación dependiendo de la localidad (Richards 1996); no obstante algunos sitios presentan sequías que pueden extenderse por varias semanas consecutivas.

Si bien, y tal como se describe en el capítulo 7, el ciclo hidrológico de un bosque lluvioso tropical se caracteriza por una entrada copiosa de agua (en forma de precipitación), las pérdidas de este elemento pueden ser cuantiosas. De acuerdo con Richards (1996), entre un 7% y un 42% del agua que llega a la superficie del dosel se evapora sin tocar nunca el suelo (fenómeno conocido como "intercepción"). El agua que no es interceptada puede llegar al suelo, ya sea como flujo caulinar (es decir, escurriéndose a través de la superficie de las ramas y los troncos) o por conducto del dosel. Una vez en el suelo, el agua puede acumularse (salvo en áreas con pendientes muy pronunciadas o con suelos muy delgados e impermeables), ser absorbida por las raíces, filtrarse hasta la capa freática o perderse por transpiración. Las pérdidas por transpiración varían entre 2.7 litros por día (en los árboles pequeños) y 1 180

litros por día (en los árboles del dosel) (Jordan & Kline 1977).

No cabe duda de que en los bosques lluviosos tropicales la precipitación es abundante; sin embargo, cuando se conjugan un follaje muy denso, una demanda evaporativa considerable y una estación seca prolongada (que en algunos sitios puede durar de 1 a 3 meses), se puede generar un desequilibrio en la disponibilidad de recursos hídricos. Una situación como estas puede ser particularmente grave para los árboles del dosel, pues su demanda evaporativa varía mucho más que en las plantas del sotobosque. El transporte del agua -desde el suelo hasta la copa del árbol- es otro factor que debe tomarse en cuenta al ponderar el balance hídrico de las plantas, sobre todo por la resistencia que puede encontrar el agua en su camino (Fig. 11.1). Existe, sin duda, una relación "oferta de agua- demanda evaporativa", pero es realmente poco lo que se sabe acerca de la forma en que los árboles del dosel de los bosques lluviosos tropicales "administran" este recurso. El hecho de que en los bosques lluviosos tropicales se presenten déficit hídricos (diarios o estacionales) parece contradecir la idea de que en estos ecosistemas el agua alcanza para cubrir las necesidades transpiratorias de todo el año: el agua es un factor limitante de gran importancia y a la vez uno de los determinantes críticos del funcionamiento de los árboles del dosel. Uno de los objetivos de este capítulo es, precisamente, documentar el desequilibrio que puede existir entre el agua disponible y su demanda, y explicar algunos de los mecanismos empleados por los árboles del dosel para evitar este problema. Los árboles, por ejemplo, han recurrido a la altura para estar en mejores condiciones de adquirir luz solar (ver capítulo 6); sin embargo, este crecimiento tiene un costo metabólico muy alto, no solo por lo que significa construir y mantener un sistema de sostén para las ramas y las hojas de la copa, sino también en lo que respecta al transporte de agua y nutrientes.

Otro objetivo de este capítulo es presentar, brevemente, lo que se conoce hasta el momento sobre los distintos mecanismos que emplean los árboles del dosel de los bosques húmedos y lluviosos neotropicales para mantener su balance

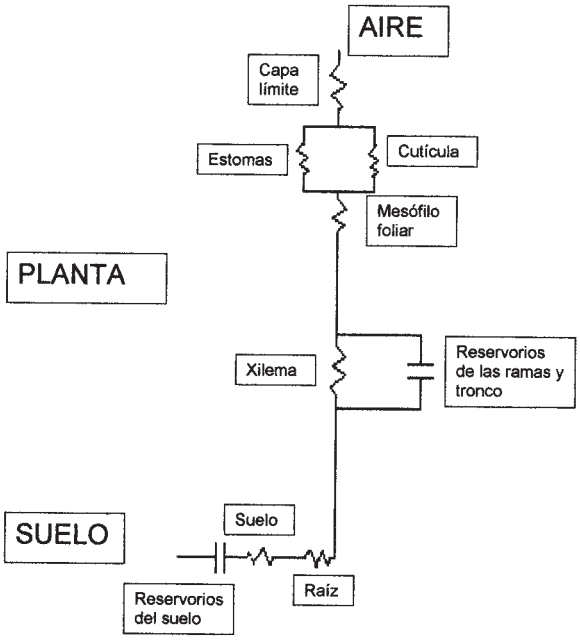


FIGURA 11.1 Vías de circulación del agua. Se incluyen los puntos que presentan mayor resistencia hidráulica (representados como resistencias eléctricas en serie) y los reservorios de agua en el suelo y en los tallos (representados como capacitores). En la hoja, las resistencias cuticulares y estomáticas se representan como resistencias paralelas.

hídrico, y, al mismo tiempo, ubicar esa información en un contexto mucho más amplio: el de la estructura y funcionamiento de esos bosques. Se examinarán, asimismo, los patrones que desarrollan las plantas para aprovechar mejor el agua del suelo (por ejemplo, la profundidad de las raíces), el transporte del agua desde el suelo hasta la copa, el papel que cumplen los tejidos (reservorios de agua) en la regulación del balance hídrico, algunos aspectos de la arquitectura hidráulica y de la regulación estomática, y, finalmente, el papel de la "capa límite" (capa de aire muy delgada que está en contacto con la superficie de la hoja) en el control de las pérdidas transpiratorias. La mayoría de los ejemplos que se ofrecen provienen de estudios sobre regulación del flujo del agua en los bosques de tierras bajas realizados en la Isla de Barro Colorado y en el Parque Metropolitano (ambos en Panamá) (Meinzer *et al*. 1997, Goldstein *et al*. 1998, Andrade *et al*. 1998). El bosque húmedo de la Isla de Barro Colorado recibe unos 2 600 mm

de precipitación anual y tiene una estación seca de aproximadamente 3 meses de duración (Leigh *et al*. 1982), mientras que el Parque Metropolitano recibe unos 1 800 mm por año y presenta una estación seca que puede durar más de 3 meses. Debido a la menor precipitación y a la sequía más prolongada que presenta el bosque del Parque Metropolitano, su porcentaje de árboles caducifolios es mayor que el del bosque de la Isla de Barro Colorado.

Las distintas formas de crecimiento y el ciclo hidrológico

Los bosques lluviosos tropicales están compuestos en su mayoría por árboles perennifolios; es decir, por especies que mantienen un follaje activo durante todo el año. Muchos bosques, sin embargo, presentan algunas especies caducifolias que tienden a perder el follaje cuando disminuye la disponibilidad de agua (o sea, en los meses en los que la evapotranspiración potencial supera a la precipitación). La proporción de especies siempreverdes y de especies caducifolias depende de la distribución estacional de la precipitación: mientras más se prolongue el período seco, mayor será el número de especies caducifolias que pierde sus hojas al comienzo de la estación seca. Un tipo particular de especies caducifolias lo constituyen las especies de los géneros *Ceiba* y *Pseudobombax* (Bombacaceae), las cuales presentan un tronco suculento, engrosado por la presencia de reservorios de agua en los tejidos de la corteza (Franco-Vizcaino *et al*. 1990, Holbrook 1995). Curiosamente, estas especies presentan una absición foliar temprana - durante el período de transición entre la estación de lluvias y la época seca- lo que parece contradecir la idea de que los reservorios de agua sirven para amortiguar las fluctuaciones en la disponibilidad de agua del suelo. Holbrook (1995), sin embargo, supone que los reservorios internos de estas especies podrían servir, más bien, para permitir la producción de flores durante la estación seca, época en que la disponibilidad de agua en el suelo, particularmente en sus horizontes más superficiales, es baja. El sistema radicular de estas especies pareciera ser poco extendido y superficial.

Otra forma de crecimiento que juega un papel relevante en la estructura y funcionamiento de los bosques tropicales la constituyen las lianas. Las lianas representan una fracción importante del total de especies leñosas de un bosque y son particularmente abundantes en los claros (Putz 1984). Recientemente, en un bosque secundario del oriente amazónico (Restom 1996) se determinó que la tasa de transpiración relativa de las lianas era mayor que la de los árboles (cuando se realizó el estudio el bosque ya había recuperado la mayoría de las funciones de un bosque primario, por ejemplo, capacidad de absorción de carbono atmosférico y evapotranspiración; ver capítulo 23 para más detalles sobre pérdida de funciones por deforestación). En efecto, las lianas, que representaban apenas el 5% del área basal del bosque, contribuyeron a más del 8% de la evapotranspiración total (Restom 1996). En general, las lianas presentan un enraizamiento profundo y poseen un sistema de transporte de agua muy eficiente. Dicha eficiencia obedece, en gran parte, a que la razón de albura: duramen de las lianas es mayor que la de árboles y arbustos, y a que los vasos del xilema son también más anchos y más densos (más vasos por unidad de área transversal) (Ewers *et al*. 1991).

El otro componente importante de los bosques lluviosos tropicales lo constituyen las plantas vasculares: las epífitas y las hemiepífitas (plantas que crecen en el dosel, pero que no dependen metabólicamente de los árboles hospederos; ver detalles en el capítulo 12). Las epífitas pueden interceptar una pequeña parte del agua de lluvia, pero al no estar enraizadas al suelo no afectan mayormente la dinámica del agua edáfica. Por estar localizadas en la parte alta del dosel están más bien sujetas a los cambios drásticos que experimenta la humedad atmosférica y esto se ve reflejado en la gran cantidad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas a que recurren para enfrentar la sequía. Entre estas adaptaciones se observan: cutículas foliares gruesas, estomas hundidos y

algunos mecanismos fotosintéticos singulares, como el Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (ver Recuadro 12.2). Los mecanismos de absorción de agua son, también, diferentes a los de otros grupos funcionales del bosque. Las hemiepífitas son especies que comienzan su ciclo de vida ya sea como epífitas (hemiepífitas primarias con típicos representantes en los géneros *Clusia* y *Ficus*) o en el suelo (hemiepífitas secundarias). Además, desde el punto de vista de la "administración" del agua presentan características muy especiales: en la primera etapa de su ciclo de vida dependen del agua de lluvia (o de la neblina que puedan interceptar); en la otra, sus raíces entran en contacto con el suelo, lo que les permite acceder a una fuente de humedad más grande y más estable y llegar a convertirse en árboles grandes (con lo cual pueden contribuir en forma más significativa al ciclo hidrológico del bosque).

Profundidad de las raíces y extracción de agua del suelo

Las raíces de los árboles tropicales son muy variadas y pueden cumplir distintas funciones (Richards 1996). Además de las raíces destinadas a absorber agua y nutrientes del suelo, existen otros tipos de raíces, como las aéreas y las tabulares que también sirven de soporte. Los diferentes tipos de raíces que presentan los árboles tropicales se han caracterizado muy bien (ver Jeník 1978), pero es poco lo que se sabe sobre la forma en que las raíces se distribuyen en el suelo, información que resulta fundamental para comprender procesos tan importantes como el balance hidrológico y el reciclaje de carbono y nutrientes. Los últimos estudios sobre profundidad de enraizamiento (Canadell *et al*. 1996, Dawson 1996, Dawson & Pate 1996, Jackson *et al*. 1996) denotan un claro interés por conocer los patrones de enraizamiento y sus consecuencias en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. Aunque la profundidad de enraizamiento puede dar una idea del volumen de agua y de los nutrientes que podrían extraerse (y obviamente de la profundidad a que la que éstos se encuentran), no constituye un indicador preciso, pues la presencia de raíces no indica, por sí misma, el papel que éstas juegan en los procesos de extracción. La profundidad de enraizamiento varía desde 0.3 m (en algunas especies de tundra) hasta 68 m (en *Boscia albitrunca*, en el desierto de Kalahari) (Canadell *et al*. 1996). En los bosques tropicales, la profundidad máxima del sistema radicular depende de las particularidades del bosque: normalmente se encuentra en el orden de los 2 a 5 m (Canadell *et al*. 1996), pero se han podido establecer profundidades de hasta 18 m (en un bosque estacional perennifolio, localizado al oriente de la cuenca amazónica, donde la estación seca dura aproximadamente 6 meses) (Nepstad *et al*. 1994).

Si el agua fuera un elemento muy abundante en los suelos de los bosques húmedos y lluviosos, no se observaría ni escasez ni competencia por agua; pero, como ya se mencionó, algunos sitios están sujetos a períodos de sequía (aunque pueden ser muy breves). Y la sequía puede tener consecuencias importantes en la distribución de los sistemas radiculares. Una de ellas podría ser el "desplazamiento de caracteres", es decir, las especies podrían desarrollar sistemas radiculares que exploraran diferentes horizontes edáficos para reducir así un posible traslape en la utilización de recursos. Ciertamente si la evolución de las características de los árboles estuviera determinada por la competencia de recursos limitantes, ésta podría ser una solución adaptativa.

Recientemente se pudo comprobar el grado de especialización a que recurren las plantas para aprovechar el agua del suelo. En un estudio realizado en la Isla de Barro Colorado, Jackson *et al*. (1995) evaluaron la cantidad relativa de isótopos estables de hidrógeno (H) y deuterio (D) presentes, tanto en el agua del suelo (a diferentes profundidades) como en el agua del xilema, para determinar, así, la procedencia de la humedad edáfica. La composición relativa de *D* y *H* se midió como δD (ver Recuadro 11.1). Este método parte de la premisa de que durante el proceso de absorción radicular no ocurre ningún

RECUADRO 11.1 Uso de isótopos estables para identificar la procedencia del agua en las plantas

La mayoría de los elementos químicos de interés biológico se manifiestan en dos o más formas, con el mismo número atómico pero con diferente masa (isótopos estables), una de las cuales suele ser más abundante en la naturaleza. En este recuadro se alude específicamente a los isótopos del agua, pero en Ehleringer y Osmond (1989) y en Griffiths (1991) puede encontrarse información adicional sobre otros isótopos estables y la forma en que han sido empleados en investigaciones ecofisiológicas. En el caso del agua, tanto los isótopos del hidrógeno como los del oxígeno pueden utilizarse para determinar la procedencia del agua contenida en el xilema de las plantas. La abundancia de estos elementos en la Tierra es la siguiente (adaptado de Ehleringer & Osmond 1989):

Elemento	Isótopo	Abundancia promedio (%)
Hidrógeno	^{1}H	99.985
	^{2}H	0.015
Oxígeno	^{16}O	99.759
	^{17}O	0.037
	^{18}O	0.204

Los diferentes tipos de agua (lluvia, agua subterránea, agua oceánica) pueden tener una composición isotópica diferente, particularmente en las zonas templadas. Como el isótopo *^{2}H* (deuterio) (D) tiene una masa dos veces mayor que el isótopo *^{1}H* (isótopo más abundante), presenta un efecto mayor en las variaciones del agua meteórica con respecto a los isótopos de oxígeno. Esto se refleja en el agua de precipitación (rica en isótopos pesados) y en el agua de evaporación (rica en isótopos ligeros). Una suposición importante es que el agua que se encuentra dentro del xilema no cambia su contenido isotópico.

La discriminación enzimática o la evaporación de un tipo de agua en particular afecta la abundancia absoluta de los diferentes isótopos estables, pero la variación es de apenas un 1 ó 2 %. Por esto, es más conveniente utilizar las diferencias isotópicas entre la muestra y un estándar particular. La notación diferencial está dada por:

$$\delta D(‰) = (R_{muestra}/R_{estándar} - 1) \times 1000$$

donde $\delta D(‰)$ indica la razón isótopo deuterio: isótopo hidrógeno (D:H) expresada en unidades delta, y $R_{muestra}$ y $R_{estándar}$ se refiere a la abundancia de *D:H*, tanto en la muestra como en el estándar. La multiplicación por 1 000 permite expresar los valores en partes por mil. El estándar para hidrógeno y oxígeno se llama Agua Océanica Promedio Estándar (SMOW, por sus siglas en inglés) y el valor aceptado de *D:H* del *SMOW* es 155.76 ± 0.10 ($\times 10^{-6}$). Para calibrar los espectrómetros de masas se deben emplear muestras de este estándar. En la actualidad los espectrómetros tienen una precisión de aproximadamente 0.005—0.01‰, pero esto depende también del elemento que se esté analizando y de la preparación de la muestra. Para el *H* la precisión aumenta a aproximadamente 0.2‰.

El contenido isotópico del agua que se encuentra en los tejidos o en el suelo debe ser purificado por medio de destilación, azeotrópica (con queroseno) o al vacío, y luego reducido a H_2 mediante un catalizador de uranio o zinc. Cuando se toman las muestras es preciso tomar las precauciones necesarias para evitar su fraccionamiento; es decir, para reducir al mínimo las pérdidas (por evaporación) que pueden ocurrir entre la toma de la muestra y el congelamiento, y entre el congelamiento y la destilación. El espectrómetro de masas puede procesar muestras muy pequeñas; de ahí que a esta metodología se le considere como "no destructiva": una pequeña muestra de tejido (albura, raíz, hoja, etc.) es suficiente para el análisis. Las muestras de tejido, del suelo (a varias profundidades) y de agua subterránea deben tomarse de manera simultánea para poder comparar su composición isotópica. Y, finalmente, los muestreos deben efectuarse luego de un largo período sin lluvias, pues los horizontes más superficiales del suelo se enriquecen con los isótopos más pesados precisamente cuando el agua se ha evaporado.

fraccionamiento (no hay variaciones en δD) y que, por lo tanto, la composición isotópica del agua del xilema tiene que reflejar las fuentes de agua empleadas por las raíces.

Ahora bien, en la zona templada los distintos tipos de agua, por ejemplo el agua que se encuentra en la superficie del suelo (producto de las lluvias de verano) y el agua del horizonte freático (producto de las lluvias de invierno) muestran una composición isotópica muy diferente, por lo que el uso de isótopos estables permite discernir con relativa facilidad las diferentes fuentes de agua que han utilizado las plantas. En las regiones tropicales, en cambio, las

lluvias tienden a mostrar una composición isotópica similar debido a la ausencia de una estacionalidad térmica marcada. En el estudio de Jackson *et al*. (1995) las muestras de agua se tomaron al finalizar un período de sequía que se había prolongado por un mes, tiempo suficiente para que, debido al fraccionamiento evaporativo, el agua de los horizontes más superficiales del suelo se enriqueciera con deuterio, el más pesado de los dos isótopos estables del hidrógeno. El agua del suelo mostró valores de δD menos negativos (agua más pesada) en la parte superficial y valores de δD más negativos (agua más liviana) en la parte más profunda (Fig. 11.2). Por debajo de los 30 cm de profundidad, los valores de δD disminuyeron más lentamente.

Posteriormente, al analizar el agua del xilema en ocho especies de árboles (cuatro caducifolias y cuatro perennifolias), una especie de palmera y una de liana, se obtuvieron valores de δD que oscilaban entre –22.1 y –44.4‰ (Fig. 11.3). En promedio, las especies caducifolias tuvieron valores significativamente más altos (–25.3 ±1.4 ‰) que las especies perennifolias (–36.3 ± 3.5‰), lo que sugiere que los árboles caducifolios utilizan el agua que se encuentra en los horizontes más superficiales del suelo y los perennifolios la que se encuentra en los horizontes más profundos (aquí el agua es más abundante, sobre todo en los períodos secos). Esta subdivisión espacial no se observa solo entre árboles caducifolios y perennifolios, sino también entre las diferentes especies de este último grupo funcional. La amplia gama de valores de δD observada entre las especies de este bosque señala un alto grado de estratificación vertical en cuanto a la apropiación del agua del suelo, fenómeno que concuerda con la gran diversidad específica del bosque tropical y con las hipótesis que explican la diversidad alta en función de la diferenciación de nichos (a través del desplazamiento de caracteres impulsado por la competencia) (Begon *et al*. 1990). Observaciones como esas, sin embargo, contradicen, por lo menos en parte, planteamientos como el de Hubbell y Foster (1990), quienes sostienen que las especies de los bosques tropicales tienden a ser "generalistas" o "funcionalmente equivalentes" con respecto al uso de recursos (aunque ellos se refieren específicamente al recurso luz; ver una discusión detallada en el capítulo 16). La técnica de los isótopos estables podría ser una alternativa para evaluar la absorción de agua en plantas de bosques tropicales y podría ayudar, también, a comprender mejor algunos de los mecanismos que permiten la coexistencia de una gran cantidad de especies en el bosque tropical.

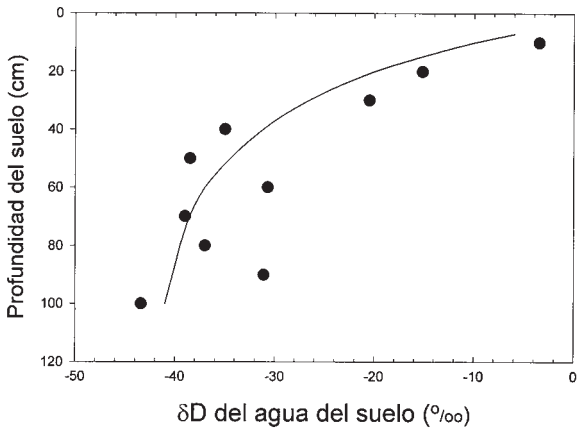


FIGURA 11.2 Relación entre la profundidad del suelo y el contenido relativo de isótopos estables de hidrógeno (δD) en el bosque húmedo de la península de Gigante, en las cercanías de la Isla de Barro Colorado, Panamá (adaptado de Jackson *et al*. 1995).

Los reservorios hídricos de las plantas y las fluctuaciones diarias en el uso del agua

Las plantas, en general, y los árboles, en particular, pueden presentar tejidos en los que se acumula agua en forma transitoria, por períodos cortos o largos dependiendo del tipo de planta y de las condiciones ambientales. Estos reservorios pueden servir para amortiguar los déficit hídricos, diarios o estacionales a que se ven sometidas las plantas. Algunas especies, como las palmeras o las rosetas caulescentes (*Espeletia*) de los páramos de alta montaña (capítulo 3), muestran reservorios de agua en

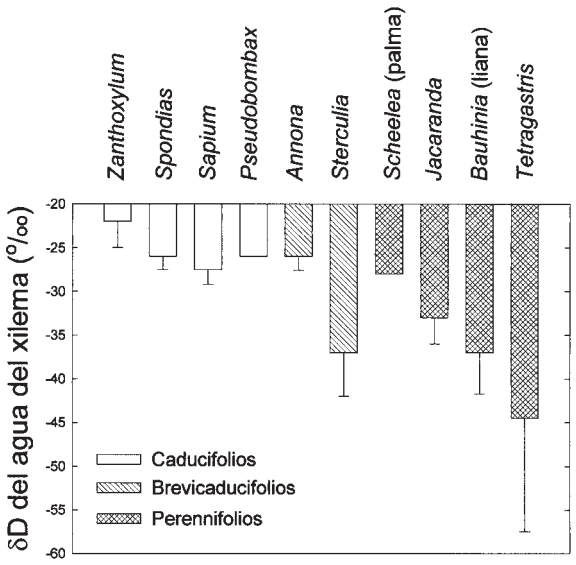


FIGURA 11.3 Contenido relativo de isótopos estables de hidrógeno (δD) en el agua del xilema de un grupo de especies caducifolias, brevicaducifolias y perennifolias. Los datos provienen de un bosque húmedo localizado en la península de Gigante, en las cercanías de la Isla de Barro Colorado, Panamá. Las muestras de agua se obtuvieron al finalizar la estación seca de 1992. Las líneas verticales debajo de las barras indican el error estándar (adaptado de Jackson *et al*. 1995).

tejidos que se han especializado precisamente para ese fin (Goldstein *et al*. 1984, Holbrook & Sinclair 1992). Otras mantienen el agua de reserva en tejidos que cumplen otras funciones (por ejemplo en la albura, principal vía de transporte de agua a larga distancia). El diagrama de flujo de la Figura 11.1 representa los reservorios de agua como capacitores de un circuito eléctrico. Los capacitores están conectados a los conductores (xilema activo) por medio de resistencias eléctricas (resistencias hidráulicas) y estas resistencias determinan la velocidad de intercambio entre las fuentes de agua interna y el xilema. Vale la pena destacar que prácticamente no existen estudios sobre el papel que juegan estos reservorios en los árboles tropicales, en particular sobre su importancia en el balance hídrico de los árboles del dosel.

Cuando un árbol pierde agua por transpiración (específicamente las hojas del dosel) no puede reemplazarla inmediatamente por agua del suelo, porque el agua fluye a una velocidad de alrededor de 0.1 a 5 m por hora (en los árboles tropicales) (Granier 1985, Dye *et al*. 1996, Zang *et al*. 1996). Esto quiere decir que si un árbol mide unos 40 m de altura, el agua del suelo podría tardar varios días en llegar a la copa. Además, el agua fluye por vías de circulación (principalmente por los espacios intercelulares que se encuentran en la raíz, en la hoja y en los vasos del xilema) que invariablemente generan resistencia. La distancia que tiene que recorrer el agua desde el suelo -principal fuente de humedad- sumada a la resistencia que debe enfrentar en su recorrido, incrementa las posibilidades de que las hojas del dosel presenten un déficit hídrico, particularmente cuando la demanda evaporativa es alta. Una forma de reducir ese desbalance es utilizando el agua que se encuentra acumulada en los tejidos del tallo más próximos a los sitios de evaporación.

En los árboles de clima templado, particularmente en las coníferas, la contribución de las reservas internas de la planta al consumo diario de agua oscila entre un 6 y un 50% de las pérdidas totales de agua por transpiración. Tyree y Yang (1990) estimaron que el agua extraída de los reservorios internos de *Thuja occidentalis* constituye alrededor del 6% del agua transpirada diariamente. Schulze *et al*. (1985), por su parte, mostraron que si bien había muy poca agua interna disponible en el tronco de *Larix decidua*, el agua acumulada en los tallos de sus ramas podía representar hasta un 24% del total transpirado diariamente. La contribución relativa de los reservorios internos a la demanda transpiratoria no es, sin embargo, un valor fijo. Por ejemplo, cuando la disponibilidad de agua en el suelo es alta, los reservorios internos de *Pinus pinaster* pueden aportar hasta un 12% del agua transpirada diariamente; pero cuando se presenta un período prolongado de sequía esa contribución puede ascender a un 25% (Loustau *et al*. 1996). Otros estudios indican que la magnitud de las contribuciones internas puede cubrir hasta el 50% del agua transpirada diariamente (Waring & Running 1978, Waring *et al*. 1979).

En los árboles tropicales, el papel de los reservorios internos de agua se ha estudiado

poco, básicamente por dos razones: porque no se cuenta con técnicas apropiadas y de bajo costo que permitan medir el flujo de agua en los troncos y en las ramas de los árboles grandes y porque alcanzar la parte más alta del dosel representa todo un reto. Estos dos escollos se han resuelto en parte gracias a la aparición de dos recursos técnicos extraordinarios: sondas con suministro de calor constante (para medir el flujo volumétrico del agua) (Recuadro 11.2) y grúas que han sido adaptadas para estudiar el dosel del bosque. Estos recursos permiten estimar, de manera simultánea, el flujo de agua en la base del tronco y en las ramas terminales del árbol. Así se ha podido determinar no solo la dinámica de utilización de los reservorios internos -incluyendo su recarga-, sino la contribución de éstos a las necesidades diarias de los árboles.

La Figura 11.4 muestra la variación diaria detectada en el flujo de agua de cinco especies dominantes en un bosque estacional en Panamá (las observaciones se realizaron en la base del tronco y en las ramas terminales y en días con condiciones climáticas similares) (Goldstein *et al*. 1998). El flujo de agua en las ramas terminales aumentaba muy rápidamente en la mañana -conforme incrementaba el déficit de presión de vapor y la radiación solar-, y disminuía, también muy rápidamente, en las últimas horas de la tarde. El flujo basal, por su parte, comenzaba con un retraso (en relación con el flujo terminal) de 0.1 - 1 hora, dependiendo de la especie. En los árboles más grandes, como *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae) o *Ficus insipida* (Moraceae), el retraso tiende a ser mayor. Acorde con esa demora inicial, el flujo basal alcanza sus valores máximos en la base y en las ramas con una diferencia de unas 4 a 5 h en los árboles grandes y de 1 hora o menos en los árboles de menor porte. En *Cecropia longipes* (Cecropiaceae), por ejemplo, la diferencia es de menos de 1 h. El descenso en el flujo de agua que se observa en la tarde ocurre primero en las ramas y luego en la base de los troncos. El hecho de que el flujo del agua aumente primero en las ramas y continúe después de un cierto tiempo en el área basal, sugiere la presencia de agua almacenada en las ramas y en el tronco, agua que puede ser utilizada

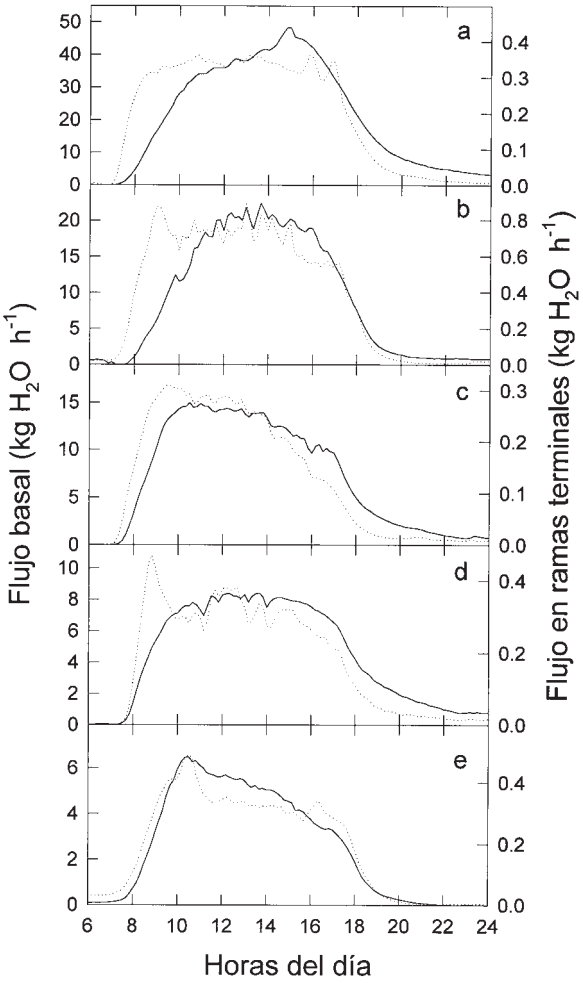


FIGURA 11.4 Flujo diario de agua observado en las ramas terminales (líneas punteadas) y en la base del tronco (líneas sólidas) de los siguientes árboles: (a) *Anacardium excelsum*, (b) *Ficus insipida*, (c) *Luehea seemannii*, (d) *Spondias mombin*, y (e) *Cecropia longipes*, durante algunos días que se consideraron representativos de la estación seca de 1996. Bosque del Parque Metropolitano de Panamá (adaptado de Goldstein *et al*. 1998).

para satisfacer, por lo menos parcialmente, las demandas transpiratorias de los árboles.

Al analizar la variación diaria del flujo basal y del flujo terminal en esas cinco especies, se pudo determinar la existencia de ciertos patrones en la utilización de los reservorios internos, como también su capacidad diaria y la frecuencia de recarga. La capacidad de los reservorios (medida como la cantidad de agua que se emplea diariamente para suplir las demandas

RECUADRO 11.2 Metodología para estimar el flujo de agua en los tejidos de las plantas

Los métodos para medir el movimiento de la savia a través del xilema proporcionan, también, un estimado de la transpiración que tiene lugar en las ramas individuales o en la planta entera. Estos métodos tienen la ventaja de que son automatizados y no alteran mucho las muestras. De ese modo, es posible obtener registros continuos de transpiración y determinar la forma en que el agua es utilizada por una especie, una plantación entera o incluso un rodal natural. Los métodos que aquí se describen se basan en la aplicación de calor, y se distinguen entre sí por la forma en que el calor es aplicado y por el sitio en que éste se aplica. Para obtener un registro continuo de datos es imprescindible contar con un registrador electrónico ("data logger") y con una fuente de energía calórica. Una descripción detallada de esta metodología se encuentra en Granier (1985, 1987), Pearcy *et al.* (1989), Swanson (1994), y Smith y Allen (1996).

El primer método trabaja con *impulsos calóricos* y busca determinar la velocidad a la que un impulso de calor asciende por conducto de la savia. Las sondas mediante las cuales se emiten estos impulsos constan de tres unidades: un calentador y dos sensores de temperatura. Los sensores se implantan dentro del tallo: uno arriba del calentador (aproximadamente a 10 mm) y el otro debajo de éste (aproximadamente a 5 mm). Los impulsos de calor se liberan a intervalos regulares de 1-2 segundos de duración y son detectados por los sensores de temperatura a medida que la savia se va moviendo. El sensor de abajo se calienta primero, pero el calor llevado por la savia calienta el sensor de arriba e inmediatamente la temperatura de los dos sensores se iguala. El tiempo necesario para que los dos sensores alcancen la misma temperatura disminuye a medida que la velocidad de la savia aumenta. La velocidad del impulso de calor se calcula, entonces, según el tiempo que duren en igualarse las temperaturas y según la distancia a la que se encuentren los sensores de temperatura. No obstante, en los tallos leñosos la velocidad del impulso calórico no es idéntica a la velocidad de la savia y esto debe corregirse según la densidad y el calor específicos tanto de la savia como de la savia más los demás materiales de la matriz leñosa (incluyendo los gases). Además, como normalmente la velocidad de la savia varían con la profundidad radial, se recomienda implantar varios sensores a distintas profundidades.

El método de *balance de calor*, por su parte, puede utilizarse tanto en tallos herbáceos como en tallos leñosos de al menos 2 mm de diámetro. Para medir el "balance de calor" se coloca un calentador flexible alrededor del tallo. Este calentador se encuentra envuelto en tres capas: una de corcho, una de aislador de goma y un escudo de aluminio. Dentro de la banda de corcho, varios termopares conectados en serie forman una termopila. Las uniones de los termopares se colocan, una en la superficie interna del corcho y otra en la externa, con el fin de medir el gradiente radial de temperatura, desde el calentador hacia afuera. Los medidores tienen también otros dos termopares, los cuales se colocan contra la superficie del tallo y a lo largo del mismo (las uniones de los pares se colocan, una arriba del calentador y la otra debajo de éste). Los termopares miden los gradientes de temperatura necesarios para calcular los componentes del "balance de calor" del tallo. El calor se aplica en todo el perímetro del tallo, y el "balance de calor" (P) del tallo se representa como:

$$P = q_v + q_r + q_f$$

donde q_v es el calor que se pierde en forma vertical (por conducción), q_r el calor que se pierde en forma radial (también por conducción) y q_f es el calor que es absorbido por la corriente ascendente de la savia. Los valores de P, q_v y q_r se obtienen en forma directa, pero q_f se obtiene por sustracción. El valor de P se calcula a partir de la resistencia eléctrica y del voltaje a través del calentador, q_v y q_r se determinan a partir de las mediciones de temperatura de los varios termopares mediante ecuaciones. Finalmente, q_f es convertido a la velocidad de flujo de masas de la savia, tomando en cuenta el calor específico de la savia y el incremento de temperatura de la savia a través del calentador. Se recomienda que los medidores se instalen en las secciones más rectas del tallo para que haya un buen contacto entre la superficie del tallo y el calentador y los termopares. También se deben tomar precauciones para evitar que el agua entre a los sensores (esto puede producir mediciones erróneas o dañar los componentes eléctricos).

El método de *balance de calor de un sector del tronco* fue diseñado para árboles con diámetros mayores a los 120 mm y parte del mismo principio que el método anterior, excepto que el calor se aplica únicamente a un segmento del tronco. Cinco electrodos de acero inoxidable se colocan dentro del tallo para crear cuatro segmentos de albura ligados por electrodos (los electrodos se colocan a la misma distancia uno del otro y su longitud depende del diámetro del tronco). También se insertan cuatro termopares dentro de la albura, dos en los dos segmentos centrales y dos a cierta distancia lateral de los electrodos más externos. Otro juego de cuatro termopares se instala 10 cm abajo y afuera de la zona que se calienta. Los ocho termopares están conectados en serie y proporcionan una medida del gradiente térmico de ese intervalo del tallo. Al mismo tiempo indican el aumento neto provocado en la temperatura (ΔT) por el calentamiento de ese sector del tronco. El tronco se aisla y protege de la radiación, y el balance térmico del sector del tronco está dado por

$$P = q_v + q_r + q_l + q_f$$

donde P es el calor aplicado en el sector del tronco, q_v, q_r, y q_f son los parámetros mencionados en el método anterior, pero tomando en consideración que el calor se mueve desde el interior mismo del tallo;

y q_l es el calor que la albura pierde lateralmente por conducción. La velocidad a la que se desplaza la savia se determina a partir del valor de q_f en los dos segmentos centrales después de obtener los otros valores. Para aplicar este método, al igual que el anterior, es necesario saber en qué momento el flujo de savia es nulo, para determinar el coeficiente necesario en los cálculos de la tasa de flujo.

El método de *disipación de calor* o *de calentamiento constante* fue desarrollado por Granier (1985, 1987) en Francia y consiste de dos sondas cilíndricas pequeñas (2 mm de diámetro) que se insertan dentro del tallo, a unos 10 cm de distancia una de la otra (una arriba y otra abajo). Ambas sondas contienen una unión de termopar y el termopar de una sonda se usa como referencia de la otra. La sonda de arriba contiene además un calentador. Este método se basa en el principio de que el calor de la sonda de arriba se disipa con el movimiento ascendente de la savia, de tal forma que cuanto mayor sea el flujo de savia menor será la diferencia de temperatura (ΔT) entre las dos sondas. La densidad del flujo volumétrico de la savia (u_v, en $m^3\ m^{-2}\ s^{-1}$) se relaciona con ΔT por la siguiente ecuación:

$$u_v = 119 \times 10^{-6}\ K^{1.23}$$
donde $K = (\Delta T_0 - \Delta T)/\Delta T$

ΔT_0 es el valor de ΔT cuando el flujo de savia es nulo. La tasa de flujo de masas de la savia se calcula como:

$$F = u_v\ AA$$

donde *AA* representa el área de la albura donde se instalan las sondas. Aunque se supone que los parámetros de la primera ecuación son generales y no dependen de las características de la especie o de la anatomía de la madera, cuando se trata de especies en las que el método no ha sido probado nunca, lo mejor es calibrarlo. Como este método es el que resulta más fácil de instalar, tiene el menor costo y posee las ecuaciones más sencillas, es el más popular actualmente.

transpiratorias) varía entre 54 kg (valor observado en *A. excelsum*, el árbol más alto y con el tronco de mayor diámetro) y 4 kg (en *C. longipes*, el árbol más pequeño y con el tronco de menor diámetro) (Tabla 11.1). Ahora bien, la regulación estomática de las hojas del dosel es una función del volumen de reserva interna: los árboles con reservas de agua más grandes pueden mantener sus estomas totalmente abiertos durante períodos más largos que los árboles con reservorios relativamente pequeños (estos últimos tienden a cerrar parcialmente los estomas en las últimas horas de la mañana, una vez que alcanzan los valores más altos de conductancia estomática). Un alto grado de intercambio de agua entre el sistema de transporte axial y los reservorios de agua interna, localizados principalmente en la albura del tronco y de las ramas, sugiere una buena conexión hidráulica entre el agua en tránsito y el agua intra o extracelular de los reservorios.

En los bosques tropicales, los árboles del dosel pueden llegar a tener entre 40 y 50 m de altura (Richards 1996), altura que, sin embargo es mucho menor que la que alcanzan muchos árboles de clima templado (hasta 100 m de altura). Se sabe que los árboles más altos y viejos, particularmente las coníferas de clima templado, tienden a disminuir su tasa de crecimiento, fenómeno que se ha tratado de explicar por medio de diferentes hipótesis diferentes (Ryan & Yoder 1997). Una de ellas (Yoda *et al*. 1965) sugiere que confome aumenta el tamaño del árbol, aumenta también la tasa respiratoria, porque aumenta el área de xilema activo (albura). El aumento del costo metabólico asociado a la respiración, a la edad y al tamaño tendría un efecto negativo en la economía del carbono de los árboles ya que se respira más carbono del que se produce por la fotosíntesis. Otro grupo de investigadores (Grier *et al*. 1981, Gholz & Fisher 1982) favorece la hipótesis de que la principal limitante para el crecimiento la constituyen los nutrientes y que estos determinan la altura máxima que puede alcanzar un árbol. La tercera hipótesis sostiene que la tasa de crecimiento se reduce a causa de los cambios fisiológicos y bioquímicos que ocurren con la edad (Greenwood & Hutchinson 1993). Y la cuarta hipótesis, la hipótesis de las restricciones hidráulicas (quizás la que tiene la base empírica más sólida) (Yoder *et al*. 1994, Ryan & Yoder 1997) sugiere que el crecimiento de los árboles está en última instancia limitado por la resistencia hidráulica, es decir, por la resistencia que el flujo de agua encuentra en su paso desde las raíces hasta la copa. Sin embargo, para que la

TABLA 11.1 Características de cinco especies de árboles dominantes en un bosque estacional en Panamá central. Los valores que se refieren al flujo diario de savia y al tamaño de la reserva de agua son promedios ± 1 error estándar (n = 6 – 8) (adaptado de Goldstein *et al*. 1998).

Especie	Altura (m)	Área basal (m^2)	Área de la albura en la base (m^2)	Flujo basal diario ($kg\ d^{-1}$)	Flujo máximo de la copa ($kg\ h^{-1}$)	Reserva diaria de agua (kg)
Anacardium excelsum	35	0.81	0.51	379.0	37.5 ± 2.4	54.0
Ficus insipida	30	0.23	0.21	164.0	17.2 ± 0.4	25.0
Luehea seemannii	29	0.11	0.10	129.0	16.4 ± 0.8	16.0
Spondias mombin	23	0.15	0.06	80.0	10.5 ± 0.2	8.7
Cecropia longipes	18	0.03	0.02	46.5	6.9 ± 0.6	4.0

resistencia hidráulica limite el crecimiento deberían darse las siguientes tres condiciones: una relación estrecha entre la apertura de los estomas (y por lo tanto la tasa de fotosíntesis) y cualquier cambio en la resistencia hidráulica, una mayor resistencia hidráulica en función de la altura y la edad de los árboles, y una menor tasa de fotosíntesis, por unidad de área foliar, en los árboles más viejos. Quienes proponen esta hipótesis consideran que, en efecto, estas tres condiciones suelen presentarse cuando se estudian los cambios fisiológicos y anatómicos conforme un árbol envejece (Ryan & Yoder 1997). Advertimos, sin embargo, que estas conclusiones se basan, sobre todo, en los estudios de coníferas de zona templada.

Ahora bien, los resultados que se presentan en este capítulo indican que una mayor altura no conduce necesariamente a una mayor resistencia hidráulica. Los reservorios internos pueden compensar esa resistencia, impidiendo el desarrollo de déficit hídricos y, por lo tanto, evitando que el cierre estomático afecte el proceso fotosintético. La Figura 11.5 muestra la relación entre la capacidad de almacenaje (diaria) de los reservorios internos y la altura de los árboles, y la relación entre el flujo total de agua y la altura de los árboles. Si la resistencia hidráulica limitara, de manera importante, el crecimiento de los árboles (su altura máxima), la velocidad de desplazamiento del agua debería aumentar asintóticamente con el tamaño de los árboles (es decir, debería disminuir conforme aumenta el tamaño de los árboles). Pero los resultados indican que la velocidad tiende más bien a aumentar exponencialmente con la altura. La capacidad de los reservorios también aumenta exponencialmente con el tamaño de los árboles, lo que sugiere que esa agua se vuelve proporcionalmente más importante conforme aumenta la altura del árbol.

La divergencia entre los resultados que aquí se presentan y los resultados obtenidos en coníferas de clima templado podrían deberse a la historia natural de cada grupo de árboles. Las coníferas de clima templado, por ejemplo, producen albura únicamente durante el verano; de ahí que ésta sea menos voluminosa que la de los árboles de los bosques tropicales, los cuales crecen durante todo el año. La longevidad también constituye un factor significativo. Las coníferas de clima templado tienen un ciclo de vida más largo que los árboles del dosel de los bosques tropicales. Por ejemplo, en la Isla de Barro Colorado se estimó que la vida media de los árboles del dosel era de tan solo unos 96 años (Putz & Milton 1982) (ver otros estimados en la Tabla 16.1), pero la mortalidad está más relacionada con fallas biomecánicas (rupturas de ramas grandes o del tronco debido a vientos fuertes o relámpagos) que con limitaciones de tipo hidraúlico: en Barro Colorado hasta un 60% de los árboles mueren por ruptura del tronco o de las ramas principales, 17% son arrancados de raíz (por los fuertes vientos) y únicamente 14% muere de pie (Putz & Milton 1982). Pareciera, entonces, que la limitación hidraúlica que podría suponer una mayor altura no es necesariamente

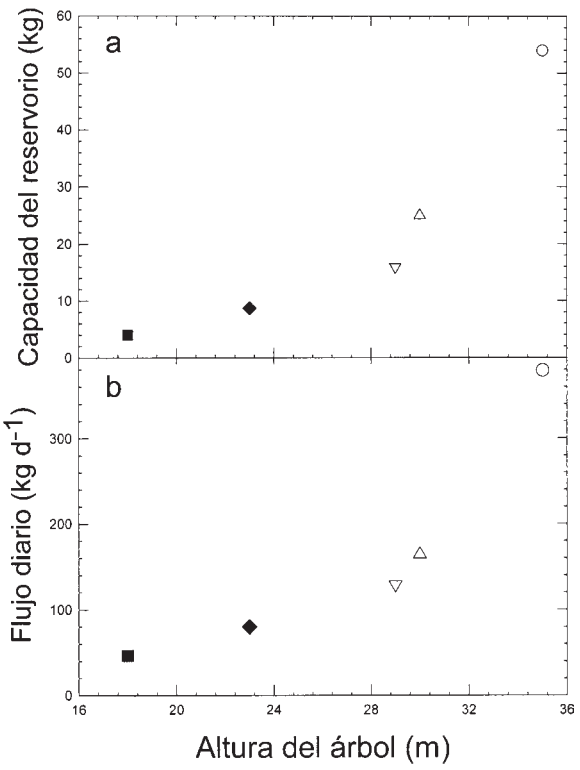


FIGURA 11.5 Relación entre (a) la capacidad diaria de los reservorios internos (en kg de agua) y la altura de los árboles, y (b) el flujo diario de savia y la altura de los árboles. Los puntos representan las mismas especies que aparecen la Figura 11.4 (adaptado de Goldstein *et al*. 1998).

una verdad universal, y que los árboles de los bosques tropicales y los de climas templados podrían estar sujetos a presiones selectivas diferentes en cuanto al efecto de la resistencia hidráulica en su crecimiento.

Regulación de la transpiración: el papel de los estomas y de la "capa límite"

A lo largo del continuo suelo-árbol-atmósfera, el agua se desplaza en estado líquido hasta llegar a la superficie de las cámaras subestomáticas. A partir de allí, pasa al estado gaseoso y se desplaza por difusión, primero a través de los poros estomáticos y luego a través de la capa límite adyacente a la superficie de la hoja. La resistencia de la capa límite depende del tamaño de la hoja y de la velocidad del viento. Las hojas grandes (de más de 10 cm de ancho por ejemplo) tienen una capa límite de mayor espesor que las hojas pequeñas y, por lo tanto, le oponen una mayor resistencia a la difusión del vapor de agua hacia la atmósfera. El espesor de esta capa determina el grado de acoplamiento o desacoplamiento entre transpiración y control estomático. Por desacoplamiento entendemos que los estomas no logran controlar la pérdida de agua de la hoja que se produce por transpiración. Cuando esto ocurre la transpiración estará controlada por la humedad del aire que rodea a las hojas (una capa límite gruesa) porque se produce un gradiente considerable entre la presión de vapor que se encuentra justo en la superficie de las hojas y la presión de vapor del aire más seco circundante (tal gradiente es la fuerza motriz de la evaporación). El estoma tiene, por lo tanto, poco control sobre la pérdida de agua de la hoja. Por otra parte, si la resistencia de la capa límite es pequeña (o sea, la capa de vapor de agua que rodea a la hoja es de poco grosor), la transpiración estará regulada, en gran medida, por la apertura y el cierre estomáticos. En este caso, la demanda evaporativa sí es directamente percibida por los estomas. Jarvis y McNaughton (1986) (ver también Meinzer *et al*. 1993) propusieron el coeficiente omega (Ω) para indicar el grado de desacoplamiento que puede existir entre las condiciones que se observan en la superficie de la hoja y las condiciones atmosféricas. Los valores de Ω -valores que oscilan entre 0 y 1- se pueden determinar midiendo, de manera independiente, la resistencia estomática y la transpiración. Un valor de Ω cercano a 1 indica un control de la transpiración débil por parte de los estomas, o sea, se da un desacoplamiento notorio porque la resistencia de la capa límite supera con creces a la resistencia estomática. En cambio, los valores cercanos a cero sugieren un buen acoplamiento. Al determinar el valor de Ω es importante tener en cuenta la velocidad del viento, ya que la resistencia de la capa límite disminuye conforme aumenta la velocidad del viento.

En Panamá, por ejemplo, en cuatro especies de árboles del dosel se observó un alto grado de desacoplamiento- producto precisamente de una baja resistencia estomática a la difusión de vapor de agua a la atmósfera- combinada con un viento de baja velocidad y capas límite relativamente gruesas (Tabla 11.2). Los valores de Ω variaron, según la especie, entre 0.82 y 0.90 (esto quiere decir que una variación de un 10% en la apertura de los estomas produciría un cambio en la tasa de transpiración de apenas un 1 o un 2%). Un grado de desacoplamiento similar se observó en *Gmelina arborea* y *Tectona grandis*, dos especies arbóreas de hojas muy grandes nativas del África tropical, las cuales presentaron valores de Ω cercanos a 0.9 (Jarvis & McNaughton 1986). Sin embargo, en muchas especies del dosel de los bosques neotropicales se han observado valores de desacoplamiento mucho menores. En Panamá, por ejemplo, *Anacardium excelsum*, presentó valores cercanos a 0.5 durante la estación seca (Meinzer *et al*. 1993) y en un bosque amazónico se observaron valores promedio de Ω de 0.28 (Roberts *et al*. 1990).

Este grado de desacoplamiento tan diferente en árboles aparentemente tan similares refleja una diferencia real en el grado de acoplamiento que existe entre las hojas y la atmósfera. En el caso del bosque amazónico el acoplamiento tan alto obedeció a dos factores: una conductancia estomática baja (60% más baja que la observada en los ejemplos presentados en la Tabla 11.2) y un viento de alta velocidad. Por eso, siempre que se quiera hacer una predicción sobre una posible variación en la tasa de transpiración de un bosque, como resultado, por ejemplo, de un cambio en su estructura o en la diversidad de sus especies (ya sea por fragmentación o por cambios climáticos globales) es preciso tomar en cuenta el grado de acoplamiento. Una predicción basada únicamente en técnicas de porometría podría sobrestimar, en gran medida, los valores de transpiración del bosque, debido a que el porómetro (una cámara transparente donde se coloca la hoja) elimina la capa límite durante las mediciones (por el ventilador que posee). Por otra parte, el grado acoplamiento entre las hojas y la atmósfera debe ser tomado en cuenta para poder interpretar correctamente el efecto de la resistencia estomática en la eficiencia en el uso del agua (razón entre fotosíntesis y transpiración; ver capítulo 10). En general, la eficiencia en el uso del agua aumenta conforme aumenta la resistencia estomática (por ejemplo cuando la planta se ve sometida a un déficit hídrico); sin embargo, si la resistencia de la capa límite es alta y la resistencia interna al movimiento de CO_2 en la hoja es baja, la eficiencia en el uso del agua podría disminuir, en vez de incrementar, cuando se presenta una resistencia estomática mayor (Meinzer *et al*. 1997).

Regulación del movimiento del agua a través del tronco, las ramas y las hojas

El movimiento o flujo del agua (la trayectoria suelo-planta-atmósfera) está regulado, en primer lugar por la resistencia que le interpongan las

TABLA 11.2 Altura, conductancia estomática (g_s) conductancia de la capa límite (g_b) y coeficiente de desacoplamiento (Ω) observados en cuatro árboles del dosel. Los valores de conductancia y de Ω son promedios ± 1 error estándar (n = 39 – 61) (adaptado de Meinzer *et al*. 1995).

Especie	Altura (m) promedio	(mmol m^{-2} s^{-1}) g_s máxima	g_s	g_b	Ω
Cecropia longipes	18	339 ± 12	555	116 ± 35	0.90 ± 0.01
Ficus insipida	30	431 ± 15	671	410 ± 60	0.82 ± 0.02
Luehea seemannii	29	369 ± 16	609	140 ± 18	0.88 ± 0.01
Spondias mombin	23	344 ± 13	611	105 ± 14	0.90 ± 0.01

diferentes partes del árbol (tronco principal, ramas secundarias, ramas terminales) (Fig. 11.1), así como por el tamaño de las hojas y su número. En otras palabras, el transporte del agua (y por ende su eficiencia) depende no solo de las características intrínsecas del sistema vascular, sino también de la superficie foliar que soporten los tallos. Un sistema eficiente es aquel que presenta troncos y tallos con baja resistencia hidráulica (muchos vasos grandes y paredes terminales completamente perforadas) y una superficie foliar relativamente pequeña. Cuando una planta se ve sometida a un déficit hídrico puede responder reduciendo el área foliar total del individuo: una superficie transpiratoria más pequeña puede reducir la resistencia hidráulica en las hojas que permanecen en el árbol, debido a que queda más agua disponible por hoja. Esta disminución se expresa como un aumento de la razón entre área foliar (AF) y área transversal de tejido xilemático activo o albura (AA), y puede ser útil como un índice de la relación que existe entre la demanda potencial de agua y la capacidad real de transporte de agua de la planta (Meinzer *et al*. 1997, Andrade *et al*. 1998).

Por otra parte, en varias especies perennifolias de los bosques lluviosos tropicales se ha observado que las diferencias aparentes de transpiración que suelen presentarse entre las ramas de un mismo individuo (o incluso en los patrones de transpiración de especies diferentes) tienden a disminuir cuando se las normaliza (multiplica) por el coeficiente *AF*: *AA* (Fig. 11.6). El hecho de que el flujo de agua, una vez normalizado por el coeficiente *AF*: *AA*, produzca una convergencia en los valores de transpiración sugiere que las características hidráulicas de las ramas juegan un papel importante en su regulación (Andrade *et al*. 1998) y esto tiene importantes consecuencias en lo que se ha denominado la "economía" del agua y el carbono de las plantas. Cuando se describen las características de un flujo determinado, por ejemplo el flujo de vapor de agua o de CO_2, es fundamental especificar si se está trabajando a nivel de individuo o a nivel foliar. El coeficiente *AF*: *AA* de un árbol grande tiende a ser elevado, lo mismo que su resistencia hidráulica específica

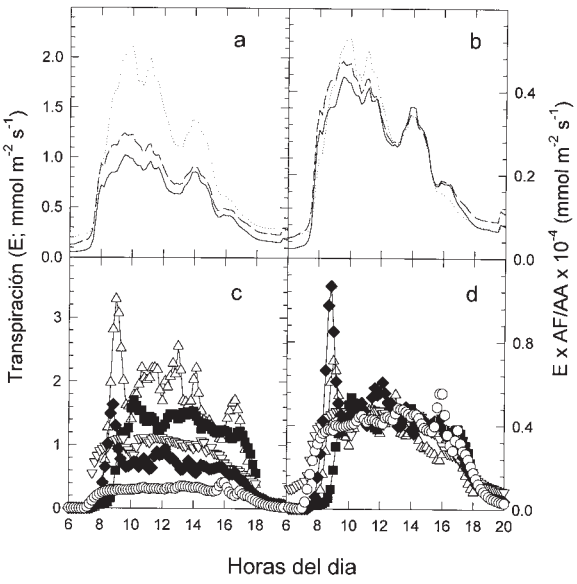


FIGURA 11.6 **A** y **B**: Variación en la tasa de transpiración diurna de tres ramas terminales de *Luehea seemannii* (sin normalizar) y variación normalizada por la razón área foliar (AF): área de la albura (AA) de las ramas. **C** y **D**: Variación en la tasa diurna de transpiración de 4 especies de un bosque húmedo panameño (sin normalizar) y variación normalizada por la razón *AF: AA* (ver texto). Los símbolos corresponden a los de la Fig. 11.5 (adaptado de Andrade *et al*. 1998).

(comparada con la de un árbol más pequeño); sin embargo, la tasa de intercambio de vapor de agua y de CO_2, expresada por unidad de área foliar, podría ser baja, aun cuando ese intercambio sea mayor en el árbol grande (como individuo) que en el pequeño. Sirva esto como un llamado de atención sobre las limitaciones que pueden tener los estudios de intercambio de gases (fotosíntesis, transpiración y conductancia) realizados únicamente a nivel foliar. Para describir de una manera apropiada el comportamiento ecofisiológico de una planta conviene trabajar simultáneamente a más de una escala de observación (advertencia también que se destaca en el capítulo 10).

Por último, quisiéramos explorar muy brevemente la coordinación que parece existir en las plantas entre el transporte de agua en su fase líquida y el transporte de agua en su fase gaseosa, y la importancia de dicha coordinación en la regulación del balance hídrico de los árboles del

dosel. El agua circula primero en fase líquida, pero una vez en la cámara subestomática pasa a estado gaseoso (vapor de agua) y empieza a moverse -a través de los estomas y de la capa límite- hasta llegar a las capas externas de la hoja (transpiración). La coordinación entre conductancia estomática (g_s) (fase gaseosa) y conductancia hidráulica foliar específica (G_t) (fase líquida) se puede observar en la Figura 11.7. La conductancia estomática aumenta primero de manera muy rápida, pero disminuye conforme aumenta la G_t. En otras palabras, los estomas responden ante cualquier cambio en la G_t para balancear así la magnitud de la pérdida de agua que podría darse por transpiración. Si la G_t aumenta, los estomas se abren para permitir la salida de agua; si el transporte de agua es deficiente -es decir si la G_t disminuye- los estomas se cierran parcialmente para evitar el déficit hídrico. Todavía se conoce poco acerca de los mecanismos que vinculan causalmente el comportamiento estomático (y por tanto las tasas transpiratorias) y las variaciones en la G_t. Se ha sugerido que hay señales químicas que "viajan" desde la raíz de la planta hasta las hojas, y que dichas señales podrían ser en parte las responsables de coordinar el movimiento de apertura y cierre estomático estimulado por variaciones en la G_t (Meinzer & Grantz 1990, Meinzer *et al*. 1991, Davies & Zhang 1991, Tardieu & Davies 1993); sin embargo, en un árbol del dosel, el arribo de los supuestos mensajeros químicos a las hojas de la copa podría tardar varios días (debido a velocidad tan baja con que se desplaza el agua en el tallo). Es más, la velocidad con la que responden los estomas a una perturbación (por ejemplo a una inesperada ruptura de la columna de agua en el xilema; ver Recuadro 11.3) resulta incongruente con el posible papel de una señal química en su regulación, especialmente si dicha señal proviene de las raíces (Teskey *et al*. 1984, Fuchs & Livingston 1996). En todo caso, aunque no se conozca con exactitud el mecanismo que hace que un estoma reaccione ante una variación en la G_t, el solo hecho de que tal mecanismo exista ayuda a comprender cómo individuos de tamaños tan diferentes y en condiciones de disponibilidad de agua tan distintas pueden mantener un balance hídrico favorable.

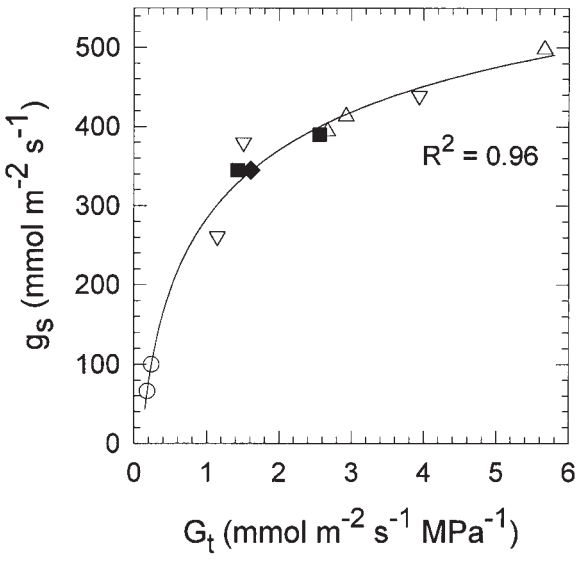


FIGURA 11.7 Relación entre conductancia estomática g_s y conductancia hidráulica total G_t observada en cuatro especies de un bosque húmedo de Panamá. Los símbolos corresponden a los de la Fig. 11.5 (adaptado de Andrade *et al*. 1998).

Conclusiones y pautas para investigaciones futuras

Se sabe que ante una demanda evaporativa muy alta o una sequía prolongada, los árboles del dosel de los bosques húmedos y lluviosos tropicales pueden experimentar un déficit hídrico; sin embargo, se conoce muy poco sobre los mecanismos que emplean para mantener su balance hídrico, o sobre las características de sus sistemas de transporte de agua. Con todo, y gracias a que en los últimos años se ha podido acceder a la parte superior del bosque, han empezado a surgir algunos elementos que resultan especialmente relevantes para entender la regulación del flujo de agua en los árboles. Algunos de ellos son:

1. Los árboles caducifolios aprovechan el agua de los horizontes más superficiales del suelo, los perennifolios, en cambio,

RECUADRO 11.3 La cavitación en el sistema de transporte de agua: mecanismos de reparación e implicaciones ecológicas. **Marco V. Gutiérrez**

La presencia de condiciones ambientales adversas (p.ej. una alta demanda evaporativa y una reducida disponibilidad de agua en el suelo) sumada a las características anatómicas del xilema pueden hacer que la planta transpire más agua de la que absorbe. Cuando el agua almacenada en los tejidos de la planta no alcanza para compensar ese déficit, se genera una reducción en la conductividad hidráulica del xilema. Dicha reducción es el resultado de la *cavitación* (ruptura de las columnas de agua) y el consiguiente *embolismo* (gases en las rupturas) que se produce en los elementos conductores (vasos, traqueidas). En otras palabras, estos se ven, temporal o permanentemente inhabilitados para conducir agua. La hipótesis más aceptada para explicar el origen de una cavitación establece que las columnas de agua, de por sí inestables (por las fuertes tensiones físicas que deben soportar), sufren embolismos debido a la entrada de aire aspirado dentro de vasos funcionales desde vasos vecinos ya embolizados a través de los poros de las punteaduras (Tyree & Sperry 1988). La susceptibilidad de sufrir una cavitación depende más bien del número de punteaduras (y su diámetro) y no tanto del diámetro de los elementos conductores, y además, debería ser inversamente proporcional a la magnitud de la tensión que experimentan las columna de agua en el xilema.

Cada órgano vegetal parece mostrar una propensión distinta a la cavitación. De ahí que Zimmerman (1983) propusiera la "hipótesis de la segmentación", según la cual las plantas están diseñadas, hidráulicamente, para "sacrificar" sus ramas menores y mejorar el balance hídrico de las partes remanentes. Algunos estudios apoyan esta hipótesis (Tyree & Sperry 1988), otros, más bien la refutan (Sperry & Saliendra 1994, McCully *et al*. 1998). Por ejemplo, en diversas especies leñosas y herbáceas se ha observado que las raíces son mucho más vulnerables que las ramas, y en *Betula occidentalis* y *Populus balsaminifera*, dos especies de árboles de la zona templada, el grado de vulnerabilidad a la cavitación decreció en el siguiente orden: raíces, troncos, ramas pequeñas y peciolos.

En vista de que la cavitación es un proceso que debilita el sistema hidráulico de la planta, el sistema mismo se protege de los conductores cavitados aislándolos físicamente (así se impide la propagación de la embolia) o sustituyendo el xilema inhabilitado. Los siguientes son los elementos más comúnmente observados con respecto la reparación de cavitaciones en las plantas:

Se ha observado reparación de cavitación en raíces, tallos (troncos y ramas) y hojas; sin embargo, los detalles de este mecanismo se desconocen.

La cavitación es un fenómeno dinámico y la reparación de las columnas de agua puede ocurrir al mismo tiempo acontece la cavitación.

El mecanismo de reparación puede actuar aún cuando haya tensión en el xilema (Edwards *et al*. 1994), un hecho que previamente se había considera como imposible (Yang & Tyree 1992).

La "presión de raíz", fuerza involucrada en la restauración de la conductividad hidráulica en ciertas especies de plantas, no es esencial para la reparación de la cavitación.

La presencia de tejidos vivos alrededor del xilema (floema) propicia una reparación más acelerada de la cavitación (Swieniecki & Holbrook 1998), posiblemente a través de mecanismos mediados por hormonas vegetales (Salleo *et al*. 1996).

Es muy posible que varios tejidos vegetales, cuyas funciones hasta ahora se desconocen (por ejemplo, los tejidos accesorios del hidrosistema o las vainas de almidón de los peciolos), estén relacionados con el mecanismo que sirve para reparar la cavitación (Braun 1984, Canny 1997a,b).

Las implicaciones ecológicas del fenómeno de la cavitación pueden ser muchas. Por ejemplo, los hábitos fenológicos de una especie y su distribución podrían deberse a los atributos hidráulicos del xilema, es decir a su propensión (o no) a romperse ante condiciones climáticas cambiantes (estación lluviosa *vs*. estación seca; ver sin embargo Machado & Tyree 1994). Los cambios que un individuo experimenta en su tasa de crecimiento durante la fase de desarrollo también podrían estar influidos, al menos en parte, por la arquitectura hidráulica de la planta (Ryan & Yoder 1997). Por último, el estudio de la cavitación y de los mecanismos responsables de repararla cobra especial importancia en los bosques tropicales fragmentados. Allí, las condiciones microclimáticas desfavorables creadas por la deforestación podrían exacerbar la incidencia de cavitación en los árboles remanentes y disminuir con ello su longevidad (Laurance *et al*. 1997).

tienen acceso a fuentes de humedad edáfica más profundas y con mayor abundancia de agua.

2. Existe una cierta subdivisión vertical en cuanto a la apropiación del agua del suelo, situación que concuerda con la gran

diversidad específica que muestran los bosques tropicales y con aquellas hipótesis que explican la biodiversidad como resultado de la diferenciación de nichos (ver capítulo 16).

3. Los árboles del dosel poseen reservorios internos de agua que están en capacidad de suplir una fracción importante del agua que diariamente se pierde por transpiración. Gracias a estos reservorios, el agua continúa llegando a las hojas del dosel incluso cuando la demanda transpiratoria es muy alta; de esta forma se evita el cierre estomático y la consiguiente merma en la asimilación de carbono.
4. Si las fuentes de agua interna sirven para compensar la tendencia de la resistencia hidráulica a aumentar con la altura, entonces la altura no necesariamente incrementa la probabilidad de que se presenten déficit hídricos. La resistencia hidráulica no sería, por lo tanto, el factor que más influiría en la altura máxima que puede alcanzar un árbol en los bosques húmedos y lluviosos tropicales.
5. Muchos procesos y características ligados a la regulación del flujo de agua en los árboles parecen estar más relacionados con el tamaño de los individuos que con su identidad específica.
6. El tamaño de la "capa límite" de las hojas influye en el grado de desacoplamiento que puede darse entre transpiración y control estomático. Sin embargo, el grado de desacoplamiento varía según la especie, las condiciones ambientales y el tipo de bosque lluvioso.
7. Cuando la razón *AF: AA* (índice morfológico que relaciona la demanda potencial de agua con la capacidad real de transporte de agua de la planta) se emplea para normalizar las variaciones en las tasas de transpiración, las diferencias aparentes tienden a disminuir o incluso a desaparecer. De ahí se deduce que las características hidráulicas juegan un papel importante en la regulación del flujo de agua, el cual, repetimos, pareciera estar más relacionado con el tamaño del árbol que con su identidad taxonómica.

Ciertamente aún quedan muchas dudas por aclarar en relación con los mecanismos que regulan el movimiento del agua en los árboles. Entre ellas figuran las siguientes:

¿Cuánto contribuye la forma de crecimiento a la evapotranspiración total de un bosque?;

¿Varía la evapotranspiración según el tipo de bosque lluvioso?;

¿Cuánto varía la evapotranspiración de una estación a otra y de qué depende esa variación?, ¿del área foliar, quizás, o más bien de los mecanismos de regulación específicos de cada especie?;

¿Es la capacidad de almacenar agua igual para todos los individuos de una especie independientemente de su tamaño?, ¿presentan el mismo flujo total de agua o se observan diferencias entre ellos?

Un conocimiento más profundo sobre estos temas nos ayudará, indudablemente, a predecir con más exactitud los efectos que el manejo (la tala selectiva, por ejemplo), la fragmentación o incluso los cambios climáticos globales tienen en la estructura y el funcionamiento de los bosques húmedos y lluviosos del neotrópico. La fragmentación altera de sobremanera las condiciones microclimáticas de los bosques tropicales y puede afectar la disponibilidad de agua, particularmente en los bordes (Kapos *et al*. 1997), y para los árboles del borde, una mayor demanda evaporativa podría significar un déficit hídrico severo. Aunque la mayoría de los estudios de fragmentación se han centrado en su efecto en los animales (capítulo 22), convendría, también, evaluar su impacto en los patrones de uso de agua de la vegetación.

Literatura citada

Andrade J.L., F.C. Meinzer, G. Goldstein, N.M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson, & K. Silvera. 1998. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. Oecologia **115**: 463-471.

Begon M., J.L. Harper, & C.R. Townsend. 1990. Ecology, Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publication, USA.

Braun, H.J. 1984. The significance of the accesory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. IAWA Bulletin **5**: 275-294.

Canadell J., R.B. Jackson, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala, & E.D. Schulze. 1996. Maximum rooting depth for vegetation types at the global scale. Oecologia **108**: 583-595.

Canny, M.A. 1997a. Vessel contents of leaves after excission –A test of Scholander's assumption. American Journal of Botany **84**:1217-1222.

Canny, M.A. 1997b. Vessel contents during transpiration –Embolisms and refilling. American Journal of Botany **84**:1223-1230.

Dawson T. E. 1996. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analysis: the roles of tree size and hydraulic lift. Tree Physiology **16**: 263-272.

Dawson T. E. & J. S. Pate. 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phraeatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. Oecologia **107**: 13-20.

Davies W.J. & J. Zhang. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology **42**: 55-76.

Dye P.J., S. Soko, & A.G. Poulter. 1996. Evaluation of the heat pulse velocity method for measuring sap flow in *Pinus patula*. Journal of Experimental Botany **47**: 975-981.

Edwards, W.R.N., P. G. Jarvis, J. Grace, & J. B. Moncrieff. 1994. Reversing cavitation in tracheids of *Pinus sylvestris* L. under negative water potentials. Plant, Cell and Environment **17**: 389-397.

Ehleringer J.R. & C.B. Osmond. 1989. Stable isotopes. Pp. 281-300 *en* R. W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, & P.W. Rundel, editores. Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation. Chapman & Hall, UK.

Ewers F.W., J.B. Fischer, & K. Fitchner. 1991. Water flux and xylem structure in vines. Pp. 127-160 *en* F. E. Putz & H.A. Mooney, editores. The Biology of Vines. Cambridge University Press, UK.

Franco-Vizcaino E., G. Goldstein, & I.P. Ting. 1990. Comparative gas exchange of leaves and bark in three stem succulents of Baja California. American Journal of Botany **77**: 1272-1278.

Fuchs E.E. & N.J. Livingston. 1996. Hydraulic control of stomatal conductance in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) and alder (*Alnus rubra* (Bong.)) seedlings. Plant, Cell and Environment **19**: 1091-1098.

Gholz H.L. & R.F. Fisher. 1982. Organic matter production and distribution in slash pine *Pinus elliottii* plantations. Ecology **63**: 1827-1839.

Goldstein G., F. Meinzer, & M. Monasterio. 1984. The role of capacitance in the water balance of andean giant rosette species. Plant, Cell and Environment **7**: 179-186.

Goldstein G., J.L. Andrade, F.C. Meinzer, N.M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson, & A. Celis. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. Plant, Cell and Environment **21**: 397-406.

Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. Annales des Sciences Forestières **42**: 193-200.

Granier, A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. Tree Physiology **3**: 309-320.

Greenwood M.S. & K.W. Hutchinson. 1993. Maturation as a developmental process. Pp. 14-33 *en* M. R. Ahuja & W.J. Libby, editores. Clonal Forestry I: Genetics and biotechnology. Springer-Verlag, Germany.

Grier C.C., K.A. Vogt, M.R. Keyes, & R.L. Edmonds. 1981. Biomass distribution and above-and-below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. Canadian Journal of Forest Research **11**: 155-167.

Griffiths H. 1991. Applications of stable isotopes technology in physiological ecology. Functional Ecology **5**: 254-269.

Holbrook, N.M. 1995. Stem water storage. Pp. 151-174 *en* B. L. Gartner, editor. Plant Stems: Physiology and Functional Morphology. Academic Press, USA.

Holbrook N.M. & Sinclair, T. 1992. Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II. transpiration and stem water storage. Plant Cell and Environment **15**: 401-409.

Hubbell S. P & R. B. Foster. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. Pp. 522-541 *en* A.H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.

Jackson P.C., J. Cavelier, G. Goldstein, F.C. Meinzer, & N.M. Holbrook. 1995. Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. Oecologia **101**: 197-203.

Jackson R.B., J. Canadell, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala, & E.D. Schulze. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. Oecologia **108**: 389-411.

Jarvis, P.G. & K.G. McNaughton. 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. Advances in Ecological Research **15**: 1-49.

Jeník J. 1978. Roots and root systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. Pp. 323-349 *en* P. B. Tomlinson & M.H. Zimmermann, editores. Tropical Trees As Living Systems. Cambridge University Press, UK.

Jordan C.F. & J.R. Kline. 1977. Transpiration of trees in a tropical rainforest. Journal of Applied Ecology **14**: 853-860.

Kapos, V., E. Wandelli, J.L Camargo, & G. Ganade. 1997. Edge-Related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. Pp. 33-44 *en* W. F. Laurance & R.O. Bierregaard Jr., editores. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. The University of Chicago Press, USA.

Laurance, W.F., S. G. Laurance, L. V. Ferreira, J. M. Rankin de Merona, C. Gascon, & T. L. Lovejoy. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. Science **278**: 1117-1118.

Leigh E.G., A.S. Rand, & D.M. Windsor. 1982. The Ecology of a Tropical Forest, Seasonal Rhythms and Long-term Changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Loustau D., P. Berbigier, P. Roumagnac, C. Arruda-Pacheco, J.S. David, M.I. Ferreira, J.S. Pereira, & R. Tavares. 1996. Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. 1. Seasonal course of water flux through maritime pine. Oecologia **107**: 33-42.

Machado, J.L. & M. T. Tyree. 1994. Patterns of hydraulic architecture and water relations of two tropical canopy trees with contrasting leaf phenologies: *Ochroma lagopus* and *Pseudobombax septenatum*. Tree Physiology **14**: 219-240.

McCully, M.E., C. X. Huang, & L. E. C. Ling. 1998. Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize. New Phytologist **138**: 327-342.

Meinzer F.C. & D.A. Grantz. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. Plant, Cell and Environment **13**: 383-388.

Meinzer F.C., D.A. Grantz, & B. Smit. 1991. Root signals mediate coordination of stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane. Australian Journal of Plant Physiology **18**: 329-338.

Meinzer F.C., G. Goldstein, N.M. Holbrook, P. Jackson, & J. Cavelier. 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. Plant, Cell and Environment **16**: 429-948.

Meinzer F.C., G. Goldstein, P. Jackson, N.M. Holbrook, M.V. Gutierrez, & J. Cavelier. 1995. Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties. Oecologia **101**: 514-522.

Meinzer F.C., J.L. Andrade, G. Goldstein, N.M. Holbrook, J. Cavelier, & P. Jackson. 1997. Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. Plant, Cell and Environment **20**: 1242-1252.

Nepstad D.C., C.R. de Carvalho, E.A. Davidson, P.H. Jipp, P.A. Lefebvre, G.H. Negreiros, E.D. da Silva, T. Stone, S.E. Trumbore. & S. Vieira S. 1994. The role of deep roots in the hidrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. Nature **372**: 666-669.

Pearcy R.W., E.D. Schulze, & R. Zimmermann. 1989. Measurement of transpiration and leaf conductance. Pp. 137-160 *en* R. W Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, & P.W. Rundel, editores. Plant Physiological Ecology. Field Methods & Instrumentation. Chapman & Hall, UK.

Putz F.E. & K. Milton. 1982. Tree mortality rates on Barro Colorado Island. Pp. 95-100 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D.M. Windsor, editores. The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. Ecology **65**: 1713-1724.

Restom T.G.. 1996. Contribuição dos Cipós a Evaportranspiração de Floresta Secundária na Amazônia Oriental. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Federal de Para, Brasil

Richards, P.W. 1996. The Tropical Rain Forest. Cambridge University Press, UK.

Roberts J., O.M.R. Cabral, & L.F. De Aguilar. 1990. Stomatal and boundary-layer conductances in an Amazonian terra firme rain forest. Journal of Applied Ecology **27**: 336-353.

Ryan M.G. & B.J. Yoder. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. Bioscience **47**: 235-242.

Salleo, S., M. A. Lo Gullo, D. De Paoli, & M. Zippo. 1996. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. New Phytologist **132**:47-56.

Schulze E.-D., J. Cermak, R. Matyssek, M. Penka, R. Zimmerman, F. Vasicek, W. Gries, & J. Kucera. 1985. Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Laryx* and *Picea* trees –a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. Oecologia **66**: 475-483.

Smith D.M. & S.J. Allen. 1996. Measurement of sap flow in plant stems. Journal of Experimental Botany **47**: 1833-1844.

Sperry, J.S. & N. Z. Saliendra. 1994. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. Plant, Cell and Environment **17**:1233-1241.

Swanson R.H. 1994. Significant historical developments in thermal methods for measuring sap flow in trees. Agriculture and Forest Meteorology **72**: 113-132.

Swieniecki, M.A. & Holbrook, N.M. 1998. Diurnal variation in xylem hydraulic conductivity in white ash (*Fraxinus americana* L.), red maple (*Acer rubrum* L.) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.). Plant, Cell and Environment **21**:1173-1180.

Tardieu F. & W.J. Davies. 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. Plant, Cell and Environment **16**: 341-349.

Teskey R.O., T.M. Hinckley, & C.C. Grier. 1984. Effect of interruption of flow path on stomatal conductance of *Abies amabilis*. Journal of Experimental Botany **34**: 1251-1259.

Tyree, M.T. & J. S. Sperry. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? –Answers from a model. Plant Physiology **88**: 574-580.

Tyree M.T. & S. Yang S. 1990. Water storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms: The contribution of capillary water and cavitation. Planta **182**: 420-426.

Waring R.H. & S.W. Running. 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. Plant, Cell and Environment **1**: 131-140.

Waring R.H., D. Whitehead, & P.G. Jarvis. 1979. The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. Plant, Cell and Environment **2**: 309-317.

Yang, S. & M. T. Tyree. 1992. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. Plant, Cell and Environment **15**: 633-643.

Yoda K., K. Shinozaki, H. Ogawa, K. Hozumi, & T. Kira. 1965. Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and forest communities. Journal of Biology, **16**: 15-26.

Yoder B.J., M.G. Ryan, R.H. Waring, A.W. Schoettle, & M.R. Kaufmann. 1994. Evidence of reduce photosynthetic rates in old trees. Forest Science **40**: 513-527.

Zang D., C.L. Beadle, & D.A. White D.A. 1996. Variation of sapflow velocity in *Eucalyptus globulus* with position in sapwood and use of a correction coefficient. Tree Physiology **16**: 697-703.

Zimmerman. M.T. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, USA.

12

La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas

Gerhard Zotz
José Luis Andrade

Introducción

Las epífitas vasculares constituyen un componente florístico importante en muchos ecosistemas tropicales. Se trata de plantas que crecen sobre otras plantas (hospederos), generalmente árboles, pero sin tener ningún contacto metabólico con ellas (a excepción de los muérdagos y otras plantas parásitas como las Loranthaceae). Las epífitas se subdividen en holoepífitas y hemiepífitas Las hemiepífitas se comportan como epífitas en los primeros o en los últimos estadios de su ciclo de vida; en cambio, las holoepífitas, o epífitas verdaderas, cumplen todo su ciclo vital sobre un hospedero. A su vez, las hemiepífitas se agrupan en "primarias" y "secundarias". Las primeras germinan en el dosel, pero después de unos años desarrollan raíces y entran en contacto con el suelo (algunas de ellas, por ejemplo las del género *Ficus,* llegan incluso a independizarse luego de causarle la muerte al hospedero); las segundas, son las típicas enredaderas que germinan en el suelo, pero que pronto empiezan a ascender por el tronco de los árboles hasta perder contacto con el suelo. Ese contacto se restablece más adelante por medio de raíces aéreas (para una descripción más detallada, ver Croat 1988 y Ray 1990, 1992). En este capítulo no se incluyen las epífitas no vasculares (líquenes, musgos y hepáticas), pero en Pócs (1976, 1980), Richards (1984), Gradstein y Pócs (1989), Sipman y Harris (1989), Frahm y Gradstein (1990) y Galloway (1991) puede encontrarse más información. Seguidamente se examinan algunos aspectos relacionados con el hábitat en que se desenvuelven las epífitas y las hemiepífitas; se comenta acerca de su diversidad y su dinámica poblacional, y, finalmente, se analizan las interacciones bióticas y la ecofisiología de estas plantas. En vista de que las limitaciones de espacio no permiten incluir una bibliografía completa sobre el tema, se recomienda

consultar las compilaciones de Watson *et al.* (1987) y Nadkarni y Ferrell-Ingram (1992).

Descripción del hábitat

Las epífitas crecen en condiciones tan diversas como las que ofrece el mismo suelo del bosque. Incluso más diversas. Sequías pronunciadas, fuertes vientos, escasez de nutrientes, irradiación intensa, alelopatía y una lucha constante contra la fuerza de la gravedad son algunas de las perturbaciones que estas plantas deben enfrentar. A esto hay que sumarle la poca uniformidad espacial que muestra su sustrato (el dosel), mucho menos apto para la germinación que el suelo del bosque. Para responder a estas restricciones, las epífitas recurren a una enorme diversidad morfológica, ecológica y fisiológica, y su riqueza de especies es tal que en algunos bosques tropicales equivale al 50% de la riqueza total de las plantas vasculares. En vista de que a las epífitas se les define exclusivamente por su hábito de usar a otra planta como soporte, toda planta que crece sobre otra planta, ya sea en el dosel o en el sotobosque, en un bosque nublado o en uno semicaducifolio, se considera una epífita.

Macrohábitat (tipo de vegetación)

Los diferentes tipos de vegetación presentes en los trópicos nos dan un marco de referencia útil para señalar, de manera general, el hábitat de una epífita. La precipitación es, sin duda, el principal factor que determina los diferentes tipos de bosque (ver capítulo 3) y más importante aún, el que más influye en la abundancia y diversidad de la flora epifítica. Aunque las epífitas vasculares pueden ser muy numerosas en los bosques secos, alcanzan su máxima diversidad en los bosques montanos y lluviosos (Gentry & Dodson 1987a,b; Kelly *et al.* 1994; Fig. 12.1). Interesa mencionar, sin embargo, que más que la cantidad absoluta de lluvia, la contribución relativa de distintas fuentes de precipitación parece ser uno de los factores que más influye en la abundancia de epífitas. Los tejidos de la mayoría de las epífitas se saturan

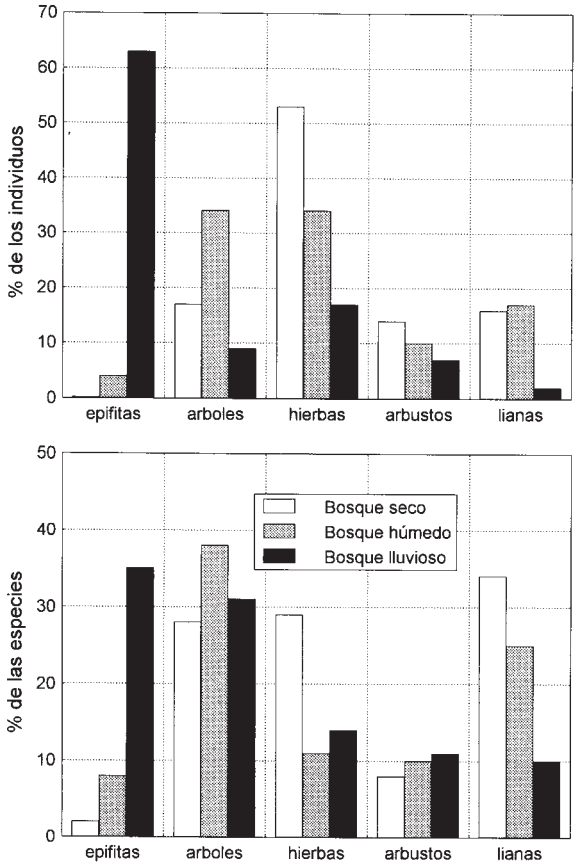


FIGURA 12.1 Importancia relativa de varias formas de crecimiento en tres bosques ecuatorianos –bosque seco (Capera), bosque húmedo (Jauneche) y bosque lluvioso (Río Palenque)– ubicados a lo largo de un gradiente de precipitación. El cuadro superior muestra el porcentaje de individuos y el inferior, el porcentaje de especies de cada forma de crecimiento (modificado de Gentry & Dodson 1987a).

muy rápido (apenas unos minutos de haber comenzado la lluvia), el resto del agua simplemente se escurre. De manera que es muy posible que la niebla, más que la lluvia misma, juegue un papel preponderante en la distribución y riqueza de la flora epifítica. De hecho, en algunos bosques la intercepción de niebla puede sobrepasar los 2 000 mm año^{-1} (Cavelier & Goldstein 1986, Cavelier *et al.* 1996). Como siempre, existen varias excepciones. Las bromeliáceas "tipo tanque", por ejemplo, logran cierta independencia de la precipitación que se deriva de la niebla porque pueden almacenar agua en la base de sus hojas. Lo mismo ocurre

con las epífitas que crecen en el humus que se acumula entre las ramas de los árboles o en los agujeros de los troncos vivos.

Microhábitat (diferentes microclimas en un mismo hospedero)

Las epífitas pueden "fijarse" en cualquiera de los elementos estructurales del árbol hospedero: en los troncos verticales, en las ramas, o incluso en las hojas. En estos sitios, las condiciones climáticas pueden ser totalmente diferentes a las descritas anteriormente. En un bosque, la temperatura, la luz, la humedad y la concentración de CO_2 muestran un gradiente vertical considerable (Shuttleworth *et al*. 1985, Medina *et al*. 1986, Windsor 1990, Freiberg 1997); por eso resulta difícil definir un microhábitat que sea "típico" de las epífitas. El agua que llega a una epífita es una función de factores como la precipitación local, la lluvia y la niebla interceptadas por el follaje, la lluvia que se escurre hacia las ramas y el tronco, y la morfología del árbol mismo. A nivel de hospedero, entonces, la variabilidad es impresionante. Y esto se refleja en la cantidad de agua que un hospedero puede colectar. En la Isla de Barro Colorado, por ejemplo, se observó que los árboles de *Annona* (árboles relativamente pequeños) colectaban de seis a siete veces más agua (en pequeños recipientes colocados en su tallo) que el pluviómetro de la estación meteorológica que se encontraba a cielo abierto (Voth 1939). También *Ceiba pentandra* colectó el doble de agua que *Anacardium excelsum* cuando, también en Barro Colorado, se le colocaron trozos de algodón en las horquetas principales (Andrade & Nobel 1997). Hay que recordar, además, que dentro de un mismo bosque la humedad relativa suele ser más elevada en las áreas próximas a lagos y quebradas, y esto puede influir en el crecimiento y la sobrevivencia de las epífitas (Sanford 1974).

Otras variables ambientales, como la luz solar, también presentan una gran versatilidad. En los bosques tropicales, los destellos de luz ("sunflecks") (ver capítulos 6 y 10) que logran penetrar el follaje juegan un papel fundamental en el proceso de asimilación de carbono atmosférico por parte de las plantas (Pearcy 1990) y, por consiguiente, de las epífitas. Igualmente importante resulta la fenología vegetativa del hospedero (Zotz & Winter 1994a). De hecho, el follaje de un árbol perennifolio ofrece condiciones microclimáticas mucho más constantes y benignas que el de uno caducifolio, razón por la cual en estos últimos es más común observar especies resistentes a la sequía y a la irradiación solar alta (como las cactáceas epífitas) que otro tipo de especies (Andrade & Nobel 1996, 1997). Los eventos microclimáticos impredecibles (p.ej., una sequía repentina en el dosel), también pueden causar estragos en las poblaciones de epífitas (Freiberg 1996).

Por último, las epífitas pueden afectar no sólo su propio ambiente sino el de las plantas vecinas. Tal cosa ocurre, por ejemplo, cuando en las raíces anidadas de ciertos helechos se acumula humus (Benzing 1990) o cuando la sombra de una epífita se proyecta sobre sus propias plántulas o sobre las de otra especie. Otros elementos que resultan particularmente importantes para el microhábitat de algunas epífitas, como la presencia de humus (para el enraizamiento), de ramitas pequeñas o de otros organismos (como los hongos micorrízicos y las hormigas) serán tratados más adelante. Como hemos visto, los parámetros microclimáticos en los que se desenvuelve una epífita son de tal variabilidad espacio-temporal que es difícil señalar un determinado ambiente como el ambiente "típico" de una epífita. Cada especie muestra párametros que le son especialmente relevantes y éstos solo pueden conocerse estudiando la fisiología de cada tipo de planta (ver más adelante).

Estructura y dinámica de las comunidades de epífitas

Participación taxonómica y diversidad

De acuerdo con Kress (1989) y Benzing (1990), cerca de un 10% de todas las plantas vasculares son epífitas. La presencia de especies

epífitas en más de 80 familias indica, sin duda, que el epifitismo ha evolucionado muchas veces en forma filogenéticamente independiente (o sea, hay epífitas en muchos grupos taxonómicos evolutivamente muy distantes) (Kress 1989). El epifitismo es muy común en la familia Orchidaceae, familia que constituye el grupo más importante de las epífitas vasculares. De hecho, de las aproximadamente 14 000 especies de epífitas que se calcula que existen, más de dos tercios son orquídeas. La familia Bromeliaceae (con 45% de especies epífitas) y los helechos (con casi un 30%) son otros dos taxones importantes. Cabe destacar que las epífitas son mucho más diversas en el neotrópico que en Asia o en África tropical (Madison 1977) y esto obedece, en parte, a que dos familias, las Bromeliaceae y las Cactaceae, ambas con una alta proporción de miembros epífitos, se encuentran básicamente restringidas al Nuevo Mundo. La familia Bromeliaceae, en particular, le otorga una fisionomía característica a muchas comunidades de epífitas del neotrópico (Benzing 1990).

La riqueza de especies de epífitas llega a ser extraordinaria a nivel local. Así, en el bosque húmedo de río Palenque, en Ecuador, Gentry y Dodson (1987b) encontraron más de 100 especies de holoepífitas y hemiepífitas en una parcela de apenas 0.1 ha, y esas especies representaban el 35% de todas las plantas vasculares. Kelly *et al*. (1994), por su parte, registraron un porcentaje aún más alto en un bosque montano de Venezuela: de 219 especies, 120 (más del 50%) eran holoepífitas. Finalmente, en Costa Rica, también en un bosque montano, se observaron, en un solo árbol, más de 50 especies diferentes (Ingram & Nadkarni 1993). Ahora bien, considerar a las epífitas como un grupo de plantas extraordinariamente diverso puede ser correcto, pero solo a nivel local ("diversidad α"). Luego del análisis de la flora del Perú realizado por Ibisch *et al*. (1996), se puede decir que la flora epífita muestra un porcentaje de endemismo mucho más bajo que la flora terrestre y que, por lo tanto, su "diversidad γ" (diversidad regional) es relativamente baja.

La diversidad de las hemiepífitas es de por sí mucho más baja que la de las holoepífitas. Se estima que existen unas 1 000 especies de hemiepífitas primarias, pero la mayoría pertenece a las familias Moraceae y Clusiaceae (aunque ciertamente se encuentran especies hemiepífitas en al menos otras 20 familias) (Putz & Holbrook 1986). Las hemiepífitas secundarias, por su parte, son en su mayoría monocotiledóneas y pertenecen principalmente a la familia Araceae. En Williams-Linera y Lawton (1995) es posible encontrar una lista completa de las familias y los géneros de las hemiepífitas primarias y secundarias. Finalmente, aunque las hemiepífitas constituyen un elemento muy conspicuo en los bosques tropicales montanos (Gentry & Dodson 1987a, Williams-Linera & Lawton 1995), no son infrecuentes en los bosques de bajura (Todzia 1986, Clark & Clark 1990).

Demografía

Las epífitas deben sobrevivir en los troncos y en las copas de los árboles, ambiente que, sin duda, representa un reto considerable. En primer lugar, las epífitas crecen aisladas (literalmente en "islas"), es decir, sobre un sustrato espacialmente discontinuo en el que muchas veces se observan enormes brechas entre una rama y otra. Se trata, además, de un sustrato mudable en el tiempo: puede, o bien experimentar un crecimiento muy lento (según el árbol hospedero de que se trate) o desaparecer repentinamente (al quebrarse una rama o al caer un árbol). Y una epífita desprendida del dosel tiene pocas probabilidades de sobrevivir (Matelson *et al*. 1993). Sería bastante lógico esperar que las epífitas, para responder a esta presión selectiva, mostraran tasas de crecimiento muy altas, una madurez reproductiva precoz y una producción de semillas muy abundante (Benzing 1978b). Y, de hecho, algunas especies, como las que crecen en ramitas pequeñas, presentan ese tipo de estrategias (Chase 1987); sin embargo, una serie de elementos como la escasez de agua y la falta de nutrientes minerales que suelen caracterizar el dosel de la mayoría de los bosques tropicales atenta contra un crecimiento acelerado en las epífitas. La madurez reproductiva puede, por el contrario, retrasarse por muchos años (Benzing 1981a, 1990; Larson 1992, Zotz 1995, 1998).

Para realizar un buen estudio demográfico de una especie de planta, Solbrig (1980) considera indispensable tomar en cuenta los siguientes parámetros:

banco de semillas;

mortalidad de plántulas y adultos;

edad del individuo a la primera reproducción;

longevidad de la etapa reproductiva;

fertilidad a nivel de población (proporción de individuos que se reproducen en una etapa particular);

fecundidad a nivel de individuo;

fecundidad según la edad; y

inversión reproductiva (distribución de recursos entre reproducción, crecimiento y mantenimiento de tejidos).

Hasta la fecha, sin embargo, ninguna especie de epífita ha sido estudiada con tanto detalle. Los estudios realizados con bromeliáceas (Benzing 1981a, Bennett 1991, Hietz 1997, Zotz 1997a) y orquídeas (Larson 1992, Zotz 1998) se ocupan de algunos de estos ocho aspectos, no de todos. Benzing (1978a), por ejemplo, estudió la germinación de *Tillandsia paucifolia* (= *T. circinnata*) y, de hecho, obtuvo muy buenos resultados en el laboratorio (una tasa de germinación de 85 - 90 %), pero no tan buenos en el campo (la tasa de germinación fue de alrededor de un 10% o menos), incluso en los hospederos habituales. También estudió la sobrevivencia de las plántulas de esa misma especie en una plantación experimental (Benzing 1990) y observó una mortalidad de 80% en el primer año, pero esta disminuyó con el tiempo.

En general, el crecimiento de las epífitas vasculares es más bien lento. Se ha estimado, por ejemplo, que deben pasar más de 20 años para que los individuos de *Dimerandra emarginata* alcancen su tamaño máximo (aproximadamente 30 cm) (Zotz 1995) y las plantas muestran sus primeros frutos cuando han alcanzado unos 5 cm de tamaño, es decir, cuando tienen de 6 a 10 años de edad. Además, se ha estimado que los individuos más grandes podrían tener al menos unos 40 años de edad. Valores como estos, o incluso mayores, se han registrado en otras especies de orquídeas cultivadas en invernaderos (Pring 1944, anónimo1968). La longevidad no es ciertamente una característica extraordinaria en las epífitas herbáceas: muchas herbáceas terrestres, como *Hepatica nobilis* o *Sanicula europaea*, pueden vivir por décadas (Inghe & Tamm 1985). Sin embargo, una vez que las plantas han sobrepasado el estadio juvenil, su longevidad puede verse limitada por la longevidad del sustrato, más que por otros factores bióticos o abióticos (Benzing 1981b, 1990). Baste recordar que en los bosques tropicales la caída de ramas y de árboles es un fenómeno relativamente común (van der Meer & Bongers 1996; ver también la Tabla 16.1).

En las últimas décadas, el creciente interés por estudiar el sistema reproductivo de las orquídeas epífitas ha arrojado, entre otros, dos resultados importantes: (1) un gran número de especies produce un número relativamente bajo de frutos, fenómeno que puede asociarse, sobre todo, con la escasez de polinizadores (Schemske 1980, Ackerman & Montero Oliver 1985, Montalvo & Ackerman 1987, Rico-Gray & Thien 1987, Ackerman 1989, Ackerman & Montalvo 1990; Ackerman *et al*. 1996), y (2) muchas veces el esfuerzo reproductivo realizado en un año disminuye el crecimiento vegetativo en los años siguientes (Montalvo & Ackerman 1987, Ackerman 1989, Zimmerman & Aide 1989, Ackerman & Montalvo 1990, Primack & Hall 1990). Por otra parte, aunque ciertamente se sabe mucho sobre la ecología reproductiva de la familia Bromeliaceae (Benzing 1980, Gilmartin & Brown 1985, García-Franco & Rico-Gray 1991) es poco lo que se conoce sobre los sistemas reproductivos y la polinización de otras familias, como la Araceae y la Gesneriaceae (Gottsberger & Amaral 1984, Bush & Beach 1995). Evidentemente la manipulación de las flores representa un escollo para ese conocimiento, pero también es cierto que los sistemas reproductivos pueden deducirse analizando la "estructura genética" de las poblaciones (ver capítulo 13). Desafortunadamente, este enfoque se ha aplicado poco (Soltis *et al*. 1987, Kress *et al*. 1990, Ranker 1992, Ackerman 1998).

En cuanto a la diseminación, etapa esencial en el cumplimiento del ciclo de vida de una planta, cabe destacar que si bien se sabe que la mayoría de las epífitas (>80% de las especies) dispersa sus semillas a través del viento (Benzing 1990), se conoce poco acerca de la distancia máxima a la que pueden ser diseminadas. Al parecer las semillas de las orquídeas solo pueden ser transportadas en el aire unos cuantos metros (Murren & Ellison 1998), mientras que las de *Tillandsia deppeana* pueden desplazarse aproximadamente unos 35 m (García-Franco y Rico-Gray 1988). No obstante, la presencia de epífitas en islas oceánicas constituye una evidencia indirecta de que la dispersión puede cubrir distancias muy largas. Gandawijaja y Arditti (1983), por ejemplo, encontraron que las orquídeas fueron de las primeras plantas en establecerse en Krakatoa, luego de la violenta erupción que experimentara esa isla (ver detalles en el capítulo 16). Parece válido concluir, sin embargo que, en términos generales, la dispersión ocurre a nivel local, de ahí la distribución agrupada que suele observarse en esas plantas.

Si nuestro conocimiento de las epífitas vasculares es limitado, más limitada aún es nuestra comprensión de la demografía y la historia natural de las hemiepífitas. El esquema general de la historia natural de las hemiepífitas está bien establecido, pero, tal y como lo señalaran Williams-Linera y Lawton (1995), es apremiante realizar estudios más detallados. Además, la base de datos con que se cuenta actualmente está muy sesgada: casi toda la información se refiere a los higuerones (*Ficus*). A diferencia de las holoepífitas, la diáspora de la mayoría de las hemiepífitas es dispersada por animales. Las hormigas del dosel, por ejemplo, juegan un papel muy importante como agentes de dispersión secundaria de las distintas especies de los géneros *Ficus* (Kaufmann *et al*. 1991) y *Clusia*. Pero, para establecerse, pareciera que las plántulas del género *Ficus* dependen mucho más de la materia orgánica en descomposición que las especies del género *Clusia*. De hecho, al realizar un muestreo en Gabón, Michaloud y Michaloud-Pelletier (1987) observaron que la gran mayoría de los higuerones hemiepífitos crecían en lugares en los que el árbol hospedero había sufrido algún daño (por ejemplo, en los agujeros que dejaban las ramas al desprenderse). Aún así, estas plántulas presentan pocas probabilidades de sobrevivencia: de acuerdo con Laman (1995a) solo un 1% de todas las plántulas de *Ficus stupenda* sobrevive al primer año de vida (ver además Recuadro 12.1).

Por otra parte, pese a que muchas hemiepifítas poseen características estructurales que resultan propicias para la germinación y el establecimiento de otros individuos hemiepifítos, es muy raro observar un juvenil creciendo sobre un hospedero de su misma especie. Observaciones como esas apuntan a causas como la autotoxicidad o la alelopatía. Con el fin de determinar hipótesis como esas, Titus *et al*. (1990) estudiaron dos especies hemiepífitas de *Ficus* (*F. pertursa* y *F. tuerckheimii*) en un bosque montano de Costa Rica. Para ello, colocaron semillas de ambas especies en platos de Petri que contenían, ya sea lavado de la corteza de individuos adultos de la misma especie que las semillas, lavado de la corteza de adultos de otras especies hospederas, o agua corriente. Las semillas de ambas especies mostraron un nivel de germinación similar. Y lo mismo ocurrió cuando las semillas se colocaron, ya fuera en la base de las ramas (la cual contiene humus) de individuos coespecíficos, o en la de individuos de otras especies (aunque ciertamente en el campo germinaron mucho menos semillas que en condiciones controladas). Los autores no encontraron evidencia de autotoxicidad en ninguna las dos especies de *Ficus* estudiadas, y sugieren, más bien, que la imposibilidad de que una plántula se desarrolle sobre un hospedero de su misma especie podría atribuirse a la presencia de organismos patógenos.

En general existe muy poca información sobre los patrones de crecimiento y supervivencia de las hemiepífitas. Las únicas mediciones hasta la fecha de crecimiento vegetativo parecen ser las realizadas por Zotz y Winter (1994b) en la Isla de Barro Colorado. Al medir el incremento anual que mostraba *Clusia uvitana* en sus ramas, estos autores observaron

RECUADRO 12.1. El establecimiento y la sobrevivencia de *Clusia uvitana*, especie hemiepífita

Clusia uvitana Pitt. (= *C. odorata*, Croat 1978) es una especie bastante común, tanto en su fase epífita como en su fase hemiepífita, en el bosque estacional de la Isla de Barro Colorado (Panamá). La mayoría de sus flores aparecen durante la estación seca y sus frutos maduran a principios de la estación lluviosa. El arilo carnoso que cubre cada semilla atrae a muchas aves, en particular a los mieleros (*Cyanerpes* spp.; Thraupinae), los cuales esparcen o defecan las semillas en las ramas de los árboles, donde germinan poco días después. Por otra parte, las plántulas de *C. uvitana* desarrollan una sola raíz, y este órgano, que es bastante suculento por cierto, funciona muy bien para fijar la plántula en las fisuras de la corteza de un árbol hospedero, pero, en el suelo, no proporciona el suficiente soporte mecánico como para garantizar el establecimiento de la plántula. Por esta razón, es muy raro encontrar plántulas terrestres de *C. uvitana* en la Isla de Barro Colorado. Al parecer, las características morfológicas que presentan sus raíces las obligan a cumplir con la fase epífita, pero aún así, las probabilidades de sobrevivencia son muy bajas. Existen pocos estudios demográficos, sobre todo relacionados con la fase de germinación y establecimiento temprano de las epífitas, de ahí la realización del presente estudio.

En mayo de 1990, a comienzos de la estación lluviosa, se colectaron las semillas que se encontraban en las cápsulas maduras de dos individuos de *C. uvitana*. Ambos individuos crecían sobre un hospedero de *Ceiba pentandra*. Más de 200 semillas, con el arilo aún adherido, fueron colocadas en las fisuras de la corteza de ese mismo árbol, a una altura de 35 m. Una parte de la corteza se cubrió con una malla de 0.2 mm, la otra se dejó expuesta. Al cabo de una o dos semanas, todas las semillas protegidas con malla habían germinado, mientras que todas las semillas expuestas habían sido removidas, muy probablemente por hormigas del género *Cephalotes* (no se pudo constatar si las semillas fueron dispersadas o consumidas). Las 210 plántulas que emergieron del tratamiento con malla, y que crecían directamente en la corteza, lograron sobrevivir los siete meses que duró la estación lluviosa (hasta diciembre de 1990); no obstante, casi todas murieron durante la estación seca subsiguiente (hasta mayo 1991). Para mayo de 1991 sólo una plántula continuaba viva.

que la tasa de crecimiento era similar (unos 3 mm por año) a la mostrada por aquellos árboles de la misma especie que se habían independizado de su hospedero, y que, además, eran mucho más altas en la estación lluviosa que en la estación seca. La información sobre densidad poblacional y distribución por clases de tamaño permite, por su parte, extraer algunas conclusiones. Quizás la más importante es que la baja abundancia de higuerones (y de otras hemiepífitas) en fase adulta (Todzia 1986, Laman 1995b), así como la baja razón juvenil : adulto son un indicio de que el estadio epífito es el más vulnerable en el ciclo de vida de las hemiepífitas.

Estructura de la comunidad

Una comunidad ecológica es una agrupación de especies con potencial para interactuar entre sí en un ecosistema dado (Ricklefs & Schluter 1993). Indiscutiblemente, la flora epifítica muestra grandes diferencias según el hospedero de que se trate. De hecho, no todas las especies de árboles constituyen un sustrato adecuado para las epífitas. En el neotrópico existen "buenos hospederos" (p. ej., *Ceiba pentandra*, *Anacardium excelsum*, *Annona glabra*; Valdivia 1977) y "malos hospederos" (p. ej., *Bursera simaruba*); sin embargo, muchas veces pareciera que las epífitas no aprovechan al máximo a los "buenos hospederos": en algunos bosques se ha observado que no todos los individuos arbóreos albergan algún tipo de epífita (Richards 1996, Dejean *et al*. 1995, Zotz *et al*. 1999).

El conocimiento de la estructura de las comunidades de epífitas y de su dinámica apenas comienza. Así, aunque el concepto que señala la especificidad del hospedero fue propuesto hace más de 50 años (Went 1940) el debate no ha terminado (Sanford 1974, Benzing 1990, 1995; Hietz & Hietz-Seifert 1995a). Benzing (1990), por ejemplo, considera que si bien la especificidad en sentido estricto (es decir, una especie de árbol asociada exclusivamente a otra especie de epífita) es a todas luces excepcional, es posible que, en un área geográfica dada, una epífita (o un grupo de epífitas) muestre una marcada preferencia por un subgrupo particular de especies. Es evidente, sin embargo, que los árboles hospederos muestran toda una gama de condiciones tendientes a favorecer la especificidad epífita-forofito (hospedero). Algunas de ellas tienen que ver con la

arquitectura del árbol (p. ej., el ángulo de inclinación de la ramas y su diámetro), otras con las características químicas y morfológicas de la corteza, y otras con el régimen microclimático. Y es que las epífítas no se distribuyen de manera aleatoria en un árbol: los gradientes microclimáticos se reflejan –hasta cierto punto– en la distribución de las epífitas. Un estudio sobre la distribución de las orquídeas epífitas en los bosques lluviosos de África (Johansson 1974) mostró que la mayoría de las especies buscaba un sitio intermedio: ni muy expuestas, ni totalmente a la sombra (Fig. 12.2). En un estudio considerado como clásico, Pittendrigh (1948) definió tres categorías en función de la demanda de luz observada en las bromeliáceas de Trinidad: "aquellas que preferían estar expuestas, las que preferían el sol y las que toleraban bien la sombra". Posteriormente, Griffiths y Smith (1983) pudieron correlacionar esas preferencias con ciertos parámetros ecofisiológicos. Surge entonces una pregunta clave: ¿en qué etapa de la ontogenia de una epífita comienza a moldearse la distribución de sus individuos? Una primera respuesta se vislumbra con los resultados obtenidos por Zotz (1997a), quien luego de comparar la forma en que se encontraban distribuidos varios miles de individuos –de tres especies de bromelias– en ocho forofitos de la misma especie (*Annona glabra*), observó, con gran sorpresa, que los sitios en los que crecían las plantas grandes no se diferenciaban significativamente de los sitios en los que crecían las plantas pequeñas. Dicha observación sugiere que, muy posiblemente, la distribución espacial de las epífitas en un determinado hospedero está condicionada por eventos que ocurren muy temprano en la ontogenia de las plantas (durante la germinación o inmediatamente después).

Por lo general se acepta que el tamaño del árbol hospedero es un factor que influye significativamente en la abundancia y en la diversidad de las epífitas (Went 1940, Johansson 1974, Sanford 1974, Yeaton & Gladstone 1982, Hietz & Hietz-Seifert 1995a,b; Zotz *et al*. 1999). Esa correlación positiva entre la "carga" epifítica y el tamaño del árbol hospedero puede deberse a que cuanto mayor es el árbol, mayores son, también, el número de micrositios que ofrece el

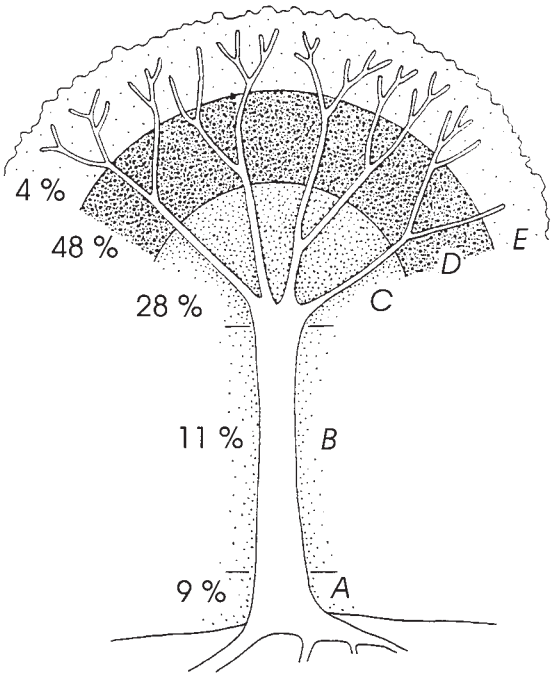


FIGURA 12.2 Distribución idealizada de las especies de orquídeas epífítas presentes en los árboles de un bosque lluvioso en África. Los números a la izquierda indican el porcentaje de especies que se encuentra en una zona particular del árbol. (A) es la parte basal del tronco hasta 3 m por encima del suelo, (B) es el tronco hasta la primera ramificación, y (C), (D) y (E) son secciones de la copa, la cual fue dividida en tres partes iguales (modificado de Johansson 1974).

área de intercepción para las diásporas y el tiempo disponible para la colonización. Este último factor trae a colación el tema de la sucesión. La sucesión ecológica involucra el remplazo, en el tiempo, de distintas comunidades de plantas en un mismo sitio. Sin embargo, a excepción del trabajo de Hietz (1997), casi todos los estudios sobre sucesión de plantas epífitas vasculares se han basado en la observación simultánea de estadios sucesionales distintos, más que en cambios que tienen lugar en un mismo punto. En otro estudio considerado como clásico, Dudgeon (1923) encontró (en los Himalayas) que las epífitas colonizaban los árboles del género *Quercus* en seis etapas: primero arribaban los líquenes costrosos, a continuación, los líquenes foliosos y fructuosos, y más adelante las briófitas. Unas dos décadas

después comenzaban a establecerse los helechos y, por último, las angiospermas. Años después, en los bosques de bajura de las tierras africanas (Johansson 1974) y en los bosques montanos de Bolivia (Ibisch 1996) se encontraron esquemas de sucesión similares. En general, se puede decir que las comunidades de epífitas muestran una mayor diversidad en los forofitos más altos y viejos, donde muchas veces los primeros colonizadores ni siquiera son reemplazados por otras especies (Wallace 1981, Yeaton & Gladstone 1982, Zotz *et al*. 1999, pero ver Catling *et al*. 1986).

Un estudio muy detallado y realizado en los bosques nublados de Monteverde (Costa Rica) sugiere también que las epífitas llevan a cabo una colonización muy lenta. En efecto, cinco años después de haber removido la biomasa epifítica (viva y muerta) que cubría las ramas del subdosel de cuatro especies de árboles hospederos (cinco individuos en total), Nadkarni (2000) no observó ningún tipo de recolonización. Sin embargo, diez años después, la composición de la comunidad epifítica era muy diferente a la original. Otros análisis del proceso de sucesión vegetal en las comunidades epífitas se encuentra en Benzing (1990).

Al igual que en las holoepífitas, la distribución de las hemiepifitas no es aleatoria, ni en un mismo hospedero, ni en hospederos diferentes (Todzia 1986, Daniels & Lawton 1991), ni en hábitats distintos (Williams-Linera 1992). Como la mayoría de las hemiepífitas dispersan sus semillas por medio de animales, la preferencia por un determinado hospedero puede explicarse en virtud de las preferencias de los diseminadores. Tal es el caso de los murciélagos que se alimentan de los higos del *Ficus* y que buscan las palmas para procesar sus alimentos. No obstante, la escasez de datos cuantitativos apenas si permite hacer elucubraciones muy generales al respecto (Williams-Linera & Lawton 1995).

Interacciones bióticas

Las epífitas y las hemiepífitas comienzan su ciclo de vida en un ambiente que, física y biológicamente, puede ser mucho más diverso que el mismo suelo del bosque. No cabe duda de que estas plantas le otorgan una gran complejidad a la estructura vertical de los bosques tropicales. Es más, sin ellas una buena parte de la fauna que los caracteriza no existiría. En esta sección se destaca la interacción de las epífitas y las hemiepífitas con otros organismos (incluidas ellas mismas), se señalan sus sustratos preferidos y la forma en que los pueden afectar. Se analiza, asimismo, el tipo de sustrato que estas plantas les proporcionan a otros organismos (en particular a las hormigas), y, por último, se discute la forma en que otros organismos pueden afectar su reproducción y dispersión.

Interacción epífita-árbol hospedero

La definición de epífita dada en este capítulo implica que este tipo de planta utiliza el árbol hospedero únicamente como soporte. Sin embargo, en algunas ocasiones se ha informado de epífitas que "parasitan" a sus hospederos (Cook 1926, Thorold 1952, Ruinen 1953, Furman 1959, Johansson 1977). Versiones como éstas reafirman el concepto que tiene mucha gente de que las epífitas son plantas "parásitas". Sin embargo, Ruinen (1953) sugirió que no es la epífita, sino el hongo micorrízico (ver capítulo 18) muchas veces asociado a ella (por ejemplo a las orquídeas) el responsable de los síntomas patológicos observados en el hospedero. Este autor creó el término ‘epifitosis’ para explicar esa situación, pero su explicación es todavía objeto de mucha controversia. La mayoría de los investigadores parecen dar más crédito a otras explicaciones a dicho fenómeno (Benzing 1979, 1990).

Ahora bien, aun si la epifitosis, tal y como fue definida por Ruinen (1953), resultara una explicación errónea o si se probara que ocurre sólo en contadas ocasiones, afirmar que las epífitas actúan exclusivamente como comensales resulta igualmente simplista. Un hospedero muy "cargado" de epífitas enfrenta costos potenciales muy altos: no solo aumentan las probabilidades de que sus ramas se quiebren, sino que la pérdida de nutrientes podría alcanzar niveles intolerables. Es por esto que a las epífitas se les ha llamado

"parásitos estructurales", "parásitos mecánicos" o "piratas nutricionales" (Benzing & Seemann 1978, Benzing 1990, Montaña *et al*. 1997). En relación con este tema, Strong (1977) propuso que la carga de epífitas podría estar directamente relacionada con la diversidad arbórea: al exacerbar la caída de ramas –y hasta la del árbol mismo– las epífitas podrían contribuir a incrementar la dinámica del bosque. Y cuanto más dinámico un bosque (claro, dentro de un cierto rango de intensidad y de frecuencia temporal), se espera que mayor debería ser su diversidad específica (ver por ejemplo Fig. 16.1). Por otra parte, las epífitas también pueden resultar indirectamente ventajosas para el hospedero (Dejean *et al*. 1995). Algunas especies de hormigas, por ejemplo, defienden su vivienda (las epífitas) del ataque de herbívoros (p.ej. de las larvas de los escarabajos crisomélidos o de las hormigas cortadoras del género *Atta*) con lo cual, indirectamente protegen al árbol hospedero.

Anteriormente se mencionó que, al parecer, muchos hospederos poseen características microclimáticas que favorecen el crecimiento de ciertas epífitas, y que, a la vez, muchos de ellos se benefician de los nutrientes fijados por estas plantas (Nadkarni 1981). Sin embargo, existen casos en los que esta interacción puede tener consecuencias fatales. Uno de ellos es el caso de las hemiepífitas primarias con hábitos "estranguladores", plantas que en su mayoría pertenecen a los géneros *Ficus* y *Clusia* (Putz & Holbrook 1986). Estas especies poseen raíces aéreas que pueden tardar años en llegar al piso del bosque (Patiño *et al*. 1999), pero una vez que lo hacen se fusionan y forman un "andamio" alrededor del tronco del hospedero (Putz & Holbrook 1986, Williams-Linera & Lawton 1995). La muerte del hospedero, inevitable, puede deberse a varias razones: (1) la incapacidad del árbol para reemplazar los vasos del xilema que se encuentran embolizados (ver Recuadro 11.3) o los elementos del floema que han dejado de funcionar (por la presión que ejerce la hemiepífita en el sistema vascular del hospedero); (2) la competencia que se establece a nivel de raíces, y (3) la sombra que proyecta el follaje del individuo hemiepífito en el hospedero. Pero, incluso cuando no ocurre "estrangulación", la presencia de hemiepífitas leñosas puede disminuir el crecimiento del hospedero, por razones que aún resta aclarar (Clark & Clark 1990). Un estudio que revela las preferencias de una especie hemiepífita sobre el hospedero que ella va a estrangular en el futuro proviene de un bosque montano de Costa Rica. Para el hemiepífito *Ficus crassiuscula*, existe un estadio juvenil que encuentra mejores condiciones de crecimiento sobre varias especies de árboles del género *Guarea* que sobre otras especies. De esta manera, la abundancia relativa de individuos de este estadio sobre hospederos de *Guarea* es varias veces mayor que lo que el área relativa del tronco del mismo hospedero sugeriría (Daniels & Lawton 1991). Es importante destacar que el dilucidar los mecanismos subyacentes a las preferencias estrangulador-hospedero supone el diseño de estudios no meramente descriptivos como este último sino de tipo experimental.

La epífitas como "facilitadores" de la colonización

Ciertas especies de plantas pueden modificar las condiciones locales y preparar el sustrato para la eventual germinación de otras especies. Este mecanismo "propiciador" puede intuirse, ya sea a partir de la observación de los diferentes estadios de sucesión (Dudgeon 1923, Johansson 1974) o por vía experimental. Por ejemplo, en un bosque montano de Bolivia, Ibish (1996) comparó el crecimiento que podía darse en las propias ramas del árbol con el que podía darse sobre unas tablas de madera. Para ello, removió todas las especies vasculares que crecían en las ramas de *Alnus acuminata* y dejó únicamente los musgos y los líquenes. Al cabo de un año las tablas no mostraban ningua epífita; en cambio, las ramas presentaban un sinnúmero de estas especies. Es muy posible que la presencia de musgos y líquenes haya facilitado esa invasión. Ese proceso facilitador, sin embargo, no parece estar restringido exclusivamente a plantas no vasculares. Schimper (1888) fue quizás uno de los primeros en notar que muchas hemiepífitas, como *Clusia rosea*, suelen germinar en la masa radical de algunas bromeliáceas. De forma

similar, el humus que se acumula en las raíces en forma de nido de ciertos helechos puede favorecer la invasión de otras epífitas (Wallace 1981). Las observaciones realizadas por Nadkarni (2000) en el bosque nublado de Monteverde también la llevaron a concluir que, al parecer, los líquenes y otras epífitas no vasculares facilitaban el establecimiento de otras especies durante el proceso de sucesión.

La competencia entre epífitas

En muchos hábitat el estrés climático es tan agudo que la competencia cobra importancia como proceso "moldeador" de la comunidad. Es muy posible, sin embargo que la competencia, tanto a nivel aéreo (por luminosidad) como subterráneo (por nutrientes y agua) sea mucho más feroz entre epífitas en los sitios que presentan una mayor abundancia de recursos para su establecimiento, por ejemplo en los bosques montanos (aunque esto no se ha demostrado nunca). Se ha dicho, igualmente, que los musgos y los líquenes pueden facilitar el establecimiento de las epífitas vasculares, pero no actuar como competidores (Sanford 1974), pero esto también debe ser probado más extensamente. De hecho, algunas observaciones realizadas en Panamá (G. Zotz, datos sin publicar) indican lo contrario: en varias oportunidades se ha observado al líquen *Parmotrema sulphuratum* creciendo sobre plántulas de *Caularthron bilamellatum* (una orquídea), sobre todo en aquellas que se encuentran en las ramas más expuestas. Es muy probable que una invasión de este tipo cause la muerte de la orquídea.

Interacciones con animales y otros organismos

No fue sino hasta hace poco que se empezó a estudiar la asociación que ocurre entre las raíces de las epífitas y los hongos simbióticos o micorrizas vesículo-arbusculares (Benzing 1990) (ver capítulo 18). A pesar de la importancia de esta simbiosis (aumenta el acceso de nutrientes a las plantas) el fénomeno ha sido poco documentado. Y es que, como observaron Lesica y Antibus (1990) en los bosques lluviosos de Costa Rica (tanto en los de tierras altas como en los de tierras bajas) solo un pequeño porcentaje de las epífitas (< 25% de las especies) presenta micorrizas. Tal situación podría deberse a las características mismas del "suelo" del dosel, pero también a que en ese ambiente la disponibilidad de nutrientes no es tan baja como se cree.

Muchos hongos no les confieren ninguna ventaja a las epífitas; otros actúan incluso como parásitos. En realidad se sabe poco sobre las enfermedades que un hongo puede provocarle a una epífita en condiciones naturales. Algunos autores se refieren a ellas (por ejemplo Zotz 1998), pero solo existe un estudio detallado sobre el tema y éste trata sobre la infección que una especie de hongo provoca en la orquídea *Tolumnia variegata* (Meléndez & Ackerman 1993, 1994). Esta investigación mostró, entre otras cosas, que la infección causada por el hongo no tuvo mayores consecuencias en la capacidad reproductiva de la orquídea.

Las interacciones con animales, por su parte, son muchas y muy variadas, y las hay desde las que les deparan beneficios a ambos participantes hasta las que son de naturaleza unilateral. Las epífitas resultan sumamente atractivas para la fauna del dosel: les sirven de refugio y alimento a muchos animales y muchos de ellos las polinizan y diseminan sus semillas. Al parecer una buena parte de las epífitas interactúa con hormigas, lo que no resulta sorprendente en virtud de la ubicuidad de estos insectos en el dosel. Sin embargo, también se dan interacciones con otros animales (Nadkarni & Matelson 1989, Benzing 1990). Las bromeliáceas, por ejemplo, le proporcionan refugio (en sus tanques o entre sus hojas) a una variada fauna, entre la que es posible observar desde larvas de mosquito hasta anfibios, incluidas las lombrices de tierra (Fish 1983, Frank 1983, Fragoso & Rojas-Fernández 1996). Muchos de estos organismos cumplen todo su ciclo de vida en el dosel y algunos son específicos de determinadas especies de bromelia.

Una de las interacciones más interesantes tiene lugar entre las hormigas y las epífitas. Los "jardines colgantes", una mezcla de suelo, material vegetal y secreciones de las mismas

hormigas, son producto de esa relación. Al parecer, varias especies de epífitas crecen únicamente en esos jardines (Davidson 1988) y les sirven de apoyo estructural a los nidos de las hormigas (Yu 1994). Otras especies de hormigas gozan del alimento y los sitios de anidación que les ofrecen las epífitas y, a cambio, las protegen de los herbívoros y otros competidores (Benzing 1990). En otras asociaciones, más abundantes en el sudeste asiático que en América, son las hormigas las que les proporcionan el alimento a las epífitas (en forma de materia orgánica que libera nutrientes extra para la planta) (Janzen 1974). En efecto, en Malasia, Treseder *et al*. (1995), luego de analizar los tejidos de *Dischidia major* (Asclepiadaceae) con isótopos estables (ver Recuadro 11.1), estimaron que el 29% del nitrógeno y el 39% del carbono obtenidos por la planta proviene de las hormigas que conviven con ellas: el nitrógeno se origina en el material orgánico que las hormigas depositaban en las cavidades del tallo y el carbono en la respiración de los insectos. Una característica particular de esa planta es que presenta estomas en las paredes de las cavidades (donde viven las hormigas), lo que le permite aprovechar el elevado nivel de CO_2 que se acumula en estos espacios (para realizar la fotosíntesis).

Las hormigas pueden, evidentemente, llegar a ser un factor fundamental en la estructura y composición de las comunidades de epífitas de ciertos bosques, pues, además, actúan como agentes diseminadores (Catling 1997). Y es que, aunque la mayoría de las epífitas son diseminadas por el viento (de hecho, la mayoría de las epífitas son orquídeas, un grupo con semillas predominantemente anemócoras) (Arditti 1992), todas, incluso las semillas de las orquídeas (con todo y lo diminutas que son) pueden ser diseminadas por ciertas especies de hormigas (Benzing & Clements 1991).

Las epífitas son polinizadas básicamente por insectos, pero no faltan las especies ornitófilas (en las familias Ericaceae y Gesneriaceae), e incluso algunas que son polinizadas por mamíferos (p.ej. por murciélagos y roedores) (Lumer 1980). Pero, no debemos olvidar que las flores de las epífitas deben competir por los polinizadores y eso significa competir con las flores de los árboles y de las lianas, mucho más numerosas que ellas (ver capítulo 20). Por eso, para atraer la atención de los polinizadores, varias especies de epífitas han desarrollado métodos muy sofisticados, como secreciones de néctar de gran calidad energética u otro tipo de estrategias (Ackerman 1986). Sin embargo, como ya se mencionó, muchas veces la fertilización se ve limitada por el reducido número de polinizadores.

Al contrario de lo que ocurre con las plantas terrestres (ver capítulo 19), se cuenta con poca información sobre herbivoría en epífitas. Janzen (1974) y Huxley (1978) señalan que algunos insectos se alimentan del follaje de *Hydnophytum*, y Zotz (1998) destaca que en *Dimerandra emarginata* la pérdida de área foliar por herbivoría es despreciable. Aún así, se sabe que existe un gran número de especies de mariposas (Riodinidae) cuyas orugas se alimentan de epífitas (DeVries 1996), y, en algunos bosques de altura algunas especies de escarabajos, en particular *Sceloenopla* sp. y *Octotoma* sp., han sido observadas alimentándose de varias especies de *Guzmania* (una bromelia) (Donald Windsor, comunicación personal). Sin embargo, aunque algunas veces el daño causado por herbivoría puede llegar a ser bastante evidente en las epífitas (Benzing 1990), pareciera que este tipo de plantas no es muy apetecido por los animales. Tal rechazo podría deberse a la dureza de sus hojas, a su bajo contenido de nutrientes o incluso a la presencia de compuestos secundarios (capítulo 19). Por otra parte, aunque aparentemente no se ha observado a ninguna hormiga cortadora del género *Atta* cosechando el follaje de ninguna epífita, sí se las ha visto cosechando el de *Clusia uvitana*, una hemiepífita (G. Zotz, datos sin publicar).

Ecofisiología

La ecofisiología de las epífitas vasculares ha recibido bastante atención en los últimos años y esto por dos razones. Por una parte, porque se ha aceptado el hecho de que los organismos del

dosel constituyen un componente importante de la biodiversidad de los trópicos y un elemento crucial para el funcionamiento del ecosistema; por otra, porque ahora se cuenta con equipos electrónicos portátiles y eficaces (Zotz & Winter 1996a) y porque, además, han aumentado las posibilidades de acceder al dosel (Moffett & Lowman 1995). Las reseñas más recientes sobre ecofisiología de epífitas pueden hallarse en Lüttge (1989, 1997) y Benzing (1990) y la literatura más antigua, en Gessner (1956). Madison (1977) fue el primero en notar que los ecofisiólogos parecían inclinarse por el estudio de la familia Bromeliaceae, situación que continúa tal cual. El conocimiento de la ecofisiología de las epífitas vasculares muestra, desde el punto de vista taxonómico, un sesgo importante. Por un lado, se sabe mucho sobre las bromeliáceas (analizada recientemente por Medina 1990 y Martin 1994); por otro, la familia Orchidaceae, la familia con la mayor cantidad de especies epífitas, se conoce poco (Goh & Kluge 1989). En el contexto de los estudios ecofisiológicos de las epífitas, Zotz (1997b) ha señalado la importancia de tomar en consideración el tamaño del individuo, pues la capacidad fotosintética incrementa linealmente con éste. Esta observación fue comprobada en la orquídea *Dimerandra emarginata*, pero se ha verificado en un gran número de otras especies de epífitas. Una clara descripción del tamaño de la planta estudiada facilitaría, en gran medida, la realización de comparaciones entre estudios.

La ecofisiología de las hemiepífitas también ha sido objeto de considerable atención. Las hemiepífitas primarias, sobre todo, resultan particularmente atractivas para el ecofisiólogo, pues presentan los dos estadios, el epífito y el terrestre (Holbrook & Putz 1996a). El primer estadio corresponde a las holoepífitas (Zotz & Winter 1994a), el segundo, a los árboles independientes (Zotz *et al*. 1997a). Básicamente, los estudios se han dirigido a comparar las respuestas que cada estadio le exige al individuo, en particular en lo que respecta a la presencia de agua y nutrientes (Ball *et al*. 1991a,b; Borland *et al*. 1992, Franco *et al*. 1994, Putz & Holbrook 1989, Holbrook & Putz 1996a,b,c; Zotz & Winter 1996b). Ese marcado interés científico contrasta, sin embargo, con la poca atención que han recibido las hemiepífitas secundarias.

Fotosíntesis y ganancia de carbono

Al igual que el resto de las plantas vasculares, las epífitas obtienen carbono atmosférico mediante el proceso de fotosíntesis (capítulo 10). Hasta el momento se conocen tres metabolismos fotosintéticos (C_3, C_4, y CAM, "Crassulacean Acid Metabolism") (ver Recuadro 12.2) pero en las epífitas vasculares solo se han podido detectar con certeza el C_3 y el CAM (Benzing 1990). Un gran número de estudios demuestra que entre las orquídeas epífitas de los bosques tropicales de tierras bajas el porcentaje de especies CAM se relaciona inversamente con la precipitación. Las cifras obtenidas van desde un 26% y un 24% en los bosques lluviosos de Nueva Guinea y Australia, respectivamente (Winter *et al*. 1983; Earnshaw *et al*. 1987), a un 40% en los bosques estacionales de la Isla de Barro Colorado (Zotz & Ziegler 1997) en Panamá, a un 62% en los bosques abiertos y relativamente secos de Australia (Winter *et al*. 1983), hasta un 100% en un bosque seco en México (Mooney *et al*. 1989). Del mismo modo, la proporción de especies CAM incrementa en un gradiente que va desde los hábitats más umbrosos de un bosque hasta los más expuestos (Wallace 1981, Griffiths & Smith 1983, Zotz & Ziegler 1997). A diferencia de las plantas con metabolismo fotosintético C_3 y C_4, las cuales abren los estomas durante el día, las plantas con metabolismo CAM abren sus estomas durante la noche, lo que les permite conservar agua, pues en ese momento la demanda evaporativa es mucho menor (Winter & Smith 1996a,b; Medina 1996). Así, el metabolismo fotosintético CAM resulta ventajoso en situaciones de poca disponibilidad de agua (situaciones, por cierto, típicas del hábitat epifítico).

Las epífitas muestran una tasa máxima de fijación de CO_2 *in situ* (A_{max} o capacidad fotosintética) (ver descripción en capítulo 10)

RECUADRO 12. 2. Fotosíntesis a través del Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM)

La gran mayoría de las plantas vasculares utiliza el metabolismo C_3 para realizar la fotosíntesis. La fijación del CO_2 del aire ocurre durante el día, y es un proceso mediado por la enzima ribulosa bifosfato-carboxilasa (RUBISCO). Sin embargo, los tejidos de las plantas que presentan el metabolismo fotosintético CAM siguen dos vías para fijar el CO_2: por medio de la enzima RUBISCO o por medio de la enzima fosfoenol piruvato-carboxilasa (PEP-C). La fijación de CO_2 a través de la PEP-C y la consiguiente producción de ácido málico ocurre básicamente durante la noche, mientras que los procesos fotosintéticos mediados por RUBISCO ocurren durante el día. Se estima que aproximadamente un 6% de todas las plantas angiospermas (unas 16 000 especies) presenta metabolismo CAM (Winter & Smith 1996a).

Normalmente, el metabolismo CAM presenta cuatro fases (Osmond 1978):

I. Apertura nocturna de los estomas, fijación de CO_2 (por PEP-C) y generación de ácido málico (este ácido se almacena en las vacuolas).

II. Fase de transición matutina. Fijación parcial de CO_2 mediante PEP-C y RUBISCO.

III. Refijación, mediante RUBISCO, del CO_2 generado por el ácido málico. Los estomas permanecen cerrados durante todo el día.

IV. Apertura vespertina de los estomas; fijación de CO_2 principalmente por RUBISCO.

En un principio se pensaba que el metabolismo CAM era una característica exclusiva de las plantas suculentas que se encuentran en las zonas áridas y desérticas, pero se ha comprobado que este tipo de plantas habita, en su mayoría, en el dosel de los bosques tropicales; es decir, está conformado en su mayoría por epífitas vasculares (Winter & Smith 1996a). La principal ventaja que ofrece el metabolismo CAM es una mayor conservación de agua y esto obedece a que, como los estomas se abren durante la noche para fijar CO_2, las pérdidas transpiratorias se reducen (la demanda evaporativa es mucho menor durante la noche) (Larcher 1994). Otra ventaja del metabolismo CAM es la flexibilidad que brinda en cuanto a la adquisición del carbono atmosférico. El grado en que se exprese cada una de las cuatro fases descritas anteriormente les confiere a las epífitas una gran plasticidad para responder a las presiones ambientales. Y por último, al tener la posibilidad de reciclar el CO_2 producto de su propia respiración, este tipo de plantas puede, incluso en condiciones de estrés hídrico severo o de radiación muy alta (lo que causa el cierre total de los estomas) mantener cierta actividad metabólica y aliviar, así, la fotoinhibición (Griffiths et al. 1989a; ver capítulo 10).

Ahora bien, en los últimos años ha quedado claro que no existe una división tajante entre plantas C_3 y plantas CAM. Un gran número de especies son plantas CAM facultativas; es decir, en condiciones favorables muestran un metabolismo C_3, y en condiciones adversas (una sequía, por ejemplo) cambian a metabolismo CAM. Ese tipo de cambio reversible se ha observado incluso en períodos tan cortos como de un solo día (Zotz & Winter 1993).

relativamente moderada, incluso en condiciones favorables, como sería durante la estación lluviosa (Tabla 12.1). Y, por lo general, debido a las limitaciones ambientales (exceso de luminosidad, baja humedad atmosférica, escasez de agua) la tasa máxima se mantiene apenas por períodos cortos. En la Figura 12.3 se pueden observar los cambios fisiológicos que sufre una orquídea epífita (*Dimerandra emarginata*) en su patrón de intercambio de CO_2 con la atmósfera, al pasar de irrigación constante a condiciones de sequía. Incluso sin estrés hídrico es evidente que la tasa de fotosíntesis se deprime al mediodía. Tras unos 10 días de sequía, el intercambio de CO_2 entre la atmósfera y la planta prácticamente se suspende.

En las epífitas vasculares la ganancia de carbono a largo plazo se ha estimado únicamente en una ocasión, al comparar tres especies con fenología y metabolismo fotosintético muy diferentes (Zotz & Winter 1994a). Estas especies fueron *Clusia uvitana*, especie perennifolia con metabolismo fotosintético C_3/CAM; *Polypodium crassifolium*, helecho perennifolio con metabolismo C_3, y *Catasetum viridiflavum*, orquídea caducifolia, también con metablismo C_3. Sometidas a una estación seca que duró cuatros meses, se observaron los siguientes resultados: *C. uvitana*, redujo su ganancia diaria de carbono a menos de la mitad, e incluso cambió su forma de adquirirlo: pasó de fijación diurna

TABLA 12.1. Tasa máxima de fijación neta de CO_2 (A_{max}) observada *in situ* en epífitas en condiciones favorables. El asterisco señala las plantas con metabolismo fotosintético CAM.

Especie (Familia)	A_{max} (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	Referencia
Catasetum viridiflavum (Orchidaceae)	6.4	Zotz y Winter (1994a)
Caularthron bilamellatum (Orchidaceae) *	6.0	Herz y Zotz (sin publicar)
Dimerandra emarginata (Orchidaceae)	7.0	Zotz y Tyree (1996)
Drymoglossum piloselloides (Polypodiaceae)	1.5	Kluge *et al*. (1989)
Guzmania monostachya (Bromeliaceae)	1.5	Maxwell *et al*. (1995)
Polypodium crassifolium (Polypodiaceae)	7.8	Zotz y Winter (1994a)
Schomburgkia humboldtiana (Orchidaceae) *	3.5	Griffiths *et al*. (1989b)
Tillandsia flexuosa (Bromeliaceae) *	1.0	Griffiths *et al*. (1989b)
Especies de plantas de cultivo C_3	20-40	Larcher (1994)

(C_3) a fijación nocturna (CAM); las hojas nuevas de *C. viridiflavum* surgieron al final de la estación seca y exhibieron una ganancia de carbono muy limitada (pero ésta aumentó considerablemente a comienzos de la estación lluviosa), y, finalmente, *Polypodium crassifolium* mostró una ganancia negativa de carbono durante la estación seca. No obstante, durante la estación lluviosa esta última especie fue la que presentó la A_{max} más alta. A pesar de estas diferencias, la fijación de carbono anual de las tres especies fue muy similar (aproximadamente 1000 g m^{-2} $año^{-1}$). La eficiencia en el uso del agua fue, sin embargo, mayor (casi el doble) en *Clusia uvitana*, especie con metabolismo fotosintético variable.

Conviene aclarar que los estudios anteriormente descritos se llevaron a cabo a nivel de hoja (ver discusiones referentes a la limitación de este tipo de mediciones en los capítulos 10 y 11). El intercambio de gases a nivel de órganos no foliares, como tallos, raíces y estructuras reproductivas, ha recibido mucho menos atención (Benzing 1990). Muchas orquídeas y aráceas presentan clorofila en sus raíces, situación que cobra particular importancia en el caso de las orquídeas sin tallo, como *Campylocentrum tyrridion* (Winter *et al*. 1985) o *Chiloschista usneoides* (Cockburn *et al*. 1985). En estas especies la fijación de CO_2, a nivel de la planta, depende exclusivamente de las raíces. Como ha sugerido Benzing (1990), sería

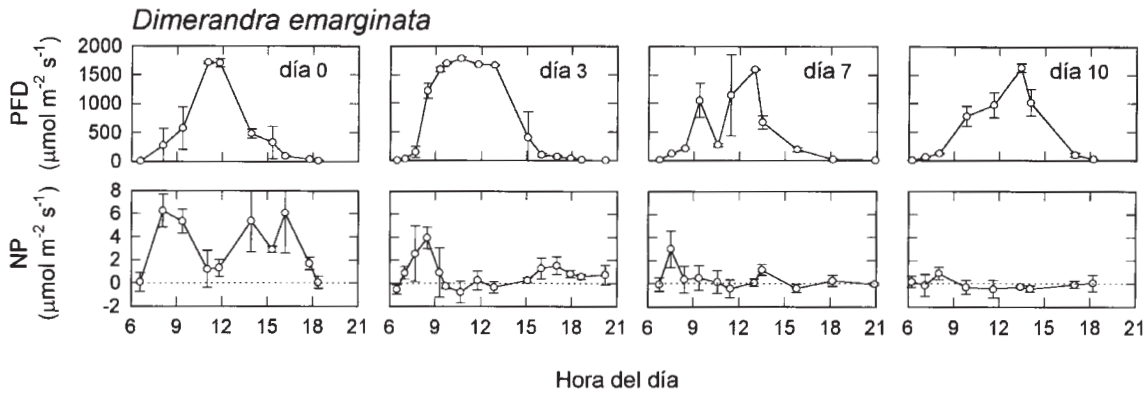


FIGURA 12.3 Cambios observado *in situ* en el intercambio neto de CO_2 (NP) entre la orquídea epífita *Dimerandra emarginata* y la atmósfera durante un período de sequía en Panamá. En el gráfico aparecen la densidad de flujo de fotones (PFD) y el NP antes de comenzar la sequía (día 0) y luego de haber comenzado ésta (días 3, 7 y 10). Los valores representan promedios ± 1 desviación estándar (modificado de Zotz y Tyree 1996).

muy esclarecedor poder realizar un análisis profundo sobre la contribución de los diferentes órganos de una epífita a la fijación de carbono del individuo entero.

Entre las hemiepífitas, la atención parece haberse centrado en gran medida en un solo género: *Clusia*. Luego de que Tinoco-Ojanguren & Vásquez-Yánes (1983) descubrieran el metabolismo CAM en *C. lundelli*, un vasto número de estas especies ha sido estudiado, tanto en el laboratorio como en el campo. Como anotara Lüttge (1991, 1996), la mayoría de las especies de este género presentan o metabolismo C_3/CAM o metabolismo CAM, exclusivamente. Menos atención ha recibido el proceso fotosintético que tiene lugar en *Ficus*, género hemiepifítico mucho más numeroso (Ting *et al*. 1987). Es interesante destacar que durante su estadio terrestre las hemiepífitas muestran la misma capacidad fotosintética que los árboles: en *Cosmibuena macrocarpa* (Rubiaceae), por ejemplo, la A_{max} puede exceder los 24 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} (Zotz *et al*. 1997a). Y, durante el estadio epífito están sujetas a las mismas limitaciones que las holoepífitas. El acceso restringido al agua parece limitar la ganancia de carbono de estas plantas, tal y como informaran Zotz y Winter (1996a). Estos autores estudiaron, por períodos de 24 horas, el intercambio de CO_2 entre un sinnúmero de hemiepífitas leñosas y la atmósfera, y observaron que, para una misma especie, la ganancia diaria de carbono de los individuos en fase epífita era mucho más baja (en promedio menos de la mitad) que la de los individuos en fase terrestre.

En el bosque estacional de la Isla de Barro Colorado se han llevado a cabo estudios a largo plazo sobre ganancia de carbono *in situ* en individuos de *Clusia uvitana* en fase terrestre (Zotz & Winter 1994b, 1996b) y se ha encontrado que la luz es el factor que más afecta la ganancia de carbono, independientemente de la estación del año (las mediciones se realizaron durante un año, por períodos de 24 h y en hojas que se encontraban tanto al sol como a la sombra). Este resultado contrasta con lo encontrado en las holoepífitas: en ellas los cambios en la disponibilidad de agua (cambios estacionales) parecen influir mucho más en la ganancia de carbono (Zotz & Winter 1996b). Asimismo, los valores de productividad primaria anual obtenidos en las hojas de *C. uvitana* que se encontraban al sol fueron más altos que los observados hasta ahora en los árboles de las zonas templadas. Lo que es más, esos valores fueron apenas un 30% más bajos que los que se han observado en algunas especies arbóreas tropicales como *Ceiba pentandra*, de carácter netamente pionero (Zotz & Winter 1994b).

Aunque con frecuencia la fotosíntesis foliar es utilizada para estimar la productividad primaria, es preciso tener en cuenta que muchas veces el intercambio de CO_2 entre la hoja y la atmósfera y el crecimiento del individuo no están relacionados (ver una discusión en el capítulo 10) y esto podría explicarse en función de las distintas maneras en que puede transferirse un asimilado fotosintético (como ocurre, por ejemplo, con el almacenaje transitorio de carbohidratos) (Körner 1991). Por consiguiente, al estudiar la productividad primaria con base en la fotosíntesis es conveniente, también, realizar mediciones sobre el almacenamiento de carbohidratos y el incremento en la biomasa de los diversos órganos de la planta. De esa forma se podrá obtener una aproximación más cercana a la correlación que existe entre el intercambio de gases a nivel foliar y el crecimiento de la planta entera. De hecho, en *Clusia uvitana*, la ganancia diaria de carbono a nivel foliar fue similar en la estación lluviosa y en la estación seca, pero el crecimiento vegetativo fue contundentemente estacional (Zotz & Winter 1994b).

Relaciones hídricas

Estrechamente relacionadas con la ganancia de carbono se encuentran las relaciones hídricas de una planta. Y es que la fijación de CO_2 está indefectiblemente ligada a la pérdida de agua, excepto quizás en sitios muy húmedos. Asimismo, y ya lo hemos destacado, el agua juega un papel muy importante en la distribución –a macroescala y a microescala– de las epífitas. El xeromorfismo es muy común en las epífitas y se presenta generalmente asociado al metabolismo fotosintético CAM. De hecho, las

especies epífitas con metabolismo CAM superan en número a las especies terrestres con metabolismo CAM (Winter *et al.* 1983). El xeromorfismo incluye la suculencia, las cutículas gruesas y algunas particularidades de las raíces. Muchas bromelias presentan medios novedosos para tolerar la sequía (vástagos en forma de roseta o "tanques" diseñados para captar y almacenar agua), pero muchas otras tienden al xeromorfismo y a presentar metabolismo tipo CAM. Es en las epífitas donde se encuentran los más peculiares métodos para absorber agua, y entre ellos figuran las raíces velamentosas de aráceas y orquídeas y los tricomas foliares de las bromelias (Lüttge 1989, Benzing 1990). Incluso las raíces de las cactáceas epífitas responden a la desecación de una forma diferente a sus contrapartes terrestres, lo que les permite aprovechar mejor el agua de las lluvias (North & Nobel 1994).

Como ya se mencionó, las plantas con metabolismo CAM se caracterizan por un ritmo estomático invertido; no obstante, la tasa de transpiración de las epífitas es generalmente baja y, asombrosamente, las especies con metabolismo C_3 no difieren demasiado, en este aspecto, de las especies con metabolismo CAM. En efecto, Griffiths *et al*. (1986) observaron que, en un mismo bosque, la tasa de pérdida de agua de las bromelias epífitas C_3 y de las bromelias CAM era muy similar. Lo mismo encontraron Zotz & Andrade (1998) en las bromelias *Guzmania monostachya* (especie de metabolismo C_3/CAM) y *Tillandsia fasciculata* (especie estrictamente CAM), ambas sobre un mismo árbol hospedero. Es más, en condiciones similares, se ha observado que los helechos epífitos C_3, *Polypodium crassifolium* y *P. phyllitidis*, presentan tasas de pérdida de agua menores que *Epiphyllum phyllanthus* y *Rhipsalis baccifer*, cactáceas epífitas estrictamente CAM (Andrade & Nobel 1997). Hay que destacar, sin embargo, que si no existe un mecanismo de regulación interna, las plantas pequeñas son las que más pueden verse afectadas por la pérdida de agua. *Guzmania monostachya*, por ejemplo, puede perder hasta un 20% de su contenido de agua en un día seco, mientras que a *Tillandsia fasciculata* (del mismo tamaño) le puede tomar por lo menos una semana de sequía perder esa misma cantidad (Zotz & Andrade 1998). Este factor podría explicar la distribuciónes de ambas plantas sobre el hospedero *Annona glabra*: *G. monostachya* suele encontrarse en las partes internas de la copa, *T. fasciculata* en sitios más expuestos (Zotz 1997b).

Cuando se presentan períodos sin lluvia, es probable que la tasa de transpiración de las epífitas se reduzca más rápidamente que la de las plantas terrestres, pues estas últimas pueden recurrir al agua almacenada en el suelo; sin embargo, comparada con la de las plantas terrestres, la recuperación de las epífitas –luego de experimentar un déficit hídrico– es, al parecer, mucho más rápida: la tasa máxima de transpiración se alcanza por lo general unos tres o cuatro días después de rehidratadas las raíces (Andrade & Nobel 1996). Los tejidos de los vástagos también muestran una recuperación pronta, de uno a tres días, dependiendo del grado de desecación. Esto es particularmente cierto para las cactáceas y los helechos epífitos (Andrade & Nobel 1996, 1997; Sinclair 1983a,b) y para algunas especies de *Tillandsia* (Martin 1994). Además, varias especies de epífitas parecen mostrar cierta tolerancia a la desecación de sus tejidos, y recuperan rápidamente el contenido de agua (Andrade & Nobel 1997, Zotz & Andrade 1998). La capacidad de los tejidos para mantener su potencial hídrico, a pesar de que el contenido de agua haya mermado (capacitancia relativa) varía de una epífita a otra (ver Tabla 12.2). Los valores más bajos los muestran los helechos epífitos, seguidos por las orquídeas, las bromelias y las cactáceas epífitas, y parecen aumentar conforme aumenta la razón volumen (del vástago) : área fotosintética (una medida de la suculencia de la planta). No obstante, el valor más alto que llegan a presentar estas epífitas equivale a la mitad de la capacitancia relativa que muestran los tallos de las cactáceas del desierto (Nobel *et al*. 1992). Es importante señalar, también, que el grado de capacitancia relativa de los tejidos podría estar relacionado con la distribución de las epífitas en el dosel, aunque esto se ha estudiado únicamente

TABLA 12.2. Capacitancia relativa (tolerancia del tejido a la desecación y su correspondiente habilidad para rehidratarse) de algunas epífitas vasculares. Los datos fueron tomados de las fuentes originales o calculados a partir del contenido relativo de agua y potencial osmótico (en el punto de pérdida de turgencia) mediante las curvas de presión-volumen que aparecen en la literatura. Un valor bajo es señal de una tolerancia también baja.

Especie	Familia	Capacitancia relativa (MPa^{-1})	Referencia
Asplenium cuspidatum	Polypodiaceae	0.04	Hietz y Briones (1998)
Elaphoglossum glaucum	Polypodiaceae	0.03	Hietz y Briones (1998)
E. petiolatum	Polypodiaceae	0.03	Hietz y Briones (1998)
Phlebodium areolatum	Polypodiaceae	0.04	Hietz y Briones (1998)
Pleopeltis mexicana	Polypodiaceae	0.03	Hietz y Briones (1998)
Polypodium crassifolium	Polypodiaceae	0.17	Andrade y Nobel (1997)
P. phyllitidis	Polypodiaceae	0.14	Andrade y Nobel (1997)
P. plebeium	Polypodiaceae	0.03	Hietz y Briones (1998)
P. puberulum	Polypodiaceae	0.06	Hietz y Briones (1998)
Pyrrosia adnascens	Polypodiaceae	0.15	Sinclair (1983a)
P. angustata	Polypodiaceae	0.15	Sinclair (1983a)
Dendrobium tortile	Orchidaceae	0.16	Sinclair (1983a)
D. crumenatum	Orchidaceae	0.27	Sinclair (1983a)
Eria velutina	Orchidaceae	0.53	Sinclair (1983a)
Guzmania monostachya	Bromeliaceae	0.30	Zotz y Andrade (1998)
Tillandsia fasciculata	Bromeliaceae	0.70	Zotz y Andrade (1998)
T. utriculata	Bromeliaceae	0.16	Stiles y Martin (1996)
Epiphyllum phyllanthus	Cactaceae	0.55	Andrade y Nobel (1997)
Rhipsalis baccifera	Cactaceae	0.45	Andrade y Nobel (1997)

en algunas especies de bromelias (Zotz & Andrade 1998), de helechos y de cactáceas (Andrade & Nobel 1998, Hietz & Briones 1998). Valdría la pena investigar más acerca de las relaciones hídricas que se presentan en distintas especies y en diferentes tipos de bosque.

En comparación con las plantas terrestres, las epífitas también presentan valores de potencial hídrico y de potencial osmótico particularmente altos (menos negativos) (p.ej., Harris 1918, Biebl 1964, Smith *et al*. 1985). Incluso las especies de *Ficus* hemiepífitos siguen ese mismo patrón: la fase epifítica presenta tejidos con un potencial osmótico e hídrico más alto que su contraparte árborea, lo que indica que la fase epífita hace un uso más conservador del agua (Holbrook & Putz 1996a,b). Los estudios con hemiepífitas resultan especialmente interesantes, no sólo porque permiten comparar los aspectos fisiológicos de plantas en diferentes estadios, sino porque muchas de ellas presentan el metabolismo fotosintético CAM. Zotz *et al*. (1997b), por ejemplo, compararon la relación hídrica y la arquitectura hidráulica de una serie de hemiepífitas leñosas que presentaban ambos metabolismos fotosintéticos (C_3 y C_3/CAM) y encontraron que la tasa de transpiración promedio era mucho menor en las especies C_3/CAM que en las especies C_3. Igualmente, se observó que, en *Clusia uvitana*, casi un 40% del transporte de agua (a través de las raíces aéreas) tiene lugar durante la noche, lo que en cierto modo compensa la baja conductividad hidráulica de esta especie, comparada con las especies hemiepífitas de metabolismo C_3.

Nutrientes

Los nutrientes minerales que utiliza una epífita del dosel no provienen solamente de la atmósfera; muchos de ellos llegan por lixiviación (de las hojas y la corteza del árbol hospedero), por acumulación de hojarasca (como ocurre en el caso de los tanques de algunas bromeliáceas) o, en el caso de algunos helechos, a través del material que logran atrapar en sus raíces (Clarkson *et al*. 1986). El aprovechamiento de los nutrientes lixiviados, así como la descomposición (por las mismas epífitas) de la

hojarasca colectada constituye un "subciclo" que interfiere con el flujo de nutrientes del dosel hacia el suelo. Este subciclo puede retardar la reintegración de los nutrientes al suelo y tener efectos negativos en la vegetación terrestre, especialmente en aquellos hábitats pobres en nutrientes. Benzing y Seemann (1978) se refieren a este proceso como "piratería nutricional".

Con el fin de detectar las posibles fuentes de nitrógeno a las que tenían acceso, no sólo las epífitas sino los hospederos (ver trabajo similar en Recuadro 11.1), Stewart *et al*. (1995) compararon los isótopos estables de este elemento en ambas formas de crecimiento. El estudio indicó que las epífitas pueden recurrir a varias fuentes de nitrógeno: unas recurren a los iones atmosféricos, otras lo derivan de cianobacterias mutualistas (ver capítulo 18) (bacterias que fijan el N_2 de la atmósfera y que habitan en las copas de los árboles). Por otra parte, el flujo de nutrientes al dosel no es uniforme, ni en el tiempo ni en el espacio. Por ejemplo, en un bosque en Honduras, Kellman *et al*. (1982) observaron que más de la mitad de la entrada anual de Ca, K, Mg, P y N se dio en un período de apenas 10 días de lluvia, y Benzing (1990) ha señalado una variación considerable a escalas más finas. Así mismo, la concentración de solutos en los lixiviados del tronco es mayor al comienzo de un evento lluvioso que en sus postrimerías. Resulta interesante la especulación de que una de las principales funciones del velamen de las orquídeas epífitas es atrapar este rico recurso. Además, un buen número de especies epífitas forman asociaciones micorrízicas (Lesica & Antibus 1990, Nadarajah & Nawawi 1993, Gemma 1995) y se ha observado que la hifa del hongo puede penetrar, además de las raíces de la epífita, la corteza en descomposición. Esta observación ha dado lugar a la noción de "epifitosis" antes mencionada (Ruinen 1953).

En general, las plantas que crecen en el dosel muestran un contenido de nutrientes relativamente bajo. En este sentido, otras de las características que las epífitas comparten con las plantas de hábitats pobres en nutrientes son su carácter perennifolio y una baja razón vástago : raíz. Sin embargo, en el dosel las condiciones son bastante diversas y la deficiencia de nutrientes no es típica de todos los hábitats. Algunos micrositios acumulan una gran cantidad de humus orgánico y pueden contener muchos nutrientes (Nadkarni 1984, Putz & Holbrook 1989). De hecho, en los llanos venezolanos, al comparar la concentración de nutrientes foliares presente en los individuos epífitos y terrestres de las especies hemiepífitas *Ficus pertusa* y *F. trigonata* se observó que la concentración más alta la mostraban las hojas de los individuos epífitos (Putz & Holbrook 1989). El hecho de que algunos hospederos produzcan raíces adventicias que "suben" al dosel, refuerza la importancia de la acumulación de nutrientes en el humus del dosel (Nadkarni 1981). Con todo, en ciertos casos la concentración de nutrientes foliares puede ser menor en los individuos epífitos que en los terrestres (p.ej., en *Clusia uvitana*) (Zotz & Winter 1994a,b) o no mostrar ninguna diferencia significativa (p.ej., en *Didymopanax pittieri*) (Feild *et al*. 1997), lo que bien puede deberse al tipo de sustrato en que crece el individuo epífito.

Conservación

Las estrategias de conservación de las epífitas están ligadas, en primera instancia, a la conservación de los hospederos que les sirven de soporte; es decir a la conservación del bosque, y el bosque, lamentablemente, está sujeto a una destrucción continua (Turner *et al*. 1994). Existen, sin embargo, algunas particularidades referentes a la conservación de las epífitas vasculares. En primer lugar, el número de especies de orquídeas (de géneros como *Cattleya*) y de bromeliáceas que se colecta es impresionante. Otras epífitas, por su parte, son tan escasas que incluso una colecta moderada las hace peligrar. Este es el caso de las especies grises de *Tillandsia*, cuya demanda para fines ornamentales de parte de países como Alemania u Holanda es tan grande que solo puede satisfacerse colectando las plantas silvestres (Schippmann & Zizka 1994). De hecho, en algunas áreas de México y Guatemala ya se

perdieron las poblaciones de esta especie. En segundo lugar, las epífitas se ven afectadas de manera diferencial por los intensos cambios que experimenta el ambiente (Turner *et al*. 1994, Hietz-Seifert & Hietz 1995). En efecto, al comparar las comunidades de epífitas de un bosque intacto con las de un pastizal, Hietz-Seifert & Hietz (1995) no observaron ninguna diferencia significativa en cuanto a la abundancia de epífitas, pero sí en cuanto a su composición florística. Parece razonable suponer que las especies más sensibles a la sequía –que normalmente ocupaban los estratos más bajos del bosque– fueron las más afectadas por los cambios microclimáticos que produjo la deforestación, y fueron, por lo tanto, reemplazadas por aquellas especies habituadas a los sitios más expuestos del dosel. Williams-Linera & Lawton (1995) analizan algunos aspectos relativos a la conservación de las hemiepífitas y destacan el papel de los higuerones (*Ficus*) como especies "clave" o "piedras angulares" de los bosques tropicales. Estos árboles constituyen una fuente constante de alimento para muchos frugívoros y su desaparición podría tener efectos insospechados en el resto del ecosistema (ver capítulo 22).

Perspectivas de investigación futura

A lo largo de este capítulo se ha querido destacar el carácter relativamente sesgado que presenta la información concerniente a epífitas y hemiepífitas. Es clara la necesidad de realizar estudios –*in situ* y a largo plazo– sobre la ecología, la demografía y la fisiología de estas plantas. Y, la carencia de recursos no debe constituir un obstáculo. La ecofisiología de las plantas puede estudiarse sin necesidad de recurrir a equipos sofisticados: los cambios estacionales en la actividad del metabolismo CAM pueden estudiarse con una simple titulación química, y muchos otros estudios, como los que atañen a las relaciones hídricas, no precisan de mucho más que un horno y una balanza (p. ej., Zotz & Andrade 1998). Vale destacar, eso sí, que aunado a la investigación fisiológica, los estudios descriptivos y experimentales de la estructura y la dinámica de las poblaciones de epífitas y hemiepífitas deben ocupar un lugar prioritario. Como prioritario resulta también que antes de llevar a cabo cualquier investigación se revise concienzudamente la literatura pertinente, para, en la medida de lo posible, estandarizar metodologías y ampliar las posibilidades de comparar los resultados obtenidos en diferentes estudios.

Literatura citada

Ackerman, J.D.1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. Selbyana **9**: 52- 60.

Ackerman, J.D.1989. Limitations to sexual reproduction in *Encyclia krugii* (Orchidaceae). Systematic Botany **14**: 101-109.

Ackerman, J.D. 1998. Evolutionary potential in orchids: patterns and strategies for conservation. Selbyana **19**: 8-14.

Ackerman, J.D. & A.M. Montalvo. 1990. Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. Ecology **71**: 263-272.

Ackerman, J.D. & J.C. Montero Oliver. 1985. Reproductive biology of *Oncidium variegatum*: moon phases, pollination and fruit set. American Orchid Society Bulletin **54**: 326-329.

Ackerman, J.D., A. Sabat, & J.K. Zimmerman. 1996. Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. Oecologia **106**: 192-198.

Andrade J.L. & P.S. Nobel. 1996. Habitat, CO_2 uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian Tropical Forest. Journal of Tropical Ecology **12**: 291-306.

Andrade, J.L. & P.S. Nobel. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. Biotropica **29:** 261-270.

Anónimo. 1968. How old is an orchid plant? American Orchid Society Bulletin **37**: 405.

Arditti, J. 1992. Fundamentals of orchid biology. John Wiley, USA.

Ball, E., J. Hann, M. Kluge, H.S.J. Lee, U. Lüttge, B. Orthen, M. Popp, A. Schmitt, & I.P. Ting. 1991a. Ecophysiological component of the tropical CAM-tree *Clusia* in the field. I. Growth of *Clusia rosea* Jacq. on St. John, US. Virgin Islands, Lesser Antilles. New Phytologist **117**: 473-481.

Ball, E., J. Hann, M. Kluge, H.S.J. Lee, U. Lüttge, B. Orthen, M. Popp, A. Schmitt, & I.P. Ting. 1991b.

Ecophysiological component of the tropical CAM-tree *Clusia* in the field. II. Modes of photosynthesis in trees and seedlings. New Phytologist **117**: 483-492.

Bennett, B.C. 1991. Comparative biology of neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. Journal of Tropical Ecology **17**: 248-255.

Benzing, D.H. 1978a. Germination and early establishment of *Tillandsia circinnata* Schlecht. (Bromeliaceae) on some of its hosts and other suPports in Southern Florida. Selbyana **5**: 95-106.

Benzing, D.H. 1978b. The life history profile of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) and the rarity of extreme epiphytism among the angiosperms. Selbyana **2**: 325-337.

Benzing, D.H. 1979 Alternative interpretations for the evidence that certain orchids and bromeliads act as shoot parasites. Selbyana **5**: 135-144.

Benzing, D.H. 1980. The biology of bromeliads. Mad River Press, USA.

Benzing, D.H. 1981a. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in Southern Florida. Selbyana **5**: 256-263.

Benzing, D.H. 1981b. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. Selbyana **5**: 248-255.

Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press, UK.

Benzing, D.H. 1995. Vascular Epiphytes. Pp. 225-254 *en* M. D. Lowman & N.M. Nadkarni, editores. Forest Canopies. Academic Press, USA.

Benzing, D.H. & J. Seemann. 1978. Nutritional piracy and host decline: a new perspective on the epiphyte-host relationship. Selbyana **2**: 133-148.

Benzing, D.H. & M.A. Clements. 1991. Dispersal of the orchid *Dendrobium insigne* by the ant *Iridomyrmex cordatus* in Papua New Guinea. Biotropica **23**: 604-607.

Biebl, R. 1964. Zum Wasserhaushalt von *Tillandsia recurvata* L. und *Tillandsia usneoides* L. auf Puerto Rico. Protoplasma **58**: 345-368.

Borland, A.M., H. Griffiths, C. Maxwell, M.S.J. Broadmeadow, N.M. Griffiths, & J.D. Barnes. 1992. On the ecophysiology of the Clusiaceae in Trinidad: expression of CAM in *Clusia minor* L. during the transition from wet to dry season and characterization of three endemic species. New Phytologist **122**: 349-357.

Bush, S.P. & J.H. Beach. 1995. Breeding system of epiphytes in a tropical montane wet forest. Selbyana **16**: 155-158.

Catling, P.M. 1997. Influence of aerial *Azteca* nests on the epiphyte community of some Belizean orange orchards. Biotropica **29**: 237-242.

Catling, P.M., V.R. Brownell, & L.P. Lefkovitch. 1986. Epiphytic orchids in a Belizean grapefruit orchard: distribution, colonization, and association. Lindleyana **1**: 194-202.

Cavelier, J. & Goldstein, G. 1986. Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. Journal of Tropical Ecology **5**: 309-322.

Cavelier, J., D. Solis, & M.A. Jaramillo. 1996. Fog interception in montane forests across the Central Cordillera of Panamá. Journal of Tropical Ecology **12**: 357-369.

Chase, M.W. 1987. Obligate twig epiphytism in the Oncidiinae and other neotropical orchids. Selbyana **10**: 24-30.

Clark, D.B. & D.A. Clark. 1990. Distribution and effect on tree growth of lianas and woody hemi -epiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. Journal of Tropical Ecology **6**: 321-331.

Clarkson, D.T., P.J.C. Kuiper, & U. Lüttge. 1986. Sources of nutrients for land plants from outside the pedosphere. Progress in Botany **48**: 80-96.

Cockburn, W., C.J. Goh, & P.N. Avadhani. 1985. Photosynthetic carbon assimilation in a shootless orchid, *Chiloschista usneoides*: a variant on crassulacean acid metabolism. Plant Physiology **77**: 83-86.

Cook, M.T. 1926. Epiphytic orchids a serious pest on citrus trees. Journal of the Department of Agriculture in Puerto Rico **10**: 5-9.

Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, USA.

Croat, T.B. 1988. Ecology and life forms of Araceae. Aroideana **11**: 4-55.

Daniels, J.D. & R.O. Lawton. 1991 Habitat and host preferences of *Ficus crassiuscula*, a neotropical strangling fig of the lower-montane rain forest. Journal of Ecology **79**: 129 -141.

Davidson, D.W. 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. Ecology **69**: 1138-1152.

Dejean, A., I.C. Olmsted, & R.R. Snelling. 1995. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biospere reserve, Quintana Roo, Mexico. Biotropica **27**: 57-70.

DeVries, P. J. 1996. Butterflies of Costa Rica and their Natural History. Volume II. Riodinidae. Princeton University Press, USA.

Dudgeon, W. 1923. Succession of epiphytes in the *Quercus incana* forest at Landour, western Himalayas. Preliminary notes. The Journal of the Indian Botanical Society **3**: 270-272.

Earnshaw, M.J., K. Winter, H. Ziegler, W. Stichler, N.E.G. Cruttwell, K. Kerenga, P.J. Cribb, J. Wood, J.R. Croft, K.A. Carver, & T.C. Gunn. 1987. Altitudinal changes in the incidence of crassulacean acid metabolism in vascular epiphytes and related life forms in Papua New Guinea. Oecologia **73**: 566-572.

Feild, T.S., R.O. Lawton, & T.E. Dawson. 1997. Comparative nutrient relations in canopy-rooted and ground-rooted *Didymopanax pittieri* Marchal (Araliaceae) hemiepiphytes in a wind -exposed tropical montane forest. Biotropica **28**: 774-776.

Fish, D. 1983. Phytothelmata: flora and fauna. Pp. 1-28 *en* J. H. Frank & L.P. Lounibos, editores. Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities. Plexus Publishing, USA.

Fragoso, C. & P. Rojas-Fernández. 1996. Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rainforest: ecological and historical determinants. Journal of Tropical Ecology **12**: 729 -734.

Frahm, J.P. & S.R. Gradstein. 1990. Ecology of tropical bryophytes: a bibliography. Tropical Bryology **3**: 75-78.

Franco, A.C., E. Olivares, E. Ball, U. Lüttge, & A. Haag-Kerwer. 1994. *In situ* studies of crassulacean acid metabolism in several sympatric species of tropical trees of the genus *Clusia*. New Phytologist **126**: 203-211.

Frank, J.H. 1983. Bromeliad phytothelmata and their biota, especially mosquitos. Pp. 101-128 *en* J. H. Frank & L.P. Lounibos, editores. Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities. Plexus Publishing, USA.

Freiberg, M. 1996. Phenotype expression of epiphytic Gesneriaceae under different microclimatic conditions in Costa Rica. Ecotropica **2**: 49-58.

Freiberg, M. 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. Selbyana **18**: 77-84.

Furman, T.E. 1959. Structural connections between epiphytes and host plants. Proceedings of the 9th International Botanical Congress, Toronto, Canada.

Galloway, D.J. 1991. Tropical lichens: their systematics, conservation, and ecology. Claredon Press, UK.

Gandawijaja, D. & J. Arditti. 1983. The orchids of Krakatau: evidence for a mode of transport. Annals of Botany **52**: 127-130.

García-Franco, J.G. & V. Rico-Gray. 1988. Experiments on seed dispersal and deposition patterns of epiphytes. - The case of *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). Phytologia **65**: 73-78.

García-Franco, J.G. & V. Rico-Gray. 1991. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae) en Veracruz, México. Brenesia **35**: 61-79.

Gemma, J.N. 1995. Mycorrhizae in Hawaiian epiphytes. Pacific Science **49**: 175-180.

Gentry, A.H. & C.H. Dodson. 1987a. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Annals of the Missouri Botanical Garden **74**: 205-233.

Gentry, A.H. & C.H. Dodson. 1987b. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. Biotropica **19**: 149-156.

Gessner, F. 1956. Der Wasserhaushalt der Epiphyten und Lianen, Pp. 915-950 *en* O. Stocker, editor. Handbuch der Pflanzenphysiologie: Pflanze und Wasser. Springer-Verlag, Germany.

Gilmartin, A.J. & G.K. Brown. 1985. Cleistogamy in *Tillandsia capillaris* (Bromeliaceae). Biotropica **17**: 256-259.

Goh, C.J. & M. Kluge. 1989. Gas exchange and water relations in epiphytic orchids, Pp. 139-166 *en* U. Lüttge, editor. Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology. Springer -Verlag, Germany.

Gottsberger, G. & J. A. Amaral. 1984. Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **97**: 391-410.

Gradstein, S.R. &T. Pocs. 1989. Bryophytes. Pp. 311-325 *en* H. Lieth. & M.J.A. Werger, editores. Tropical Rain Forest Ecosystems. Elsevier, The Netherlands.

Griffiths, H. & J.A.C. Smith. 1983. Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. Oecologia **60**: 176-184.

Griffiths, H., U. Lüttge, K.H. Stimmel, C.E. Crook, N.M. Griffiths, & J.A.C. Smith. 1986. Comparative ecophysiology of CAM and C_3 bromeliads. III. Environmental influences on CO_2 assimilation and transpiration. Plant, Cell and Environment **9**: 385-393.

Griffiths, H., B.L. Ong, P.N. Avadhani, & C.J. Goh. 1989a. Recycling of respiratory CO_2 during crassulacean acid metabolism: alleviation of photoinhibition in *Pyrrosia pilloselloides*. Planta **179**: 115-122.

Griffiths, H., J.A.C. Smith, U. Lüttge, M. Popp, W.J. Cram, M. Diaz, H.S.L. Lee, E. Medina, C. Schäfer, & K.H. Stimmel. 1989b. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. IV. *Tillandsia flexuosa* Sw. and *Schomburgkia humboldtiana* Reichb., epiphytic CAM plants. New Phytologist **111**: 273 -282.

Harris, J.A. 1918. On the osmotic concentration of the tissue fluids of phanerogamic epiphytes. American Journal of Botany **5**: 490-506.

Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. Journal of Ecology **85:** 767-777.

Hietz, P. & O. Briones. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. Oecologia **114**: 305-316.

Hietz, P. & U. Hietz-Seifert. 1995a. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal in central Veracruz, Mexico. Journal of Vegetation Science **6**: 487 -498.

Hietz, P. & U. Hietz-Seifert. 1995b. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. Journal of Vegetation Science **6**: 719-728.

Hietz-Seifert, U. & P. Hietz, P. 1995. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in Southern Veracruz, Mexico. Biological Conservation **75**: 103-111.

Holbrook, N.M. & F. E. Putz. 1996a. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: plants that climb up and plants that climb down. Pp. 363-394 *en* S. S. Mulkey, R.L. Chazdon, & A.P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Holbrook, N.M. & F. E. Putz. 1996b. Water relations of epiphytic and terrestrially-rooted strangler figs in Venezuelan palm savanna. Oecologia **106**: 424-431.

Holbrook, N.M. & F. E. Putz. 1996c. From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes. Plant, Cell and Environment **19**: 631-642.

Huxley, C.R. 1978. The ant-plants *Myrmecodia* and *Hydnophytum* (Rubiaceae), and the relationships between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. New Phytologist **80**: 231-268.

Ibisch, P.L. 1996. Neotropische Epiphytendiversität - das Beispiel Bolivien. Martina Galunder -Verlag, Wiehl, Deustchland.

Ibisch, P.L., A. Boegner, J. Nieder, & W. Barthlott. 1996. How diverse are neotropical epiphytes? An analysis based on the "Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru". Ecotropica **2**: 13-28.

Inghe, O. & C.O. Tamm. 1985. Survival and flowering of some perennial herbs. IV. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943 -1981. Oikos **45**: 400-420.

Ingram, S.W. & N.M. Nadkarni. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a Neotropical cloud forest, Costa Rica. Biotropica **25**: 370-383.

Janzen, H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. Biotropica **6**: 237-259.

Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. Acta Phytogeographica Suecica **59:** 1-136.

Johansson, D.R. 1977. Epiphytic orchids as parasites of their host trees. American Orchid Society Bulletin **46:** 703-707.

Kaufmann, S., D.B. McKey, M. Hossaert-McKey, & C. Horvitz. 1991. Adaptions for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). American Journal of Botany **78**: 971-977.

Kellman, M., J. Hudson, & K. Sanmugadas. 1982. Temporal variability in atmospheric nutrient influxes to a tropical ecosystem. Biotropica **14:** 1-9.

Kelly, D.L., E.V.J. Tanner, E.M. NicLughadha, & V. Kapos. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. Journal of Biogeography **21**: 421-440.

Kluge, M., V. Friemert, J. Brulfert, & J. Goh. 1989. *In situ* studies of crassulacean acid metabolism in *Drymoglossum piloselloides,* an epiphytic fern of the humid tropics. Journal of Experimental Botany **40:** 441-452.

Körner, C. 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. Functional Ecology **5**: 162-173.

Kress, W.J. 1989. The systematic occurrence of vascular epiphytes, Pp. 234-261 *en* U. Lüttge, editor. Vascular Plants as Epiphytes: Evolution and Ecophysiology. Springer-Verlag, Germany.

Kress, W.J., H.E. Luther, & Roesel, C.S. 1990. Genetic variation in three species of Florida *Tillandsia*. Journal of the Bromeliad Society **40**: 59-63, 81, 109-111.

Laman, T.G. 1995a. *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a Bornean rain forest canopy. Ecology **76:** 2617-2626.

Laman, T.G. 1995b. The ecology of strangler fig seedling establishment. Selbyana **16:** 223-229.

Larcher, W. 1994. Ökologie der Pflanzen. Ulmer, Stuttgart, Deustchland.

Larson, R.J. 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. Selbyana **13:** 50-56.

Lesica, P. & R.K. Antibus. 1990. The occurrence of mycrorrhizae in vascular epiphytes of two Costa Rican rain forests. Biotropica **22:** 250-258.

Lumer, C. 1980. Rodent pollination of *Blakea* (Melastomataceae) in a Costa Rican cloud forest. Brittonia **32** 512-517.

Lüttge, U. 1989. Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology. Springer-Verlag, Germany.

Lüttge, U. 1991. *Clusia*. Morphogenetische, physiologische und biochemische Strategien von Baumwürgern im tropischen Regenwald. Naturwissenschaften **78:** 49-58.

Lüttge, U. 1996. *Clusia*: plasticity and diversity in a genus of C_3/CAM intermediate tropical trees, Pp. 296-311 *en* K. Winter & J.A.C. Smith, editores. Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution. Springer-Verlag, Germany.

Lüttge, U. 1997. Physiological ecology of tropical plants. Springer-Verlag, Germany.

Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. Selbyana **2:** 1-13.

Martin, C.E. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. The Botanical Review **60:** 1-82.

Matelson, T.J., N.M. Nadkarni, & J.T. Longino. 1993. Longevity of fallen epiphytes in a neotropical montane forest. Ecology **74**: 265-269.

Maxwell, C., H. Griffiths, A.M. Borland, A.J. Young, M.S.J. Broadmeadow, & M.C. Fordham. 1995. Short-term photosynthetic responses of the C_3-CAM epiphyte *Guzmania monostachia* var. *monostachia* to tropical seasonal transitions under field conditions. Australian Journal of Plant Physiology **22:** 771-781.

Medina, E. 1990. Eco-fisiologia y evolución de las Bromeliaceae. Boletin de la Academia Nacional de Ciencias, Cordoba (Arg.) **59**: 71-100.

Medina, E. 1996. CAM and C_4 plants in the humid tropics. Pp. 56-88 *en* K. Winter & J.A.C. Smith, editores. Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution. Springer-Verlag, Germany.

Medina, E., G. Montes, E. Cuevas, & Z. Rokzandic. 1986. Profiles of CO_2 concentration and $\delta^{13}C$ values in tropical rain forests of the upper Rio Negro Basin, Venezuela. Journal of Tropical Ecology **2:** 207-217.

Meléndez, E.J. & J.D. Ackerman. 1993. The effects of a rust infection on fitness components in a natural population of *Tolumnia variegata* (Orchidaceae). Oecologia **94:** 361-367.

Meléndez, E.J. & J.D. Ackerman. 1994. Factors associated with a rust infection (*Sphenosphora saphena*) in an epiphytic orchid (*Tolumnia variegata*). American Journal of Botany **81**: 287-293.

Michaloud, G. & S. Michaloud-Pelletier. 1987. *Ficus* hemiepiphytes (Moraceae) et arbres supports. Biotropica **19:** 125-136.

Moffett, M.W. & M.D. Lowman. 1995. Canopy access techniques, Pp. 3-26 *en* M. D. Lowman & N.M. Nadkarni, editores. Forest canopies. Academic Press, USA.

Montalvo, A.M. & J.D. Ackerman. 1987. Limitations to fruit production in *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae). Biotropica **19**: 24-31.

Montaña, C., R. Dirzo, & A. Flores. 1997. Structural parasitism of an epiphytic Bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. Biotropica **29:** 517-521.

Mooney, H.A., S.H. Bullock, & J.R. Ehleringer. 1989. Carbon isotope ratios of plants of a tropical forest in Mexico. Functional Ecology **3**: 137-142.

Murren, C.J. & A.M. Ellison. 1998. Seed dispersal characteristics of *Brassavola nodosa* (Orchidaceae). American Journal of Botany **85**: 675-680.

Nadarajah, P. & A. Nawawi. 1993. Mycorrhizal status of epiphytes in Malaysian oil palm plantations. Mycorrhiza **4:** 21-25.

Nadkarni, N.M. 1981. Canopy roots: convergent evolution in rainforest nutrient cycles. Science **214**: 1023-1024.

Nadkarni, N.M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. Biotropica **16**: 249-256.

Nadkarni, N. M. 2000. Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest, Monteverde, Costa Rica. Biotropica **32**: 358-363.

Nadkarni, N.M. & T.J. Matelson. 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. Condor **91:** 891-907.

Nadkarni, N.M. & K. Ferrell-Ingram. 1992. A bibliography of biological literature on epiphytes: an update. Selbyana **13:** 3-24.

Nobel, P.S., J. Cavelier, & J.L. Andrade. 1992. Mucilage in cacti: its apoplastic capacitance, associated solutes, and influence on tissue water relations. Journal of Experimental Botany **43**: 641-648.

North G.B. & P.S. Nobel. 1994. Changes in root hydraulic conductivity for two tropical epiphytic cacti as soil moisture varies. American Journal of Botany **81:** 46-53.

Osmond, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. Annual Review of Plant Physiology **29**: 379-414.

Patiño, S., G. S. Gilbert, G. Zotz, & M. T. Tyree. 1999. Growth and survival of aerial roots of hemiepiphytes in a lower montane tropical moist forest in Panama. Journal of Tropical Ecology **15**: 651-665.

Pearcy, R.W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **41**: 421-453.

Pittendrigh, C.S. 1948. The Bromeliad-Anopheles-Malaria complex in Trinidad. I – The Bromeliad flora. Evolution **2**: 58-89.

Pócs, T. 1976. The role of the epiphytic vegetation in the water balance and humus production of the rain forests of Uluguru Mountains, East Africa. Boissiera **24:** 499-503.

Pócs, T. 1980. The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). Acta Botanica Academiae Scientiarium Hungaricae **26**: 143-167.

Primack, R.B. & P. Hall. 1990. Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid: a four year experimental study. American Naturalist **136:** 638-656.

Pring, G.H. 1944. The life of an orchid plant. Missouri Botanical Garden Bulletin **32:** 111-112.

Putz, F.E. & N.M. Holbrook. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. Selbyana **9:** 61 -69.

Putz, F.E. & N.M. Holbrook. 1989. Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the Llanos of Venezuela. American Journal of Botany **76:** 781-788.

Ranker, T.A. 1992. Genetic diversity of endemic Hawaiian epiphytic ferns: implications for conservation. Selbyana **13:** 131-137.

Ray, T.S. 1990. Metamorphosis in the Araceae. American Journal of Botany **77:** 159-169.

Ray, T.S. 1992. Foraging bahaviour in tropical herbaceous climbers (Araceae). Journal of Ecology **80**: 189-203.

Richards, P.W. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes. Pp. 1233-1270 *en* R. M. Schuster, editor.

New Manual of Bryology. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.

Richards, P.W. 1996. The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge University Press, UK.

Ricklefs, R.E. & D. Schluter. 1993. Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press, USA.

Rico-Gray, V. & L.B. Thien. 1987. Some aspects of the reproductive biology of *Schomburgkia tibicinis* Batem. (Orchidaceae) in Yucatán, México. Brenesia **26:** 13-24.

Ruinen, J. 1953. Epiphytosis. A second view on epiphytism. Annales Bogorienses **1:** 101-157.

Sanford, W.W. 1974. The ecology of orchids, Pp. 1-100 *en* C. L. Withner, editor. The orchids. Scientific Studies. John Wiley & Sons, USA.

Schemske, D.W. 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. Evolution **34**: 489-493.

Schimper, A.F.W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Fischer, Jena.

Schippmann, U. & G. Zizka. 1994. "Graue Tillandsien" - ein Fall für den Artenschutz. Palmengarten **58**: 129-137.

Shuttleworth, W. J., J. H. C. Gash, C. R. Lloyd, C. J. Moore, J. Roberts, A. de O. Marques Filho, G. Fisch, V. de Paula Silvia Filho, M. de Nazare Goes Ribeiro, L.C. B. Molion L.D.A. de Sa, M. R. Nobre, S. R. Patel & J. C. de Moraes. 1985. Daily variations of temperature and humidity within and above Amazonian forest. Weather **40**:102-108.

Sinclair, R. 1983a. Water relations of tropical epiphytes. I. Relationships between stomatal resistance, relative water content and the components of water potential. Journal of Experimental Botany **34**: 1652-1663.

Sinclair, R. 1983b. Water relations of tropical epiphytes. II. Performance during droughting. Journal of Experimental Botany **34**: 1664-1675.

Sipman, H.J.M. & R.C. Harris. 1989. Lichens. Pp. 303-309 *en* H. Lieth & M.J.A. Werger, editores. Tropical Rain Forest Ecosystems. Elsevier, The Netherlands.

Smith, J.A.C., H. Griffiths, M. Bassett, & N.M. Griffiths. 1985. Day-night changes in the leaf water relations of epiphytic bromeliads in the rain forest of Trinidad. Oecologia **67**: 475 -485.

Solbrig, O.T. 1980. Demography and evolution in plant populations. Blackwell Scientific, UK.

Soltis, D.E., A.J. Gilmartin, L. Rieseberg, & S. Gardner. 1987. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia ionatha* and *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae). American Journal of Botany **74**: 531-537.

Stewart, G.R., S. Schmidt, L.L. Handley, M.H. Turnbull, P.D. Erskine, & C.A. Joly. 1995. ^{15}N natural abundance of vascular rainforest epiphytes: implications for nitrogen source and acquisition. Plant, Cell and Environment **18**: 85-90.

Stiles, K. C. & C.E. Martin. 1996. Effects of drought stress on CO_2 exchange and water relations in the CAM epiphyte *Tillandsia utriculata* (Bromeliaceae). Journal of Plant Physiology **149**: 721-728.

Strong, D.R. 1977. Epiphyte load, tree falls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. Journal of Biogeography **4**: 215-218.

Thorold, C.A. 1952. The epiphytes of *Theobroma cacao* in Nigeria in relation to the incidence of black-pod disease (*Phytophtora palmivora*). Journal of Ecology **40**: 125-142.

Ting, I.P., J. Hann, N.M. Holbrook, F.E. Putz, L.d.S.L. Sternberg, D. Price, & G. Goldstein. 1987. Photosynthesis in hemiepiphytic species of *Clusia* and *Ficus*. Oecologia **74**: 339 -346.

Tinoco-Ojanguren, C. & C. Vázquez-Yanes. 1983. Especies CAM en la selva húmeda tropical de los Tuxtlas, Veracruz. Boletin de la Sociedad Botánica de México **45**: 150-153.

Titus, J. H., N. M. Holbrook, & F. E. Putz. 1990. Seed germination and seedling distribution of *Ficus pertusa* and *F. tuerckheimii*: are strangler figs autotoxic? Biotropica **22**: 425-428.

Todzia, C. 1986. Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. Biotropica **18**: 22-27.

Treseder, K.K., D.W. Davidson, & J.R. Ehleringer. 1995. Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. Nature **375**: 137-139.

Turner, I. M., H.T.W. Tan, Y.C. Wee, A.B. Ibrahim, P.T. Chew, & Corlett. 1994. A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. Conservation Biology **8**: 705-712.

Valdivia, P.E. 1977. Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz. Nº 4. Las epífitas. Biotica **2**: 55-81

Vander Meer, P.J. & F. Bongers. 1996. Patterns of tree-fall and branch-fall in tropical rain forest in French Guiana. Journal of Ecology **84:** 19-29.

Voth, P.D. 1939. Conduction of rainfall by plant stems in a tropical rain forest. Botanical Gazette **27**: 328-340.

Wallace, B. J. 1981. The Australian vascular epiphytes: flora and ecology. Ph.D. thesis, University of New England, Australia.

Watson, J.B., W.J. Kress, & C.S. Rosel. 1987. A bibliography of biological literature on vascular epiphytes. Selbyana **10**: 1-23.

Went, F.W. 1940. Soziologie der Epiphyten eines tropischen Regenwaldes. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg **50:** 1-98.

Williams-Linera, G. 1992. Distribution of the hemiepiphyte *Oreopanax capitatus* at the edge and interior of a Mexican lower montane forest. Selbyana **13:** 35-38.

Williams-Linera, G. & R.O. Lawton. 1995. Ecology of hemiepiphytes in forest canopies. Pp. 255 -283 *en* M. D Lowman & N.M. Nadkarni, editores. Forest Canopies. Academic Press, USA.

Windsor, D.M. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest: long-term records from Barro Colorado Island, Panamá. Smithsonian Contributions to Earth Sciences **29**. Smithsonian Institution Press, USA.

Winter, K., E. Medina, V. Garcia, M.L. Mayoral, & R. Muniz. 1985. Crassulacean acid metabolism in roots of the leafless orchid, *Campylocentrum tyrridion* Garay & Dunsterv. Journal of Plant Physiology **118**: 73-78.

Winter, K. & J.A.C. Smith. 1996a. An introduction to crassulacean acid metabolism: biochemical principles and biological diversity, Pp. 1-13 *en* K. Winter & J.A.C. Smith, editores. Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution. Springer - Verlag, Germany.

Winter, K. & Smith, J.A.C. 1996b. Crassulacean acid metabolism: current status and perspectives. Pp. 389-426 *en* K. Winter & J.A.C. Smith, editores. Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution. Springer-Verlag, Germany.

Winter, K., B.J. Wallace, G,C. Stocker, & Z. Roksandic. 1983. Crassulacean acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. Oecologia **57**: 129-141.

Yeaton, R.I. & D.E. Gladstone. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* HBK.) in Guanacaste Province, Costa Rica. Biotropica **14:** 137-140.

Yu, D.W. 1994. The structural role of epiphytes in ant gardens. Biotropica **26**: 222-226.

Zimmerman, J.K. & T.M. Aide. 1989. Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. American Journal of Botany **76**: 67-73.

Zotz, G. 1995. How fast does an epiphyte grow? Selbyana **16**: 150-154.

Zotz, G. 1997a. Substrate use of three epiphytic bromeliads. Ecography **20**: 264-270.

Zotz, G. 1997b. Photosynthetic capacity increases with plant size. Botanica Acta **110**: 306-308.

Zotz, G. 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. Journal of Tropical Ecology **14**: 725-741

Zotz, G. & J.L. Andrade. 1998. Water relations of two co-occurring epiphytic bromeliads. Journal of Plant Physiology **152**: 545-554.

Zotz, G. & M.T. Tyree. 1996. Water stress in the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata* (G. Meyer) Hoehne. Oecologia **107**: 151-159.

Zotz, G. & K. Winter. 1993. Short-term regulation of crassulacean acid metabolism activity in a tropical hemiepiphyte, *Clusia uvitana*. Plant Physiology **102**: 835-841.

Zotz, G. & K. Winter. 1994a. Annual carbon balance and nitrogen use efficiency in tropical C_3 and CAM epiphytes. New Phytologist **126**: 481-492.

Zotz, G. & K. Winter. 1994b. A one-year study on carbon, water and nutrient relationships in a tropical C_3-CAM hemiepiphyte, *Clusia uvitana*. New Phytologist **127:** 45-60.

Zotz, G. & K. Winter. 1996a. Diel patterns of CO_2 exchange in rainforest canopy plants. Pp. 89 -113 *en* S. S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Zotz, G. & K. Winter, K. 1996b. Seasonal changes in daytime versus nighttime CO_2 fixation of *Clusia uvitana* in situ. Pp. 312-323 *en* K. Winter & J.A.C. Smith, editores. Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution. Springer-Verlag, Germany.

Zotz, G. & H. Ziegler. 1997. The occurrence of crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes from Central Panama. New Phytologist **137:** 223-229.

Zotz, G., S. Patiño, & M.T. Tyree. 1997a. CO_2 gas exchange and the occurrence of CAM in tropical woody hemiepiphytes. Flora **192**: 143-150.

Zotz, G., S. Patiño, & M.T. Tyree. 1997b. Water relations and hydraulic architecture of woody hemiepiphytes. Journal of Experimental Botany **48**: 1825-1833.

Zotz, G., P. Bermejo, & H. Dietz. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. Journal of Biogeography **26**: 761-776.

Dinámica de poblaciones y comunidades

Una comunidad ecológica es un conjunto de especies que coexisten en el espacio y en el tiempo y que interactúan de alguna manera. Esta interacción puede ser de muchos tipos –competencia, depredación, parasitismo–, puede involucrar a unas pocas o a numerosas especies, y sus consecuencias pueden ser de distinta naturaleza: desde muy leves, como las que provoca una interacción casual o intermitente, hasta muy profundas, cuando la relación ha sido estrecha y duradera. La dinámica de la interacción dependerá, entonces, de la distribución espacial, y de la abundancia de los organismos que intervienen en ellas.

Los capítulos de esta sección exploran, precisamente, la dinámica de algunas interacciones interespecíficas y sus repercusiones a distintos niveles. Nason, por ejemplo, en el capítulo 13, muestra cómo los vectores de dispersión de polen y semillas pueden ayudar a determinar la estructura genética de las poblaciones de árboles con los que interactúan. Se mencionan en primer lugar los distintos niveles a los que puede analizarse la diversidad genética (intraindividual, entre individuos, entre poblaciones) y los factores que influyen en dicha diversidad: la selección natural, la deriva genética y el flujo de genes. En los árboles, en particular, el patrón de flujo de genes parece estar estrechamente ligado a su sistema de apareamiento (endógamo, exógamo) y al movimiento de los polinizadores y diseminadores de semillas. Mención especial merece el hecho de que el polen pueda ser movilizado a distancias considerables entre un individuo reproductivo y otro (desde varios cientos de metros hasta muchos kilómetros). Consecuencia de ello es la diferenciación genética relativamente baja que hasta ahora se observa entre la mayoría de las poblaciones de árboles del bosque neotropical.

El siguiente capítulo explora en detalle la relación entre las interacciones bióticas y la dinámica poblacional de los organismos. Utilizando a los mamíferos como ejemplo, Adler examina los factores que limitan o regulan el crecimiento y la densidad máxima que puede alcanzar una población. Algunos de estos factores son extrínsecos, como la depredación y la disponibilidad de recursos, otros son intrínsecos y están asociados, por ejemplo, a una alta densidad poblacional. Adler presenta un estudio detallado de un mamífero –el roedor *Proechimys semispinosus*– como modelo para ilustrar la forma en que operan estos mecanismos. Combinando métodos de observación y métodos experimentales este autor demuestra que la oferta de alimentos (factor extrínseco) y la densidad (factor intrínseco) hacen sentir su influencia en las poblaciones de *Proechimys*; es decir las limitan, reduciendo, por ejemplo, su tasa de fertilidad.

Para los roedores *Proechimys*, las semillas que caen al suelo constituyen un importante recurso en su dieta, pero para las semillas, *Proechimys* puede ser o un

simple depredador o un diseminador importante, dependiendo de las circunstancias. En el capítulo 15, Dalling analiza en detalle la ecología de las semillas, destacando la importancia de la producción, la diseminación y la germinación como determinantes de los patrones de distribución y abundancia de las plantas. Una característica especialmente relevante para la historia natural de la planta es el tamaño de la semilla, de ahí que se le preste especial atención a su relación con los requerimientos regenerativos de la especie y los atributos de la plántula.

Los dos capítulos siguientes exploran las consecuencias de las interacciones interespecíficas al otro extremo de organización biológica: el de la comunidad. En el capítulo 16 Asquith examina la forma en que la diversidad arbórea aumenta, logra mantenerse y también puede perderse. Dos procesos juegan un papel preponderante en el mantenimiento de la diversidad arbórea del bosque a escala local (en contraste con los factores a escala regional discutidos ampliamente en la sección I): las perturbaciones naturales a pequeña y mediana escala (la hipótesis de la perturbación intermedia) y la mortalidad de semillas y plántulas por depredadores y patógenos (el modelo de Janzen y Connell de mortalidad desproporcionada bajo el árbol padre y a altas densidades). Estos procesos pueden, en definitiva, favorecer la coexistencia de especies y, por lo tanto, la alta diversidad florística de los bosques neotropicales; sin embargo, también existe la hipótesis de que tal diversidad es básicamente el resultado del azar y la equivalencia funcional entre especies (no de la especialización de nichos ecológicos). Otra hipótesis alternativa analizada por Asquith es la de la "diversidad por ausencia", que plantea que ni los mejores competidores pueden diseminar todas sus semillas a todos los sitios de germinación posibles, lo que le abre la posibilidad a otras especies, con mejor fortuna, de reclamar esos sitios. Esta última hipótesis concilia las hipótesis que privilegian la biología y que privilegian el azar.

El capítulo final de esta sección ilustra la estrecha relación que existe entre las interacciones interespecíficas y los patrones fenológicos de las comunidades de plantas. Williams-Linera y Meave analizan los patrones temporales de producción de hojas, flores y frutos en los bosques neotropicales a la luz de las causas próximas y las causas últimas. Entre las causas próximas, la temperatura, el fotoperíodo y la disponibilidad de agua juegan un papel relevante. Entre las causas últimas las relaciones bióticas, como la competencia y el herbivorismo, pueden ser las más determinantes. La competencia por polinizadores, por ejemplo, o por diseminadores de semillas, puede ser una causa importante en la falta de sincronización que se observa en la floración y en la fructificación de muchas especies. La depredación, por su parte, puede ser uno de los factores que determina la fructificación masiva que exhiben algunas especies (la superabundancia de frutos saturaría a los depredadores y permitiría que algunos frutos escaparan a la depredación).

13

La estructura genética de las poblaciones de árboles

John D. Nason

Introducción

La diversidad genética de una especie puede estudiarse desde tres perspectivas diferentes: observando individuos independientes, observando una población en particular o comparando poblaciones distintas. A nivel de individuo, la diversidad genética la define la frecuencia relativa de los alelos, que no son otra cosa que expresiones diferentes de un mismo gen (locus) y que se heredan del padre y de la madre. El grado de heterocigosis –o la proporción de loci que poseen alelos distintos respecto al total de loci examinados– es una medida de la diversidad genética de un individuo. En términos poblacionales, la diversidad genética la define tanto el tipo de alelos presentes como sus frecuencias relativas y se expresa a nivel de una población dada y entre poblaciones distintas: esto es lo que conforma "la estructura genética" de una población. La diversidad genética entre poblaciones distintas de una misma especie se refiere a las diferencias que muestran, en su acervo genético, las poblaciones en estudio –diferencias que obedecen a factores biológicos o geográficos detectables a lo largo del rango de distribución natural de la especie–.

La evolución de la estructura genética y su mantenimiento en el tiempo y en el espacio están sujetos a la acción de tres fuerzas evolutivas con efectos divergentes. Por un lado, la selección natural y la deriva genética (fuerzas que favorecen la diferenciación genética de una población), y por otro, el flujo genético. La selección natural se refiere al grado de supervivencia y reproducción que muestran las distintas clases de individuos (juveniles, adultos) según el fenotipo heredado. Constituye, por tanto, el principal mecanismo de evolución adaptativa. La deriva genética, por su parte, se refiere a aquellos cambios que, a consecuencia del azar, se producen en las

frecuencias alélicas de una población o de poblaciones distintas. El flujo genético, o sea, el intercambio de material genético entre una población y otra sirve de contrapeso a las dos primeras fuerzas mencionadas (fuerzas eminentemente perturbadoras). En efecto, al movilizar la información genética contenida en los gametos (polen) o en las semillas, el flujo genético promueve la "homogenización" de la diversidad genética entre poblaciones (minimiza el grado de diferenciación genética a grandes escalas), la propagación de mutaciones neutras y beneficiosas, así como la creación de genotipos diferentes los cuales son el resultado de nuevas combinaciones alélicas (Wright 1977, Slatkin 1985). El balance que una población logre entre su aislamiento y el flujo genético determina, además de su potencial para formar una estructura genética particular para adaptarse y para generar nuevas especies, la escala espacial a la que esos procesos pueden ocurrir.

La estructura genética de las poblaciones de árboles del bosque tropical se ha estudiado sobre todo mediante la electroforesis de aloenzimas (variantes fisico-químicas de una misma enzima), técnica que permite determinar los diferentes alelos que existen en un locus e identificar el genotipo de un individuo. Las aloenzimas son un marcador genético, pero para utilizarlas como tales es preciso suponer que la variación alélica es neutra con respecto a la selección natural; es decir, que el genotipo tiene un efecto muy pequeño (o ningún efecto) en la supervivencia y en la reproducción de los individuos. Por fortuna, los marcadores genéticos normalmente utilizados en los estudios ecológicos parecen ser neutrales con respecto a la selección natural, y eso permite observar de manera sistemática en los distintos loci las fuerzas diferenciales de la deriva genética y del flujo genético. Los marcadores genéticos constituyen, pues, una valiosa herramienta para estudiar el efecto de los sistemas de apareamiento y de la dinámica de dispersión de polen y semillas en la estructura genética de una población de árboles.

A cualquier escala espacial, ya se trate de unos poco metros o de varios kilómetros de distancia, la importancia relativa de la deriva genética con respecto al flujo genético está determinada principalmente por el potencial de dispersión de los organismos. Las especies con características que favorecen la dispersión de sus propágulos a largas distancias deberían presentar una estructura genética con menor diferenciación –en términos de las frecuencias alélicas interpoblacionales–que las especies con dispersión más localizada. Así, en la Isla de Barro Colorado (Panamá), Hamrick y Loveless (1989) detectaron una correlación significativa entre la movilidad genética de 14 especies de árboles y el grado de diferenciación genética entre sus poblaciones; resultado que concuerda con la hipótesis de que las especies que poseen polinizadores con una gran capacidad de desplazamiento presentan un menor grado de diferenciación genética en sus poblaciones que las especies que carecen de ellos.

Ahora bien, a medida que aumenta la distancia de dispersión de polen y semillas, aumenta también la escala espacial a la que interactúan, ecológica y genéticamente, los individuos. De manera que las poblaciones "más móviles" estarían caracterizadas por un mayor número de individuos que interactúan reproductivamente. Por eso, y debido a que la tasa de deriva genética es inversamente proporcional al tamaño de la población, tales especies deberían mantener, a nivel de población, una diversidad genética mayor que las especies con dispersión más localizada. Asimismo, los organismos con mayor potencial de dispersión también deberían mantener una mayor diversidad genética a nivel de especie, ya que una migración marcada disminuye las probabilidades de que se extinga una población local o de que se pierdan lo alelos locales. Predicciones como estas se apoyan en la teoría de las metapoblaciones (las poblaciones se subdividen en subpoblaciones, donde cada subpoblación tiene una cierta probabilidad de extinción y recolonización) (ver revisión en McCauley 1991; ver además el capítulo 22) y en la observación empírica de que las plantas con polinización cruzada muestran, en promedio, un mayor nivel de diversidad genética que las especies en las que predomina la autopolinización (Hamrick & Godt 1989).

Debido a que el polen y las semillas son físicamente diferentes, lo mismo que los vectores que los transportan, el desplazamiento de estos

propágulos puede generar patrones de dispersión de genes muy variados en el espacio. Las aloenzimas, los microsatélites y otros marcadores genéticos se heredan tanto del padre (polen) como de la madre (óvulo), de modo que la estructura genética espacial de estos loci "biparentales" es consecuencia de la dispersión de polen y de la dispersión de semillas. En cambio, el ADN de los cloroplastos (cpADN) y de las mitocondrias (mtADN) se hereda solo por línea materna y, por lo tanto, se dispersa, en la mayoría de las angiospermas, únicamente a través de semillas. Gracias a esa diferencia en el modo de dispersión es posible determinar, por medio de marcadores genéticos (heredados de la madre o de ambos padres), la tasa relativa de flujo génico mediado por polen o por semillas (Ennos 1994). En otras palabras, la estructura genética de la población cobra valores diferentes cuando la información se analiza ya sea por transmisión de polen o por semillas.

Cabe mencionar que en los árboles de las zonas templadas la dispersión de polen y de semillas se lleva a cabo básicamente a través del viento. En el trópico, en cambio, la mayoría de los árboles dispersan el polen y las semillas (es decir, los genes) a través de vectores animales (capítulos 15, 20, 21). De esta forma, la estructura genética de una población de árboles del bosque tropical puede variar según el potencial de dispersión de los polinizadores y los frugívoros y de su respuesta conductual a la densidad de árboles en flor, a las perturbaciones del hábitat y a otros factores ambientales (p. ej., Hamrick & Loveless 1989, Murawski & Hamrick 1991, Hall *et al*. 1994a, Chase *et al*. 1996a, Hall et al. 1996, Stacy *et al*. 1996, Nason & Hamrick 1997, Aldrich *et al*. 1998, Nason *et al*. 1998). El grado de estructura genética que presente una población debería, por lo tanto, reflejar los factores ecológicos –tipo de polinizador, tipo de dispersor de semillas y comportamiento fenológico– que se correlacionan tanto con la deriva genética como con el flujo de genes en las diferentes especies de árboles.

En este capítulo se examina no solo la estructura genética de las poblaciones de árboles del bosque neotropical sino también los procesos ecológicos y evolutivos que se hacen patentes al estudiar la variabilidad espacial que presenta esa información genética. Antes que nada, se pasa revista a los primeros intentos que se hicieron por explicar la estructura genética de los árboles del bosque tropical; se describen, luego, los patrones de dispersión de polen que suelen presentar los árboles del dosel del bosque y se ofrece un resumen de varios estudios recientes que han utilizado marcadores genéticos y técnicas estadísticas para cuantificar el flujo de genes polínicos. De manera general se comparan los aportes de polen y de semillas a la estructura genética de los árboles, y por último, se examinan las consecuencias de la fragmentación del bosque en la estructura genética de los árboles y en su dinámica poblacional.

Las primeras predicciones sobre la estructura génetica

Las primeras predicciones sobre la estructura genética de las poblaciones de árboles tropicales surgieron como parte del esfuerzo por explicar la gran diversidad de especies de árboles que caracteriza a este tipo de bosques. Como ya se mencionó, la selección natural y la deriva genética –fuerzas evolutivas que dan origen a la diferenciación genética que se observa entre una población y otra– y, en última instancia, la especiación, deben hacerle frente al efecto homogeneizante del flujo genético. En teoría, aquellos factores que disminuyen el flujo genético tienden a aumentar la tasa de especiación (por diferenciación genética), y uno de los factores que más influye en el flujo genético es el *sistema de apareamiento*. El sistema de apareamiento se define como la relación que existe entre el número de frutos o semillas producidos por autofecundación (de una población o una especie) y el número de frutos o semillas producidos por polinización cruzada (exogamia). Esta relación entre autofecundación y exogamia depende de factores determinados genética y ambientalmente, por ejemplo: número de individuos en flor, sistema sexual (hermafrodita, monoico, dioico; ver descripción en la Tabla 20.1) y mecanismos de

autoincompatibilidad reproductiva. De esa forma, se obtienen valores a partir de los cuales se define, de manera arbitraria, si el sistema de apareamiento es predominantemente exogámico o autogámico. La autofecundación no solo restringe el flujo de genes polínicos sino que, al promover la endogamia y disminuir el entrecruzamiento, reduce también el *tamaño efectivo de la* población, o sea, su tamaño *funcional* (número de individuos capaces de aparearse en un momento dado y que casi siempre es menor al tamaño real de la población). Se espera, entonces, que un sistema de apareamiento "cerrado" y básicamente autogámico aumente el efecto perturbador de la deriva genética (proceso que se exacerba al disminuir el tamaño de la población) y posiblemente también el de la presión selectiva, la cual, a nivel de microhábitat podría llegar a originar diferencias genéticas interpoblacionales.

La historia natural de los árboles del bosque neotropical pareciera respaldar la predicción de que su gran diversidad es consecuencia, a escala evolutiva, de un sistema de apareamiento predominantemente autogámico. A diferencia de las comunidades de bosques de las zonas templadas, donde se observan pocas especies por unidad de área pero en densidades muy altas, en el trópico la mayoría de los árboles adultos de una misma especie muestran una densidad igual o menor a 1 individuo por hectárea (Hubbell & Foster 1983, Pitman *et al*. 1999). Para una misma área, una diversidad de especies elevada implica, inevitablemente, una baja abundancia de individuos de la misma especie. Por lo tanto, es muy posible que los individuos en floración de una misma especie se encuentren separados por distancias relativamente grandes. Además, como ya se mencionó, los árboles del bosque tropical difieren de los de la zona templada en que los primeros son polinizados sobre todo por animales, y uno podría pensar que para hacer más eficaz la obtención de néctar y otros recursos florales, la selección natural podría haber favorecido aquellas especies animales que se alimentan de un solo árbol (con lo cual se evitaría el desplazamiento de un árbol a otro). Suposiciones como estas sumadas al hecho de que la densidad de adultos reproductivos que muestran los árboles del bosque tropical es sumamente baja, llevó a la conclusión de que la autogamia (autofecundación) era el sistema de apareamiento más común (Corner 1954, Baker 1959, Federov 1966).

Esta hipótesis condujo a dos visiones divergentes respecto de la estructura genética de los árboles del bosque tropical y respecto de su papel en la especiación y en la génesis de la biodiversidad arbórea. Por una parte, Federov (1966) adujo que un sistema de apareamiento básicamente autofecundador resultaría en un flujo genético (entre individuos) muy restringido, como también en una diversidad genética baja a nivel de población. La mutación y la deriva genética –más que la selección natural–, serían las responsables de promover la diferenciación genética entre una población y otra, y esa diferencia, por pequeña que fuera, sería suficiente para explicar el alto número de especies de árboles observado. Ashton (1969), en cambio, consideró que por leve que fuera el flujo genético, este sería suficiente para mantener una moderada diversidad genética en las poblaciones. En caso de que el flujo genético fuera muy bajo, la selección natural se encargaría de promover la adaptación (a las condiciones ambientales locales) y esto, a su vez, generaría una diferenciación entre poblaciones que en última instancia conduciría a la especiación de nuevos tipos. Al igual que Federov, Ashton predijo un alto grado de autofecundación y de diferenciación genética interpoblacional; sin embargo, a diferencia de Federov, quien esperaba una baja diversidad genética a nivel de población y de especie, Ashton esperaba que ésta fuera, en ambos casos, moderada.

Los sistemas de apareamiento de los árboles del trópico

En las últimas décadas y luego de haber adquirido un mayor conocimiento sobre los sistemas de apareamiento y la estructura genética de los árboles del bosque neotropical, muchas de las suposiciones en las que Federov y Ashton basaron sus postulados han sido modificadas

considerablemente. En la actualidad se sabe que estas especies poseen muchas características que promueven (y llevan a cabo), de manera eficaz, la polinización cruzada (exogamia) tanto a nivel de individuos como de población. Por ejemplo, la producción asincrónica de néctar en las diferentes flores de un mismo árbol promueve la exogamia, pues obliga a los polinizadores a trasladarse de un árbol a otro en busca de recursos florales (p.ej., Frankie *et al*. 1976; ver también el capítulo 20). Además, los experimentos de polinización manual han demostrado que el éxito reproductivo (producción de frutos) es mucho mayor cuando ocurre polinización cruzada y que muchas especies podrían tener sistemas de incompatibilidad sexual determinados genéticamente, los cuales harían imposible la producción de semillas por autopolinización (Ashton 1969, Chan 1981, Lack & Kevan 1984, Bawa *et al*. 1985, Bawa 1990). Además, la presencia de flores masculinas y de flores femeninas en individuos diferentes (especies dioicas) es otra forma de exogamia obligada particularmente común en los árboles del bosque neotropical de bajura (Bawa 1990, Kress & Beach 1994) y constituye una prueba adicional del predominio de la exogamia en la historia evolutiva de las especies arbóreas.

Además de la polinización manual, los investigadores han recurrido, también, al uso de marcadores genéticos para cuantificar los sistemas de apareamiento de las plantas. Este tipo de análisis (análisis *genético*) supone, en primer lugar, la identificación de aloenzimas (u otros marcadores genéticos) y seguidamente, la comparación de los genotipos del árbol reproductor en diferentes loci. De esa forma es posible calcular la proporción de descendientes atribuibles, ya sea a la autofecundación o a la polinización cruzada (ver Ritland & Jain 1981 para un análisis más detallado sobre el empleo de marcadores genéticos en la evaluación de los sistemas de apareamiento de las plantas). Hasta el momento los análisis genéticos realizados en los bosques neotropicales indican que la mayoría de las especies de árboles presentan una "tasa de exogamia" (t_m) –a nivel de varios loci– superior al 80% (Tabla 13.1), lo cual confirma la conclusión alcanzada en los experimentos de polinización manual: la mayoría de los árboles tropicales son básicamente exogámicos. La tasa de exogamia se define como la relación entre la progenie (semillas) que es producto del polen procedente de plantas diferentes a la materna y aquélla producida por el polen propio, y se expresa tanto a nivel de individuo como a nivel de población (Ritland & Jain 1981). Más que un índice absoluto, esta variable es útil desde un punto de vista comparativo: sirve para estimar los cambios que ocurren en los sistemas de apareamiento en respuesta a condiciones ambientales específicas (p. ej., fragmentación, tala selectiva). Si la t_m resultante es baja (lo cual sugiere un gran número de eventos de autopolinización) y la población control (no perturbada) muestra una t_m alta, se puede concluir que ha ocurrido un cambio en el sistema de apareamiento, provocado, quizás, por la actividad humana (Murcia 1996). Una situación como ésa se observó en Costa Rica, al comparar dos tipos de poblaciones del árbol *Pithecellobium elegans* (Fabaceae) unas en bosques fragmentados, otras en bosques continuos (Fabaceae; Hall *et al*. 1996) y también en la Guayana Francesa, al comparar la especie comercial *Carapa procera* (Meliaceae) de bosques sometidos a tala selectiva con la de bosques no talados (Doligez & Joly 1997). Si se presenta una t_m baja en individuos que normalmente y en condiciones naturales presentan valores de t_m altos, se podría afirmar que éstos tienen mayores probabilidades de sufrir consecuencias demográficas negativas –debido a la endogamia–, tales como una menor producción de frutos, una baja germinabilidad y progenies poco vigorosas (p. ej., Nason & Hamrick 1997).

Aunque hasta ahora ninguna de las especies de árboles tropicales examinadas ha mostrado un sistema de apareamiento predominantemente autogámico, algunas de ellas parecieran "compatibilizar" con la autofecundación, pues presentan sistemas de apareamiento "mixto"; es decir, la cantidad de descendientes que producen por autofecundación es similar a la que producen por polinización cruzada. El análisis genético de

TABLA 13.1. Tasa de exogamia de un grupo de plantas leñosas del bosque tropical. Cuarenta y cinco de las 50 especies que fueron sometidas al análisis de aloenzimas mostraron una tasa media a nivel de población superior al 80%.

Especie	Familia	[a]Tasa de exogamia (t_m)	Referencia
Árboles			
Spondias mombin	Anacardiaceae	0.99 (0.16)	Stacy *et al*. 1996
		1.30 (0.11)	Stacy *et al*. 1996
Astrocaryum mexicanum	Araceae	0.93 (0.17)	Eguiarte *et al*. 1992
		0.99–1.05 (0.04–0.07) [4]	Eguiarte *et al*. 1992
		1.01 (0.05)	Eguiarte *et al*. 1992
Jacaranda copaia	Bignoniaceae	0.94 (0.04)	James *et al*. 1998
Cavanillesia platanifolia	Bombacaceae	0.57 (0.02)	Murawski *et al*. 1990
		0.35 (0.03)	Murawski *et al*. 1990
		0.21 (0.05)	Murawski y Hamrick 1991
		0.66 (0.07)	Murawski y Hamrick 1992a
Ceiba pentandra	Bombacaceae	0.69 (0.03)	Murawski y Hamrick 1992b
Quararibea asterolepis	Bombacaceae	1.01 (0.01)	Murawski y Hamrick 1991
Cordia alliodora	Boraginaceae	0.97 (0.03)	Boshier *et al*. 1995a
Calophyllum longifolium	Clusiaceae	1.03 (0.09)	Stacy *et al.* 1996
		1.03 (0.04)	Stacy *et al*. 1996
Shorea congestiflora	Dipterocarpaceae	0.87 (0.02)	Murawski *et al*.1994a
Shorea megistophylla	Dipterocarpaceae	0.74	Murawski *et al*.1994b
Shorea trapezifolia	Dipterocarpaceae	0.54 (0.04)	Murawski *et al*. 1994a
		0.67 (0.03)	Murawski *et al*. 1994a
Stemonoporus oblongifolius	Dipterocarpaceae	0.84 (0.02)	Murawski y Bawa 1994
Hevea brasiliensis	Euphorbiaceae	0.64[d]	De Paiva y Kageyama 1994
Acacia crassicarpa	Fabaceae	0.93–0.99 (0.03-0.03) [2]	Moran *et al*. 1989
Acacia auriculiformis	Fabaceae	0.92–0.93 (0.02–0.04) [2]	Moran *et al*. 1989
Dipteryx oleifera	Fabaceae	0.74 (0.07)	Murawski y Hamrick 1991
Enterolobium cyclocarpum	Fabaceae	0.99-1.07 (0.12-0.04) [4]	Apsit *et al*. en prep.
Pithecellobium pedicilare	Fabaceae	0.95 (0.02)	O'Malley y Bawa 1987
Pithecellobium elegans	Fabaceae	0.97 (0.03)	Hall *et al*. 1996
		0.99 (0.01)	Hall *et al*. 1996
Platypodium elegans	Fabaceae	0.90–0.92 (0.04-0.04) [2]	Murawski y Hamrick 1991
Sorocea affinis	Fabaceae	0.97–1.09 (0.02–0.04) [2]	Murawski y Hamrick 1991
Tachigali versicolor	Fabaceae	0.94 (0.04)[d]	Murawski y Hamrick 1991
Beilschmedia pendula	Lauraceae	0.92 (0.06)	Hamrick y Murawski 1991
Ocotea tenera[b]	Lauraceae	0.93 (0.13)	Gibson y Wheelwright 1996
		0.97 (0.11)	Gibson y Wheelwright 1996
		0.85 (0.04)	Gibson y Wheelwright 1996
Bertholletia excelsa	Lecythidaceae	0.85 (0.03)	O'Malley *et al*. 1988
Carapa guianensis	Meliaceae	0.97 (0.02)	Hall *et al*. 1994b
Carapa procera	Meliaceae	0.85 (0.05)	Doligez y Joly 1997

Cedrela odorata	Meliaceae	0.97 (0.02)	James *et al*. 1998
Trichilia tuberculata	Meliaceae	1.08 (0.03)	Murawski y Hamrick 1991
Brosimum alicastrum	Moraceae	0.88 (0.35)	Murawski y Hamrick 1991
Cecropia obtusifolia[c]	Moraceae	0.97 (0.02)	Alvarez-Buylla y Garay 1994
Ficus citrifolia	Moraceae	1.00 (0.00)[d]	J. Nason (datos sin publicar)
Ficus dugandii	Moraceae	1.00 (0.00)[d]	J. Nason (datos sin publicar)
Ficus nymphiifolia	Moraceae	1.00 (0.00)[d]	J. Nason (datos sin publicar)
Ficus obtusifolia	Moraceae	1.00 (0.00)[d]	J. Nason (datos sin publicar)
Ficus perforata	Moraceae	1.00 (0.00)[d]	J. Nason (datos sin publicar)
Ficus pertusa	Moraceae	1.00 (0.00)[d]	J. Nason (datos sin publicar)
Ficus popenoei	Moraceae	1.00 (0.00)[d]	J. Nason (datos sin publicar)
Eucalyptus pelllita	Myrtaceae	0.45-0.73 (0.06-0.05) [3]	House y Bell 1996
Eucalyptus urophylla	Myrtaceae	0.90 (0.19) 0.91 (0.04)	House y Bell 1994 House y Bell 1994
Pinus caribaea var. *bahamensis*	Pinaceae	0.85–0.93 (0.02–0.04) [2]	Matheson *et al*. 1989
Pinus caribaea var. *hondurensis*	Pinaceae	0.90–0.92 (0.03–0.06) [2]	Matheson *et al*. 1989
Pinus kesiya	Pinaceae	0.68-0.97 (0.05-0.07) [4]	Boyle *et al*. 1991
Pinus oocarpa	Pinaceae	0.81–0.96 (0.02–0.04) [5]	Matheson *et al*. 1989
Pinus maximinoi	Pinaceae	0.65 (0.06)	Matheson *et al*. 1989
Turpinia occidentalis	Staphyleaceae	1.01 (0.09)	Stacy *et al*. 1996
Arbustos			
Ardisia escallonioides	Myrsinaceae	0.39-1.05 (0.05-0.12) [4]	Pascarella 1997
Stemadenia donnell-smithii	Apocynaceae	0.90 (0.11)	James *et al*. 1998
Piper amalago	Piperaceae	0.58 (0.04) [5][e]	Heywood y Fleming 1986
Psychotria faxlucens	Rubiaceae	1.01–1.03 (0.11–0.12) [2]	Pérez-Nasser *et al*. 1993

a Tasa de exogamia obtenida con el modelo MLT de Ritland (Ritland & Jain 1981); el error estándard aparece entre paréntesis. Cuando se examina más de una población se indica el ámbito de errores estándar, y además, el número de poblaciones aparece entre corchetes

b Especies ginodioicas

c Especies dioicas

d Estimados obtenidos con procedimientos diferentes al MLT de Ritland

e La tasa de exogamia resulta en este caso de promediar los estimados de un locus en 5 poblaciones distintas

los sistemas de apareamiento sugiere que en algunas especies el sistema de apareamiento mixto podría obedecer a factores ambientales. Así, en los bosques montanos, donde las bajas temperaturas y la neblina pueden afectar la actividad de los polinizadores, se observa una

mayor proporción de árboles "autocompatibles" que en los bosques de bajura (Sobrevila & Arroyo 1982, Tanner 1982). La variabilidad temporal o espacial que acuse la densidad de los individuos en flor de una misma especie también podría tener un efecto importante en la conducta de los polinizadores e inducir la presencia de un determinado sistema de apareamiento en las plantas (ver capítulo 20). Por ejemplo, los polinizadores podrían responder a la baja densidad de individuos en flor alimentándose con mayor intensidad de un mismo individuo (favoreciendo la endogamia), o bien, trasladándose a áreas donde la densidad de individuos en floración es mayor. En todo caso, si la densidad de los árboles en flor es baja (en el tiempo o en el espacio), esta última conducta podría provocar una disminución en la tasa de exogamia. De hecho, una serie de estudios realizados en Panamá sobre el sistema de apareamiento de *Cavanillesia platanifolia* (Bombacaceae), especie de árbol del dosel que es polinizado por murciélagos y esfíngidos (polillas grandes), concuerda con estas predicciones (Tabla 13.1): cuando la densidad de árboles en flor fue inusitadamente baja, la tasa de exogamia se redujo significativamente, tanto a nivel de individuos como de población (Murawski *et al.* 1990, Murawski & Hamrick 1991, 1992a). Por su parte, en Sri Lanka, *Shorea trapezifolia* (Dipterocarpaceae), árbol del dosel que es polinizado por abejas grandes, presentó un sistema de apareamiento mixto que variaba de magnitud de un año a otro (Murawski *et al.* 1994a). Estos dos ejemplos demuestran que los sistemas de apareamiento de los árboles tropicales puede variar según sean los cambios ambientales a que estén expuestos o según la densidad de los árboles en flor. Sin embargo, las consecuencias demográficas –a nivel de la progenie– de tales cambios aún no han sido estudiadas a cabalidad.

El análisis de los sistemas de apareamiento muestra también que múltiples factores ecológicos y evolutivos pueden influir en el sistema de apareamiento, no sólo a nivel de especie sino a niveles taxonómicos más altos. Por ejemplo, en el Viejo Mundo, 3 de 5 especies de la familia Dipterocarpaceae presentaron una tasa de exogamia –a nivel de población– menor al 80 %, mientras que en otras familias solo 6 de 40 especies mostraron valores como ése (Tabla 13.1). Esta diferencia es estadísticamente significativa y sugiere que las dipterocarpáceas podrían caracterizarse por tener tasas de exogamia menores que otras especies de árboles del bosque neotropical. Aunque cada día se realizan más estudios que utilizan aloenzimas y otros marcadores genéticos en sus análisis, aún es preciso evaluar muchas especies más para poder entender con precisión las repercusiones de los factores de tipo taxonómico en los sistemas de apareamiento y en la estructura genética de las poblaciones.

La dispersión del polen

El análisis de los sistemas de apareamiento define la dispersión de polen según dos categorías: autofecundación y polinización cruzada. Sin embargo, también es importante tener en consideración la distancia a la que es movilizado el polen como factor cuya influencia se haría sentir en la estructura genética de las poblaciones de árboles tropicales. Se esperaría que la distancia de dispersión del polen estuviera, a su vez, influida, por muchos de los factores que afectan el sistema de apareamiento, entre ellos, la forma de crecimiento, la densidad de la población y el síndrome de polinización (ver capítulo 20). No obstante, la diversidad de especies –de árboles y polinizadores– que exhiben los trópicos constituye un reto verdaderamente descomunal, sobre todo, si pensamos en describir la relación que existe entre esos factores y la dispersión de polen (es decir, si buscamos algún tipo de patrón). Aun así, y pese a que esta área de investigación se encuentra en una etapa incipiente, está claro que en el trópico muchos polinizadores están en capacidad de recorrer largas distancias. Polinizadores tan diversos como abejas (Janzen 1971, Frankie 1976), murciélagos (Heithaus & Fleming 1978), mariposas (Murawski 1987) y esfíngidos (Haber & Frankie 1989) tienen un ámbito de desplazamiento muy amplio e incluso algunos,

como los esfíngidos y las mariposas, presentan una conducta migratoria estacional.

En un esfuerzo por cuantificar la distancia de dispersión de polen entre individuos coespecíficos se utilizaron en un principio métodos de observación directa. Webb y Bawa (1983), por ejemplo, utilizaron partículas fluorescentes para rastrear el movimiento de los polinizadores en un bosque seco costarricense y encontraron que *Cnidosiolus urens* (Cucurbitaceae), planta herbácea polinizada por mariposas y que muestra poblaciones muy densas, presentaba un desplazamiento de polen de 6.5 m en promedio, con una distancia máxima de 31 m entre un individuo y otro. En cambio, *Malvaviscus arboreus* (Malvaceae), un arbusto con una densidad poblacional mucho menor y que es polinizado por colibríes, presentaba un desplazamiento promedio de 37.5 m, con una distancia máxima de 225 m entre individuos. Por otra parte, Murawski (1987) observó que *Psiguria warscewiczii* (Cucurbitaceae), liana polinizada por mariposas, mostraba un desplazamiento promedio de polen de 600 m. Aunque el empleo de partículas fluorescentes, conjuntamente con otros métodos de observación, es eficaz para estudiar la dispersión de polen (sobre todo en el caso de las especies del sotobosque), cuando se trata de árboles muy distanciados resulta poco factible desde el punto de vista logístico. Es por eso que el uso de técnicas estadísticas que se basan en la genética resultan especialmente útiles en estos casos.

Con el desarrollo de modelos probabilísticos expresamente diseñados para estimar la dispersión de polen ha aumentado el número de estudios que emplea marcadores genéticos para determinar la paternidad y el flujo de genes polínicos en las poblaciones de árboles (Recuadro 13.1). Los marcadores genéticos y las técnicas de "reconstrucción de la paternidad" pueden utilizarse para detectar, en forma directa, el movimiento del polen, no solo a diferentes escalas espaciales sino también en diferentes condiciones ambientales. Así, ya se cuenta con estimados reales de movilización de polen, concretamente los obtenidos en siete especies de árboles del dosel en un bosque neotropical no fragmentado (Figura 13.1). Aunque los números son conservadores, se logró determinar que cinco de las siete especies desplazaban el polen a distancias de hasta 250 m (se trata aquí del flujo "evidente" de polen, es decir, de aquél que con certeza se sabe que proviene de una población externa a la estudiada y que se opone al flujo "críptico", aquél cuyo origen no puede identificarse de manera certera). El estimado sobre el "flujo total" de polen (ver Recuadro 13.1) obtenido en tres de esas especies demuestra, con mayor fuerza aún, que el polen puede ser movilizado a cientos de metros de distancia. Las siete especies estudiadas presentaban cuatro síndromes de polinización distintos: *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae; V. Apsit *et al*. datos sin publicar) y *Platypodium elegans* (Fabaceae; Nason *et al*. 1997) eran polinizadas por abejas; *Pithecellobium elegans* (Fabaceae; Chase *et al*. 1996a) por esfíngidos (polillas grandes); *Cordia alliodora* (Boraginaceae; Boshier *et al*. 1995a,b), por polillas pequeñas; y *Calophyllum longifolium*

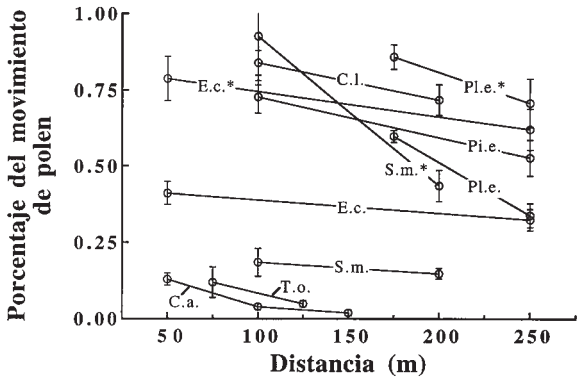


FIGURA 13.1 Desplazamiento de polen en diferentes poblaciones de árboles neotropicales de bosques continuos, en función de la distancia entre individuos receptores e individuos donantes de polen. Se presentan estimados genéticamente determinados para siete especies: *Calophyllum longifolium* (C.l.), *Cordia alliodora* (C.a.), *Enterolobium cyclocarpum* (E.c.), *Pithecellobium elegans* (Pi.e.), *Platypodium elegans* (Pl.e.), *Spondias mombin* (S.m.) y *Turpinia occidentalis* (T.o.; ver citas en el texto). Los estimados de flujo de genes polínicos que aparecen con un asterisco (*) son estimados de aleatorización realizados con el procedimiento Monte Carlo. Los demás estimados representan tasas de desplazamiento "evidente" de polen. Las barras representan el error estándar.

RECUADRO 13.1 Determinación del flujo de genes polínicos a partir de marcadores genéticos

Dentro del contexto ecológico, el flujo de genes polínicos se define como aquella fracción de la producción de semillas que puede atribuirse a la migración de polen; es decir, al polen que viene del exterior de una población que se ha definido, de manera natural o artificial, como "población local". La metodología para identificar ese flujo polínico es sencilla y directa. Lo que se hace es obtener información en varios loci sobre los genotipos de la progenie, de la madre y de los posibles donantes de polen de la misma población local. A continuación se ilustra el proceso de "exclusión de paternidad", proceso que se utiliza para identificar sucesos "evidentes" de flujo de polen; es decir, para identificar, en la descendencia, aquellos genotipos que no pueden atribuirse al apareamiento con ninguno de los machos de la población local. Este ejemplo muestra los resultados obtenidos en tres loci, cada uno con tres alelos que se distinguen por su grado de movilidad relativa a través de un medio gelatinoso (r = rápido; m = mediano; d = despacio) (la técnica que se aplica es la electroforesis de aloenzimas). La contribución paterna (polen) de gametos se presenta entre paréntesis, junto al genotipo de cada descendiente.

	Locus 1	Locus 2	Locus 3
Genotipo materno	*rr*	*rm*	*dd*
Genotipos de la progenie			
Descendiente 1	*rd (d)*	*rm (r ó m)*	*dd (d)*
Descendiente 2	*rr (r)*	*mm (m)*	*dd (d)*
Descendiente 3	*rd (d)*	*rd (d)*	*md (m)*
Descendiente 4	*rd (d)*	*rr (r)*	*rd (r)*
Donante potencial			
Donante 1	*rr*	*rm*	*dd*
Donante 2	*dd*	*mm*	*rd*
Donante 3	*md*	*rr*	*dd*
Donante 4	*rd*	*rd*	*md*
Donante 5	*dd*	*dd*	*mm*

En el locus 1, como la madre es una homocigota *rr*, únicamente puede transmitir un alelo *r* a sus descendientes. Algo similar ocurre en el locus 3, donde solo puede transmitir un alelo *d*. Por consiguiente, en estos dos loci la contribución de gametos paternos puede determinarse sustrayendo la contribución de gametos maternos. Así, la contribución paterna a los descendientes 1-4 debe ser *d*, *r*, *d* y *d*, para el locus 1, y *d, d*, *m* y *r* para el locus 3. Sin embargo, en el locus 2, la madre puede transmitir tanto un alelo *r* como uno *m*, lo que hace que cuando la madre y los descendientes tienen genotipos idénticos, la contribución de gametos paternos resulta difícil de determinar (p.ej., descendiente 1).

Una vez resuelta la contribución de gametos paternos a la progenie, esa información puede utilizarse para excluir a los otros posibles donantes de polen de la población local. Si para un determinado descendiente todos los donantes resultan excluidos, entonces ese descendiente representa un suceso "evidente" de flujo de polen, o sea, es el producto de una migración de polen externa a la población local. En el descendiente 1, al comparar la contribución de gametos paternos con los posibles donantes, podemos excluir a los donantes 1 y 5, pero no a los donantes 2, 3 ó 4. De igual forma, en los descendientes 2 y 3, no podemos excluir a los donantes 1 ó 4 y 5, respectivamente. Así que los descendientes 1, 2 y 3 no constituyen un suceso "evidente" de flujo de genes polínicos. El genotipo del descendiente 4 es incompatible con los 5 posibles donantes y por lo tanto, representa un suceso "evidente" de flujo genético.

La determinación de la tasa de flujo "evidente" de polen hacia una madre (o un grupo de madres) en una población dada es un proceso básicamente libre de suposiciones. Sin embargo, hay que tener en cuenta que el flujo de polen puede generar dos compontes: uno "evidente" (descrito arriba) y otro "críptico". Este último genera semillas que no se diferencian, a nivel de genotipo, de aquéllas producidas por apareamiento intrapoblacional. De estos dos componentes, solo el flujo "evidente" de polen puede medirse directamente a partir de datos genéticos, en los que la frecuencia de sucesos "evidentes" de movilización de polen proporciona un estimado mínimo de la tasa *total* de flujo genético. Aun cuando se trata de un estimador mímino, el flujo "evidente" de polen ofrece estimados relativamente precisos acerca del flujo total de genes, sobre todo cuando el número de donantes de la población local es pequeño y cuando es posible analizar la diversidad genética en varios loci (sobre todo en aquellos que muestran una diversidad alélica alta). Por esta razón, los estudios de flujo de genes polínicos se llevan a cabo con especies en las que la posibilidad de determinar la diversidad genética es relativamente alta y cuyas poblaciones son relativamente pequeñas y aisladas. Es más, como la dispersión de polen a largas distancias suele ser un fenómeno poco común, para obtener un estimado más preciso del flujo genético es necesario estudiar un gran número de descendientes. En todo caso, si a partir de la frecuencia de sucesos "evidentes" de flujo de polen se desea obtener un estimado no sesgado del flujo total de polen, es necesario recurrir a métodos estadísticos más refinados para compensar así el flujo "críptico" de genes (ver Devlin & Ellstrand 1990). El programa para realizar estos cálculos se puede obtenerse directamente con J. Nason.

(Clusiaceae; Stacy *et al*. 1996), *Spondias mombin* (Anacardiaceae; Nason & Hamrick 1997) y *Turpinia occidentalis* (Staphylaceae; Stacy *et al*. 1996), por diversos insectos pequeños. Por cierto, al estudiar la movilización de polen en *Tachigali versicolor* (Fabaceae), árbol monocárpico emergente polinizado por abejas, se observó que el 21% del flujo total de polen se desplazaba a distancias de hasta 500 m (Loveless *et al*. 1998). Resulta interesante mencionar que las dos especies que mostraron el desplazamiento "evidente" de polen más bajo, *C. alliodora* y *T. occidentalis*, presentan, respectivamente, la población más densa, y la densidad más baja y la distribución más espaciada. En términos de hábitat, cabe destacar que *E. cyclocarpum* fue estudiada en un bosque seco (ver además Recuadro 13.2) mientras que las especies restantes pertenecen a bosques cuyos regímenes de precipitación los catalogan como húmedos y lluviosos. Entonces, tomando en cuenta los diversos sistemas de polinización representados en este estudio, y en menor grado los diferentes tipos de bosque, se podría concluir que la movilización de polen a largas distancias parece ser una característica de muchas especies del dosel de los bosques neotropicales.

En todo caso, los estudios de dispersión de polen mediante análisis de reconstrucción de paternidad indican que tal proceso no se encuentra restringido a desplazamientos entre árboles vecinos. Una buena parte de la movilización de polen señalada en la Figura 13.1

RECUADRO 13.2 Flujo genético entre árboles del bosque y árboles aislados. **Oscar J. Rocha**

El árbol de guanacaste, *Enterolobium cyclocarpum*, es una de las especies dominantes a lo largo de los bosques secos de la costa Pacífica de Centroamérica y se presenta, de manera natural, a bajas densidades poblacionales. En Costa Rica la floración se produce sincrónicamente a finales de la estación seca, justo cuando el árbol va a comenzar a expandir sus hojas nuevas. El polen es dispersado en grupos o políadas y se cree que es transportado por esfíngidos, escarabajos y otros insectos nocturnos (Janzen 1982). El árbol de guanacaste constituye un componente florístico muy común en los pastizales, pues su principal función es la de dar sombra al ganado. Esta práctica, sin embargo, genera poblaciones espacialmente aisladas en un paisaje de por sí muy fragmentado, como lo es el bosque seco neotropical (Maass 1995). En Costa Rica los fragmentos remanentes de bosque seco en general no sobrepasan las 50 ha y se encuentran casi totalmente inmersos dentro de una matriz caracterizada por pastizales para ganado (Sánchez-Azofeifa 1996). Sin embargo, pese a mostrar poblaciones muy aisladas, el análisis de la estructura genética de *E. Cyclocarpum* sugiere que se trata de una especie eminentemente exógama (Rocha & Lobo 1996, 1998), como la mayoría de las especies arbóreas neotropicales examinadas en este capítulo. En efecto, el análisis de aloenzimas indica una tasa media de exogamia mayor al 85%, independientemente de la localidad examinada. No obstante, las tasas de exogamia varían de un año a otro y de una población a otra.

Otros resultados han revelado que estos árboles, pese a encontrarse espacialmente aislados, juegan un papel relevante en el flujo de genes, ya que las tasas de exogamia que muestran los individuos ubicados en pastizales es similar a la de los individuos ubicados en fragmentos boscosos. Además, el grado de parentesco (o la probabilidad de encontrar dos semillas producidas con polen de un mismo individuo) encontrado en las cohortes de semillas es bajo, lo que indica que para un individuo en particular existen varios donantes de polen diferentes. Los árboles de guanascaste presentes en los pastizales pueden considerarse, entonces, como "un escalón" en la ruta de los polinizadores, ruta que puede abarcar cientos de metros de distancia. Sin embargo, estos árboles se diferencias de sus congéneres en fragmentos boscosos en otros aspectos de su biología reproductiva: los árboles que se encuentran en un fragmento de bosque tienen más posibilidades de ser polinizados que los que se encuentran en un pastizal, hallazgo que respalda la hipótesis de que una reducción en la cobertura del hábitat original de la especie reduce la tasa de visita de polinizadores y, por ende, la movilización de polen entre individuos (Aizen & Feinsinger 1994, Murcia 1996). Además, se ha encontrado que tanto la producción de frutos como el número de semillas por fruto es mayor en los árboles ubicados en fragmentos. Por otra parte, también se han detectado diferencias en cuanto a la vigorosidad de la progenie de un individuo de un fragmento y de un individuo de un pastizal (los indicadores utilizados fueron aquellos típicos del vigor vegetativo: porcentaje de germinación, tiempo mínimo para que comience la germinación, altura de la planta y diámetro del tallo). En términos generales, la progenie de los individuos ubicados en pastizales es menos vigorosa, lo que indica que la fragmentación del hábitat afecta negativamente la dinámica poblacional de la especie. A pesar de eso, los pocos árboles de guanacaste que permanecen aislados en los pastizales parecen ser muy importantes para la conservación de la diversidad genética de la especie.

sobrepasa lo que podría llamarse "el vecindario". Además, es importante notar que la dispersión de polen puede plantearse en términos de área y no solamente de distancia, y es así como se define el concepto de "unidad de apareamiento". Este valor comprende la densidad de individuos de una especie en particular que se encuentran en edad reproductiva. De ese modo, la cuantificación del flujo de genes polínicos ha revelado que en los árboles del bosque neotropical las unidades de apareamiento podrían estar conformadas por un gran número de individuos adultos y cubrir áreas de 25 a 50 ha, o a veces mucho más (Tabla 13.2).

Aunque sería de esperar que los polinizadores de mayor tamaño y de mayor movilidad fueran los encargados de desplazar el polen a mayores distancias, este no es siempre el caso. Ciertos polinizadores delimitan un territorio de forrajeo y esto puede circunscribir en mucho la movilización de polen. Tal pareciera ser el caso de *Erythrina costaricensis* (Fabaceae; L.

TABLA 13.2 Dimensiones espaciales y número de adultos que caracterizan a las unidades de apareamiento de una serie de árboles neotropicales polinizados por animales. La unidad de apareamiento corresponde al concepto de conjunto de padres ("paternity pool") planteado por Levin (1988) y representa el área circular alrededor de una planta femenina en la cual se espera encontrar el 99% de los posibles donantes de polen. Los estimados que se presentan a continuación son promedios obtenidos en individuos maternos y se supone que la distancia de dispersión del polen tienen una distribución normal bivariada.

Especie	Polinizador	Densidad (ha^{-1})	Unidad de apareamiento: Parámetros		
			Adultos	Area (km^2)	Radio (km)
Astrocaryum mexicanum[a]	Abejorros	1364	1542	0.011	0.060
Calophyllum longifolium[b]	Insectos pequeños	0.28	35	1.241	0.629
Cordia alliodora[c]	Insectos pequeños	20.9	520	0.249	0.282
Enterolobium cyclocarpum[d]	Abejas	0.20	17	0.865	0.525
Ficus dugandii[e]	Avispas	0.004	252.7 (51.9)[i]	631.7 (129.9)[i]	14.2(10.9-16.9)[j]
Ficus obtusifolia[e]	Avispas	0.072	762.1 (79.0)[i]	105.9 (11.0)[i]	5.8 (5.2-6.4)[j]
Ficus popenoei[e]	Avispas	0.013	393.1 (74.0)[i]	294.8 (55.5)[i]	9.7 (7.7-11.4)[j]
Pithecellobium elegans[f]	Esfíngidos	0.88	45	0.636	0.450
Platypodium elegans[g]	Abejas pequeñas	0.78	68	0.866	0.525
Spondias mombin[b]	Insectos pequeños	0.33	6	0.196	0.250
Tachigali versicolor[h]	Abejas	<0.28[j]	<49[j]	1.767	0.750
Turpinia occidentalis[b]	Desconocido	1.27	5	0.040	0.113

a Eguiarte *et al*. (1993)
b Stacy *et al*. (1996)
c Boshier *et al*. (1995a)
d V. Apsit *et al*. (datos in publicar)
e Nason *et al*. (1998); f Chase *et al*. (1996a)
g Nason y Hamrick (1997); h Loveless *et al*. (1998).
h El error estándar aparece entre paréntesis.
i El límite de confianza (95%) aparece entre paréntesis (el error estándar es asimétrico).
j Especie monocárpica. La densidad de los adultos sobrestima la densidad de los árboles en floración.

Loveless & J. Hamrick, datos sin publicar), árbol del sotobosque polinizado por colibríes, y de *Ceiba pentandra* (Bombacaceae; Elmqvist *et al*. 1992), árbol emergente polinizado por murciélagos: los polinizadores de estos árboles defienden con gran fiereza territorios conformados por unos pocos árboles. Aunque los efectos de la endogamia en la aptitud genética (viabilidad de las semillas y grado de supervivencia de la progenie) han sido poco evaluados en los bosques neotropicales, se esperaría que una conducta territorial de parte de los polinizadores tendería a aumentar la tasa de autofertilización y a mermar la aptitud genética de los nuevos individuos.

Los polinizadores pequeños cumplen un papel muy importante en la movilización del polen. Tal es el caso de *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae; Eguiarte *et al*. 1993), palma del sotobosque polinizada por pequeños escarabajos y que se presenta en grandes densidades mostró un desplazamiento de polen de unos 40 m. En la familia de las dipterocarpáceas, los pequeños insectos del orden Thysanoptera son también los responsables de la polinización de los árboles (Appanah & Chan 1981, Chan 1981). Aunque los insectos pequeños tienen menos capacidad física que los polinizadores grandes para desplazar polen, no cabe duda de que pueden hacer recorridos extraordinarios. Por ejemplo, y como se detalla en el Recuadro 13.3, las avispas (Agaonidae, Chalcidoidea) que polinizan a los higuerones estranguladores del género *Ficus* (subgénero *Urostigma*, Moraceae), se deplazan cotidianamente a distancias que van desde los 6 hasta los 14 km (Nason *et al*. 1996, Nason & Hamrick 1997, Nason *et al*. 1998). Hasta el momento no se conoce de ningún otro polinizador que realice un recorrido tan extenso, ni en los bosques tropicales ni en los bosques templados. Se cree que un desplazamiento de tal magnitud implica –en el caso de las avispas– una dispersión pasiva (mediada por el viento) y, la posterior búsqueda de localidades específicas que, muy probablemente, son encontradas gracias a algún tipo de señal química emitida por los árboles con flores receptivas (Nason *et al*. 1996). Otro tipo de avispas, que no polinizan a los higuerones, pero que sí parasitan sus semillas también son capaces de localizar a estos hospederos, aun cuando éstos se encuentren sumamente distantes (p.ej., West *et al*. 1996). Vemos, entonces, que este tipo de hazaña no es exclusiva de las avispas que polinizan a los higuerones y bien podría ser una característica de muchas especies de insectos pequeños.

En los bosques neotropicales la diversidad de polinizadores es extraordinaria. También lo es la variedad de características –forma de crecimiento, densidad y patrones fenológicos de floración, entre otras– que manifiestan las diferentes especies de árboles, y que, sin duda, pueden influir en la conducta de forrajeo de los polinizadores y en los patrones de movilización de polen. Aunque los estudios cuantitativos de movilización de polen son relativamente pocos como para hacer generalizaciones respecto al efecto de las diferentes clases de polinizadores (p. ej., murciélagos, aves, insectos pequeños, abejas grandes y polillas grandes) en los patrones de movilización de polen, cada día se acepta más la idea de que en los bosques tropicales de bajura el estudio de la dispersión de polen a escalas espaciales relativamente grandes es prioritario.

Como ya se ha mencionado, la dinámica de la dispersión de genes determina la escala espacial a la que los procesos de selección natural, deriva genética y flujo genético interactúan para definir la estructura genética de una población y la adaptación de una especie. La dispersión restringida favorece la diferenciación genética y posiblemente en el largo plazo la adaptación a una escala espacial también restringida. En concordancia con la alta tasa de exogamia y con la dispersión de polen a largas distancias que parecieran caracterizarlas, las poblaciones de árboles del bosque neotropical presentan una diversidad genética relativamente alta y un grado de diferenciación genética relativamente bajo, aun en poblaciones que se encuentran a kilómetros de distancia. Ese tipo de características de la estructura genética de las poblaciones de árboles del bosque tropical (así como sus excepciones) constituye el tema de la siguiente sección.

RECUADRO 13.3 El flujo de polen en los higuerones estranguladores monoicos

La asociación entre los higuerones (especies del género *Ficus*, Moraceae) y las avispas que los polinizan en forma exclusiva (Agaonidae, Chalcidoidea) se considera uno de los mejores ejemplos de mutualismo obligado entre plantas y animales. Las avispas obtienen beneficios porque utilizan la inflorescencia (sicono) de los *Ficus* para reproducirse y criar sus larvas; los *Ficus* se benefician al ser polinizados por las avispas hembra. Nason y colaboradores (Nason *et al*. 1996, 1998; Nason & Hamrick 1997) emplearon marcadores genéticos y análisis de paternidad para determinar la distancia de dispersión del polen y el tamaño de la unidad de apareamiento de siete especies de higuerones monoicos ubicadas en la zona central de Panamá. Las características que presenta la historia natural de los higuerones y las avispas hacen que el proceso de deducción de la paternidad sea relativamente simple. Por lo general, los higuerones monoicos se reproducen sincrónicamente en un mismo árbol, pero asincrónicamente entre árboles distintos. A nivel de población esto significa que durante todo el año hay floración y producción de frutos. En vista de la marcada separación temporal (dicogamia) que se observa entre la producción de flores femeninas y la producción de flores masculinas (dentro de cada árbol), las avispas hembra deben buscar constantemente nuevos hospederos en los cuales poner sus huevos. Estas avispas sólo transportan polen de su hospedero natal, pues mueren luego de haber polinizado las flores femeninas y de haber puesto sus huevos en ellas.

Un conteo de los cadáveres de las avispas "fundadoras" permite determinar, previo al análisis genético, el número de avispas que podrían haber aportado polen al sicono. Los siconos que presentan una única avispa habrán recibido polen de un único donante y las semillas que se desarrollen serán "hermanos completos" (es decir, compartirán padre y madre). Ahora bien, cuando se conoce el genotipo aloenzimático del árbol materno, bastan unos 12-18 hermanos completos para reconstruir, en forma precisa, el genotipo de los árboles que aportaron el polen, con una probabilidad de exclusión paterna superior al 0.99. En la mayoría de los otros taxones vegetales, en cambio, no es posible inferir el grado de "fraternidad total" entre semillas: el genotipo paterno debe inferirse a partir de semillas individuales, lo que genera probabilidades de exclusión paterna mucho más bajas (normalmente menores a 0.90). La reconstrucción del genotipo de los donantes exitosos, a partir de grupos de "hermanos completos", constituye un poderoso instrumento para determinar, en forma directa, el número de donantes de polen así como su contribución relativa a la producción de frutos de los árboles maternos.

Las siete especies de higuerones estranguladores analizadas por Nason y colaboradores (Nason *et al*. 1996, 1998; Nason & Hamrick 1997), son especies con una densidad poblacional baja, florecen todo el año y en todo momento presentan un número similar de árboles "masculinos" (liberadores de avispas) y de árboles "femeninos" (receptivos a las avispas) en flor. Curiosamente, al analizar la paternidad de "hermanos completos", se observó que los individuos femeninos (de la mayoría de las especies) recibieron polen de una cantidad de donantes muy superior al número de árboles "masculinos" presentes en la Isla de Barro Colorado (de unos 15 km^2). A partir del número estimado de donantes de polen y de la densidad que presentan estas especies, se calculó que la unidad de apareamiento de los higuerones debía cubrir un ámbito que podía oscilar entre los 108 km^2 y los 632 km^2, lo que indica que las avispas hembra, pese a ser efímeras (2-3 días de vida) y diminutas (1-2 mm), son capaces de dispersar el polen a distancias que van de los 6 a los 14 km (o quizás un poco más). Un patrón de dispersión similar se observó en África del Sur, al estudiar el higuerón estrangulador *Ficus burtt-davyi* (J. Nason & S. Compton, datos sin publicar). Este tipo de observaciones nos lleva a pensar que es muy posible que cientos de especies de higuerones monoicos en todo el mundo presenten unidades de apareamiento tan extensas como estas.

Estructura genética de las poblaciones de árboles

Niveles de diversidad genética

Como ya se mencionó, en los últimos años ha aumentado el empleo de aloenzimas para evaluar el grado de diversidad genética de una población de plantas y ello obedece a dos razones. Primero: un gran número de loci produce aloenzimas que se pueden evaluar, de ahí que la determinación del nivel de diversidad genética sea más certera que si se trabaja con otros marcadores. Segundo: el análisis de aloenzimas es relativamente sencillo y de bajo costo; por lo tanto permite evaluar más individuos por población (y más poblaciones) que si se empleara otro tipo de marcadores genéticos (p. ej., Chase *et al*. 1996b). El muestreo, entonces, de un número amplio de loci, de individuos y de poblaciones, proporciona un estimado bastante certero de la diversidad genética y al mismo tiempo reduce su varianza. No cabe duda, sin embargo, de que, en virtud de su eficacia para detectar la diversidad alélica, los

"microsatélites" están destinados a convertirse en los favoritos de la mayoría de los análisis ecológicos (especialmente para medir la movilización de polen). En todo caso, las aloenzimas continuarán siendo una herramienta útil para estudiar la diversidad genética en los bosques tropicales.

Al trabajar con aloenzimas, son cuatro los análisis estadísticos que se suelen emplear para cuantificar la diversidad genética (Recuadro 13.4): proporción de loci polimórficos (P), diversidad genética de una población (nivel de heterocigosis esperado, He), grado de divergencia o diferenciación que muestran las poblaciones con respecto a la diversidad genética total observada en una especie (Gst), y tasa efectiva de migración de genes entre poblaciones (Nm). Recordemos que la tasa de deriva genética es una función inversa del tamaño efectivo de la población y de la tasa de flujo genético. Se espera, entonces, que las especies con mayor potencial de dispersión de polen y semillas, y con unidades de apareamiento más extensas, mantengan un nivel de diversidad genética relativamente alto (He), y, por ende, un nivel de divergencia genética entre poblaciones (Gst) relativamente bajo. Hasta ahora, los análisis aloenzimáticos realizados concuerdan con esa expectativa (Tabla 13.3). En general, las plantas leñosas del trópico mantienen una frecuencia de loci polimórficos y un nivel de heterocigosis esperada similar a la de sus homólogas en las zonas templadas, muchas de las cuales son gimnospermas exogámicas polinizadas por el viento y con poblaciones efectivas bastante grandes. Del mismo modo, tanto las especies del trópico como las de las zonas templadas muestran un estimado de *Gst* y de *Nm* similar, lo que señala una divergencia genética moderadamente baja entre poblaciones (a la escala espacial a la que se realizó esta investigación) (Tabla 13.3).

TABLA 13.3 Diversidad genética determinada por aloenzimas en plantas leñosas con características diferentes. La diversidad genética representa la proporción de loci polimórficos a nivel de población (Pp) y de especie (Ps), la diversidad genética (heterocigosis esperada) a nivel de población (Hep) y de especie (Hes), la proporción de la diversidad genética total encontrada (en loci polimórficos) que se reparte entre diferentes poblaciones (divergencia genética; Gst), y el número efectivo de emigrantes por generación (Nm). El efecto de la densidad de la población se midió únicamente en tres especies de la Isla de Barro Colorado, Panamá. *N* es el número de especies analizada.

Categoría	N	Pp [1]	Hep	Ps	Hes	Gst	Nm
Distribución regional (según Hamrick *et al*. 1992)							
Zona templada	122	49.2 a	0.145 a	63.5 a	0.166 a	0.092 a	2.47 a
Zona tropical	38	39.8 a	0.125 a	57.9 a	0.191 a	0.119 a	1.85 a
Sistema de apareamiento- especies leñosas (según Hamrick *et al*. 1992)							
Mixto-animal	11	17.2 b	0.035 b	29.9 b	0.075 c	0.122 a	1.80 a
Exogámico-animal	51	47.6 a	0.163 a	63.2 a	0.211 a	0.099 a	2.28 a
Exogámico-viento	128	53.0 a	0.154 a	69.1 a	0.173 b	0.077 a	3.00 a
Dispersión de semillas – especies tropicales (según Loveless 1992)							
Abiótica	-[2]	37.4 a	0.120 a	-	0.139 a	0.138 a	1.56 b
Biótica	-[2]	42.4 a	0.146 a	-	0.154 a	0.050 b	4.75 a
Densidad de la población- especies tropicales (según Hamrick y Murawski 1991; Nason *et al*. 1996)							
Densidad alta	16	60.9 a	0.211 a	71.9	0.241	0.055	4.23
Densidad baja							
Higuerones estranguladores	11	73.2 a	0.216 a	-	-	-	-
Otras especies	12	33.6 b	0.124 b	-	-	-	-

1 Los estimados, para una columna dada, que aparecen con la misma letra no difieren estadísticamente a un nivel de significancia del 5 %

2 El número de taxones es variable; ver Loveless (1992).

RECUADRO 13.4 Medidas de diversidad genética

La estructura genética de una población se manifiesta en la distribución espacial de la diversidad genética (variación en las frecuencias alélicas para un locus determinado) dentro de una misma población y entre diferentes poblaciones de una misma especie. Tanto a nivel de población como de especie, la diversidad genética puede cuantificarse en términos de la proporción de loci que son polimórficos, es decir, que presentan múltiples alelos. Para esto se identifican las aloenzimas, que son proteínas producidas por un locus determinado y que presentan pequeñas variaciones fisicoquímicas en su estructura molecular. Un gen (locus) se considera polimórfico si la frecuencia del alelo más común es menor a 0.95. A nivel de la población, el nivel de polimorfismo se calcula como el número de loci polimórficos dividido entre el número de loci, polimórficos o no, presentes en todas las poblaciones examinadas (P_p). A nivel de especie, la proporción de loci polimórficos (P_s) se calcula dividiendo el número de loci polimórficos de al menos una población entre el número total de loci examinados. Se espera que, si la diversidad genética total de una especie se encuentra repartida uniformemente entre todas sus poblaciones, estas dos medidas tengan valores similares; pero, si la misma diversidad total se encuentra distribuida diferencialmente entre distintas poblaciones, los valores podrían diferir sustancialmente. Es importante destacar que el polimorfismo se basa en la distribución de alelos y no en la distribución de genotipos. En otras palabras, una población puede tener todos sus genotipos homocigotos para un locus dado pero el locus sigue siendo polimórfico.

Una segunda medida de la diversidad genética –también a nivel de población y de especie– se refiere a la frecuencia esperada de genotipos heterocigotos en un determinado locus (monomórfico y polimórfico), suponiendo las condiciones de equilibrio de Hardy –Weinberg; es decir, que ha habido apareamiento aleatorio. La diversidad genética de una población se calcula para cada locus y para cada población como

$$H_{ep} = 1 - \Sigma p_i^2$$

donde p_i es la frecuencia del enésimo alelo. Los valores de H_{ep} se promedian con respecto a todos los loci examinados en todas la poblaciones para obtener un estimado medio de la diversidad genética que existe a nivel de población. La diversidad genética a nivel de especie se calcula para cada locus como

$$Hes = 1 - \Sigma \bar{p}i^2$$

donde i es la frecuencia media del enésimo alelo. La diversidad genética se obtiene, entonces, promediando los valores de H_{es} con respecto a todos los loci examinados. Si la frecuencia alélica es constante a través de todas las poblaciones, entonces, las mediciones de diversidad genética, a nivel de población y de especie, serán iguales. Sin embargo, normalmente las poblaciones difieren en su frecuencias alélicas, de manera que cada población contendrá únicamente un subconjunto de la diversidad total observada a nivel de especie. En consecuencia, la diversidad genética es por lo general más baja a nivel de población que a nivel de especie.

El nivel de divergencia de la diversidad genética total de una especie, que se reparte entre diferentes poblaciones, se puede cuantificar mediante el G_{st} de Nei (Nei 1973) –el equivalente multialélico del F_{st} de Wright, también llamado "índice de fijación" (Wright 1931, 1951)–. El F_{st} (o el G_{st}) puede interpretarse de dos maneras, ambas igualmente útiles para medir la diferenciación genética entre poblaciones: (a) como la varianza estandarizada en la frecuencia alélica entre subpoblaciones en relación con la varianza total de todas las poblaciones combinadas, calculada como

$$F_{st} = \frac{\sigma_p^2}{\bar{p}(1-\bar{p})}$$

o (b) como la reducción proporcional en la heterocigosis (indicador de diversidad genética) de las subpoblaciones en relación con el total de la población o la especie, calculado como

$$F_{st} = \frac{H_{es} - H_{ep}}{H_{es}}$$

Con cualquiera de los dos métodos es posible obtener una estimación media de la G_{st}: basta sacar el promedio de alelos de un locus y luego el de todos los loci polimórficos de cada especie. La G_{st} tiene un mínimo teórico de 0 (que indica que no existe divergencia genética entre una población y otra) y un máximo teórico de 1 (que señala poblaciones entre las que hay un nivel máximo de divergencia debido a que se ha fijado o perdido uno u otro alelo para un locus dado). Wright (1978) sugirió las siguientes pautas para interpretar los valores de F_{st} (y, por tanto, de G_{st}): un rango de 0.0 a 0.05 indica poca diferenciación genética entre poblaciones (a nivel de la diversidad examinada), de 0.05 a 0.15, una diferenciación genética moderada, de 0.015 a 0.25 una diferenciación genética alta y valores superiores a 0.25 una diferenciación genética muy alta. No obstante, Wright (1978) advierte que "aun si el F_{st} es 0.05 o incluso menor, dicha diferenciación no debe menospreciarse".

Las causas que operan tras un determinado valor de G_{st} son difíciles de identificar, puesto que en diferentes poblaciones, las frecuencias alélicas suelen variar debido a procesos aleatorios (deriva genética), selección natural y flujo genético entre poblaciones. Sin embargo, si se supone que la diversidad alélica encontrada en los loci examinados es neutral con respecto a la selección natural, entonces el G_{st} se puede relacionar con la tasa de migración efectiva, Nm, de la siguiente manera:

$$G_{st} = \frac{1}{4Nm+1}$$

donde N es el tamaño de la población efectiva y m la tasa de migración genética, por generación, entre poblaciones. Una serie de estudios realizados por Slatkin & Barton (1989) mostraron que la variable

$$Nm = \frac{1-G_{st}}{4G_{st}}$$

es un buen estimador del número promedio de emigrantes, por generación, entre una población y otra. En concordancia con la interpretación de Wright del F_{st}, un valor de Nm superior a 4.75 indica que el flujo genético es suficiente para restringir la diferenciación interpoblacional que provocaría la deriva genética; en cambio, un valor inferior a 1.42 indica que, ante el empuje de la deriva genética, el flujo de genes es insuficiente para mantener la cohesión genética entre poblaciones. Esto implica que el flujo genético es una fuerza poderosa contra la diferenciación genética interpoblacional. A diferencia de los análisis de paternidad que se basan en la detección directa de eventos de flujo de polen de una generación a otra (ver texto), el Nm es un estimador indirecto de la migración total (a través del polen y a través de las semillas) vista a una escala de tiempo evolutiva, no contemporánea. Por eso, aunque ambos estimadores, directos e indirectos, indican procesos ecológicos y evolutivos similares, no se les puede comparar directamente.

En términos generales los árboles de los bosques neotropicales muestran valores de *He* altos y valores de *Gst* relativamente bajos, pero es importante resaltar que estos parámetros pueden variar radicalmente de una especie a otra. De hecho, varios estudios (Hamrick & Loveless 1986, Hamrick & Loveless 1989, Hamrick & Murawski 1991, Murawski & Hamrick 1991) han identificado especies cuya diversidad aloenzimática es baja a nivel de la población. Por ejemplo, de las muchas especies evaluadas en el bosque de la Isla de Barro Colorado (Panamá), *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), *Quassia amara* (Simaroubaceae), *Tachigali versicolor* (Fabaceae) y *Trichilia tuberculata* (Meliaceae) muestran frecuencias de loci polimórfícos (P) y de heterocigosis esperada (He) sorprendentemente bajas. Es interesante anotar, sin embargo, que mientras que algunas especies con densidades poblacionales muy reducidas, como *Ficus*, exhiben un alto nivel de diversidad genética (en más de 11 especies el promedio de *P* y de *He* fue de 0.73 y 0.216, respectivamente; Nason *et al*. 1996), el higuerón más común en la parte central de Panamá, *Ficus insipida*, muestra una diversidad genética mucho menor (He = 0.096), pese a tener una proporción de loci polimórficos relativamente alta (P = 0.75; J. Nason, datos sin publicar). Otras excepciones al patrón de alta diversidad genética incluyen a *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae; Hall *et al*. 1994a), un árbol del dosel muy común en los bosques lluviosos costarricences, y a tres especies de arbustos propios del sotobosque del género *Piper* (Piperaceae) estudiadas por Heywood y Fleming (1986), también en Costa Rica. Igualmente, el nivel de diferenciación genética entre las poblaciones de una misma especie puede variar considerablemente a una misma escala espacial. Por ejemplo, en la Isla de Barro Colorado, Hamrick y Loveless (1989) encontraron que 14 especies mostraban un *Gst* estimado menor a 0.1 (o sea, presentaban un bajo grado de diferenciación genética entre sus poblaciones). Sin embargo, este estimado iba desde un 0.022 en *Gustavia superba* (Lecythidaceae) y *Quararibea asterolepis* (Bombacaceae) hasta un 0.09 en el arbusto del sotobosque *Acalypha diversifolia* (Euphorbiaceae).

Es importante tener en mente que, a pesar de que la diversidad genética ha sido evaluada en un buen número de especies de árboles tropicales, en la mayoría de los casos los datos provienen de una población (o de unas cuantas poblaciones) localizadas en un área geográfica específica. Es muy posible que si se llegara a investigar toda el

área de distribución geográfica de una especie, se obtendría una diversidad genética alta (He) y una divergencia genética baja (Gst). Pudiera ser, entonces, que la baja diversidad genética observada en ciertas especies consituya una excepción circunscrita a unas cuantas localidades. El estudio de Hall *et al*. (1994a) sobre *Pentaclethra macroloba* sirve para ilustrar este punto, pues en poblaciones situadas a menos de 70 km de distancia unas de otras, la heterocigosis mostró valores que iban de relativamente bajos (He= 0.045) a relativamente altos (He = 0.135). Lamentablemente, son pocos los estudios que se han realizado a escalas geográficas como esas. Habrá que esperar, entonces, algún tiempo antes de poder empezar a entender los procesos ecológicos, evolutivos e históricos responsables de mantener la diversidad genética (intra específica e interespecífica) que muestran los árboles del bosque neotropical. El análisis que sigue a continuación –sobre los factores que determinan el nivel de diversidad genética en los árboles del bosque tropical– tomará en cuenta únicamente los estudios que se han llevado a cabo a escalas espaciales relativamente restringidas.

El efecto del sistema de apareamiento en la diversidad genética

En términos generales, se espera que un grado de exogamia alto sumado a una capacidad de dispersión de polen también alta resulte en un mayor flujo genético entre poblaciones y en una menor tasa de deriva genética. Las especies exógamas, entonces, deberían mostrar una diversidad genética intrapoblacional (He) mayor que las especies autógamas, y además, una diferenciación genética interpoblacional (Gst) menor. En efecto, se ha encontrado que la diversidad genética –a nivel de población y de especie– (determinada mediante aloenzimas) es mayor en aquellas especies leñosas polinizadas por animales o por viento y que presentan sistemas de apareamiento exógamos que en las especies que poseen sistemas de apareamiento "mixto" (Tabla 13.3). Las especies de árboles del bosque neotropical polinizadas por animales también se ajustan a este patrón. Aunque las especies leñosas exógamas, incluidos los árboles, muestran un grado de diferenciación genética interpoblacional (Gst) menor y una tasa de migración efectiva mayor que las especies con sistemas de apareamiento mixto, dado el pequeño tamaño de la muestra, estas diferencias no se consideran estadísticamente significativas.

El efecto de la densidad poblacional en la diversidad genética

Se espera que la densidad de individuos adultos que presenta una población influya en su estructura genética. Por ejemplo, si se supone que la media y la varianza de la distancia de dispersión de polen son independientes de la densidad de la población en flor, entonces, las poblaciones más densas deberían presentar unidades de apareamiento más extensas (que son menos sensibles a los efectos de la deriva genética) que las poblaciones menos densas. Esta predicción parece comprobarse en muchas especies de árboles del bosque neotropical. Por ejemplo, en la Isla de Barro Colorado, Hamrick y Murawski (1991) encontraron que tanto la proporción de loci polimórficos como la diversidad genética eran significativamente menores en 12 especies de árboles de baja densidad poblacional que en 22 especies de árboles de mayor densidad (Tabla 13.3). Por otra parte, los estudios realizados hasta el momento con herbáceas de zonas templadas evidencian que conforme decrece la densidad de la población aumenta la distancia a la que los polinizadores deben desplazarse (ver revisión en Crawford 1984). En tal caso, el área que ocupa una unidad de apareamiento sería mucho mayor, abarcaría más individuos y contribuiría a disminuir pérdida de diversidad genética que genera el proceso de deriva genética. Este pareciera ser el caso del árbol *Spondias mombin* (Anacardiaceae) en Panamá, donde un mayor distanciamiento entre individuos (a causa de la fragmentación del hábitat) se ha visto acompañado de un aumento en la distancia de

dispersión del polen (por insectos) (Nason & Hamrick 1997). Otro ejemplo relevante lo aportan las tres especies de higuerones estranguladores (*Ficus costaricana*, *F. obtusifolia*, y *F. popenoei*) estudiadas por Hamrick y Murawski (1991) en Panamá. Allí se observó que estas especies, a pesar de mostrar densidades poblacionales sumamente bajas (« 1 individuo ha^{-1}) y de depender de una avispa específica para su polinización, poseían un nivel de diversidad genética bastante alto. En otro estudio que exploró la diversidad genética de las poblaciones de once especies de higuerones estranguladores en los bosque panameños, Nason *et al*. (1996) observaron que la proporción media de loci polimórficos (P) y de heterocigosis esperada (He) era similar a la de otras especies con densidades más altas y significativamente mayor que la de especies con densidades bajas (Tabla 13.3). Ahora bien, es probable que la alta diversidad genética que muestran los higuerones (a pesar de su baja densidad poblacional) se deba a las grandes distancias a las que pueden movilizar el polen, lo que implica que estas especies deben mantener unidades de apareamiento igualmente grandes.

Otros aspectos de la ecología de un árbol, tales como las condiciones de luz que privilegia, pueden influir, también, en la conformación de su estructura genética. Se podría pensar, por ejemplo, que en un bosque primario las poblaciones de especies pioneras serían menos numerosas y estarían más espaciadas que las poblaciones de otras especies de árboles (recordemos que el área de un claro suele ser relativamente pequeña y que, además, los claros se distribuyen en forma más o menos discreta dentro de una matriz de dosel cerrado). Una situación como esa dificultaría el desplazamiento de los polinizadores e intensificaría la endogamia, lo que, a su vez, produciría una menor diversidad genética intrapoblacional y una mayor divergencia genética interpoblacional. Sin embargo, cuando se compararon especies típicas de diferentes estadios sucesionales (pioneras *vs*. tolerantes a la sombra) no se observó ninguna evidencia concluyente que apoyara esta predicción (Loveless 1992). Tal resultado puede deberse en parte a que la mayoría de las especies de árboles neotropicales rehúsan ser clasificadas como exclusivamente "pioneras"o exclusivamente "tolerantes a la sombra" (Hubbell & Foster 1986a,b; ver además los capítulos 6, 10 y 16). Aún así, las poblaciones de *Cecropia obtusifolia* estudiadas por Alvarez-Buylla y sus colegas (Alvarez-Buylla & Garay-Arroyo 1994, Garay-Arroyo & Alvarez-Buylla 1997) constituyen un ejemplo de una especie considerada como "típicamente pionera" que al parecer sí presenta un alto nivel de diversidad genética a pesar de su baja densidad poblacional en bosque primario. Será muy interesante observar, conforme aumente el número de especies estudiadas, si la estrategia ecológica de una especie –en términos de sus requerimientos de luz– afecta la distribución de la estructura genética de su población.

La forma de crecimiento de una especie es otro aspecto que puede incidir en la estructura genética de la población. Las especies arbustivas, por ejemplo, por ser de porte más pequeño, suelen ser más abundantes, por unidad de área que las especies del dosel (ver Fig. 4.2) y esto puede afectar la estructura genética de la población de dos maneras. Por una parte, una densidad de arbustos muy alta puede promover una diversidad genética relativamente alta y una divergencia genética interpoblacional relativamente baja (dado un determinado nivel de dispersión de genes, por polen o semillas). Por otra, si bien los arbustos son más abundantes por unidad de área que los árboles grandes, su distribución espacial suele ser poco uniforme (pueden presentarse parches muy densos pero aislados), lo cual podría restringir la dispersión de genes. Si este fuera el caso, se podría presentar una mayor endogamia, y esto resultaría en una menor diversidad genética intrapoblacional y una mayor divergencia interpoblacional.

Hasta el momento el nivel promedio de diversidad genética observado entre los árboles y los arbustos de los bosques neotropicales concuerda más con la segunda predicción. De hecho, al analizar varios estudios realizados con aloenzimas, Loveless (1992) encontró que la proporción de loci polimórficos (P) y de

heterocigosis esperada (He) era mucho más baja en las especies arbustivas que en las especies del dosel. Al mismo tiempo (y como era de esperar), la *He* fue mucho más baja en las especies de arbustos endémicas a la localidad que en las no endémicas. Al excluir a los arbustos endémicos del análisis, Loveless (1992) encontró que las especies del dosel seguían manteniendo una proporción de loci polimórficos mucho mayor que la de las especies arbustivas. Es importante destacar, de nuevo, que el nivel de diversidad genética puede variar mucho entre diferentes especies. Por ejemplo, algunas especies arbustivas del género *Psychotria* (Hamrick & Loveless 1986; Loiselle *et al*. 1995) muestran un alto nivel de diversidad genética.

El efecto de la dispersión de semillas en la estructura genética

Hasta el momento hemos centrado nuestra atención en el efecto que la dispersión de polen –no la dispersión de semillas– tiene sobre el flujo genético y sobre la estructura genética. Tal enfoque obedece a dos razones. Primero, el sistema de apareamiento (relación entre frutos producidos por autofecundación *vs*. frutos producidos por exogamia) determina en gran medida la estructura genética, y es relativamente fácil de cuantificar mediante experimentos de polinización manual y análisis de marcadores genéticos. La dispersión de semillas, en cambio, no arroja ningún tipo de información análoga a la que ofrece el sistema de apareamiento. Segundo, tanto el sistema de apareamiento como la distancia de dispersión de polen pueden estimarse empleando los marcadores moleculares heredados de ambos progenitores (aloenzimas, microsatélites y RFLP, Restriction Fragment Length Polymorphism). Estos marcadores, como ya se mencionó, se heredan tanto a través del polen como de los óvulos y han sido examinados en numerosas especies de los bosques tropicales. La estructura genética que se genera por dispersión de semillas, en cambio, se presta mejor a ser estudiada mediante los marcadores genéticos de las organelas, por ejemplo, analizando el ADN de las mitocondrias y de los cloroplastos (mtADN y cpADN, respectivamente) y éste, en la mayoría de las plantas angiospermas, se hereda por línea materna. En los últimos años estos marcadores se han empleado para estudiar los procesos demográficos de las plantas (p.ej., McCauley 1995, Latta *et al*. 1998), pero su diversidad a nivel intrapoblacional es demasiado pequeña. Todavía no se les ha utilizado para estudiar la estructura genética producida por dispersión de semillas.

A pesar de estos problemas técnicos, no cabe duda de que la dispersión de semillas incide de manera importante en la estructura genética de las poblaciones de árboles del bosque. De hecho, al hacer una categorización muy general de los mecanismos de dispersión de semillas, se tiene que las especies de árboles tropicales que recurren a la dispersión biótica muestran un grado de diferenciación genética interpoblacional menor (mayor homogeneidad espacial en la distribución de la diversidad genética) que las especies que presenta dispersión abiótica (Tabla 13.3). Además, los estudios teóricos han demostrado que el flujo de polen y el flujo de semillas puede tener efectos muy diferentes en la estructura genética (Wade & McCauley 1988). Por ejemplo, aunque se esperaría que las especies que presentan una dispersión de semillas muy localizada (p. ej., dispersión por gravedad) tuvieran un nivel de divergencia genética interpoblacional (Gst) relativamente alto, esa divergencia puede verse reducida o compensada por el flujo de polen subsiguiente. Recientemente, al comparar en los árboles de la zona templada la estructura genética deducida a través de marcadores genéticos nucleares (en el polen) con aquella deducida a través de organelas (en las semillas) se observó que el flujo de genes era mucho mayor a través del polen que a través de las semillas, aun cuando las semillas pueden a veces desplazarse grandes distancias (El Mousodik & Petit 1996, Latta & Mitton 1997).

Es interesante notar que el efecto de la dispersión de semillas en la estructura genética puede ser más pronunciado a nivel intrapoblacional que a nivel interpoblacional, a causa de la gran abundancia de plántulas y semillas que se observan alrededor del árbol progenitor (ver Fig. 19.3). Sin embargo, el uso del parámetro *Gst* para cuantificar la variación

espacial de la diversidad genética entre los individuos adultos de una población de árboles suele revelar muy poca (o ninguna) diferenciación cuando se trabaja con marcadores nucleares a escalas espaciales muy pequeñas (p. ej., Hamrick *et al*. 1993), situación que no quiere decir necesariamente que la dispersión de semillas no se encuentre, de hecho, muy localizada alrededor del árbol progenitor (ver p. ej., la Fig. 15.2). Pensemos por ejemplo, en una población de árboles de tamaño constante en la que cada árbol, pese a producir un gran número de semillas deja, en promedio y luego de un tiempo determinado, un solo descendiente (a causa de la mortalidad natural). Se esperaría que alrededor del árbol progenitor, los genotipos de la descendencia (semillas o plántulas) sean muy similares (ver un ejemplo en Hamilton 1999). Y, si la dispersión de polen genera un apareamiento aleatorio, entonces, aun cuando la dispersión de semillas se encuentre muy localizada alrededor de la planta madre, se esperaría que la estructura genética de los adultos mostrara poca divergencia en un área dada. Sin embargo, independientemente del sistema de apareamiento, una dispersión restringida de semillas alrededor del árbol progenitor tendrá como resultado un alto nivel de similitud genética (en términos de la similitud de la información genética que presentan los juveniles de una población tanto a nivel nuclear como de organelas).

Este "agrupamiento", a escalas espaciales muy pequeñas, de individuos genéticamente relacionados puede estudiarse, en una población, cuantificando el grado de "correlación genética" o de "ascendencia común" que presentan los individuos en función de la distancia que los separa. Al analizar, por medio de aloenzimas, el grado de autocorrelación espacial de los diferentes genotipos se han podido detectar correlaciones genéticas, positivas y significativas, a escalas espaciales muy pequeñas. Tal situación se observó, por ejemplo, en Panamá, en los juveniles de *Platypodium elegans* (Fabaceae) y *Alseis blackiana* (Rubiaceae), especies arbóreas del dosel que dispersan, la primera, semillas grandes (1 g) y la segunda, semillas pequeñas (0.1-1 mg) (a través del viento), y en *Swartzia simplex* var. *ochnacea* (Fabaceae), arbusto de semillas grandes (1 g) y dispersadas por aves (ver Recuadro 13.5). Sin embargo, a pesar de que el grado de estructuración genética de los juveniles es particularmente "fuerte" (o sea, existe mucha similitud genética entre un individuo y otro) a distancias muy pequeñas, esa similitud disminuye conforme aumenta el tamaño del individuo examinado y a nivel de la población adulta es o muy reducida, o está totalmente ausente. Es importante tener en cuenta que como hipótesis nula se debe suponer que la "erosión" o pérdida del grado de estructuración genética intrapoblacional durante el proceso de reclutamiento es producto de la mortalidad natural.

Conclusiones generales y pautas para investigaciones futuras

El examen de la estructura genética de las poblaciones proporciona un mejor entendimiento sobre las diferentes escalas espaciales a las que operan la deriva genética, el flujo genético y la selección natural (la adaptación). Así, si las poblaciones están compuestas por unidades pequeñas, genética y reproductivamente aisladas, los efectos adaptativos de la selección natural podrían verse muy disminuidos por la fuerza de la deriva genética. Una tasa de flujo genético muy alta también podría interferir con la adaptación de las poblaciones a los ambientes locales pues promovería la continuidad de la información genética entre esas unidades. La adaptación local tiene más posibilidades de ocurrir cuando los sitios en los que ocurre algún evento se encuentran a una distancia tal que el flujo genético y sus efectos homogeneizantes se ven limitados. Así, los estudios de dispersión de información genética y de estructura genética poblacional no sólo aportan información sobre la diversidad genética de una población (o de varias poblaciones de una misma especie), sino también sobre el complejo juego de fuerzas evolutivas responsables de esa diversidad.

La caracterización completa de la estructura genética de las diferentes especies de árboles del

RECUADRO 13.5 La “sombra” de deposición de semillas y la estructura genética a escalas espaciales muy pequeñas.

Ciertamente una gran cantidad de estudios ecológicos ha examinado la dispersión de semillas en los bosques neotropicales; sin embargo, pocos han utilizado técnicas genéticas para cuantificar los patrones de dispersión de semillas (sobre todo si se les compara con los que han examinado la dispersión de polen). Normalmente, los patrones de dispersión de semillas tienen una distribución espacial sesgada: un gran número de semillas cae cerca de su progenitor y unas pocas en la lejanía (Howe & Smallwood 1982, Willson 1993). Este patrón de dispersión produce “parches” de juveniles (plántulas y juveniles) que comparten la misma madre y quizás también el mismo padre, lo que genera correlaciones genéticas de “medio hermanos y hermanos completos” (los “medio hermanos” comparten la madre, los “hermanos completos”, ambos progenitores). Sin embargo, la posibilidad de detectar la estructura genética asociada a estas poblaciones juveniles variará según el grado de superposición que exista entre las “sombras” de deposición de semillas de diferentes “plantas-madre”. Por ejemplo, en Panamá, Hamrick & Nason (1996), encontraron que las plántulas y los juveniles de *Platypodium elegans*, árbol del dosel de baja densidad poblacional y que utiliza la dispersión por viento, mostraban una estructura genética “fuerte” (el grado de hermandad genética o de coascendencia era muy alto) a distancias de hasta aproximadamente 300 m (Fig. 13.2 A); mientras que a distancias mucho menores, los juveniles de *Alseis blackiana*, árbol del dosel cuyas semillas también se dispersan por el viento pero que muestra una densidad poblacional más alta, mostraban una estructura genética “débil” (el grado de coascendencia era bajo) (Fig. 13.2 C). Estas diferencias en la estructura genética podrían indicar una mayor superposición en la “sombra” de deposición de semillas de las “plantas madre” de *Alseis* (densidad: unos 8.98 adultos por ha) que en las de *Platypodium* (densidad: unos 0.78 adultos por ha). Por su parte, *Swartzia simplex* var. *ochnacea*, árbol del subdosel que presenta una densidad alta y cuyas semillas son dispersadas por aves, presentó un grado de coascendencia genética aún más bajo (Fig. 13.2 E), lo que podría ser el resultado de dos procesos de dispersión diferentes: una dispersión “pasiva” de semillas localizada directamente bajo el árbol materno (producto de los frutos que dejan caer los frugívoros o de una dispersión por gravedad) y una dispersión a larga distancia (cuando los frugívoros dispersan los frutos lejos del árbol madre). Esta última generaría una superposición de “sombras” en aquellas especies que muestran una densidad poblacional alta, como *Swartzia* (unos 15.6 adultos por ha) y ocultaría las correlaciones en el grado de hermandad genética entre aquellos individuos que no se encuentren directamente bajo el árbol materno. Ahora bien, las plántulas y los juveniles de una especie pueden mostrar una correlación genética, positiva y significativa, a escalas espaciales muy pequeñas, pero en los árboles adultos esa correlación se reduce o llega incluso a estar ausente (a la misma escala espacial) (Figs. 13.2 B,D y F). La “erosión” de esa correlación puede ser el producto de la mortalidad aleatoria que experimentan los individuos durante en su paso a la adultez, aunque otros procesos ecológicos como depredación de semillas, ataques por patógenos y herbivoría, podrían también jugar un papel importante.

bosque neotropical se encuentra todavía en una etapa incipiente; no obstante, los datos disponibles permiten vislumbrar ciertos patrones generales:

1. A pesar de que las poblaciones de árboles del dosel muestran una densidad de adultos reproductivos relativamente baja, su sistema de apareamiento es eminentemente exógamo. Tal condición señala una gran habilidad de parte de los polinizadores tropicales para movilizarse entre recursos florales muy distantes.
2. Los análisis genéticos de dispersión del polen y el estudio de los sistemas de apareamiento indican, hasta el momento, que el transporte de polen no se limita a los árboles más próximos. Se ha observado, más bien, que las “unidades de apareamiento” pueden llegar a abarcar cientos de hectáreas y presentar desde unas cuantas decenas de individuos hasta varios cientos de ellos.
3. Como resultado del gran tamaño de sus poblaciones y de la escala espacial a la que se desplaza su flujo genético, los árboles del bosque neotropical presentan, por lo general, una diversidad genética muy alta, tanto a nivel de población como de especie. Y lo que es más, como esta diversidad se encuentra, en gran medida, distribuida de manera uniforme a escalas espaciales muy grandes, la diferenciación genética ente poblaciones muy distantes es relativamente poca.
4. El efecto homogeneizante del flujo genético sumado a un amplio flujo de genes polínicos podría atentar contra la capacidad de los

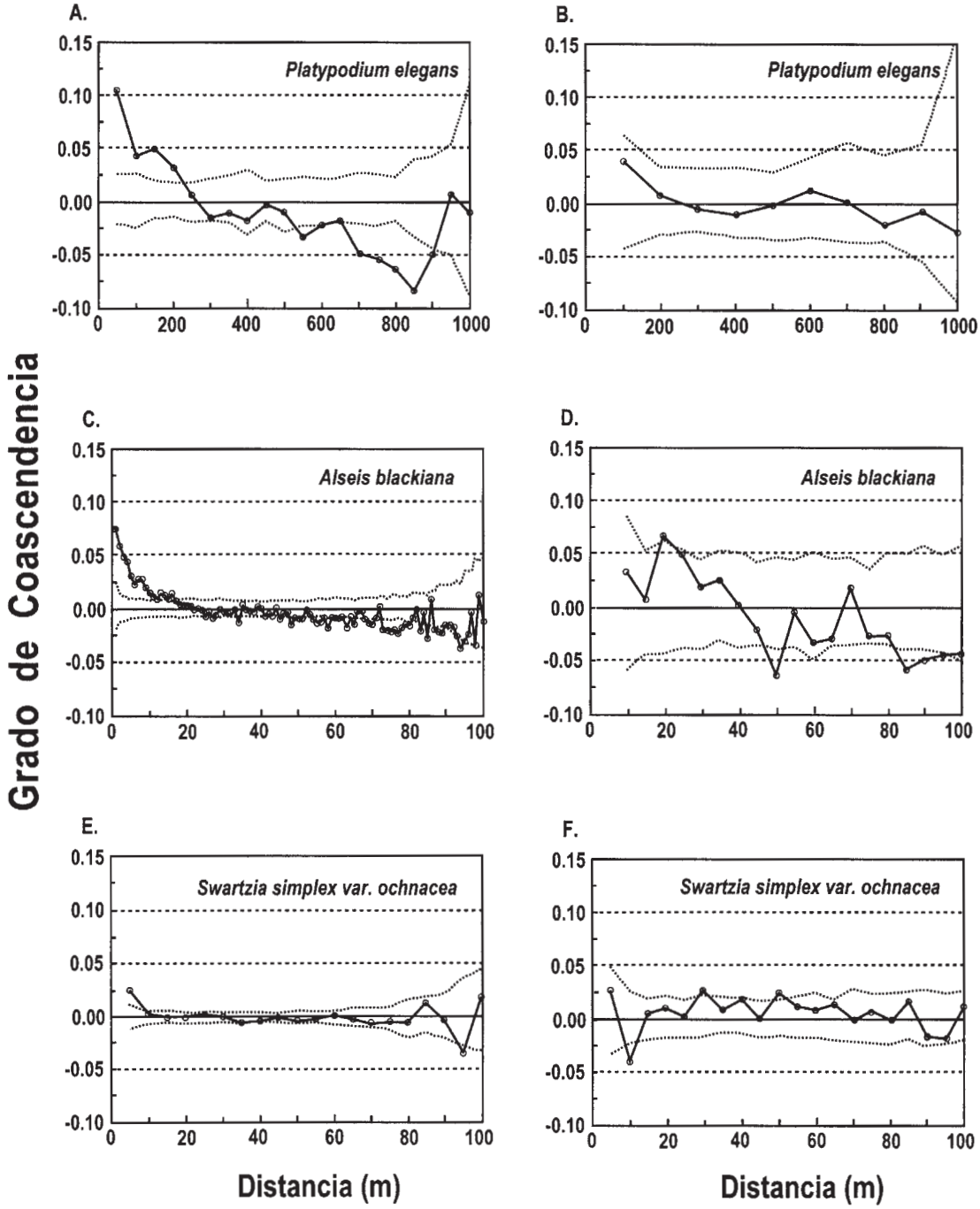


FIGURA 13.2 Grado de ascendencia común o grado de autocorrelación genética (valores del eje *y*) en tres especies de árboles en el bosque de la Isla de Barro Colorado en Panamá. Los estimados se obtuvieron a partir de varios loci y se representan gráficamente en función de la distancia entre parejas de individuos. Los círculos abiertos representan la ascendencia común media estimada en intervalos de distancia sucesivos y la línea punteada indica un intervalo de confianza del 96%, generado por métodos de remuestreo o "bootstrap" a partir de la hipótesis nula de que no existe ninguna similitud en la información genética entre pares de individuos (valor de ascendencia común = 0). (A) y (B): *Platypodium elegans*, individuos de 1-2 cm y > 15 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.), respectivamente. (C) y (D): *Alseis blackiana*, individuos de 1-2 cm y > 15 cm d.a.p., respectivamente. (E) y (F): *Swartzia simplex* var. *ochnacea*, individuos menores a 1 cm y mayores a 5 cm de d.a.p., respectivamente. La historia natural de estas especies se describe en el texto y en el Recuadro 13.5.

árboles del bosque neotropical para adaptarse a los cambios *locales* (variaciones en la disponibilidad de agua y nutrientes; cambios en las condiciones edáficas, etc.) producto de la actividad humana o natural.

Conclusiones como estas se han derivado a partir de estudios realizados en bosques con cobertura relativamente continua, pero lamentablemente todos los bosques tropicales del planeta se encuentran en proceso de alteración. Se calcula que anualmente se talan unos 150 000 km^2 de bosque tropical (Katzman & Cale 1990, WRI 1994, Whitmore 1997), ya sea para extraer madera o para dar paso a la agricultura y la ganadería. Urge, entonces cuantificar el impacto (en el corto y en el largo plazo) que la fragmentación del hábitat tiene en la integridad y en la aptitud genética de las poblaciones de árboles tropicales.

Los árboles del bosque neotropical pueden ser particularmente propensos a sufrir extinciones locales cuando su hábitat se ve fragmentado. Recordemos que sus poblaciones reproductoras presentan, por lo general una densidad baja y una posible ruptura con los polinizadores y dispersores frugívoros podría tener graves consecuencias (Nason *et al*. 1997). Si el movimiento de los vectores polinizadores se ve truncado por la fragmentación, los bosques remanentes van a terminar convertidos en unidades genética y demográficamente aisladas, con poblaciones de un tamaño efectivo muy pequeño. Una situación como esta puede provocar, en un plazo muy corto, una mayor endogamia y una pérdida de la heterocigosis, lo cual atentaría, en última instancia, contra la aptitud genética de los nuevos individuos y contra la viabilidad de la población. Con el paso del tiempo, la diversidad genética de las poblaciones aisladas podría reducirse de manera significativa (Lacy 1987, Lande & Barrawclough 1987, Falconer 1996) y esa pérdida, aunada a una fluctuación poblacional estocástica, podría truncar la habilidad de los árboles para responder a las nuevas presiones selectivas (p.ej., Templeton *et al*. 1990, Lesica & Allendorf 1995, Hamrick & Nason 1996).

Todavía no se sabe a ciencia cierta hasta qué punto los árboles que permanecen en un bosque fragmentado logran mantener la continuidad reproductiva y genética con el resto del paisaje (pero ver el Recuadro 13.2). Se ha encontrado, sin embargo, que la fragmentación reduce la polinización y la producción de semillas. Tal fue lo observado en los bosques secos del Chaco Serrano, en Argentina (Aizen & Feinsinger 1994), y en Panamá. En este último país, la menguada producción de frutos observada en las poblaciones fragmentadas de *Spondias mombin* (comparada con la de poblaciones de bosques continuos) parece ser el resultado de una menor transferencia de polen entre los árboles (Nason & Hamrick 1997). Asimismo, se ha observado que una merma en la densidad de las poblaciones que se encuentran en los bosques continuos (por ejemplo luego de una tala selectiva) puede generar un aumento en los niveles de autofecundación y endogamia. De hecho, esto fue lo observado en *Shorea megistophyla*, árbol del dosel éndemico de Sri Lanka (Murawski *et al*. 1994b) y en *Carapa procera*, especie maderable de la Guyana Francesa (Doligez & Joly 1997). En este último la baja tasa de exogamia se atribuyó a una posible reducción en la polinización biótica. Por otra parte, como se explicó anteriormente, se sabe que muchos polinizadores y vertebrados frugívoros del neotrópico son capaces de cubrir largas distancias y esto hace suponer que el flujo genético (a través de polen y semillas) podría operar igualmente en paisajes fragmentados (ver casos en Chase *et al*. 1996a, Aldrich & Hamrick 1998, White & Boshier 2000).

El estudio de los higuerones estranguladores (*Ficus*) presentes en los bosques fragmentados de Panamá proporcionan un mejor entendimiento sobre los efectos (a corto y a largo plazo) de la alteración del hábitat en la trayectoria demográfica y genética de las poblaciones (Nason *et al*. 1996, 1998; Nason & Hamrick 1997). Contrariamente a lo que ocurriría con la mayoría de las especies, pareciera que los higuerones (y las avispas que los polinizan) pueden formar poblaciones extensas en paisajes fragmentados y son capaces de mantener su continuidad reproductiva y genética gracias a la extraordinaria capacidad de dispersión de las avispas polinizadoras. Es más, aunque se sabe que la alteración del hábitat o de la estructura de una

comunidad provoca una disminución en la diversidad de frugívoros (ver capítulo 22), unos cuantos higuerones aislados en un fragmento de bosque pueden contribuir a la supervivencia de otros higuerones y vertebrados frugívoros que se encuentren en reservas y bosques de mayor tamaño. En efecto, al intentar determinar el tamaño que debía tener una población de higuerones para mantener una secuencia ininterrumpida de sitios en los que las avispas polinizadoras pudieran depositar sus huevecillos (Kjellberg & Maurice 1989, Bronstein *et al*. 1990, Anstett *et al*. 1995, 1997), se llegó a la conclusión de que el número de individuos que presentaban las poblaciones de la mayoría de las 12 especies de higuerones que se encuentran en la Isla de Barro Colorado era bajísimo –tan bajo que difícilmente podría impedir la extinción local de sus polinizadores–. Si se las aislara de otros individuos de su misma especie, estas poblaciones deberían dar muestras de un rotundo fracaso reproductivo (por falta de polinización), pero, por lo menos en la Isla de Barro Colorado, muestran un nivel adecuado de producción de frutos (Herre 1989, Windsor *et al*. 1989, Nason & Hamrick 1997). Y esto podría obedecer, en gran medida (como lo muestran los análisis de paternidad), a la interacción que sostienen con individuos coespecíficos situados en bosques aledaños.

Estos resultados son sin duda optimistas pero no debemos tratar de generalizarlos a otras especies de árboles. Aún no está del todo claro si el singular sistema de polinización de los higuerones monoicos permitió la evolución de la baja densidad que los caracteriza o si ocurrió todo lo contrario. En todo caso, aunque ciertamente tiene que existir un número mínimo de higuerones para impedir la extinción de las avispas polinizadoras a nivel local, la peculiar historia natural de este sistema podría, de alguna manera, haberlo "preadaptado" para sobrevivir en paisajes fragmentados. En otras especies de árboles el impacto de la fragmentación en la dispersión de la información genética (y en su mantenimiento) dependerá, en gran medida, de la respuesta conductual de toda una serie de vectores animales al cambio ambiental. Es posible que muchos polinizadores y frugívoros no puedan desplazarse ni siquiera unos cuantos cientos de metros por un hábitat transformado (Janzen 1988); otros, en cambio, podrían lograr que el flujo de polen y de semillas fuera suficiente como para mitigar (por lo menos durante los estadios iniciales de la fragmentación) los efectos de la endogamia y de la pérdida de la diversidad genética. Por eso, todo esfuerzo de manejo dirigido a lograr la permanencia de un bosque (o la regeneración de uno alterado) deberá informarse, primero, sobre la forma en que los árboles responden, a nivel genético, al cambio ambiental, y deberá conocer también las causas ecológicas que provocan esa respuesta. La única forma de entender a cabalidad las consecuencias de la alteración el hábitat en los polinizadores y los dispersores de semillas, y, por consiguiente, en la estructura genética de las poblaciones de árboles será analizando los sistemas de apareamiento, la dispersión de genes y la estructura genética que prevalecen una vez ocurrida la alteración. En efecto, son precisamente los estudios que comparen la dispersión de polen en hábitat alterados con la dispersión de polen en hábitat no alterados los que mejor nos capacitarán para predecir las consecuencias de la fragmentación en la estructura genética de las distintas especies de árboles del bosque neotropical.

Literatura citada

Aizen, M. A., & P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. Ecology **75**: 330-351.

Aldrich, P. R. & J. L. Hamrick. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. Science **281**: 103-105.

Aldrich, P.R., J.L. Hamrick, P. Chavarria, & G. Kochert. 1998. Microsatellite analysis of demographic genetic structure in fragmented populations of the tropical tree *Symphonia globulifera*. Molecular Biology **7**: 933-944

Alvarez-Buylla, E. R., & A. A. Garay. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree. Evolution **48**:437-453.

Anstett, M.-C., G. Michaloud, & F. Kjellberg. 1995. Critical population size for fig/wasp mutualism in a seasonal environment: effect and evolution of the duration of female receptivity. Oecologia **103**:453-461.

Anstett, M. C., M. Hossaert-McKey, & D. McKey. 1997. Modeling the persistence of small populations of strongly interdependent species of figs and fig wasps. Conservation Biology **11**:204-213.

Appanah, S., & H. T. Chan. 1981. Thrips: the pollinators of some dipterocarps. Malaysian Forester **44**:234-252.

Ashton, P. S. 1969. Speciation among tropical forest trees: Some deductions in light of recent evidence. Biological Journal of the Linnean Society **1**:155-196.

Baker, H. G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology **24**:177-191.

Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of Ecology and Systematics **21**:399-422.

Bawa, K. S., D. R. Perry, & J. H. Beach. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. American Journal of Botany **72**:331-345.

Boshier, D. H., M. R. Chase, & K. S. Bawa. 1995a. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 3. Gene flow, neighborhood, and population structure. American Journal of Botany **82**:484-490.

Boshier, D. H., M. R. Chase, & K. S. Bawa. 1995b. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 2. Mating system. American Journal of Botany **82**:476-483.

Boyle, T. J. B., C. Liengsiri, & C. Piewluang. 1991. Genetic studies in a tropical pine, *Pinus kesiya*: III. The mating system in four populations from northern Thailand. Journal of Tropical Forest Science **4**:37-44.

Bronstein, J. L., P.-H. Gouyon, C. Gliddon, F. Kjellberg, & G. Michaloud. 1990. The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study. Ecology **71**:2145-2156.

Chan, H. T. 1981. Reproductive biology of some Malaysian Dipterocarps. III. Breeding systems. Malaysian Forester **44**:28-36.

Chase, M. R., C. Moller, R. Kessell, & K. S. Bawa. 1996a. Distant gene flow in tropical trees. Nature **383**:398-399.

Chase, M., R. Kesseli, & K. S. Bawa. 1996b. Microsatellite markers for population and conservation genetics of tropical trees. American Journal of Botany **83**: 51-57.

Crawford, T. J. 1984. What is a population? Pp. 135-173 *en* B. Shorrocks, editor. Evolutionary Ecology. Blackwell Scientific Publications, UK.

Corner, E. J. H. 1954. The evolution of tropical forests. Pp. 34-46 *en* J. S. Huxley, A. C. Hardy, & E. B. Ford, editores. Evolution as a Process. Allen and Unwin, UK.

De Paiva, J. R., & P. Y. Kageyama. 1994. Genetics of rubber tree (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex Adr. de Juss. Mull. Arg.). Silvae Genetica **43**:373-376.

Devlin, B., & N. C. Ellstrand. 1990. The development and application of a refined method for estimating gene flow from angiosperm paternity analysis. Evolution **44**:248-259.

Doligez, A. & H. I. Joly. 1997. Mating system of *Carapa procera* (Meliaceae) in the French Guiana tropical forest. American Journal of Botany **84**: 461-470.

Eguiarte, L. E., N. Pérez-Nasser, & D. Piñero. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. Heredity **69**:217-228.

Eguiarte, L. E., A. Burquez, J. Rodriguez, & M. Martinez-Ramos. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. Evolution **47**:75-87.

El Mousadik, A., and R. J. Petit. 1996. Chloroplast DNA phylogeography of the argan tree of Morocco. Molecular Ecology **5**:547-555.

Elmqvist, T., P. A. Cox, W. E. Rainey, & E. D. Pierson. 1992. Restricted pollination on oceanic islands: pollination of *Ceiba pentandra* by flying foxes in Samoa. Biotropica **24**:15-23.

Ennos, R. A. 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. Heredity **72**:250-259.

Falconer, D. S. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Longman, Harlow, UK.

Federov, A. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. Journal of Ecology **54**:1-11.

Frankie, G. W. 1976. Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with emphasis on bee pollination systems. Pp. 151-159 *en* J. Burley & B. T. Styles, editores. Tropical Trees: Variation, Breeding, and Conservation. Academic Press, U.K.

Frankie, G. W., P. A. Opler, & K. S. Bawa. 1976. Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a Neotropical forest tree species. Journal of Ecology **64:**1049-1057.

Garay-Arroyo, A., & E. R. Alvarez-Buylla. 1997. Isozyme variation in a tropical pioneer tree species (*Cecropia obtusifolia*, Moraceae) with high contents of secondary compounds. Biotropica **29**:280-290.

Gibson, J. P., & N. T. Wheelwright. 1996. Mating system dynamics of *Ocotea tenera* (Lauraceae), a gynoecious tropical tree. American Journal of Botany **83**:890-894.

Haber, W.A. & G.W. Frankie. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. Biotropica **21**:155-172.

Hall, P., M. R. Chase, & K. S. Bawa. 1994a. Low genetic variation but high population differentiation in a common tropical forest tree species. Conservation Biology **8**:471-482.

Hall, P., L. C. Orrell, & K. S. Bawa. 1994b. Genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). American Journal of Botany **81**:1104 -1111.

Hall, P., S. Walker, & K. Bawa. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. Conservation Biology **10**:757-768.

Hamilton, M. B. 1999. Tropical tree gene flow and seed dispersal. Nature **401**: 129-130.

Hamrick, J.L. & M.J.W. Godt. 1989. Allozyme diversity in plant species. Pp. 43-63 en A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler, & B.S. Weir, editores. Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer Press, USA.

Hamrick, J. L., & M. D. Loveless. 1986. Isozyme variation in tropical trees: procedures and preliminary results. Biotropica **18**:201-207.

Hamrick, J. L., & M. D. Loveless. 1989. The genetic structure of tropical tree populations: associations with reproductive biology. Pp. 129-146 *en* J. H. Bock & Y. B. Linhart, editores. The Evolutionary Ecology of Plants. Westview Press, USA.

Hamrick, J. L., & D. A. Murawski. 1991. Levels of allozyme diversity in populations of uncommon Neotropical tree species. Biotropica **7**:395-399.

Hamrick, J. L., & J. D. Nason. 1996. Consequences of dispersal in plants. Pp. 203-236 *en* O. R. E. Rhodes, R. K. Chesser, & M. H. Smith, editores. Population Dynamics in Ecological Space and Time. The University of Chicago Press, USA.

Hamrick, J. L., M. J. W. Godt, & S. L. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. New Forests **6**:95-124.

Hamrick, J. L., D. A. Murawski, & J. D. Nason. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. Vegetatio **107/108**: 281-297.

Heithaus, E.R. & T.H. Fleming. 1978. Foraging movements of frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). Ecological Monographs **48**: 127-143.

Herre, E. A. 1989. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. Experientia **45**:637-647.

Heywood, J. S., & T. H. Fleming. 1986. Patterns of allozyme variation in three Costa Rican species of *Piper*. Biotropica **18**:208-213.

House, A. P. N., and J. C. Bell. 1994. Isozyme variation and mating system in *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. Silvae Genetica **43**:167-176.

House, A. P. N., & J. C. Bell. 1996. Genetic diversity, mating system and systematic relationships in two red mahoganies, *Eucalyptus pellita* and *E. scias*. Australian Journal of Botany **44**:157-174.

Howe, H. F., & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics **13**:201-228.

Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a Neotropical forest and implications for the conservation of tropical trees. Pp 25-41 *en* S. J. Sutton, T. C. Whitmore, & A. C. Chadwick, editores. Tropical rain forest:ecology and management. Blackwell Scientific Publications, UK.

Hubbell, S. P., & R. B. Foster. 1986a. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. Pp. 205-231 *en* M. E. Soulé, editor. Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, USA.

Hubbell, S. P., & R. B. Foster. 1986b. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. Pp. 77-96 *en* M. J. Crawley, editor. Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications, UK.

James, T., S. Vege, P. Aldrich, & J. L. Hamrick. 1998. Mating systems of three tropical dry forest tree species. Biotropica **30**:587-594.

Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science **171**:203-205.

Janzen, D.H. 1982. Variation in average seed size and fruit seediness in a fruit crop of a Guanacaste tree (Leguminosae: *Enterolobium cyclocarpum*). American Journal of Botany **69**: 1169-1178.

Janzen, D. H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. Annals of the Missouri Botanical Garden **75**:105-116.

Katzman, M. T. & W. G. Cale. 1990. Tropical forest preservation using economic incentives. Bioscience **40**:827-833.

Kimura, M. 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press, UK.

Kjellberg, F. & S. Maurice. 1989. Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus*: its evolution and consequences. Experientia **45**:653-660.

Kress, J. & J.H. Beach. 1994. Flowering plants reproductive systems. Pp. 161-182 *en* L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide, & G.S. Hartshorn, editores. La Selva: ecology and natural history of a neotropical forest. The University of Chicago Press, USA.

Lack, A. J. & P. G. Kevan. 1984. On the reproductive biology of a canopy tree, *Syzygium syzygiodes* (Myrtaceae), in a rain forest in Sulawesi, Indonesia.Biotropica **16**:31-36.

Lacy, R. C. 1987. Loss of genetic diversity from managed populations: interacting effects of drift, mutation, immigration, selection and population subdivision. Conservation Biology **1**:143-158.

Lande, R. & G. F. Barrowclough. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. Pp. 87-124 *en* M. L. Soulé, editor. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, UK.

Latta, R. G. & J. B. Mitton. 1997. A comparison of population differentiation across four classes of gene marker in limber pine. Genetics **146**:1153-1163.

Latta, R. G., Y. B. Linhart, D. Fleck, & M. Elliot. 1998. Direct and indirect estimates of seed versus pollen movement within a population of ponderosa pine. Evolution **52**:61-67.

Lesica, P. & F. W. Allendorf. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? Conservation Biology **9**:753-760.

Levin, D. A. 1988. The paternity pools of plants. American Naturalist **132**:309-317.

Loiselle, B. A., V. L. Sork, & C. Graham. 1995. Comparison of genetic variation in bird dispersed shrubs of a tropical wet forest. Biotropica **27**:487-494.

Loveless, M. D. 1992. Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. New Forests **6**:67-94.

Loveless, M. D., J. L. Hamrick, & R. B. Foster. 1998. Population structure and mating system of *Tachigali versicolor*, a monocarpic tropical tree. Heredity **81**: 134-143.

Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp. 399-422 *en* S. H. Bullock, H. A. Mooney & E. Medina, editores. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, USA.

Matheson, A. C., J. C. Bell, & R. D. Barnes. 1989. Breeding systems and genetic structure in some Central American pine populations. Silvae Genetica **38**:107-113.

McCauley, D. E. 1991. Genetic consequences of local population extinction and recolonization. Trends in Ecology and Evolution **6**:5-8.

McCauley, D. E. 1995. The use of chloroplast DNA polymorphism in studies of gene flow in plants. Trends in Ecology and Evolution **10**:198-202.

Moran, G. F., O. Muona, & J. C. Bell. 1989. Breeding systems and genetic diversity in *Acacia auriculiformis* and *A. crassicarpa*. Biotropica **21**:250-256.

Murawski, D. A. 1987. Floral resource variation, pollinator response, and potential pollen flow in *Psiguria warscewiczii*. Ecology **68**:1273-1282.

Murawski, D. A. & K. S. Bawa. 1994. Genetic structure and mating system of *Stemonoporus oblongifolius* (Dipterocarpaceae) in Sri Lanka. American Journal of Botany **81**:155-160.

Murawski, D. A. & J. L. Hamrick. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. Heredity **67**:167 -174.

Murawski, D. A. & J. L. Hamrick. 1992a. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density. Biotropica **24**:99-101.

Murawski, D. A., & J. L. Hamrick. 1992b. Mating system and phenology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Panama. Journal of Heredity **83**:401-404.

Murawski, D. A., J. L. Hamrick, S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1990. Mating systems of two Bombacaceous trees of a neotropical moist forest. Oecologia **82**:501-506.

Murawski, D. A., B. Dayanandan, & K. S. Bawa. 1994a. Outcrossing rates of two endemic *Shorea* species from Sri Lankan tropical rain forests. Biotropica **26**:23-29.

Murawski, D. A., I. A. U. N. Gunatilleke, & K. S. Bawa. 1994b. The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. Conservation Biology **8**:997-1002.

Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. Pp. 19-36 *en* J. Schelhas & R. Greenberg, editores. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Nason, J. D. & J. L. Hamrick. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: Two case studies of Neotropical canopy trees. Journal of Heredity **88**:264-276.

Nason, J. D., E. A. Herre, & J. L. Hamrick. 1996. Paternity analysis of the breeding structure of strangler fig populations: Evidence for substantial long-distance wasp dispersal. Journal of Biogeography **23**:501-512.

Nason, J. D., P. R. Aldrich, & J. L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. Pp. 304-320 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. The University of Chicago Press, USA.

Nason, J. D., E. A. Herre, & J. L. Hamrick. 1998. The breeding structure of a tropical keystone plant resource. Nature **391**:685-687.

Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **70**: 3321-3323.

O'Malley, D. M. & K. S. Bawa. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. American Journal of Botany **74**:1143-1149.

O'Malley, D. M., D. P. Buckley, G. T. Prance, & K. S. Bawa. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. Theoretical and Applied Genetics **76**:929-932.

Pascarella, J. 1997. The mating system of the tropical understory shrub *Ardisia escallonioides* (Myrsinaceae). American Journal of Botany **84**:456-460.

Pérez-Nasser, N., L. E. Eguiarte, & D. Piñero. 1993. Mating system and genetic structure of the distylous tropical tree *Psychotria faxlucens* (Rubiaceae). American Journal of Botany **80**:45-52.

Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman, & P. Nuñez V. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. Ecology **80**: 2651-2661.

Ritland, K., & S. Jain. 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci. Heredity **47**:35-52.

Rocha, O.J. & J.A. Lobo. 1996. Genetic variation and differentiation among five populations of the Guanacaste tree (*Enterolobium cyclocarpum* Jacq.) in Costa Rica. International Journal of Plant Science **157**: 234-239.

Rocha, O.J. & J.A. Lobo. 1998. Genetic diversity and outcrossing rates in the Guanacaste tree (*Enterolobium cyclocarpum* Jacq.) in the dry forest of Costa Rica. Pp. 65 – 81 *en* S. Bruns, S. Mantell, C. Tragardh, & A.M. Viana, editores. "Recent advances in biotechnology for trees conservation and management" International Foundation for Science, Sweden.

Sánchez-Azofeifa, G. A. 1996. Assessing land use/cover change in Costa Rica. Ph.D. Dissertation, University of New Hampshire, USA.

Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. Annual Review of Ecology and Systematics **16**:393-430.

Slatkin, M. & N. H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. Evolution **43**:1349-1368.

Sobrevila, C. & M. T. K. Arroyo. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. Plant Systematics and Evolution **140**:19-38.

Stacy, E. A., J. L. Hamrick, J. D. Nason, S. P. Hubbell, R. B. Foster, & R. Condit. 1996. Pollen dispersal in low density populations of three neotropical tree species. American Naturalist **148**:275-298.

Tanner, E. V. J. 1982. Species diversity and reproductive mechanisms in Jamaica trees. Biological Journal of the Linnean Society **18**:263-278.

Templeton, A. R., K. Shaw, E. Routman, & S. K. Davis. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. Annals of the Missouri Botanical Garden **77**:13-27.

Wade, M.J. & D.E. McCauley. 1988. Extinction and recolonization: their effects on the genetic differentiation of local populations. Evolution **42**: 995-1005.

Webb, C. J., & K. S. Bawa. 1983. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. Evolution **37**:1258-1270.

West, S. A., E. A. Herre, D. M. Windsor, & P. R. S. Green. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. Journal of Biogeography **23**:447-458.

White, G. M. & D. H. Boshier. 2000. Fragmentation in Central American dry forests: genetic impacts on *Swietenia humilis* (Meliaceae). Pp. 293-311 en A. G. Young & G. M. Clarke, editores. Genetics, Demography, and Viability of Fragmented Populations. Cambridge University Press, UK.

Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. Pp. 3-12 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. The University of Chicago Press, USA.

Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. Pp. 261-280 *en* T. H. Fleming & A. Estrada. editores. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.

Windsor, D. M., D. W. Morrison, M. A. Estribi, & B. D. Leon. 1989. Phenology of fruit and leaf production by 'strangler' figs on Barro Colorado Island, Panamá. Experientia **45**:647-653.

WRI. 1994. World Resources 1994-95. Oxford University Press, USA.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics **16**: 97-159.

Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. Annals of Eugenics **15**: 323-354.

Wright, S. 1977. Evolution and the genetics of populations. Vol 3. Experimental results and evolutionary deductions. The University of Chicago Press, USA.

Wight, S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol 4. Variability within and among natural populations. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

14

La regulación de las poblaciones de mamíferos

Gregory H. Adler

Introducción

Muchos ecólogos se han abocado a la tarea de esclarecer los factores que controlan el crecimiento y la densidad poblacional. La disponibilidad de hábitat, alimento y sitios de anidación, la presencia de depredadores y enfermedades, así como los cambios que experimenta una especie en su comportamiento (territorialidad) y en sus patrones de reproducción son algunos de ellos. Ahora bien, al hablar de estos factores se ha de establecer una distinción. Se tienen, por una parte, los "factores limitantes" –de origen externo–, y, por otra, los "factores reguladores" o "denso-dependientes" – de carácter intrínseco y que actúan en función de la densidad misma–. Como puede deducirse, los "factores reguladores" constituyen un subconjunto de los "factores limitantes". Es evidente, pues, que se han logrado avances en cuanto a la categorización de los factores; sin embargo, su identificación experimental y certera (ya se trate de los factores intrínsecos o extrínsecos) resulta extremadamente laboriosa (Royama 1977, Wolff 1986). Este problema se agudiza aún más en los bosques tropicales, no solo por la vasta riqueza de especies que exhiben, sino por las interacciones tan complejas que se pueden establecer entre ellas.

El presente capítulo pasa revista a los principales estudios que han evaluado por lo menos algunos de los factores considerados como restrictivos para el crecimiento poblacional de los mamíferos del bosque neotropical. Además, con el fin de ilustrar –desde el punto de vista metodológico– la forma en que estos factores pueden ser abordados, se presenta un estudio de caso sobre un roedor típico del bosque. Con ello, se pretende contribuir a un mayor conocimiento de la demografía de los mamíferos del bosque neotropical.

Factores que limitan el crecimiento poblacional

Depredación

En los bosques neotropicales, los mamíferos frugívoros se encuentran a merced de una gran variedad de depredadores. Los felinos de gran tamaño, las aves rapaces y los reptiles son algunos de ellos. Hacia 1960 surge el postulado que afirma que la diversidad local de una especie animal está directamente relacionada con su número de depredadores y con la eficiencia que estos últimos muestren para impedir que las especies más competitivas monopolicen el ecosistema ("exclusión competitiva") (Connell 1961a,b). Paine (1966), parte de esta hipótesis para sugerir que la gran diversidad faunística de que hacen gala los trópicos obedece a la presencia de varias especies de carnívoros grandes. En otras palabras, que la población de todo mamífero que puede ser presa de un depredador no es capaz de dominar a la comunidad animal por un mecanismo que ejerce su acción desde los niveles superiores de la cadena trófica ("top-down control" o "control desde arriba"). Aunque todavía resta probar experimentalmente esta hipótesis, existe bastante evidencia indirecta en su favor. Se ha observado, por ejemplo, en las islas donde no hay depredadores, las poblaciones de mamíferos pequeños tienden a ser más numerosas que las de sus homólogos en el continente (Gliwicz 1984, Adler & Levins 1994). De hecho, esto es lo que se ha observado en las "ratas espinosas" (*Proechimys semispinosus*) que habitan en las pequeñas islas boscosas del canal de Panamá y cuyo caso será tratado más adelante. Sus poblaciones muestran las características típicas del llamado "síndrome de insularización": densidades y tasas de sobrevivencia muy altas (Gliwicz 1984, Adler 1996).

Otro caso se presenta con los carnívoros grandes como el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Felis concolor*), los cuales se alimentan casi exclusivamente de mamíferos cuyo peso corporal es mayor a 1 kg (Emmons 1987). Se ha sugerido que estos depredadores carnívoros contribuyen a disminuir drásticamente la densidad poblacional de sus presas (Terborgh 1992), particularmente la de aquellas que muestran una tasa de reproducción baja. En efecto, en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, donde no existe una población permanente de carnívoros grandes, la densidad poblacional de los roedores de tamaño mediano *Dasyprocta punctata* y de *Agouti paca* es hasta 20 veces mayor que en Cocha Cashu, Perú, donde sí se observa la presencia de esos animales. Ciertamente esta evidencia es aún circunstancial y la diferencia en la densidad poblacional que muestran estas dos especies de roedores bien podría también deberse a otros factores. De hecho, Wright *et al*. (1994) consideran que la gran densidad poblacional observada en los roedores de Barro Colorado obedece a que los censos se han efectuado precisamente en los lugares donde más abundan los roedores (en sitios donde no extrañan la presencia humana). Es más, luego de censar extensivamente la isla, estos autores llegaron a la conclusión de que la densidad de mamíferos medianos en la Isla de Barro Colorado era similar a la de Cocha Cashu.

Por último, también se ha sugerido que la ausencia de depredadores grandes podría, en última instancia, ser la responsable de las hambrunas que se desatan entre los miembros de una población animal. Se piensa, por ejemplo, que en la Isla de Barro Colorado, la falta de depredadores grandes genera una sobrepoblación de mamíferos pequeños y consiguientemente una sobreexplotación de recursos (Terborgh 1992). Wright *et al*. (1999), sin embargo, cuestionan esta posición, pues consideran que la ausencia de carnívoros grandes no bastaría para impedir las hambrunas que periódicamente se desatan en la isla (ver Recuadro 17.1). En todo caso, aunque ciertamente no existen evidencias concluyentes que señalen que los depredadores que ocupan los lugares superiores de la cadena trófica efectivamente limitan la población de sus presas, lo importante es recalcar que sí tienen el *potencial* para hacerlo.

Disponibilidad de recursos

Ya mencionamos la falta de evidencia acerca del poder restrictivo de los depredadores sobre las poblaciones de mamíferos. Un caso contrario

lo constituye la disponibilidad de recursos alimenticios, pues se cuenta con bastante evidencia indirecta que sugiere que en los bosques neotropicales la densidad poblacional de mamíferos frugívoros y granívoros se ve restringida por las fluctuaciones estacionales ("control desde abajo") (Leigh 1999). Un primer grupo de evidencias proviene de los bosques que presentan una estacionalidad muy marcada, particularmente una estación seca intensa. Allí, la producción de frutos y semillas –a nivel de la comunidad– varía considerablemente a lo largo del año (de hecho se habla de una "estación de escasez" y otra "de abundancia") (p. ej., Foster 1982a). Algunos estimados realizados durante la estación de escasez han demostrado que el alimento que cae al piso del bosque en esa época no es suficiente para mantener a los frugívoros terrestres presentes (Smythe *et al*. 1982, Terborgh 1986), lo que se traduce en un alto grado de inanición entre ellos (Fleming 1971, Glanz *et al*. 1982, Gliwicz 1984, Smythe *et al*. 1982, Smythe 1986, Adler & Lambert 1997). Es más, cuando a estos animales se les suministran, de manera artificial, frutos y semillas, prácticamente se los devoran (Smythe 1978). Por otra parte, se ha observado que las crías de muchas especies que nacen justo antes de la estación de escasez (o en plena estación de escasez) sufren una mortalidad mayor que las que nacen en época de abundancia (Milton 1982, Smythe *et al*. 1982). Igualmente relevante resulta el hecho de que durante los períodos de escasez los frugívoros terrestres se vean obligados a recorrer áreas mucho más extensas, pues esto los hace más vulnerables a los depredadores (Foster 1982b, Russell 1982, Smythe *et al*. 1982). Esta conducta se ha observado incluso en algunas especies de monos, muy territoriales y que ocupan sitios muy específicos en el bosque (Terborgh 1983).

Otro grupo de observaciones que respalda la hipótesis de que la disponibilidad de recursos actúa como un limitante de la densidad poblacional proviene de la dieta de los mamíferos frugívoros terrestres. En este punto vale destacar que cuando los recursos alimenticios escasean, la dieta de las diferentes especies muestra un menor traslape que cuando los alimentos abundan. Tal situación se ha comprobado tanto en mamíferos frugívoros terrestres (Smythe 1978, Smythe *et al*. 1982) como en especies arborícolas (Terborgh 1983, 1986), y es muy posible que se trate de un mecanismo para reducir la competencia interespecífica. En Panamá, por ejemplo, *Dasyprocta punctata* sobrevive la época de escasez consumiendo semillas enterradas previamente, y el *Agouti paca* tiende a consumir más hojas y menos frutos y a utilizar sus reservas de grasa (Smythe *et al*. 1982). Igual comportamiento se ha observado en las ardillas (en estos mismos bosques panameños) (Glanz *et al*. 1982).

El comportamiento demográfico de las poblaciones de mamíferos frugívoros también evidencia el ciclo estacional de producción de alimentos. Muchos mamíferos sincronizan el nacimiento de sus crías con los períodos de mayor producción de frutos (Hladik & Hladik 1969, Bonaccorso 1979, Russell 1982, Gliwicz 1984, Henry 1994, Bergallo & Magnusson 1999). Otros, aunque producen dos camadas al año, presentan una mayor natalidad en la época de abundancia, y otros más, dejan de reproducirse del todo durante la época de escasez (Fleming 1971, Milton 1982, Glanz *et al*. 1982, Gliwicz 1984, Adler & Beatty 1997, Bergallo & Magnusson 1999). Esa fluctuación demográfica se refleja en la densidad y en la abundancia que presentan las poblaciones de mamíferos neotropicales a lo largo del año. Por lo general, la densidad alcanza su máximo al finalizar la estación de abundancia, decrece conforme avanza el período de escasez (la mortalidad supera a la natalidad), llega a un mínimo hacia el final de ese intervalo, y repunta nuevamente cuando el alimento vuelve a ser copioso. Aunque esta correlación no implica una relación de causa-efecto, Bergallo y Magnusson (1999) pudieron determinar, mediante el uso de técnicas estadísticas ("path analysis"), que la inconstancia en la disponibilidad de alimento (producto de los cambios estacionales) influía directamente en la reproducción y sobrevivencia de cuatro especies de roedores en Brasil.

Por último, se ha observado que la variabilidad que presenta la oferta alimentaria en el neotrópico –de un año a otro y de una localidad a otra– afecta, definitivamente, la

dinámica poblacional de los mamíferos frugívoros del bosque. Por lo menos eso se ha concluido luego de estudiar varias poblaciones de ardillas (Giacalone *et al*. 1990), roedores pequeños (Adler & Beatty 1997) y otras especies (*Nasua narica*; Russell 1982). Por otra parte, entre las fluctuaciones más impresionantes –por las devastadoras consecuencias que suelen tener en la floración y la fructificación del bosque– figuran las causadas por el fenómeno climatológico de El Niño. Foster (1982b), por ejemplo, documentó el número de hambrunas que habían tenido lugar en la Isla de Barro Colorado entre 1929 y 1979, con base en el número inusualmente alto de individuos muertos en intervalos particulares durante ese período. Dichas hambrunas comenzaban siempre en la segunda mitad de la estación lluviosa de un año dado, época en que un gran número de especies de plantas dejaba de producir frutos. La situación parecía agudizarse cuando la estación "seca" era más lluviosa de lo normal, lo que cual generalmente ocurre luego de un año de El Niño muy seco. La evidencia acumulada hasta ahora sugiere, entonces, que una fluctuación ambiental tan intensa como el fenómeno de El Niño puede alterar, drásticamente, la disponibilidad interanual de frutos en muchas localidades del neotrópico (ver Recuadro 17.1) y a la vez afectar profundamente la densidad poblacional de los mamíferos frugívoros.

En resumen, la densidad poblacional de los mamíferos frugívoros puede verse afectada por los cambios que, de manera natural, se observan en la disponibilidad de alimento, y estos cambios, a su vez, explican, por lo menos en parte, los cambios que se presentan en el comportamiento, los patrones demográficos y la estructura de las comunidades de especies animales. No cabe duda de que la disponibilidad de otros recursos (sitios de anidación, por ejemplo) resultan igualmente importantes. Hasta el momento, sin embargo, su papel se ha investigado poco.

Factores intrínsecos

Como bien lo señalan muchas investigaciones realizadas en la zona templada, los mecanismos intrínsecos (denso-dependientes) son tan importantes en la regulación de las poblaciones de mamíferos frugívoros como los factores externos recién mencionados (Dennis & Taper 1994, Ostfeld *et al*. 1993, Ostfeld & Canham 1995). No hay ninguna razón para pensar que estos mecanismos no operarían también en el trópico, pero lamentablemente todavía no existen suficientes estudios como para afirmar que las poblaciones de mamíferos frugívoros neotropicales también son reguladas por mecanismos intrínsecos.

Consideraciones finales

Hasta la fecha, existe muy poca evidencia *experimental* que muestre que, en términos generales, la estacionalidad en la oferta de alimento limita el tamaño de las poblaciones de mamíferos frugívoros; o visto de otra manera, que en las épocas de abundancia el crecimiento de la población podría ser ilimitado. De igual forma, existe poca información, ya sea descriptiva o experimental, que sugiera la existencia de algún mecanismo intrínseco que actúe como regulador de la densidad poblacional. La controversia, tanto en las latitudes tropicales como en las templadas, sobre los factores que regulan la densidad poblacional de mamíferos frugívoros y herbívoros (p. ej., Elton 1942, Hairston *et al*. 1960, Murdoch 1966, Ehrlich & Birch 1967, Caughley 1970, Terborgh 1990, Leigh & Wright 1990, Janson & Emmons 1990, Glanz 1990) se remonta a muchos años atrás. Lo mismo puede decir sobre la discusión que ha generado la contribución relativa de los mecanismos intrínsecos y extrínsecos (p. ej., MacArthur 1972, Pulliam 1975, White 1978, Brown *et al*. 1979, Rotenberry & Wiens 1980, Wiens & Rotenberry 1981, Fretwell 1987). Para resolver este antiguo debate es preciso realizar experimentos que evalúen tanto el papel de la oferta de alimento (Boutin 1990), como el de los mecanismos denso-dependientes (Adler & Levins 1994). Esa es precisamente la finalidad del estudio de caso que se describe a continuación y que describe las fluctuaciones en la densidad poblacional de un roedor del bosque neotropical, la "rata espinosa", *Proechimys semispinosus*, y los posibles factores encargados de regular tal fluctuación.

Estudio de caso: *Proechimys semispinosus* en el canal de Panamá

Los roedores, por ser abundantes, fáciles de atrapar y manipular, y por presentar fluctuaciones poblacionales regulares constituyen un excelente sujeto de estudio para dilucidar los factores que regulan la densidad poblacional de una especie. Además, es fácil obtener de ellos información básica.

El estudio que presentamos a continuación se llevó a cabo en poblaciones concentradas en islas boscosas, condición que resulta ideal para la experimentación, pues es mucho más fácil censar una población que se encuentra confinada en una isla que una que se encuentra en tierra firme. Esto es particularmente importante para una correcta interpretación de los resultados ya que mientras algunas variables se pueden manipular a nivel de la población (p. ej., densidad, razón de sexos, estructura de edades, o cantidad de alimento), los eventos de inmigración o emigración no siempre pueden controlarse experimentalmente en bosques extensos. Por ejemplo, una investigación que esté intentando probar el papel de un mecanismo denso-dependiente en una especie del bosque bien podría recurrir, primero, a reducir la densidad de la población, pero, en grandes áreas, la posibilidad de que los individuos sustraídos sean reemplazados por inmigrantes es muy alta. De igual forma, la inmigración de nuevos individuos podría alterar los resultados de un experimento en el que se ha incrementado la disponibilidad de alimentos para probar un posible aumento en la densidad de la población: la mayor densidad poblacional podría ser el resultado de la inmigración y no de un mecanismo promovido dentro de la población misma (Boutin 1990). Se considera, entonces, que al utilizar una población "aislada" o "cerrada" se puede controlar mejor el movimiento entre poblaciones y mejorar, por tanto, la capacidad predictiva del estudio.

La rata espinosa, *Proechimys semispinosus*, cuya historia natural es bien conocida (Recuadro 14.1) es una especie que se encuentra ampliamente distribuida en la zona central de Panamá, en particular en las numerosas islas boscosas del lago Gatún. Estas islas, que originalmente eran las cimas de cerros y colinas, se constituyeron en tales en 1914 cuando el río Chagres fue embalsado para construir el Canal de Panamá. Adler y Seamon (1991) encontraron que *P. semispinosus* mantiene poblaciones persistentes en islas de más de 1 ha. Además, observaron que en islas de tan sólo 2-3 ha pueden coexistir entre 100 y 150 individuos. Estas islas, por no presentar poblaciones persistentes de otros mamíferos frugívoros, constituyen un excelente laboratorio natural; además, son sistemas con muy buen potencial de replicación estadística (Leigh *et al*. 1993). El área en la que se centra este estudio (el lago Gatún) presenta un clima marcadamente estacional. Aquí, la época de lluvia se ve interrumpida, entre diciembre y abril, por una una fuerte sequía (Dietrich *et al*. 1982, Rand & Rand 1982, Windsor 1990). La producción de frutos y semillas también es

RECUADRO 14.1 La historia natural de *Proechimys semispinosus*

Proechimys semispinosus (Echimyidae) es un roedor pequeño de hábitos generalistas (Tomblin & Adler 1998, Adler 1999); su distribución geográfica va desde el sur de Honduras hasta el noroeste de Suramérica (Eisenberg 1989, Emmons & Feer 1990). Prácticamente cualquier bosque de bajura que se encuentre en este ámbito alberga poblaciones de esta especie. Por lo general los machos son un 20% más grandes que las hembras (Adler *et al.* 1999) y pesan, en promedio, 400 g (aunque el peso corporal máximo puede llegar a los 700 g). Este roedor consume frutas y semillas de muchas especies de plantas e incluso se ha informado de la presencia de hongos micorrízicos en su dieta (Mangan & Adler 1999). En los bosque no fragmentados la densidad poblacional suele ser menor a los 10 individuos ha^{-1}, pero este valor puede ser hasta cinco veces más grande en los hábitats insulares (Adler 1996). Los patrones de reproducción, de reclutamiento de nuevos individuos y de densidad poblacional fluctúan año con año según la disponibilidad de recursos. La densidad poblacional, en particular, presenta un pico al final de la estación lluviosa, y alcanza valores mínimos al final de la estación seca, cuando la actividad reproductiva es máxima.

estacional y presenta su máximo a finales de la estación seca y comienzos de la lluviosa (Foster 1982a).

Metodología

Se seleccionaron doce islas, con tamaños entre 1.7 y 3.7 ha, para realizar estudios a largo plazo (Tabla 14.1). Los criterios de selección fueron los siguientes: (1) que tuvieran una población persistente de *Proechimys semispinosus*; (2) que tuviera un área que permitiera realizar un censo confiable de la especie; y (3) que el número de individuos en cada isla permitiera el empleo de técnicas estadísticas apropiadas. En enero de 1991 se realizó un primer censo poblacional en ocho de las doce islas; el resto de las islas se empezó a censar en marzo de 1993 (islas 53, 54, 55 y 56 en la Tabla 14.1). Los censos se repitieron de manera periódica hasta diciembre de 1999. La captura mensual de individuos vivos fue la técnica empleada para llevar a cabo el censo. Cada isla se cuadriculó imaginariamente y se colocaron en ella trampas (con cebo de banano) a intervalos de 20 m. Las capturas se llevaron a cabo una vez al mes, durante 4 noches consecutivas y durante 9 años. Los individuos que se capturaban por primera vez eran marcados, se identificaba su sexo, se anotaba su peso corporal, su estado reproductivo y el sitio de captura. La información recopilada sirvió para formar una base de datos para estudios a largo plazo. Las poblaciones de cuatro de las islas (4, 8, 14 y 52 en la Tabla 14.1) sirvieron como "poblaciones control"; es decir, no se manipularon durante el estudio.

Por otra parte, con el fin de esclarecer la posible relación entre el comportamiento demográfico de las poblaciones de *P. semispinosus* y la composición florística de las islas, así como para determinar el papel de la disponibilidad de alimento en el comportamiento demográfico de la población, entre 1991 y 1994 se identificaron y marcaron, en cada una de las 12 islas, todos los árboles que presentaban diámetro ≥ 10 cm a la altura del pecho (d.a.p.). Se anotó, además, la mortalidad y el reclutamiento anual de individuos (los individuos que en el transcurso del estudio iban alcanzando los 10 cm de d.a.p.). Los árboles se marcaron para poder estimar con más facilidad la producción de frutos y semillas. Dicha estimación se realizó efectuando censos mensuales entre abril de 1992 y diciembre de 1999. Finalmente, en 1991 y en ocho de las doce islas, se cuantificó la estructura del bosque. Para ello se utilizaron siete variables medidas a partir del punto en que se encontraba cada trampa (Tabla 14.2). De esa forma se esperaba obtener más información acerca del ambiente en que se desenvolvían las poblaciones de ratas y su posible influencia en la demografía de las mismas.

Identificación de los patrones principales

Como un primer paso en la identificación de algún patrón que sugiera la existencia de una posible restricción poblacional, se expondrán, a continuación, algunas de las relaciones observadas entre *Proechimys semispinosus* y su hábitat. Tales relaciones se establecerán con base en los datos colectados en las ocho islas estudiadas en 1991. Se observó, en primer lugar, que las poblaciones de *P. semispinosus* mostraban todas las características del "síndrome de insularización": mayor densidad de individuos que las poblaciones de tierra firme, menor esfuerzo reproductivo y mayor tamaño corporal (Adler 1996). De hecho, las densidades observadas (de hasta 58 individuos ha^{-1}) figuran entre las más altas observadas en cualquier roedor neotropical. Cabe aclarar, sin embargo, que la densidad poblacional, las tasas de sobrevivencia de los adultos, la duración del período de apareamiento, la estructura poblacional y la proporción de ambos sexos fueron distintas en las distintas islas (Adler 1994, 1996).

Para explorar las posibles relaciones entre la estructura del bosque y el comportamiento demográfico de *Proechimys semispinosus*, se elaboró un "índice de edad" del bosque. Dicho índice tomaba en consideración la composición de especies arbóreas de cada isla y una técnica de análisis multivariado de promedios ponderados (Gauch 1982). Cada especie se clasificó,

TABLA 14.1 Descripción de las doce islas boscosas estudiadas en el lago Gatún, Panamá. Se incluye el área total (ha) y el grado de aislamiento (distancia en metros al área terrestre más cercana con poblaciones persistentes de *Proechimys semispinosus*).

Isla	Área	Aislamiento	Descripción
4	1.9	30	Topografía empinada; lado norte expuesto a los vientos alisios de la estación seca. El lado de sotavento mantiene características de bosque primario, mientras que el resto de la isla posee bosque secundario.
5	1.7	61	Relativamente plana; cubierta de bosque secundario. Sector noroeste vulnerable a los vientos; dosel bajo. Dosel alto en el sector sur. Abundantes claros naturales.
8	2.7	30	Muy plana; cubierta de bosque secundario. Sector occidental vulnerable a los vientos.
9	2.1	61	Topografía empinada; cubierta de bosque secundario. Sector nororiental sin cobertura boscosa (excluido del cálculo del área). Sector sur con bosque secundario joven y dosel de 7 m de alto.
12	1.8	152	Topografía moderadamente empinada; cubierta de bosque secundario. Lado oriental vulnerable a los vientos.
14	2.4	30	Parche remanente de bosque primario con bosque secundario en los bordes. Posee una cresta con pendientes a ambos lados en dirección este-oeste.
51	3.5	30	Topografía muy plana; cubierta de bosque secundario de varias edades. Restos de un pequeño caserío.
52	2.5	30	Topografía muy plana; cubierta de bosque secundario joven de edad uniforme. Restos de un pequeño caserío.
53	3.2	60	Topografía muy plana; cubierta de bosque secundario tardío de unos 85 años.
54	3.7	200	Topografía muy plana; cubierta de bosque secundario joven. Posee un área sin cobertura boscosa.
55	1.8	60	Topografía muy empinada; cubierta de bosque secundario.
56	2.1	60	Topografía muy empinada; cubierta de bosque secundario joven. Dosel compuesto por especiescaducifolias en su mayoría. Sotobosque dominado por bromelias terrestres (*Aechmea*).

entonces, siguiendo una escala de 1 a 5, donde 1 = especie exclusiva de bosques secundarios jóvenes; 2 = especie común en bosques secundarios jóvenes, 3 = especie abundante en bosques de cualquier edad, 4 = especie común en bosques sucesionales tardíos o primarios, y 5 = especie exclusiva de bosques primarios. El promedio ponderado para cada isla se calculó por medio de la fórmula:

$$\sum(FiAi]/ \sum(Fi)$$

en donde *Fi* es la frecuencia de la i-ésima especie y *Ai* es el valor de la escala de 1 a 5 para la especie i-ésima. Así, se observó que el índice de edad variaba entre una isla y otra: las islas 5 y 52 mostraron los valores más bajos, la 4 y la 14 los más altos (Adler 1999). Las islas 12 y 52 mostraron la mayor densidad de árboles, la 12 la mayor área basal y la 14 la mayor riqueza de especies.

Al explorar una posible relación entre *Proechimys semispinosus* y los árboles que

TABLA 14.2 Variables demográficas y variables relativas a la estructura del bosque utilizadas en el estudio

Variable	Descripción
	Demografía de *Proechimys semispinosus*
Densidad	Media del número total de individuos vivos ha^{-1}, calculado según Adler (1994).
Variabilidad de la densidad	Coeficiente de variación de la densidad
Densidad de nacimientos	Densidad media de nacimientos ha^{-1}, calculado según Adler (1994)
Época de apareamiento	Número de meses en los que se sabe que nacieron crías
Machos	Proporción de machos en la población
Reproducción	Número de nacimientos por hembra adulta
Peso corporal	Media del peso máximo de todos los machos adultos
	Estructura del bosque
Árboles pequeños	Número de árboles entre 10-19.9 cm de diámetro a la altura del pecho que se observan dentro de un círculo de 100 m^2 trazado alrededor de cada trampa.
Árboles medianos	Número de árboles 20-29.9 cm de diámetro a la altura del pecho que se observan dentro de un círculo de 100 m^2 trazado alrededor de cada trampa.
Árboles grandes	Número de árboles ≥ 30 cm de diámetro a la altura del pecho que se observan dentro de un círculo de 100 m^2 trazado alrededor de cada trampa.
Densidad arbórea	Número total de árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho que se observan dentro de un círculo de 100 m^2 trazado alrededor de cada trampa.
Área basal	Área basal total de árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho que se observan dentro de un círculo de 100 m^2 trazado alrededor de cada trampa.
Riqueza arbórea	Número total de especies de árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho que se observan dentro de un círculo de 100 m^2 trazado alrededor de cada trampa
Altura del dosel	Altura del dosel medida encima de cada trampa

producen los frutos y las semillas que estos roedores consumen, se observó que efectivamente existía una correlación positiva entre la densidad de higuerones (*Ficus* spp.) y la densidad poblacional del roedor. La densidad de roedores se correlacionó, también, aunque de manera no lineal, con el índice de edad del bosque: las islas con valores de edad intermedios presentaron la densidad poblacional de roedores más alta, mientras que las islas con los índices de edad más altos (o sea, aquellas cuya composición era la más parecida a un bosque primario) presentaron la densidad de roedores más baja. Los roedores, entonces, se presentaron en mayor abundancia en un bosque secundario tardío, dato que concuerda con lo observado por González y Alberico (1993) en otro bosque húmedo neotropical.

No se encontró ninguna correlación entre la densidad poblacional del roedor y la densidad de árboles (área basal del bosque). Al parecer, la composición florística de las islas ejerce una mayor influencia sobre la estructura de la

población de roedores que la estructura misma del bosque. Puede decirse, entonces, que la especie (y no tanto la estatura del árbol o su densidad) es la variable que mejor puede predecir la densidad poblacional del roedor –aunque ciertamente algunos atributos estructurales resultan de vital importancia para el roedor como sitios de anidación y fuente de alimento– (Lambert & Adler 2000). Tal situación obedece, probablemente, a que aun cuando muestren una estructura similar, la calidad del recurso producido varía con la especie de planta.

La relación mencionada anteriormente –entre roedores e higuerones– resulta particularmente interesante, pues sin duda influye en ella el comportamiento fenológico de los higuerones. Se sabe que los higuerones producen frutos de manera continua y en grandes cantidades a lo largo de todo el año (Foster 1982a). También se sabe que esos frutos son consumidos por un gran espectro de mamíferos frugívoros (Fleming 1992). Ahora bien, en las islas los frutos caen siguiendo un patrón estacional, pero los higuerones producen todo el año (para más detalles sobre la importancia de los higuerones ver capítulo 22). Tal condición se ve reflejada en la densidad poblacional de los ratones, pues la mayor densidad poblacional se observó precisamente en las islas con mayor abundancia de higuerones. Cabe mencionar, sin embargo, que *Proechimys semispinosus* no depende necesariamente de la presencia de los higuerones. Otras especies, particularmente las palmas, son igualmente importantes en su dieta (Adler 1995).

Hasta ahora nuestras especulaciones sobre el comportamiento demográfico de *Proechimys semispinosus* se han basado en observaciones y correlaciones. Existe, sin embargo, existe evidencia adicional que sugiere que las poblaciones de estos roedores están, de hecho, *limitadas* por la disponibilidad de alimento y *reguladas* por mecanismos intrínsecos. Por ejemplo: (1) los individuos muestran signos de inanición durante la estación de escasez de frutos (Fleming 1971, Gliwicz 1984, Adler 1994, Adler & Lambert 1997); (2) la dieta de esta especie es muy amplia y varía según la época del año (Adler 1995, Mangan & Adler 1999); (3) los cambios anuales observados en la densidad poblacional, la actividad reproductiva y la tasa de natalidad concuerdan con la estacionalidad en la disponibilidad de alimento (Fleming 1971, Gliwicz 1984, Adler & Beatty 1997), (4) la fluctuación poblacional varía en el tiempo y en el espacio (Adler 1994, Adler & Beatty 1997). Por último, a pesar de que este roedor se aparea durante todo el año, se ha observado que cuando la población es muy densa la actividad reproductiva cesa temporalmente (por varios meses) (Adler 1994, Adler & Beatty 1997), lo cual sugiere una regulación de tipo denso-dependiente.

Se espera que resultados como éste –un cambio en la actividad reproductiva causado por una cambio en la densidad– generen una oscilación periódica en la densidad poblacional y en el esfuerzo reproductivo (Schaffer & Tamarin 1973). Los ajustes, sin embargo, no son inmediatos. En otras palabras, si la densidad poblacional aumenta, el esfuerzo reproductivo va a disminuir, pero con unos meses de retraso, y lo mismo ocurrirá si la densidad poblacional decrece: el aumento en el esfuerzo reproductivo se hará evidente unos meses después. En teoría estas fluctuaciones terminarían por producir un equilibrio dinámico a largo plazo; no obstante, los cambios ambientales agudos –como los cambios estacionales que se observan en la precipitación– pueden alterar ese equilibrio. Tal parece ser el caso en *Proechimys semispinosus*: su densidad poblacional fluctúa no solo a lo largo del año (Adler 1996) sino también entre un año y otro (Adler & Beatty 1997).

Para verificar si efectivamente las poblaciones de *Proechimys semispinosus* respondían a un cambio en la densidad poblacional ajustando su esfuerzo reproductivo –como lo predice la teoría–, Adler y Beatty (1997) graficaron, durante un período de 4 años y con datos provenientes de las cuatro islas "control", el esfuerzo reproductivo y la densidad poblacional mostrados por los roedores durante la estación de apareamiento. El esfuerzo reproductivo se definió mediante dos variables: número de nacimientos por hembra adulta y duración de la estación reproductiva. Con gran sorpresa se comprobó que ambas variables mostraban un patrón cíclico similar al postulado

en la teoría (Fig. 14.1). Y lo que es más, se observó una correlación entre la densidad poblacional durante la época de apareamiento y la producción de frutos y semillas. Ambos resultados suministran suficiente evidencia estadística para probar, primero, que las poblaciones de *Proechimys semispinosus* se ven restringidas por la disponibilidad estacional de frutos, y, segundo, que el esfuerzo reproductivo de las hembras está efectivamente regulado de manera denso-dependiente.

En adición a las observaciones anteriores, algunos patrones de comportamiento de *Proechimys semispinosus* refuerzan la posible existencia de factores intrínsecos en la regulación de sus poblaciones. Por un lado, los machos adultos tienden a ser muy agresivos hacia otros machos, adultos o juveniles (Maliniak & Eisenberg 1971), y por otro, aunque se estima que las hembras adultas producen 11 crías por año (Fleming 1971), cuando la densidad poblacional es muy alta, no producen más de 3 crías por año (Adler & Beatty 1997). Estos patrones se asemejan a los observados en otros roedores de la zona templada, en particular los de los géneros *Peromyscus* y *Tamias*.

Identificando los procesos que generan los patrones

Ciertamente, hasta aquí hemos observado algunos patrones reveladores: las poblaciones de *Proechimys semispinosus* están limitadas por la disponibilidad de alimento y reguladas por factores denso-dependientes. Sin embargo, para discernir las causas que provocan estos patrones de fluctuación poblacional es necesario realizar pruebas experimentales. En la zona templada, se ha demostrado, mediante manipulación experimental que dos tipos de factores –limitantes y reguladores– hacen sentir sus efectos sobre la densidad poblacional de ciertas especies de roedores. Entre los mecanismos reguladores se han identificado dos: primero, los machos adultos, y en ocasiones las hembras, se tornan más agresivos durante la época de

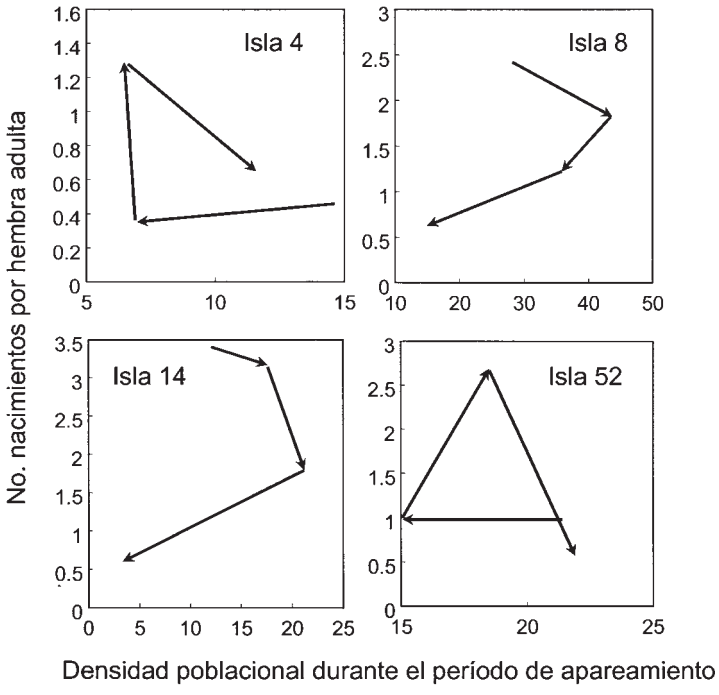


FIGURA 14.1 Trayectoria de cuatro poblaciones de *Proechimys semispinosus*, según el esfuerzo reproductivo (número de nacimientos por hembra adulta) y la densidad poblacional durante la estación de apareamiento. Los datos se obtuvieron durante un período de cuatro años en las islas boscosas del lago Gatún, Panamá.

apareamiento –lo que disminuye la tasa de reclutamiento de individuos subadultos a la población– (Howard 1949, Sadlier 1965, Healey 1967, Fordham 1971, Metzgar 1971, Garten & Smith 1974, Petticrew & Sadlier 1974, Fairbairn 1977a,b; 1978a,b; Mihok 1979, Wolff 1986, Adler *et al*. 1987); segundo, una densidad muy alta afecta de manera negativa el esfuerzo reproductivo (Terman 1987, Bronson 1988). En efecto, cuando la densidad de la población es alta, las hembras de *Peromyscus* spp. cesan de aparearse más pronto de lo normal (Canham 1969) y ajustan su esfuerzo reproductivo a la nueva situación (Schaffer & Tamarin 1973, Adler & Tamarin 1984). Es más, algunos estudios realizados en condiciones controladas han demostrado que el crecimiento de la población se ve restringido aun cuando existe abundancia de alimentos (Terman 1965, 1968) y que las hembras adultas inhiben el desarrollo sexual de las hembras subadultas (Haigh 1983a,b; 1987).

Volviendo a nuestro estudio de caso, la primera hipótesis que se sometió a prueba experimental fue la relacionada con la disponibilidad de alimentos. Para probar que en la época de abundancia (los seis primeros meses de la estación lluviosa) el alimento no representaba un factor limitante para las poblaciones de *Proechimys semispinosus* se hizo lo siguiente: a cuatro de las islas que estaban siendo estudiadas se les añadió un excedente de frutos, otras cuatro se mantuvieron como "control" (Adler 1998). Así, entre mayo y octubre de 1992 se distribuyeron en las islas más de 3 000 kg de frutas de cuatro especies arbóreas (*Astrocaryum standleyanum*, *Attalea butyracea*, *Bactris major* y *Ficus insipida*). La fruta se colocaba cada semana en las distintas jaulas que se habían distribuido a lo largo de las cuatro islas en estudio (10 jaulas ha^{-1}) . Las jaulas tenían una dimensión tal que permitían el acceso de los ratones, pero restringía el de los frugívoros de mayor tamaño.

Como respuesta a la adición de frutos se observó un incremento en la densidad poblacional, en el número de crías por unidad de área y en el reclutamiento de nuevos individuos (Adler 1998). (Cabe aclarar que el aumento en la densidad poblacional de las islas no se debió a una mayor tasa de sobrevivencia). En otras palabras, el experimento realizado permitió rechazar la hipótesis de que la ilimitada oferta de recursos no tenía ningún efecto en las poblaciones de roedores.

Seguidamente, se sometieron a prueba las hipótesis de que los adultos de *Proechimys semispinosus* regulan la densidad poblacional reduciendo el reclutamiento de individuos jóvenes y de que las hembras adultas regulan la densidad poblacional ajustando su esfuerzo reproductivo. Para ello, en las islas 5, 9, 54 y 56 (Tabla 14.1) se redujo la densidad de los machos y en las islas 12, 51, 53 y 55 la de las hembras adultas. Ambas densidades se redujeron en un 50%. Todas las manipulaciones se realizaron en junio de 1993 y en junio de 1994 (junio es el mes en que la población se encuentra típicamente en el medio de su actividad reproductiva). Además, en junio de 1995 se aumentó, en un 100 %, la densidad de los adultos machos y de las hembras adultas (en las mismas islas).

Los análisis preliminares indican que la reducción en la densidad de machos adultos redujo la densidad de individuos jóvenes por macho adulto. En cambio, la reducción en la densidad de hembras adultas resultó en un aumento en la densidad de individuos jóvenes por hembra adulta. De esa forma, se aceptaron las hipótesis de que los machos regulan la densidad poblacional limitando el reclutamiento de individuos jóvenes y de que las hembras regulan la población de forma denso-dependiente.

Futuras líneas de investigación

Apenas comenzamos a entender el comportamiento demográfico de los mamíferos del bosque neotropical. Sin embargo, consideramos importante tomar en cuenta algunos de los siguientes aspectos, válidos para cualquier especie de mamífero frugívoro. En primer lugar, resulta crítico establecer el papel que juega la disponibilidad de alimentos como factor limitante de la densidad poblacional: hasta

el momento existe abundante evidencia circunstancial pero poca evidencia experimental. Igual atención debe prestársele a la presencia de sitios de anidación y apareamiento, así como a la función que cumplen los depredadores, los parásitos y los patógenos. La evaluación de los mecanismos reguladores intrínsecos tales como la territorialidad y la denso-dependencia continúa siendo un campo fértil para la investigación, y en ese sentido, los estudios descriptivos y la aplicación de análisis estadísticos constituyen el primer paso para desarrollar hipótesis que se puedan probar experimentalmente.

El estudio presentado en este capítulo demostró que la disponibilidad de recursos (en este caso la abundancia de alimento) sí tiene un efecto tangible en la densidad poblacional de *Proechimys semispinosus*. Sin embargo, todavía falta examinar el *mecanismo* mediante el cual una mayor disponibilidad de alimentos en épocas de escasez puede resultar en un aumento en la densidad poblacional (un estudio de ese tipo se está llevando a cabo actualmente). En cuanto a los mecanismos intrínsecos, consideramos que la mejor forma de comprender su funcionamiento es conduciendo experimentos centrados en los individuos y no en las poblaciones. En este sentido, la telemetría puede ser de gran ayuda para evaluar, a escalas muy pequeñas, el comportamiento territorial de los individuos seleccionados. Así, se podría determinar, por ejemplo, si roedores como *Proechimys semispinosus* defienden con más fiereza sus nidos o sus alimentos (Adler *et al*. 1997, Seamon & Adler 1999), o comprobar si la territorialidad es, efectivamente, un mecanismo mediante el cual los machos adultos limitan el reclutamiento de individuos jóvenes a la población. En todo caso, los estudios más importantes son aquellos que buscan probar hipótesis por métodos experimentales, con controles adecuados y con buenas posibilidades de replicación estadística.

Literatura citada

Adler, G. H. 1994. Tropical forest fragmentation and isolation promote asynchrony among populations of a frugivorous rodent. Journal of Animal Ecology **63**: 903-911.

Adler, G. H. 1995. Fruit and seed exploitation by Central American spiny rats, *Proechimys semispinosus*. Studies on Neotropical Fauna and Environment **30**: 237-244.

Adler, G. H. 1996. The island syndrome in isolated populations of a tropical forest rodent. Oecologia **108**: 694-700.

Adler, G. H. 1998. Impacts of resource abundance on populations of a tropical forest rodent. Ecology **79**: 242-254.

Adler, G. H. 1999. Tropical tree diversity, forest structure and the demography of a frugivorous rodent. Journal of Zoology **250**: 57-74.

Adler, G. H. & R.P. Beatty. 1997. Changing reproductive rates in a Neotropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*. Journal of Animal Ecology **66**: 472-480.

Adler, G. H. & T.D. Lambert. 1997. Ecological correlates of trap response of a Neotropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*. Journal of Tropical Ecology **13**: 59-68.

Adler, G. H. & R. Levins. 1994. The island syndrome in rodent populations. Quarterly Review of Biology **69**: 473-490.

Adler, G. H. & J.O. Seamon. 1991. Distribution and abundance of a tropical rodent, the spiny rat, on islands in Panama. Journal of Tropical Ecology **7**: 349-360.

Adler, G. H. & R. H. Tamarin. 1984. Demography and reproduction in island and mainland white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in southeastern Massachusetts. Canadian Journal of Zoology **62**: 58-64.

Adler, G. H. & M. L. Wilson. 1987. Demography of a habitat generalist, the white-footed mouse, in a heterogeneous environment. Ecology **68**: 1785-1796.

Adler, G. H., M. Endries, & S. Piotter. 1997. Spacing patterns within populations of a tropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*, on five Panamanian islands. Journal of Zoology **241**: 43-53.

Adler, G. H., D. C. Tomblin, & T. D. Lambert. 1999. Ecology of two species of echimyid rodents (*Hoplomys gymnurus* and *Proechimys semispinosus*) in central Panamá. Journal of Tropical Ecology **14**: 711-717.

Adler, G. H., M. L. Wilson, & M. J. DeRosa. 1987. Effects of adults on survival and recruitment of *Peromyscus leucopus*. Canadian Journal of Zoology **65**: 2519-2523.

Bergallo, H. G. & W. E. Magnusson. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. Journal of Mammalogy **80**: 472-486.

Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences **24**: 359-408.

Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. Canadian Journal of Zoology **68**: 203-220.

Bronson, F. H. 1988. Seasonal regulation of reproduction in mammals. Pp. 1831-1871 en E. Knobil & J. Neill, editores. The physiology of reproduction. Raven Press, USA.

Brown, J. H., O. J. Reichman, & D. W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics. **10**:201-227.

Canham, R. P. 1969. Early cessation of reproduction in an unusually abundant population of *Peromyscus maniculatus borealis*. Canadian Field-Naturalist **83**: 279.

Caughley, G. 1970. Eruption of ungulate populations, with emphasis on Himalayan thar in New Zealand. Ecology **51**: 53-72.

Connell, J. H. 1961a. Effect of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. Ecological Monographs **31**: 61-104.

Connell, J. H. 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology **42**: 710-723.

Dennis, B. & M. L. Taper. 1994. Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. Ecological Monographs **64**: 205-224.

Dietrich, W. E., D. M. Windsor, & T. Dunne. 1982. Geology, climate, and hydrology of Barro Colorado Island. Pp. 21-46 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Ehrlich, P. R. & L. C. Birch. 1967. The "balance of nature" and population control. American Naturalist **101**: 97-101.

Eisenberg, J. F. 1989. Mammals of the Neotropics: the northern Neotropics. The University of Chicago Press, USA.

Elton, C. 1942. Voles, mice and lemmings. Clarendon Press, UK.

Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. Behavioral Ecology and Sociobiology **20**: 271-283.

Emmons, L. H. & F. Feer. 1990. Neotropical rainforest mammals: a field guide. The University of Chicago Press, USA.

Fairbairn, D. J. 1977a. The spring decline in deer mice: death or dispersal? Canadian Journal of Zoology **55**: 84-92.

Fairbairn, D. J. 1977b. Why breed early? A study of reproductive tactics in *Peromyscus*. Canadian Journal of Zoology **55**: 862-871.

Fairbairn, D. J. 1978a. Dispersal of deer mice, *Peromyscus maniculatus*: proximal causes and effects on fitness. Oecologia **32**: 171-193.

Fairbairn, D. J. 1978b. Behavior of dispersing deer mice (*Peromyscus maniculatus*). Behavioral Ecology and Sociobiology **3**: 265-282.

Fleming, T. H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan **143**: 1- 77.

Fleming, T. H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? Pp. 355-391 *en* M. D. Hunter, T. Ongushi, & P.W. Price, editores. Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, UK.

Fordham, R. A. 1971. Field populations of deer mice with supplemental food. Ecology **52**:138-146.

Foster, R. B. 1982a. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp. 151 -172 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Foster, R. B. 1982b. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-212 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Fretwell, S. D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of population ecology? Oikos **50**: 291-301.

Garten, C. T. & M. H. Smith. 1974. Movement by oldfield mice and population regulation. Acta Theriologica **19**: 513-514.

Gauch, H. G., Jr. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Giacalone, J., W. E. Glanz, & E. G. Leigh, Jr. 1990. Adición: fluctuaciones poblacionales a largo plazo de *Sciurus granatensis* en relacion con la disponibilidad de frutos. Pp. 331-335 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. Ecologia de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.

Glanz, W. E. 1990. Neotropical mammal densities: how unusual is the community on Barro Colorado Island, Panama? Pp. 287-313 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Forests. Yale University Press, USA.

Glanz, W. E., R. W. Thorington, Jr., J. Giacalone-Madden, & L. R. Heaney. 1982. Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. Pp. 239-252 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Gliwicz, J. 1984. Population dynamics of the spiny rat *Proechimys semispinosus* on Orchid Island (Panama). Biotropica **16**: 73-78.

González-M., A. & Alberico, M. 1993. Selección de habitat en una comunidad de mamíferos pequeños en la costa Pacifica de Colombia. Caldasia **17**:313-324.

Haigh, G. R. 1983a. Effects of inbreeding and social factors on the reproduction of young female *Peromyscus maniculatus bairdii*. Journal of Mammalogy **64**: 48-54.

Haigh, G. R. 1983b. Reproductive inhibition and recovery in young female *Peromyscus leucopus*. Journal of Mammalogy **64**: 706.

Haigh, G. R. 1987. Reproductive inhibition of female *Peromyscus leucopus*: female competition and behavioral regulation. American Zoologist **27**: 867-878.

Hairston, N. G., F. E. Smith, & L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. American Naturalist **94**: 421-425.

Healey, M. C. 1967. Aggression and self-regulation of population size in deer mice. Ecology **48**: 377-392.

Henry, O. 1994. Saisons de reproduction chez trois rongeurs et un artiodactyle en Guyane française, en fonction des facteurs du milieu et de l'alimentation. Mammalia **58**:183-200.

Hladik, A. & C. M. Hladik. 1969. Rapports trophiques entre vegetation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). Terre Vie **23**: 25-117.

Howard, W. E. 1949. Dispersal, amount of inbreeding, and longevity in a local population of prairie deer mice on the George Reserve, southern Michigan. Contributions of the Laboratory of Vertebrate Biology of the University of Michigan **43**: 1-50.

Janson, C. E. & L. H. Emmons. 1990. Ecological structure of the non-flying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. Pp. 313-338 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical rainforests. Yale University Press, USA.

Lambert, T. D. & G. H. Adler. 2000. Microhabitat use by a tropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*, in central Panama. Journal of Mammalogy **81**: 70-76.

Leigh, E. G. Jr. 1999. Tropical forest ecology: a view from Barro Colorado Island. Oxford University Press, Oxford, UK.

Leigh, E. G. Jr. & S. J. Wright. 1990. Barro Colorado Island and tropical biology. Pp. 28- 47 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical rainforests. Yale University Press, USA.

Leigh, E. G. Jr., S. F. Wright, E. A. Herre, & F. E. Putz. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. Evolutionary Ecology **7**: 76-102.

MacArthur, R. H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Princeton University Press, Princeton, USA.

Maliniak, E. & J. F. Eisenberg. 1971. The breeding of *Proechimys semispinosus* in captivity. International ZooYearbook **11**: 93-98.

Mangan, S. A. & G. H. Adler. 1999. Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats (*Proechimys semispinosus*) in eight isolated populations. Journal of Tropical Ecology **15**: 779-790.

Metzgar, L. H. 1971. Behavioral population regulation in the woodmouse, *Peromyscus leucopus*. American Midland Naturalist **86**: 434-448.

Mihok, S. 1979. Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus*. Canadian Journal of Zoology **57**: 1520-1535.

Milton, K. 1982. Dietary quality and population regulation in a howler monkey population. Pp. 273-289 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Murdoch, W. W. 1966. "Community structure, population control and competition" –a critique. American Naturalist **100**: 219-226.

Ostfeld, R. S. & C. D. Canham. 1995. Density-dependent processes in meadow voles: an experimental approach. Ecology **76**: 521-532.

Ostfeld, R. S., C. D. Canham, & S. R. Pugh. 1993. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. Nature **366**: 259-261.

Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist **100**: 65-75.

Petticrew, B. G. & R. M. F. S. Sadlier. 1974. The ecology of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*, in a coastal coniferous forest. I. Population dynamics. Canadian Journal of Zoology **52**: 107-118.

Pulliam, R. H. 1975. Coexistence of sparrows: a test of commnity theory. Science **184**: 474-476.

Rand, A. S. & W. M. Rand. 1982. Variation in rainfall on Barro Colorado Island. Pp. 47- 59 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, USA

Rotenberry, J. T. & J. A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. Ecology **61**: 1228-1250.

Royama, T. 1977. Population persistence and density dependence. Ecological Monographs **47**: 1-35.

Russell, J. K. 1982. Timing of reproduction by coatis (*Nasua narica*) in relation to fluctuations in food. Pp. 413-431 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Sadlier, R. M. F. S. 1965. The relationships between agonistic behaviour and population changes in the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. Journal of Animal Ecology **34**: 331-352.

Schaffer, W. M. & R. H. Tamarin. 1973. Changing reproductive rates and population cycles in lemmings and voles. Evolution **27**: 111-124.

Seamon, J. O. & G. H. Adler. 1999. Short-term use of space by a Neotropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*. Journal of Mammalogy **80**: 899-904.

Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). Smithsonian Contributions to Zoology **257**. Smithsonian Institution Press, USA.

Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of Neotropical terrestrial frugivorous mammals. Annual Review of Ecology and Systematics **17**: 169-188.

Smythe, N., W. E. Glanz, & E. G. Leigh, Jr. 1982. Population regulation in some terrestrial frugivores. Pp. 227-238 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Terborgh, J. 1983. Five New World primates. Princeton University Press, USA.

Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pp. 371-384 *en* A. Estrada & T. H. Fleming, editors. Frugivores and seed dispersal. W. Junk, The Netherlands.

Terborgh, J. 1990. An overview of research at Cocha Cashu Biological Station. Pp. 48-59 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical forests. Yale University Press, USA.

Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. Biotropica **24**: 283-292.

Terman, C. R. 1965. A study of population growth and control exhibited in the laboratory by prairie deer mice. Ecology **46**: 890-895.

Terman, C. R. 1968. Inhibition of reproductive maturation and function in laboratory populations of prairie deermice: a test of pheromone influence. Ecology **48**: 1169-1172.

Terman, C. R. 1987. Intrinsic behavioral and physiological differences among laboratory populations of prairie deermice. American Zoologist **27**: 853-866.

Tomblin, D. C. & G. H. Adler. 1998. Habitat differences between two morphologically similar tropical forest rodents. Journal of Mammalogy **79**:953-961.

White, T. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. Oecologia **33**: 71-86.

Wiens, J. A. & J. T. Rotenberry. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. Ecological Monographs **51**: 21-41.

Windsor, D. M. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest: long-term records from Barro Colorado Island, Panama. Smithsonian Contributions to the Earth Sciences **29**. Smithsonian Institution Press, USA.

Wolff, J. O. 1986. Life history strategies of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). Virginia Journal of Science **37**: 208-220.

Wright, S. J., M. E. Gompper, & B. DeLeon. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. Oikos **71**: 279 -294.

Wright, S. J., C. Carrasco, O. Calderón, & S. Paton. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. Ecology **80**: 1632-1647.

15

Ecología de semillas

James W. Dalling

Introducción

La biología reproductiva de las plantas (la producción, la dispersión y la germinación de sus semillas) constituye un elemento clave en el esclarecimiento de los patrones de distribución y abundancia de especies. La labor que deben realizar las semillas –nutrir a los embriones de las plantas, protegerlos y dispersarlos– supone una presión selectiva no solo fuerte sino incluso contradictoria: una cobertura gruesa, por ejemplo, puede proteger a la semilla de los patógenos, pero al mismo tiempo inhibir la distancia de dispersión (por el peso adicional). Con todo, las presiones de este tipo son, en gran parte, las responsables de la gran variedad de características reproductivas que exhiben las plantas y de los distintos "nichos de regeneración" (*sensu* Grubb 1977) que muestra cada especie. La "ecología de semillas" busca precisamente comprender la forma en las presiones selectivas afectan los patrones de regeneración de las plantas y la forma, también, en que las características de las semillas afectan los procesos de dispersión, colonización y establecimiento de las plántulas (ver además el capítulo 21).

De especial importancia resulta el tamaño de la semilla y de hecho es un tema al que se alude con frecuencia en este capítulo. Se exploran, en primer lugar, las posibles causas de la variedad de tamaños que presentan las semillas, así como las consecuencias demográficas –intraespecíficas e interespecíficas– de tal diversidad. Evidentemente se busca comprobar si ciertamente la capacidad regenerativa es el resultado de dos esfuerzos conjuntos: la maximización de las probabilidades de establecimiento de las plántulas en la penumbra del sotobosque tropical (lo que implica una semilla de mayor tamaño) y la maximización de las distancias de dispersión (lo que implica no solo un menor tamaño sino también un mayor número de

semillas). Se explora además la hipótesis de que algunos de los factores que restringen la regeneración de las plantas –en un momento y un sitio determinados– podrían ser, al mismo tiempo, los responsables de la gran diversidad de especies de árboles que se observa en los bosques tropicales (ver Recuadro 15.1).

El tamaño de la semilla

En los trópicos es común observar semillas de los tamaños más variados. Algunas son extremadamente diminutas, como las de las orquídeas (10^{-6} g) y las de algunas especies de árboles (10^{-4} - 10^{-3} g) (Foster & Janson 1985) (Fig. 15.1); otras, bien pueden sobrepasar los 10 g de peso solo en tejido de reserva (p. ej. Lord *et al*. 1997). Tal variación puede deberse a las necesidades regenerativas de cada especie en particular, al tamaño o a la forma de crecimiento de la planta, a las características del sitio (clima y suelo) o bien, a la historia filogenética de la especie. A continuación se discute cada uno de esos aspectos.

Exigencias regenerativas

Tanto en las comunidades boscosas de las zonas templadas como en las del trópico se ha observado que las especies pioneras tienden a presentar semillas más pequeñas que las especies tolerantes a la sombra (Troup 1921, Salisbury 1942, Foster & Janson 1985, Hammond & Brown 1995, Hewitt 1998). Pero, ¿por qué sucede esto? Las especies pioneras deben, a toda costa, dispersar sus semillas hacia los claros del bosque –claros que suelen ser efímeros y poco predecibles en el tiempo y en el espacio–; entonces, y partiendo del supuesto de que los recursos que pueden destinarse a la reproducción son limitados, una estrategia, de parte de estas plantas, para asegurarse una dispersión exitosa es aumentar el número de semillas por individuo (aun cuando esto signifique producir semillas más pequeñas) (Smith & Fretwell 1974). En las especies tolerantes a la sombra, en cambio, el tamaño de la semilla –mucho más grande– se encuentra estrechamente relacionado con las demandas que exige la sobrevivencia en la penumbra del sotobosque. Una semilla de mayor tamaño produce plántulas capaces de emerger a través de gruesas capas de hojarasca (p. ej. Guzmán-Grajales & Walker 1991, Molofsky & Augspurger 1992), permite un crecimiento mucho más rápido (hacia los estratos más luminosos del bosque) (Foster 1986) y concede defensas estructurales, morfológicas y químicas contra patógenos y herbívoros (Foster 1986, Kitajima 1994; ver además capítulos 18 y 19). Advertimos, sin embargo, que, incluso tratándose de especies de semilla grande, es necesario distinguir entre "tolerancia a la sombra" (proceso que ocurre a nivel de plántula) y "tolerancia al daño" (proceso que ocurre a nivel de semilla),

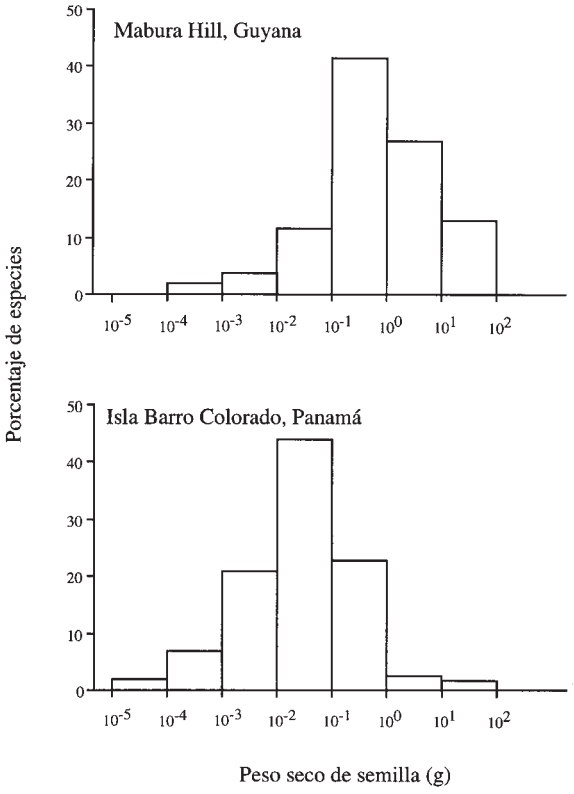


FIGURA 15.1 Variación en el tamaño de las semillas en dos bosques neotropicales, Mabura Hill en Guyana (Hammond & Brown 1995) y la Isla de Barro Colorado, en Panamá (Foster 1982). Como consecuencia de su tamaño, en Guyana la mayoría de las especies, sobre todo de árboles, es dispersada por mamíferos (Hammond *et al*. 1996), en cambio, en la Isla de Barro Colorado esa proporción es mucho menor (Hammond & Brown 1995).

RECUADRO 15.1 Limitación en la dispersión. **Kyle E. Harms**

La dispersión es el mecanismo por medio del cual las semillas de una planta logran llegar a un sitio adecuado para la germinación y el establecimiento de un nuevo individuo. Se dice que una población sufre de "limitación en la dispersión" cuando un aumento en el número de semillas dispersadas (adicional al producido normalmente en un tiempo y espacio dados) resulta en un aumento en el número de individuos nuevos en la población. Una población, entonces, que presente este tipo de limitación tendrá un tamaño y un rango de distribución menores a los de otra población sin tal limitación. Pero, las consecuencias de la limitación se manifiestan no solo a nivel de la población sino a nivel de la comunidad de plantas. Por esto, la dispersión limitada, gracias al mecanismo de "ganar por ausencia" –el hecho de que un individuo de una especie dada ocupe un lugar dado no por ser el mejor competidor sino a falta de un individuo de otra especie en ese sitio– se ha propuesto como uno de los factores que contribuye a mantener la coexistencia de especies en comunidades de árboles tan diversas como el bosque neotropical.

Esta predicción se ha demostrado teóricamente y parte del supuesto de que existe un "compromiso" ("tradeoff") entre la capacidad de dispersión de una especie y su habilidad competitiva, compromiso que sería uno de los mecanismos responsables de mantener una diversidad alta en las comunidades vegetales –siempre y cuando las especies más competitivas sean las que tengan la peor capacidad de dispersión y viceversa– (Skellam 1951, Horn & MacArthur 1972, Hastings 1980, Tilman 1994). Hurtt y Pacala (1995) también demostraron, a través de modelos matemáticos, que la limitación en la dispersión puede brindarles, a muchas especies, la oportunidad de coexistir indefinidamente en una comunidad diversa de plantas –por el ya mencionado mencionado mecanismo de "ganar por ausencia"–, *aun cuando* todas las especies de la comunidad sean las mejores competidoras en algún hábitat específico del espacio considerado.

Aunque escasa, existe evidencia empírica que apoya la presencia de dispersión limitada en el bosque neotropical. Dicha evidencia se ha obtenido por medio de estudios en los que se colocan trampas de semillas a lo largo de áreas boscosas extensas. Un diseño de esta naturaleza permite determinar cuán lejos puede dispersarse la semilla de una especie en el tiempo y en el espacio. Si solo unas pocas trampas capturan semillas de una especie dada, o si por el contrario, una trampa determinada atrapa semillas de un número reducido de especies con respecto a todas aquellas en estado reproductivo en la comunidad de estudio, entonces podría argumentarse que la limitación en la dispersión se encuentra operando. Para demostrar la existencia o no de limitación en la dispersión, en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, se llevó a cabo un estudio de caso en una parcela (50 ha) de monitoreo permanente. Dicho estudio fue iniciado en 1987 por S. Joseph Wright. Allí, a lo largo de los senderos, se colocaron 200 trampas (0.5 m^2) de 0.8 m de altura y con una luz de malla de 1 mm^2. Durante los primeros 8 años, se colectaron semanalmente todas las semillas, frutos y fragmentos de frutos ≥ 1 mm diámetro que cayeron en las trampas y se identificaron a nivel de especie. En ese intervalo se observó que, de un total de 108 especies de árboles del dosel presentes en la parcela, solo 16 lograron llevar semillas a las trampas y en esos se caso se trató, en promedio, de una única semilla. Es más, sólo 31 especies de árboles del dosel y del subdosel –de un total de 182 especies– presentaron semillas en más de 50 de las 200 trampas colocadas. Finalmente, se observó que la probabilidad de que una trampa recibiera al menos una semilla de una especie dada disminuía (para la mayoría de las especies) a medida que aumentaba la distancia de la trampa al individuo en estado reproductivo más cercano (Harms 1997). En otro estudio, realizado esta vez en el bosque de bajura del Parque Nacional Manú, en Perú, durante un período de 2 años y con 40 trampas similares a las usadas en Panamá, se capturaron semillas de 195 especies, pero sólo 13 de esas especies presentaron semillas en más de 8 trampas (Silman 1996). Estos dos estudios sugieren, en conjunto, que la mayoría de las especies examinadas podría padecer de limitación en la dispersión y apoyan parcialmente la hipótesis de que una diversidad alta es, en cierta medida, el resultado de una dispersión limitada en el tiempo y en el espacio.

Es importante tener en cuenta que hemos centrado nuestro análisis en el *número* de semillas dispersadas. De hecho, la definición de limitación en la dispersión ofrecida al principio se basa en la suposición de que si aumenta el número de semillas dispersadas y, al mismo tiempo, aumenta el reclutamiento de una especie dada, podría decirse que nos encontramos ante una dispersión limitada. Sin embargo, no debemos olvidar que el patrón espacial que presente la dispersión es otro factor que debe tomarse en consideración al intentar explicar la coexistencia de la gran variedad de especies que se observan en el bosque neotropical (Kitajima & Augspurger 1989). Por ejemplo, aun cuando, en una población dada, no cambie el número total de semillas dispersadas, un cambio en el patrón espacial de dispersión puede resultar en un aumento en el reclutamiento o en su rango de distribución. Y esto podría ser el resultado, ya sea de una mayor concentración de semillas en un sitio favorable o de una dispersión menos densa en un sitio en particular (una densidad baja incidiría en una mortalidad denso-dependiente también baja) (ver Fig. 19.3). En este caso, la tasa de reclutamiento de la población estaría limitada por el patrón espacial de dispersión y no por la cantidad de semillas dispersadas. Igualmente, si de manera aleatoria se añadiera una cantidad extra de semillas en el espacio ocupado por una población con dispersión limitada, el resultado no sería, necesariamente, un aumento en la tasa de reclutamiento, pues la población podría sufir de una alta mortalidad denso-dependiente. Por estas razones, tanto (1) el

número de semillas dispersadas, como (2) el patrón espacial de dispersión y (3) su interacción con otros organismos (dispersores, depredadores) deben ser tomados en consideración al intentar evaluar, de manera crítica, si una población realmente sufre de limitación en la dispersión. La interacción entre estos tres factores es quizás el impedimento más grande para demostrar, en condiciones naturales, la existencia de limitación en la dispersión y para lograr un mayor entendimiento de los factores responsables de mantener la alta diversidad arbórea en el bosque neotropical.

como se explica en el Recuadro 15.2. Lamentablemente, hasta el momento se cuenta con pocos estudios experimentales que aclaren los beneficios que conlleva un mayor tamaño en la semilla como para determinar cuánto beneficia el tamaño la tolerancia a la sombra y cuánto la tolerancia al daño (Westoby *et al*. 1992).

Conviene señalar, sin embargo, que no todas las especies tolerantes a la sombra tienen semillas grandes. En efecto, en los bosques lluviosos del sureste de Asia y en Australia, Metcalfe y Grubb (1995) y Grubb y Metcalfe (1996) observaron un gremio de especies tolerantes a la sombra con semillas muy pequeñitas (< 1 mg de peso seco). Estos autores llegaron a la conclusión de que el tamaño de la semilla juega un papel poco relevante dentro del grupo de factores que determina que una especie sea o no tolerante a la sombra. Advierten, eso sí, que el establecimiento de estas especies (tolerantes a la sombra y con semillas pequeñitas) se encuentra restringido a sitios desprovistos de hojarasca (por lo general laderas pronunciadas) y donde no se presenten períodos secos prolongados (Metcalfe *et al*. 1998). Luego de estudiar varias especies de arbustos de la familia Melastomataceae (algunos de los cuales producen semillas muy pequeñas) Ellison *et al*. (1993) llegaron a conclusiones similares en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica.

El medio ambiente

Por lo general se habla de una relación entre el tamaño de la semilla y el tamaño de la planta, de manera que conforme se pasa de hierbas a arbustos y de arbustos a árboles se observa un incremento en el peso promedio de las semillas (Baker 1972, Foster & Janson 1985, Rockwood 1985, Kelly 1995). Y esta relación se atribuye, ya sea a limitaciones físicas impuestas por la dispersión –difícilmente una semilla grande liberada por una planta de porte pequeño podría viajar muy lejos– o a limitaciones estructurales –una planta pequeña solo puede soportar semillas de determinado tamaño. Sin embargo, en la mayoría de las especies estas limitaciones no siempre parecen condicionar el tamaño de las semillas (Thompson & Rabinowitz 1989). De hecho, en los bosques tropicales, algunas de las semillas más pequeñas pertenecen a los árboles del dosel (por ejemplo a ciertas especies de las familias Melastomataceae y Rubiaceae).

Se ha observado, además, que el peso promedio de las semillas es más alto en los bosques tropicales que en los bosques templados y subtropicales, incluso tomando en consideración aspectos como la filogenia y la forma de crecimiento (lo cual se discutirá más adelante) (Lord *et al*. 1997). Por otra parte, pareciera que a escala local y regional la disponibilidad de recursos (agua y nutrientes) afecta el tamaño de las semillas de las comunidades vegetales. Por ejemplo, en la Amazonia venezolana, Grubb y Coomes (1997) observaron que, en promedio, las semillas de los árboles del dosel de un bosque de *caatinga* (bosques que crecen en suelos pobres en nutrientes) eran más pequeñas que las de un bosque aledaño sobre suelos mucho más fértiles. No obstante, en la Guyana central, y en suelos también relativamente pobres en nutrientes, Hammond y Brown (1995) encontraron más especies con semillas grandes que en algunos bosques sobre suelos mucho más fértiles (en Panamá y en Perú) (Fig. 15.1). Tal diferencia obedecía, según ellos, a que los bosques de Panamá y Perú presentaban un régimen de perturbación natural (claros, derrumbes, erosión fluvial) mucho más dinámico que el de los bosques de Guyana. En este último sitio, la bajas tasas de perturbación favorecería la presencia de especies de semilla grande, debido probablemente a procesos de selección natural: la

RECUADRO 15.2 El tamaño de la semilla como una adaptación al daño físico. **Kyle E. Harms**

Salvo algunas excepciones, la gran mayoría de las especies de árboles de los bosques húmedos y lluviosos tropicales posee cierto grado de tolerancia a la sombra, al menos durante la fase de plántula (p. ej., Uhl *et al.* 1988) lo que les permite sobrevivir, incluso por largos períodos de tiempo, en el sotobosque (p. ej., De Steven 1994), ambiente que por su oscuridad le impone restricciones al crecimiento. Pero, además, en el sotobosque abundan los herbívoros (Denslow 1980, Clark & Clark 1985, Dirzo & Miranda 1991) y la caída de ramas y de hojas grandes (como las de las palmas) no es solo un fenómeno frecuente, sino un fenómeno capaz de causarles graves traumas físicos a las plantas (Aide 1987, Clark & Clark 1991). Cabría, entonces, pensar que las plantas , además de ser "tolerantes a la sombra", deberían ser, también, "tolerantes al daño".

En términos generales, se espera que cuanto más grande es una semilla mayor es, también, su capacidad para tolerar el daño físico (p.ej., remoción de tejidos o simples roturas), por la cantidad de reservas que tiene almacenadas, ya sea en los cotiledones o en los hipocótilos modificados. Esta predicción se basa en estudios que han señalado que producir una semilla grande –con una mayor cantidad de compuestos de reserva–, es una adaptación que confiere ciertas ventajas, por ejemplo, la de ser capaz de sobrevivir a la pérdida de cierta cantidad de tejido (ver ejemplos en Foster 1986, Armstrong & Westoby 1993, Dalling *et al.* 1997a, Harms & Dalling 1997). Ahora bien, las reservas contenidas en la semilla pueden utilizarse antes de la germinación o después de ésta, e incluso durante la fase de establecimiento de la plántula. En efecto, las probabilidades de supervivencia de una semilla dañada dependen en gran parte de la cantidad de reservas almacenadas, así como las probabilidades de supervivencia de una plántula dañada dependen de su capacidad de rebrotar. A la vez, la capacidad de una plántula de rebrotar depende de que la semilla, con una cantidad adecuada de reservas, se encuentre todavía adherida funcionalmente al tallo.

Sin embargo, el tamaño de la semilla no es, en sí mismo, garantía de una mayor tolerancia al daño físico. Otros factores son igualmente importantes. Uno de ellos es el grado de movilidad metabólica de las reservas almacenadas en la semilla. Otro, es más bien de tipo anatómico: muchas especies de palmas, por ejemplo, tienen semillas grandes, pero la mayoría de las plántulas y adultos muestran un solo punto de crecimiento (meristemo), y si éste se pierde, las probabilidades de supervivencia en el sotobosque son prácticamente nulas – aun cuando la semilla sea de gran tamaño–. Del mismo modo, dos semillas pueden mostrar un mismo peso, pero lo importante para tolerar mejor el daño físico es el tipo de material almacenado (lípidos o carbohidratos). Finalmente, la morfología misma de los cotiledones resulta importante: Harms y Dalling (1997), por ejemplo, observaron que las plántulas con cotiledones hipógeos toleraron mejor el daño físico que las especies con cotiledones epígeos.

falta de claros en el dosel pondría en desventaja a las especies con semillas pequeñas por su baja capacidad para germinar y crecer bajo la sombra.

La filogenia

En los últimos años se ha analizado el patrón de variación de las semillas desde un punto de vista filogenético y se ha observado que buena parte de esa variación, atribuida en principio a necesidades regenerativas relacionadas con la luz solar, encuentra explicación en el parentesco taxonómico: las especies de una misma familia tienden a producir semillas de un mismo tamaño (ya sea grandes o pequeñas) (Mazer 1990, Kelly & Purvis 1993, Lord *et al*. 1995). Así, al comparar una serie de géneros de plantas tolerantes a la sombra con otra serie de géneros pioneros, Grubb y Metcalfe (1996) observaron que los géneros típicamente tolerantes a la sombra tendían a presentar semillas más grandes que los géneros típicamente pioneros (las observaciones se llevaron a cabo en los bosques lluviosos de las tierras bajas de Australia). Sin embargo, cuando compararon una serie de especies dentro un mismo género, observaron que las especies tolerantes a la sombra tendían a producir semillas de una masa similar a la de las especies pioneras. Para más detalles sobre la importancia de la filogenia en relación con estrategias ecológicas particulares consultar Westoby *et al*. (1995) y Harvey *et al*. (1995).

Los atributos de la plántula

El tamaño de la semilla también se puede correlacionar con una serie de atributos que presenta la plántula y que están determinados ya sea por su filogenia o por las exigencias ambientales. En efecto, tanto en los bosques

africanos como en los neotropicales (Hladik & Miquel 1990, Kitajima 1992, Garwood 1996) se ha observado una estrecha relación entre el tamaño de la semilla y la morfología de la plántula: las especies de semilla pequeña tienden a producir plántulas con cotiledones delgados y fotosintéticos, mientras que las especies de semillas más grandes producen cotiledones gruesos y no fotosintéticos (estos últimos fungen como reserva de carbohidratos y nutrientes minerales). Los cotiledones fotosintéticos resultan ventajosos en los claros del bosque (allí conviene crecer rápidamente pues el claro se puede cerrar en cualquier momento), pero una semilla pesada y con cotiledones de reserva está mejor equipada para sobrevivir en la penumbra (aunque esto signifique crecer más lentamente) (Kitajima 1996a, Fenner & Kitajima, en imprenta).

Variaciones en el tamaño de la semilla dentro de una misma especie

Por lo general, dentro de una misma especie el tamaño de la semillas es bastante similar. Sin embargo, no es raro encontrar especies que, con todo y tener semillas grandes, duplican y hasta triplican el tamaño de las mismas (p. ej., Janzen 1977, 1982). Es más, se han observado casos de árboles, como *Rheedia edulis*, que han llegado a producir semillas viables hasta dieciséis veces más grandes que el promedio (Dirzo & Domínguez 1986).

Aunque la variación intraespecífica en el tamaño de las semillas no se ha estudiado con gran detalle en los trópicos, en la zona templada se llegó a la conclusión –luego de estudiar 39 especies de árboles–, de que, a nivel de especie, la variación más significativa se observaba dentro de un mismo individuo (aunque en 37 especies la variación de un individuo a otro también fue significativa) (Michaels *et al*. 1988). Ahora bien, dentro de una misma especie, la variación en el tamaño de las semillas puede deberse a (1) variaciones en el número de semillas producidas por cada fruto (como ocurre con el árbol de Guanacaste, *Enterolobium cyclocarpum*) (Janzen 1982) o (2) a condiciones ambientales particulares, por ejemplo, humedad del suelo (en cuyo caso las semillas estarían compitiendo por un recurso escaso). Tal es el caso de *Juglans major*, árbol de la zona templada (Stromberg & Patten 1990).

Varios estudios teóricos se han dedicado a explorar las ventajas y desventajas que ofrece la variación en el tamaño de las semillas. Uno de los primeros modelos, propuesto por Smith y Fretwell (1974), sugiere que los progenitores maximizarían su aptitud genética invirtiendo la misma cantidad de recursos en cada semilla, o sea, produciendo semillas de igual tamaño, y que, en caso de que ocurriera un cambio ambiental, por ejemplo, una disminución en la cantidad de recursos, lo que variaría sería el número de semillas producidas, no su tamaño. El modelo de Geritz (1995), en cambio, sugiere que la variación intraespecífica en el tamaño de las semillas podría ser el resultado, más bien, de la competencia intraespecífica o interespecífica que se desata al momento del establecimiento de las plántulas. Varios estudios empíricos apoyan el modelo de Geritz. Por ejemplo, en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, se ha observado que los árboles de *Virola surinamensis* que producen semillas pequeñas muestran una tasa de remoción (por aves frugívoras) mucho más alta que los individuos que producen semillas más grandes, lo cual facilita su dispersión y disminuye su tasa de mortalidad (ver Fig. 16.3) (Howe & Vande Kerckhove 1981). Sin embargo, las semillas más grandes dan lugar a plántulas mucho más vigorosas (Howe & Richter 1982, Howe *et al*. 1985; ver también González 1993) y con mayores probabilidades de sobrevivir en el largo plazo que una plántula proveniente de una semilla pequeña. Este es, entonces, un caso claro de competencia intraespecífica donde a nivel de la población se favorece la variedad en el tamaño de las semillas. Algo similar se ha observado en la palma *Sabal palmetto* en la zona subtropical: las semillas grandes producen plántulas más vigorosas que las semillas pequeñas, pero al mismo tiempo tienen menos probabilidades de germinar porque ciertas especies de escarabajos (Bruchidae) las escogen para depositar en ellas sus huevos y asegurarse así una numerosa descendencia (Moegenburg 1996).

La forma de la semilla y la distribución espacial dentro del fruto

La variedad de formas de semillas de que hacen gala las diferentes especies es en buena parte el resultado de una serie de adaptaciones para lograr una dispersión exitosa: algunas semillas, por ejemplo, están dotadas de alas y plumas para ser llevadas por el viento, otras tienen garfios o apéndices, y otras eliosomas para ser dispersadas por animales (Harper *et al*. 1970). No obstante, muchas veces no es tanto el proceso de dispersión, sino las limitaciones del espacio en que se desarrolla la semilla (dentro del ovario de la flor) lo que finalmente influye en su forma. Tal es el caso de las familias Sterculiaceae (*Theobroma*), Lecythidaceae (*Gustavia*) y Palmae (*Phytelephas*), cuyas semillas tienen una forma poligonal típica.

En algunas plantas de alta montaña se ha observado que la forma de la semilla influye en las posibilidades de colonización de un determinado micrositio (Chambers *et al*. 1991). Otras veces, como en algunas especies de zona templada de Gran Bretaña, se ha visto que la forma está relacionada con la longevidad que puede alcanzar la semilla en el suelo luego de haber sido dispersada (Thompson *et al*. 1993): al parecer las semillas más redondas sobreviven más tiempo que las angulares (aunque este no fue el caso en Australia, donde se estudiaron semillas pertenecientes a un rango mucho más amplio de hábitats) (Leishman & Westoby 1998). La forma podría incluso disminuir, de manera indirecta, las posibilidades de que una semilla sea infestada por ejemplo por escarabajos, como ocurre con ciertas especies de Leguminosae (Janzen 1969, Center & Johnson 1974, Szentesi & Jermy 1995), pues los cuerpos redondos de estos insectos no pueden desarrollarse en las semillas planas características de esta familia.

Hasta el momento se le ha prestado relativamente poca atención a las consecuencias ecológicas que tiene la distribución espacial de las semillas dentro del fruto. En uno de los primeros estudios sobre este tema realizado en la Isla de Barro Colorado, Augspurger y Hogan (1983) demostraron, al estudiar el árbol del dosel *Lonchocarpus pentaphyllus*, que los frutos que contienen muchas semillas se dispersan a una distancia mucho menor que los frutos que contienen una sola semilla. Pero, al mismo tiempo, los frutos que tenían varias semillas mostraban mayores probabilidades de contener por lo menos una semilla madura y viable. Por otra parte, Harms y Dalling (2000) mostraron, también en el mismo bosque, que la palma *Attalea butyracea* (= *Scheelea zonensis*) pueden eludir la depredación total, produciendo dos frutos, uno del que brotará una plántula y otro para que los escarabajos depositen en él sus huevos y destruyan la semilla.

Reservas alimenticias

Las reservas energéticas contenidas en una semilla –y que sirven para el establecimiento de las plántulas– son una función de la composición química de la reserva y de su peso específico. La cantidad de carbono almacenado, ya sea como lípido o como carbohidrato, varía mucho entre una especie y otra (Levin 1974, Barclay & Earl 1974). Los lípidos son el compuesto de almacenamiento por excelencia, pues su rendimiento energético por unidad de peso es casi el doble que el de los carbohidratos; sin embargo, en las plantas la vía metabólica para el desdoblamiento de los lípidos es poco eficiente desde el punto de vista bioquímico (Chapin 1989).

Luego de estudiar el contenido de lípidos de una serie de semillas, provenientes en su mayoría de plantas de la zona templada septentrional y que incluían diferentes formas de crecimiento, Levin (1974) encontró que, proporcionalmente, los árboles tenían un mayor contenido de lípidos que los arbustos y las herbáceas, y que ese contenido se podía correlacionar positivamente con el peso de la semilla. Convendría, sin embargo, volver a analizar los datos de Levin a la luz de la filogenia, pues el contenido de lípidos varía notablemente entre las distintas familias de plantas. Por otra parte, es de destacar la poca atención que se le ha prestado a la relación entre

la reserva de lípidos contenidos en la semilla y los distintos "síndromes de dispersión" (discutidos más adelante), pues se podría predecir que en las semillas dispersadas por el viento el contenido de lípidos sería alto –para minimizar el peso de la diáspora–.

Aunque en el neotrópico son pocos los estudios que han examinado en detalle el contenido de nutrientes minerales en las semillas, pareciera que éste varía de una especie a otra. Fenner (1983) y Pate *et al*. (1986), por ejemplo, observaron, en las familias Compositae y Proteaceae de la zona templada y subtropical, respectivamente, una correlación negativa entre el tamaño de la semilla y su concentración de minerales. Grubb (1996), por su parte, al estudiar diversas especies de árboles de los bosques lluviosos australianos, encontró una relación similar, pero esta vez entre la concentración de nitrógeno y el peso de la semilla. Ahora bien, la reserva de minerales que se encuentra dentro de la semilla puede ser suficiente como para cubrir, durante varios meses, los requerimientos de nitrógeno, fósforo y potasio de las plántulas (Brookes *et al*. 1980, Kitajima 1992). Y es muy posible, también, que durante el establecimiento de las plántulas, las semillas que presentan una mayor reserva de minerales deban invertir menos, desde el punto de vista metabólico, en la toma de nutrientes que las semillas con menores reservas alimenticias (Kitajima 1996b).

Depredación de semillas

De acuerdo con Janzen y Vázquez-Yanes (1991) cerca de la mitad de las semillas producidas por más del 90% de todas las especies de árboles del bosque tropical mueren antes de germinar presas de animales y hongos. Incluso las que se encuentran protegidas por una cubierta dura o un endocarpio son atacadas por insectos y vertebrados. Ejemplo de esto son la palma *Scheelea zonensis* (Bradford & Smith 1977), el árbol emergente *Dipteryx panamensis* (De Steven & Putz 1984), la palma de tagua o "marfil vegetal", *Phytelephas aequatorialis*, que tiene un endospermo duro (Johnson *et al*. 1995), o bien, aquellas que se encuentran químicamente protegidas, como el árbol del dosel *Virola surinamensis*, cuyas semillas contienen taninos (Howe *et al*. 1985).

Las semillas pueden ser depredadas *antes de la dispersión*, es decir, cuando están en pleno proceso de desarrollo, o bien, maduras pero todavía en el árbol, o incluso cuando ya han caído al suelo pero no han sido dispersadas todavía por un agente secundario (como se explicará más adelante). También, pueden ser depredadas *luego de la dispersión* (pero antes de la germinación). Entre los organismos que depredan las semillas antes de la dispersión figuran los escarabajos, las avispas, las moscas y las polillas en su etapa larval. Estos animales se desarrollan dentro de semillas y frutos que se encuentran en proceso de maduración, y, por lo general tienden a especializarse en una o unas cuantas especies hospederas (p.ej., Janzen 1980, De Steven 1981, Harms & Aiello 1995, Johnson *et al*. 1995; ver también el capítulo 21). Aunque la depredación previa a la dispersión es más evidente y más fácil de cuantificar en las especies de semilla grande, también la padecen las especies de semilla pequeña. Greig (1993), por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, observó cómo las las diminutas semillas ($<10^{-3}$g) de los arbustos del género *Piper* les servían de alimento a los insectos de los órdenes Hemiptera y Coleoptera.

Si bien los depredadores de semillas tienden a consumirlas en su totalidad, algunos, como los roedores caviomorfos (Morris 1962, Forget 1990; ver Recuadro 16.1) y las hormigas de hojarasca (Levey & Byrne 1993) pueden actuar como dispersores. Por otra parte, el consumo parcial de semillas (por parte de herbívoros y depredadores), podría ser más común de lo que hasta ahora se ha informado en la literatura (Dirzo 1984, Harms & Dalling 1997). Incluso es muy posible que algunas especies se encuentren adaptadas para germinar pese a que parte de sus tejidos hayan sido comidos (Steele *et al*. 1993, Dalling *et al*. 1997a, Harms *et al*. 1997; ver Recuadro 15.2).

El efecto que la depredación de semillas tiene en el crecimiento de la población depende, en gran medida, de los factores que determinan el

reclutamiento de las plántulas. Si un reclutamiento exitoso se cifra más en la *cantidad* de semillas producidas por la población que en la *disponibilidad* de micrositios para germinar y establecerse, entonces, indiscutiblemente, el número de semillas constituirá un factor importante. Por ejemplo, en el caso de las especies pioneras –especies que dependen de un claro en el bosque para crecer y reproducirse–, si los micrositios para establecerse son escasos, lo más probable es que la competencia entre individuos reproductores resulte en un "exceso" de semillas con respecto al número de micrositios disponibles. En esas circunstancias, sin embargo, la pérdida de hasta el 95% de las semillas (debido, por ejemplo, a la depredación post-dispersión) tendría un efecto negligible en el reclutamiento de plántulas (p.ej., Andersen 1989). Lamentablemente, son pocos los estudios que, de una forma bien planeada y con una visión de largo plazo, se han dedicado a examinar estos supuestos a la luz de la dinámica de las poblaciones de plantas (Louda 1989, Crawley 1997) y mucho menos en las numerosas especies del bosque húmedo y lluvioso neotropical.

La depredación de semillas también parece ejercer una fuerte influencia (presión selectiva) sobre algunos de los atributos del ciclo de vida de las plantas. En Costa Rica, por ejemplo, al estudiar una posible relación entre las características de las semillas (de varias especies de leguminosas) y la depredación que sufrían a manos de cierta especie de escarabajos, Janzen (1969) encontró que las especies más atacadas producían frutos menos pesados y con más semillas, y, además mostraban un "índice reproductivo" (expresado por Janzen en gramos de semilla por m^{-3} de dosel) mayor que el de las especies que se encontraban libres de escarabajos. Janzen interpretó estos patrones como dos estrategias evolutivas adoptadas por las leguminosas. Las especies cuyas semillas eran atacadas por los escarabajos disminuían el peso de las semillas, pero al mismo tiempo aumentaban su número con el fin de saciar al depredador y esperar que por lo menos una parte de su producción escapara a la depredación. Las otras especies, en cambio, evitaban la infestación destinando parte de los recursos disponibles para laproducción de semillas a la fabricación de compuestos secundarios disuasivos (ver capítulo 19).

Otra estrategia para evitar la depredación masiva es recurrir a la producción, también masiva, de frutos. En este caso, la población entera produce sus semillas de manera sincrónica luego de un intervalo no reproductivo mayor a un año (p.ej., Boucher 1981). La falta de semillas entre una fructificación y otra limitaría las poblaciones de depredadores de semilla. Al mismo tiempo, la "superabundancia" durante la producción sincrónica los mantendría saciados. Al respecto, se han observado casos extremos de poblaciones que tienen ciclos de fructificación de 120 años; situación que normalmente se asocia al monocarpismo (muerte de la planta luego de un único episodio reproductivo), como ocurre con muchas especies de bambú del sureste asiático y algunas del neotrópico (Janzen 1976), incluido el árbol del dosel *Tachigalia* (= *Tachigali*) *versicolor* (Leguminosae; Foster 1977). Es preciso, sin embargo, valorar con mucho cuidado la hipótesis del "depredador satisfecho" que se esgrime para explicar la producción supra anual y sincrónica de semillas. Esta supuesta "saciedad" aún debe ser probada en muchas de especies que exhiben una producción masiva de frutos. La producción sincrónica de semillas bien podría ofrecer ventajas más importantes para la perpetuación de la especie (revisado por Kelly 1994). Por ejemplo, en algunas especies de árboles de la zona templada, la floración sincrónica parece estar dirigida más bien a lograr una polinización eficiente y no tanto a saciar a los depredadores (Nilsson & Wästljung 1987, Norton & Kelly 1988). Sin embargo, en el caso de *Hybanthus prunifolius* (arbusto neotropical polinizado por abejas) se ha demostrado experimentalmente (Augspurger 1981, 1990) que la reproducción sincrónica se traduce no solo en una mayor producción de semillas sino en una menor depredación de éstas.

Igualmente importante resulta el momento en que ocurre la depredación –antes o después de la dispersión–, pues incide en el patrón de distribución espacial de las plántulas. La depredación previa a la dispersión reduce el tamaño efectivo de la producción de semillas e

indirectamente reduce la distancia a la que éstas pueden dispersarse para establecerse en un sitio apropiado (las probabilidades de que una semilla llegue a un sitio apropiado son proporcionales al número de semillas liberadas) (Harper 1977, Dirzo & Domínguez 1986; ver Fig. 15.2). Otro efecto indirecto de la depredación previa a la dispersión podría ser una disminución en la visitación de los dispersores de semillas (una producción reducida podría resultarles poco atractiva) (Dirzo & Domínguez 1986).

Por su parte, en la depredación posterior a la dispersión influyen numerosos factores físicos y bióticos, lo cual puede producir patrones de reclutamiento muy variados. Por ejemplo, las condiciones ambientales de un determinado sitio (el que se encuentre al descubierto o cubierto por una gruesa capa de hojarasca) contribuyen a destacar o a ocultar la presencia de las semillas (es decir, las hacen más obvias o menos obvias para el depredador) (Shaw 1968, Schupp 1988a,b; Willson 1988, Schupp & Frost 1989). Otros antecedentes de la dispersión pueden afectar no solo la notoriedad de las semillas sino su apariencia, haciéndolas más o menos atractivas (p.ej., si han sido defecadas o regurgitadas). Pero, la depredación se ve afectada, sobre todo, por la densidad que presenten las semillas de una especie y por la distancia a la que se encuentren unos individuos de otros (p. ej., Forget 1992, 1993). Estos dos efectos –densidad y distancia–, conocidos también como el modelo de Janzen y Connell (discutido en detalle en los capítulos 18 y 19) resultan cruciales porque podrían ser, en gran parte, los responsables de la gran diversidad de especies de árboles que se observa en los bosques tropicales. Como la mayoría de las semillas cae debajo del progenitor, un reclutamiento bajo en ese sitio (la densidad y la notoriedad podrían provocar una depredación alta) reduce, en gran medida, las posibilidades de que esa especie domine a nivel local y le abre el espacio a otras especies para que recluten aquí sus plántulas. Aunque el modelo de Janzen-Connell (ver una descripción en la Fig. 19.3) se propone sobre todo a nivel de plántulas y brinzales, también se puede aplicar a la depredación de semillas. En efecto, en numerosos estudios se ha encontrado una alta depredación de semillas en las cercanías del árbol materno (p. ej., Howe & Primack 1975, Janzen *et al*. 1976, Wright 1983, Clark & Clark 1984, Ramírez & Arroyo 1987, Terborgh *et al*. 1993). Pero, tampoco podemos generalizar. Podría darse el caso de que la saciedad de los depredadores locales (provocada por la superabundancia de recursos cerca del árbol materno) resultara en una denso-dependencia negativa en la depredación, es decir, en una depredación de semillas inversamente proporcional a la cercanía del árbol progenitor (Schupp 1988a, Augspurger & Kitajima 1992, Burkey 1994). Por último, es importante tener en cuenta que el tipo de depredador (vertebrado o invertebrado) también influye en que se produzca o no el patrón propuesto por Janzen y Connell.

Dispersión de semillas

La variedad de adaptaciones morfológicas de que hacen gala las plantas para dispersar sus semillas es realmente asombrosa en el trópico. En teoría tales adaptaciones se han desarrollado para: (1) escapar de los depredadores y de los patógenos que pueblan las cercanías del árbol progenitor (Fig. 19.3); (2) colonizar los sitios más favorables para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas (sitios que, como los claros del dosel, suelen ser poco predecibles en el espacio y en el tiempo); (3) efectuar una dispersión lo más "directa" posible, garantizándoles a las semillas la llegada a un sitio de reclutamiento favorable, que *puede o no* ser predecible en el tiempo y en el espacio (Howe & Smallwood 1982). Obviamente, las tres presiones selectivas pueden darse de manera simultánea. Las especies pioneras, por ejemplo, dependen en grado extremo de la *colonización* de sitios efímeros e impredecibles (p.ej., derrumbes y claros del dosel) y para ello han recurrido a adaptaciones como producción copiosa de semillas pequeñas, reproducción precoz y continua, y latencia (en sus semillas) (Swaine & Whitmore 1988). Aún así, las semillas de algunas de estas especies pioneras padecen altos grados de depredación cerca de los árboles maternos

(Dalling *et al*. 1998), lo que las obligaría a recurrir a estrategias de *escape*. Por último, las semillas también pueden ser dispersadas *directamente* hacia los claros del bosque por el viento (Augspurger & Franson 1988) o llevadas a un sitio apropiado para la germinación y el establecimiento por las hormigas (Levey & Byrne 1993).

Síndromes de dispersión de semillas

Existen ciertas características reproductivas que se repiten en diferentes especies de plantas y que se reconocen como "síndromes de dispersión", ya que facilitan ese proceso por medio de ciertos vectores. Son pocas las familias de plantas que presentan, todas, un fruto de una morfología determinada o un síndrome de dispersión único (p. ej., Dipterocarpaceae, Myrsinaceae, Myristicaceae). Lo común, es más bien, observar una gran variedad de síndromes de dispersión, tanto en familias pequeñas (p. ej., Lecythidaceae, unas 280 especies) como en géneros grandes (p. ej., *Cordia*, unas 250 especies). En los bosques húmedos y lluviosos neotropicales, más del 50 % de las plantas son dispersadas por animales frugívoros (Howe & Smallwood 1982), proporción mayor que la observada en las zonas templadas (Jordano 1992) y los encargados de realizarla son, por lo general, aves y mamíferos, o incluso peces (p.ej., en los bosques ribereños del Amazonas) (Gottsberger 1978, Goulding 1980, Kubitzki & Ziburski 1993).

Los árboles emergentes y los del dosel superior, así como las lianas, suelen recurrir al viento como agente de dispersión (Gentry 1982), vector que al parecer es más común en las especies que necesitan de mucha luminosidad para germinar y crecer (p. ej., las lianas y algunas leguminosas) (Augspurger y Franson 1988) que en las tolerantes a la sombra. Aunque algunos árboles de semilla grande son dispersados por el viento (p. ej., Dipterocarpaceae, Ashton 1982; Leguminosae, Augspurger 1986), estas semillas, sin embargo, no se dispersan bien, y metabólicamente son más costosas de producir que una semilla pequeña con alas o penachos, cualidades que favorecen una dispersión más efectiva al permitir regular la velocidad de descenso (Greene & Johnson 1993).

En los bosques tropicales la función matemática para la dispersión de semillas (densidad de semillas *vs*. distancia de la fuente de semillas) se ha estudiado poco, de ahí que resulte difícil cuantificar la efectividad relativa de los diferentes agentes de dispersión. Con los escasos datos que se han publicado sobre patrones espaciales de dispersión, Willson (1993) llegó a la conclusión tentativa de que, en promedio, las semillas dispersadas por el viento se desplazan a mayores distancias que las dispersadas por vertebrados. Advertimos, sin embargo, que los estudios de dispersión deben tomarse con suma cautela pues si la dispersión se ha evaluado en hábitats abiertos o con el viento a favor podrían obtenerse distancias de dispersión más altas de lo normal. Lo mismo es válido para los estudios de dispersión por vertebrados, solo que en este caso se suele subestimar la distancia máxima de dispersión. En este último caso se ha observado que cuando los estudios le han prestado más atención a la *conducta* del frugívoro que al desplazamiento mismo del animal, se han logrado registrar distancias de dispersión relativamente grandes. En efecto, al estudiar la dispersión de semillas de arbustos pioneros por aves frugívoras, Murray (1988) observó que únicamente de un 20 a un 36 % de las semillas era depositado cerca (a 30 m) de la madre, el resto caía a más de 300 m (este estudio se realizó en un bosque montano de Costa Rica, y en él se correlacionaron, por medio de radiotransmisores, el desplazamiento de las aves y el tiempo que tardaban las semillas en pasar por el tracto digestivo de éstas). Julliot (1996), por su parte, encontró que los monos aulladores (*Alouatta seniculus*) excretaban las semillas ingeridas a una distancia promedio de 260 m del individuo paterno, mientras que Fragoso (1997) informó que los tapires (*Tapirus terrestris*) podían excretar las semillas de palma ingeridas a unos 2 km de distancia del grupo de palmas más cercano. Por otra parte, un pequeño número de árboles y arbustos tropicales dispersa sus semillas en forma balística o explosiva, p. ej.

Hura crepitans, Euphorbiaceae (Swaine & Beer 1977) y *Pentaclethra macroloba*, Leguminosae (Hartshorn 1983), pero la distancia máxima de dispersión es probablemente menor que la que alcanzan las especies que son dispersadas por el viento o por animales, aunque ciertamente las semillas dispersadas por la gravedad misma pueden presentar una distribución espacial más uniforme (Willson 1993).

Al evaluar las variables "densidad de semillas" frente a "distancia del árbol materno" se observa que cada especie muestra un patrón de dispersión de semillas distintivo (Fig. 15.2); sin embargo, existe toda una serie de otros aspectos que también contribuyen a la variabilidad de patrones que exhiben incluso especies con un mismo síndrome. La dirección de los vientos, por ejemplo, podría ser la responsable de la distribución espacial asimétrica que muestran algunas semillas (dispersadas por el viento) alrededor del árbol materno (Augspurger & Kitajima 1992). Lo mismo se puede decir de las semillas dispersadas por vertebrados: una distribución espacial heterogénea bien podría ser el resultado de los hábitos de alimentación y anidación de los dispersores (aves o mamíferos) (p. ej., Fleming & Heithaus 1981, Howe 1989, Julliot 1996) o de la costumbre de los animales de evitar los campos abiertos (Gorchov *et al*. 1993, Cardoso da Silva *et al*. 1996). Las consecuencias del comportamiento del dispersor en el éxito de la dispersión de semillas se discuten ampliamente en los Recuadros 15.3 y 15.4.

Dispersión secundaria

Aunque los ecólogos le han prestado más atención a la dispersión inicial, la dispersión secundaria, o sea, la trayectoria que siguen las semillas después de llegar al suelo también incide en el patrón de distribución espacial que muestren las plantas (Chambers & MacMahon 1994). Los roedores caviomorfos (*Dasyprocta*, *Myoprocta*), por ejemplo, pueden transportar semillas a varias decenas de metros de distancia y enterrarlas allí (Hallwachs 1986, 1994; ver Recuadro 16.1 para más información sobre la historia natural de estos animales). Roedores pequeños (*Heteromys*, *Proechimys*) también son capaces de realizar dispersión secundaria (Adler & Kestell 1998, Brewer & Rejmánek 1999).

Las "hormigas de hojarasca" (*Pheidole*, *Ectatomma*) también son dispersores secundarios importantes, especialmente en los bosques de bajura. Dichas hormigas remueven las pequeñas semillitas que se encuentran en las deposiciones fecales de los frugívoros (Kaufmann *et al*. 1991) y las depositan en sitios apropiados para la germinación y el establecimiento de las plántulas. Aunque ciertamente muchas de las semillas recogidas por estas hormigas son depredadas, también es cierto que algunas logran sobrevivir. En Costa Rica, por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva, Levey y Byrne (1993) encontraron semillas del género *Miconia* en aproximadamente una tercera parte de las colonias de hormigas de hojarasca examinadas, y observaron que las plántulas que emergían de estos montículos crecían mucho más rápido y

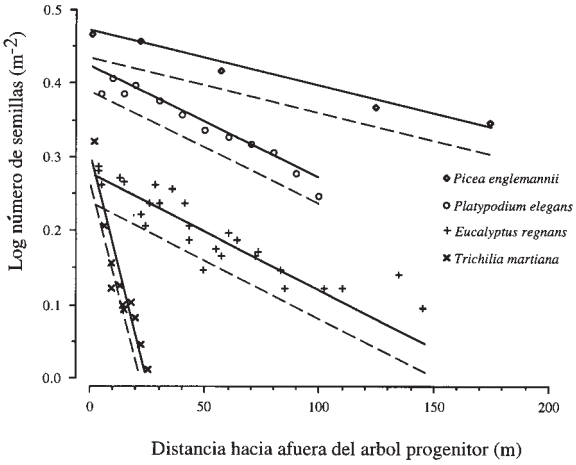


FIGURA 15.2 Curvas de dispersión de semillas, ajustadas estadísticamente, para cuatro especies de árboles: *Trichilia*, *Eucalyptus*, *Platypodium* y *Picea* (según Dirzo & Domínguez 1986). La línea punteada representa la curva de dispersión esperada en condiciones de depredación previa a la dispersión (se espera una reducción de un 50 % en la producción de semillas) y suponiendo que no hay cambios en el índice de visitación de los dispersores. Si la producción de semillas se reduce en un 50%, las especies estudiadas presentarían la siguiente reducción en sus patrones de dispersión espacial: *Trichilia*, hasta 3 m, *Eucalyptus*, hasta 19 m, *Platypodium*, hasta 19 m, y *Picea*, hasta 48 m.

RECUADRO 15.3 La eficacia del agente dispersor: un modelo conceptual jerárquico. **Eugene W. Schupp**

Mucho se ha hablado de la "eficacia" del agente dispersor, pero lo cierto es que el término se emplea de una manera poco clara y sistemática. Para muchos autores, palabras como "eficacia," "eficiencia," "confiabilidad" y "calidad" apuntan a un mismo concepto, para otros, tienen significados distintos (Schupp 1993). Aunque esto puede parecer un asunto trivial, la carencia de sistematicidad terminológica impide una plena comprensión de las consecuencias ecológicas y evolutivas de la interacción entre plantas y dispersores. A partir de estas consideraciones y tomando en cuenta las ideas desarrolladas por otros (p. ej., Herrera & Jordano 1981) se plantea en este recuadro el concepto de "eficacia del dispersor". Con ello se espera aportar un marco conceptual adecuado para evaluar el efecto de los dispersores de semillas en la dinámica poblacional de las plantas (Schupp 1993). Una aproximación similar ha sido de gran utilidad para estudiar los sistemas de polinización (p. ej., Herrera 1987, 1989).

La eficacia del dispersor se define como la contribución del dispersor al éxito reproductivo de las plantas y se mide como el número de plantas adultas que resultan reclutadas por la actividad misma de los dispersores. Aunque esto es bastante difícil de estimar, es una labor de gran importancia. En efecto, del análisis de los patrones de reclutamiento de plántulas se puede aprender bastante, pero las consecuencias demográficas de la dispersión van más allá de la simple germinación y establecimiento de una plántula (Grubb 1977, Hubbell & Foster 1990, Schupp 1993, 1995; Herrera *et al*. 1994, Jordano & Herrera 1995, Schupp & Fuentes 1995); de ahí que resulte fundamental estudiar, también, el reclutamiento de adultos.

El cuadro que se presenta a continuación resume los principales componentes de la eficacia de un dispersor (modificado de Schupp 1993). Desde la perspectiva de la población de plantas, la eficacia de la población de dispersores es igual a la cantidad (número) de semillas que éstos dispersan multiplicada por la calidad del proceso de dispersión, es decir, por la probabilidad de que las semillas dispersadas sobrevivan y produzcan, en última instancia, un nuevo adulto:

Eficacia = Cantidad x Calidad

En la eficacia, el componente de cantidad está determinado por (1) el número de visitas que la población de dispersores realiza a la planta para consumir frutos o semillas, y por (2) el número promedio de semillas que éstos dispersan por visita. El componente de calidad está determinado por (1) el tipo de tratamiento que recibe la semilla oralmente o en el tracto digestivo del dispersor (destruye la semilla, o la regurgita o defeca intacta) y por (2) el patrón espacial de dispersión de la semilla (agrupada o esparcida, en sitios adecuados o no adecuados para la germinación). A su vez, cada uno de estos cuatro determinantes se encuentra condicionado por las características del dispersor y de la planta. Por ejemplo, el número promedio de semillas dispersadas por visita es una función de (1) el número de semillas consumidas o manipuladas por visita y (2) la probabilidad de que la semilla consumida o manipulada sea dispersada lejos del árbol materno. Al mismo tiempo, estos dos eventos están determinados por las características del dispersor (dieta y tamaño del pico, por ejemplo) y por las características de la planta misma (tamaño del fruto, disposición espacial de ls semilla en el fruto, disposición espacial del fruto en la rama).

Nótese que nos encontramos ante un marco conceptual flexible: si bien el concepto de eficacia se ha desarrollado desde la perspectiva de las interacciones que tienen lugar entre una población vegetal y las poblaciones de dispersores que se alimentan de ella, también es posible considerarlo a escala de individuos, poblaciones o comunidades, y, asimismo, puede visualizarse tanto desde la perspectiva de los dispersores como de las plantas. Igualmente, la eficacia de la dispersión puede analizarse desde el punto de vista de los beneficios que una población de plantas recibe de una comunidad de frugívoros, o bien, desde la perspectiva de los beneficios que una planta individual recibe dentro de una población.

Aunque no se trata de la única aproximación válida, esta visión jerárquica de la eficacia del dispersor resulta de gran utilidad porque proporciona un marco conceptual lógico para organizar los estudios teóricos y empíricos sobre dispersión de semillas y obliga a reconocer la multitud de factores que, en conjunto, contribuyen al "éxito" de la dispersión de semillas. Cuando se utiliza este marco conceptual, resulta evidente, por ejemplo, lo arriesgado que resulta determinar la importancia relativa de los dispersores de una planta partiendo únicamente de un estimado sobre el número de semillas dispersadas por especie (es decir, partiendo únicamente del componente cuantitativo de la eficacia). Más aún, este marco conceptual constituye un medio para cuantificar y comparar la eficacia de diferentes especies de dispersores y para investigar los atributos que hacen que un dispersor sea más o menos eficaz.

Más allá de los aportes mencionados, este marco conceptual proporciona un fundamento sólido para lanzar preguntas de matiz ecológico y evolutivo sobre los sistemas de dispersión. ¿Estará, por ejemplo, la eficacia del dispersor determinada por un atributo en particular?; ¿el hecho de ser cuantitativamente eficaz hace a un dispersor cualitativamente eficaz?; ¿qué consecuencias tendría para una población de plantas un cambio en el gremio de dispersores (fenómeno que fácilmente podría suscitarse por una alteración del hábitat, la fragmentación o la cacería excesiva)?; ¿depende la persistencia de las plantas de los servicios de una o unas pocas especies de dispersores, aun cuando les sirvan de alimento a un

grupo mucho más grande de dispersores potenciales? Preguntas como estas, y otras más, adquieren un mayor significado dentro del contexto de la eficacia del dispersor. Después de todo, la visión de la eficacia es valiosa no tanto por las respuestas que pueda bindar sino por las preguntas que ayuda a formular.

Principales componentes de la eficacia del dispersor según una visión jerárquica (modificado de Schupp 1993).

Cantidad de semillas dispersadas

- Número de visitas del dispersor (para alimentarse)
  - Abundancia local del dispersor
  - Dieta
  - Regularidad (confiabilidad) espacial y temporal de las visitas
- Número de semillas dispersadas por visita
  - Número de semillas manipuladas (ingeridas, capturadas)
  - Probabilidad de dispersión de una semilla manipulada

Calidad de la dispersión

- Tipo de tratamiento en la boca y el tracto digestivo
  - Las semillas se destruyen, se dañan, o pasan intactas
  - Se altera la latencia, el porcentaje de germinación
- Calidad del sitio en que es depositada la semilla
  - Patrones de movimiento del dispersor
    - Hábitat, microhábitat y selección del micrositio
    - Patrones espaciales y temporales de movimiento
  - Patrones de deposición
    - Patrones temporales de deposición
    - Variación en la dieta

mostraban una mayor tasa de supervivencia que las que crecían en otros sitios.

Un caso particular de dispersión secundaria es el que realizan los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae). Estos escarabajos localizan cualquier deposición fecal fresca y la entierran a profundidades que van de 2 a 12 cm, donde es consumida por sus larvas (Estrada & Coates-Estrada 1991). Pareciera, sin embargo, que las semillitas que se encuentran en las heces pueden sobrevivir el desarrollo larval (Estrada & Coates-Estrada 1991) y contribuir, por tanto, a crear un "banco de semillas" en el suelo (ver sección siguiente). A diferencia de los roedores caviomorfos, pareciera que ni las hormigas ni los escarabajos coprófagos transportan las semillas muy lejos (menos de 5 m), aunque ciertamente las "hormigas cortadoras" (*Atta*) constituyen una excepción: ellas pueden transportar un fruto o una semilla a más de 100 m de distancia (Farji Brenner & Silva 1996, Roberts & Heithaus 1986, Dalling & Wirth 1998).

Latencia de semillas

Aunque en los bosques húmedos y lluviosos tropicales es bastante común que las semillas germinen poco después de la dispersión (p. ej., Ng 1977, González 1991, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990a), algunas especies presentan ya sea una germinación tardía, una latencia condicional o una combinación de ambas. La germinación de una semilla puede retrasarse por varias causas, entre ellas: baja capacidad de absorción de agua por parte de la semilla, inmadurez fisiológica del embrión y presencia de factores químicos que controlan de manera endógena la germinación. Sin embargo, cuando una semilla presenta latencia condicional, la germinación depende más bien de ciertas señales ambientales, tales como la luminosidad y la temperatura, las cuales señalarían, precisamente, el momento apropiado para que la plántula brotara. Los diferentes tipos de latencia de semillas en las plantas de los bosques tropicales se describen en detalle en la Tabla 15.1.

RECUADRO 15.4 La eficacia del dispersor: cómo determinarla. **Eugene W. Schupp**

Cuantificar acertadamente la eficacia del dispersor es una labor extremadamente compleja. Supone integrar el estudio detallado del comportamiento del dispersor y de los patrones espaciales de deposición de semillas con el estudio demográfico de las plantas que brotan de las semillas dispersadas. La mayoría de los estudios tratan solamente algunos aspectos de la eficacia y si bien son valiosos para responder algunas preguntas específicas, es preciso llevar a cabo estudios más completos.

Diseñar un estudio para cuantificar la eficacia del dispersor requiere varias cosas, entre ellas, conocimiento del sistema ecológico, intuición biológica e imaginación. Ciertamente no existen reglas fijas, pero es necesario contar con un mínimo de información. Resulta fundamental, en primer lugar, conocer a fondo la población de dispersores y su comportamiento. Aspectos como el número de dipersores potenciales, la tasa de visita a los árboles en fruto y el comportamiento de forrajeo (tiempo que permanecen las semillas en el pico o tracto digestivo, si las semillas son ingeridas o tiradas directamente al suelo, tiempo que permanece el dispersor en los árboles) pueden dar una idea de la cantidad de semillas dispersadas, así como del por qué una determinada especie de dispersor es o no cuantitativamente importante para la planta.

Resulta importante, además, conocer los patrones de movimiento que siguen a la ingestión de frutos o semillas, como una forma de estimar los patrones espaciales de deposición de semillas, aspecto especialmente relevante. En efecto, de acuerdo con Janzen (1970) y Connell (1971), el patrón espacial de deposición afecta de manera distinta la supervivencia de las semillas y las plántulas, según sea su densidad y la distancia a la que se encuentre el árbol materno (ver Fig. 19.3). Este patrón podría, entonces, utilizarse para estimar la supervivencia relativa de las semillas en función de la distancia a la que son dispersadas. Sin embargo, independientemente de que exista una relación entre la sobrevivencia de semillas dispersadas y la distancia del árbol materno, el patrón de deposición de semillas dispersadas por animales es muy heterogéneo, y, en muchos casos, la supervivencia de las semillas no depende exclusivamente de la distancia del árbol materno. De hecho, a veces resulta más importante el sitio al que llegue la semilla (claro reciente, claro maduro, sotobosque sombrío) que la distancia misma a la que se encuentre el árbol materno. Es más, incluso dentro del mismo sotobosque pueden darse condiciones distintas para la supervivencia de la semilla, por cuanto la topografía ejerce una clara influencia sobre la estructura de la vegetación y el movimiento de las aves (Loiselle & Blake 1999). También es importante tomar en consideración la presencia o ausencia de árboles que sirven de dormitorio para monos (Julliot 1997) o, en el caso de los tapires, la ubicación de los sitios preferidos para defecar (Fragoso 1997). Sin embargo, lo esencial, ya sea que los patrones de deposición de semilla sean vistos en función de la distancia de la fuente semillera o como parches discretos, es que las características escogidas para analizar determinado patrón sean cuantificables –tanto las relativas al arribo de la semilla como al establecimiento de la planta–.

Una vez escogidos los aspectos con los que se va a trabajar, los patrones espaciales de deposición puede cuantificarse de distintas maneras. Cuando se trata de especies de semilla grande, el patrón de deposición de los dispersores puede ubicarse directamente en un mapa (Janzen *et al*. 1976), sin olvidar que los roedores pueden reducir y/o redistribuir su patrón. Al respecto, los patrones de deposición que crean los roedores se han estudiado siguiendo semillas marcadas con hilos (Forget 1996, Adler & Kestell 1998), localizadores magnéticos (Alverson & Díaz 1989), o radioisótopos (Vander Wall 1997). Otros métodos han dirigido su atención al movimiento de los dispersores. En España, por ejemplo, para estimar el patrón de deposición de semillas de *Prunus mahaleb* se recurrió a la observación directa del vuelo de las aves y esa información se combinó con datos sobre el número de semillas consumidas por visita (Jordano & Schupp 2000). En un bosque de bajura en Costa Rica, Loiselle y Blake (1999) estimaron los patrones de dispersión de semillas colectando aves (con redes situadas en diferentes hábitats del bosque) y semillas provenientes de material fecal y regurgitaciones. En un bosque montano, también en Costa Rica, Wenny (2000) realizó observaciones directas del vuelo en 4 especies de aves, localizando luego las semillas regurgitadas, defecadas, o botadas desde el pico, y anotando el tipo de hábitat en el que ellas caían. Por último, se han desarrollado modelos que combinan los patrones de movimiento del dispersor (con radiolocalizadores) y el tiempo que permanecen las semillas en el tracto digestivo (Murray 1988, Sun *et al*. 1997).

Ahora bien, además de estudiar detalladamente la forma en que son dispersadas las semillas, es necesario llevar a cabo un estudio demográfico de las plántulas que brotan de esas semillas y esto debe hacerse, también, en función de las condiciones ambientales en que ocurre el establecimiento de los nuevos individuos. Recordemos que las probabilidades de que una semilla llegue a un determinado lugar, o que sobreviva en él, pueden ser bajas, pero, a nivel de plántula, las probabilidades de supervivencia podrían ser altas, o viceversa. Muchos investigadores consideran que el análisis de la eficacia de la dispersión debería terminar en la fase de establecimiento de la plántula, dado que los estadios siguientes (brinzal, adulto) se encuentran tan distantes en el tiempo que lo que le ocurra a un individuo de mayor tamaño, en términos de su desempeño dentro de la población, tiene poco que ver con lo que le ocurrió a nivel de dispersión años atrás. Este argumento sugiere que la fase de establecimiento implica haber traspasado cierto umbral crítico y que lo que ocurra luego no tendrá mayor

influencia en las probabilidades de permanencia del individuo a largo plazo. Sin embargo, aunque las probabilidades de que un juvenil pase a una clase de tamaño superior están determinadas tanto por 359 eventos predecibles como impredecibles, así como por diferentes procesos, las consecuencias de los eventos iniciales de su dispersión se verán reflejadas, con mucha frecuencia (por no decir siempre) a lo largo de todo el ciclo de vida de la planta (ver Schupp 1993). Esto no significa que las investigaciones a nivel de semilla y plántula tengan poco valor. Ya que en estos dos estadios tiene lugar la mayor mortalidad a nivel de población, este tipo de trabajo contribuye a un mayor conocimiento de la dinámica poblacional de las especies vegetales. Sin embargo, el hecho de que un análisis demográfico a largo plazo (el cual incorpora clases de tamaño mayores y éstas obviamente crecen y mueren a tasas mucho más lentas que las semillas y las plántulas) presente mayores dificultades no debe ser razón para justificar la ausencia de análisis de eficacia de dispersión luego de la fase de plántula.

La combinación de datos experimentales de supervivencia de semillas y plántulas y datos "estáticos" de patrones demográficos (distribución de clases de tamaño) en individuos de mayor tamaño puede aportar información complementaria. Por otra parte, si se unen los datos obtenidos a nivel de semillas con los que arrojen las observaciones sobre la dinámica poblacional de plántulas y brinzales a plazos de 5-10 años (p. ej., De Steven 1994, Forget 1997) se podría obtener un panorama más certero sobre la eficacia de la dispersión. La clave, de nuevo, es diseñar los estudios demográficos teniendo en cuenta las características más importantes del patrón de deposición de semillas. Verdaderamente llama la atención la escasez de estudios que vinculen los patrones espaciales de dispersión de semillas con sus consecuencias a largo plazo en las poblaciones de plantas (Howe 1989, Herrera *et al.* 1994, Schupp & Fuentes 1995).

La germinación tardía, por su parte, es bastante común en los bosques estacionales. En efecto, una semilla depositada en la estación seca podría verse imposibilitada para absorber agua del suelo hasta comienzos de la estación lluviosa. Y lo mismo aplica para una semilla dispersada a finales de la estación húmeda: su germinación podría ser pospuesta hasta inicios de la siguiente estación húmeda (para garantizarles a las plántulas el crecimiento necesario para sobrevivir a la estación seca siguiente). De hecho, en la Isla de Barro Colorado, donde la estación seca se puede prolongar unos cuatro meses, Garwood (1983) observó que más de la mitad de las semillas de 185 especies de plantas dicotiledóneas postergaron la germinación por al menos cuatro semanas. Son raros los casos en que la germinación se posterga por más de un año, a excepción, quizás de las palmas (Braun 1968, Koebernik 1971). En Panamá, por ejemplo, la palma *Scheelea zonensis* dio pocas muestras de germinación hasta dos años después de que las semillas fueron dispersadas, pero luego continuó germinando regularmente por períodos de cuatro meses (a principios y mediados de la estación húmeda), proceso que se prolongó hasta cuatro años después de la dispersión (Harms & Dalling 1995).

Latencia condicional

En los trópicos, la latencia condicional (conocida también como latencia fisiológica, latencia facultativa o latencia forzada) se encuentra generalmente restringida a las semillas de especies pioneras (árboles, arbustos, lianas y malezas), las cuales dependen de un claro o de un terreno baldío para establecer sus plántulas. Dos mecanismos parecen estar asociados a la ruptura de la latencia condicional: la germinación regulada por la luz y la germinación regulada por la temperatura. La germinación regulada por la luz –y desencadenada por los fitocromos (pigmentos vegetales)– se descubrió inicialmente en las semillas de la lechuga, pero ha sido ampliamente estudiada en las plantas de los bosques tropicales por Carlos Vázquez-Yanes y Alma Orozco-Segovia (Orozco-Segovia & Vázquez Yanes 1992). Al parecer este es el mecanismo que normalmente emplean las especies pioneras de semilla pequeña, los higuerones estranguladores y los helechos para detectar una abertura en el dosel (Vázquez-Yanes & Smith 1982, Pérez-García *et al*. 1982, Titus *et al*. 1990). Ahora bien, la germinación estimulada por los fitocromos no depende tanto de la cantidad de luz sino de su calidad, específicamente de la razón entre luz roja (R; longitudes de onda 655-665 nm) y luz roja lejana (RL; longitudes de onda 725-735 nm) (ver detalles en el capítulo 6). Cuando la luz solar pega en forma directa, su razón R:RL es cerca de 1.2, mientras cuando pasa a través del dosel o de la hojarasca, mucha de la luz roja se filtra y la razón puede ser menor a 0.5 (Vázquez-Yanes *et*

TABLA 15.1 Tipos de latencia seminal presentes en los bosques tropicales. La terminología es de Roberts (1973), Harper (1977), Fenner (1985), Garwood (1989), y Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993).

Terminología	Mecanismo	Duración	Observaciones	Ejemplos
Ia "Recalcitrante" (no hay latencia)	La absorción de humedad da inicio a la germinación. Semillas con alto contenido de humedad (40 a 70%)	Ninguna	Común. Muchas especies de árboles presentan germinación sincrónica. Semillas sensibles a la deshidratación; difíciles de almacenar	Cerca de 65% de las especies de árboles de Malasia (Ng1980) Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1990a)
Ib "Latencia breve"	Suele presentar un bajo contenido de humedad o estructuras especializadas	Semanas	Requiere de suelos húmedos que propicien la absorción de agua.	*Swietenia* (Alvarenga & Flores 1988), *Cavanillesia* (Garwood 1985)
II "Germinación tardía" o latencia "innata"	Cubierta seminal impermeable, madurez tardía del embrión o control hormonal de la germinación	Meses o años	En algunas especies podría interrumpirse al pasar por el tracto digestivo de un animal o al perforarse la cubierta seminal. La naturaleza de la latencia puede variar en las semillas de una misma cohorte (heteromorfismo críptico)	Muchas leguminosas y palmas (Koebernik 1971, Garwood 1983, Harms & Dalling 1995)
III Germinación "condicional", "facultativa", "forzada" o "ambientalmente regulada"	Germinación inducida por fluctuaciones en la temperatura o por la calidad de la luz (fitocromos)	Meses o años	Especies pioneras, dependientes de claros y malezas. La germinación se "dispara" gracias a condiciones ambientales favorables para el establecimiento de las plántulas.	Temperatura: *Heliocarpus* y *Ochroma* (Vázquez-Yanes 1974) Luz: *Cecropia* (Vázquez-Yanes & Smith 1982)
IV "Latencia secundaria" o "latencia inducida"	El estímulo ambiental para la germinación aparece después de un período de enterramiento o almacenamiento	Meses o años	¿Poco común en los bosques tropicales? Muy conocida en los bosques templados	*Piper* (Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes 1989) *Amaranthus* (Washitani 1985)

al. 1990). Cuando la razón R:RL es alta, los fitocromos que hasta el momento se encontraban bioquímicamente inactivos (Pr) se activan (Pfr) e inducen la germinación.

La sensibilidad a la luz de algunas semillas ha sido comparada con la de una película fotográfica, pues la irradiación necesaria para activar el fitocromo e inducir la germinación es muy baja (menos de 0.01% a pleno sol) (Bliss & Smith 1985; Orozco-Segovia *et al*. 1993a). Tal sensibilidad permite que el mecanismo funcione incluso en semillas que se encuentran enterradas

a varios milímetros de profundidad. Al parecer, la razón R: RL necesaria para interrumpir la latencia se encuentra estrechamente relacionada con las demandas particulares de cada especie (Fig. 15.3). Por ejemplo, las semillas de *Cecropia obtusifolia* (especie pionera típica del bosque húmedo y lluvioso neotropical) permanecen latentes cuando se les expone a una razón R: RL baja, pero germinan cuando la razón es alta (como ocurre en los claros del dosel o cuando se remueve la hojarasca del piso del bosque). Otras especies, en cambio, como *Buddleja cordata* (arbusto de alta montaña y expuesto a una luminosidad constante) presentan semillas que pueden germinar incluso cuando son expuestas a razones R:RL muy bajas, ya que la luz no es un recurso limitante para su regeneración (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990b). En este punto vale la pena destacar que el grado de latencia condicional – en semillas cuya germinación está regulada por la luz– puede variar entre los individuos de una misma especie. Tal variación dependerá del tiempo que haya estado enterrada una semilla (p. ej., *Piper umbellatum*; Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes 1989), de si ha pasado o no por el tracto digestivo de un dispersor (p. ej., *Cecropia obtusifolia*; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1986) y de la calidad de la luz ambiental

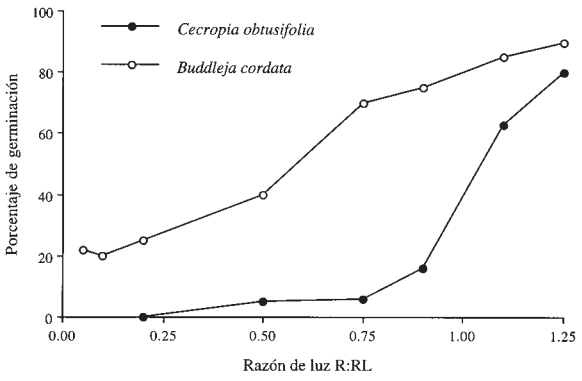


FIGURA 15.3 Germinación de dos especies pioneras de semilla pequeña según sea la razón luz solar roja: luz roja lejana (R:RL) prevaleciente. Una razón R:RL alta se relaciona con un ambiente abierto; una razón R:RL baja con condiciones de sombra, como las que se dan en el sotobosque y debajo la capa de hojarasca (según Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990b).

que haya prevalecido durante su desarrollo en el fruto ("efecto materno"; p.ej., *Piper auritum*; Orozco-Segovia *et al*. 1993b).

Por su parte, la germinación regulada por la temperatura parece haber recibido menos atención que la germinación basada en el sistema de fitocromos y su base fisiológica no está muy clara aún (Mayer & Poljakoff-Mayber 1989). Cuando se forma un claro en el bosque y los rayos de luz pegan directamente en el suelo, la temperatura de la superficie puede aumentar hasta 10 grados en menos de una hora, y hasta 3 o 4 grados a unos 6 cm de profundidad (en relación con el sotobosque). Las semillas de algunas especies parecieran "despertar" de su latencia cuando las altas temperaturas derriten la capa suberizada de células que recubre a las semillas y les otorga permeabilidad (Vázquez-Yanes & Pérez-García 1976, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). En otros casos, las fluctuaciones en la temperatura parecen afectar la actividad enzimática o la permeabilidad de la membrana de aquellas semillas que carecen de una cubierta seminal dura (Hand *et al*. 1982).

Ahora bien, es muy posible que, en el suelo, los cambios de temperatura constituyan una señal mucho más confiable para germinar que la luz misma, particularmente para las especies pioneras de semilla relativamente grande (más de 1 mg de masa seminal) (Bliss & Smith 1985; sin embargo, ver Wesson & Waering 1969). De hecho, ya se ha logrado el establecimiento exitoso de especies pioneras como *Ochroma pyramidale* (peso de la semilla: 4.8 mg) y *Apeiba membranacea* (2.2 mg), en cámaras de crecimiento, donde las semillas se habían enterrado a unos 6 cm de profundidad (J. Dalling, datos sin publicar). Es más, se demostró que los índices de germinación fueron mayores cuando la temperatura no permanecía estática sino que más bien fluctuaba.

Banco de semillas

Como consecuencia de la latencia, en el suelo se acumula una gran cantidad de semillas. A esta acumulación se le denomina "banco de semillas", población que por lo general se encuentra

dominado por las semillas de unas pocas especies de árboles y arbustos pioneros en estado de latencia condicional (p. ej., Hall & Swaine 1980, Hopkins & Graham 1983, Lawton & Putz 1988, Dalling & Denslow 1998). El banco de semillas constituye la vía más importante para la regeneración de las especies pioneras, más importante incluso que el número de semillas dispersadas ("lluvia de semillas"). Así lo han confirmado los estudios de Putz y Appanah (1987) en los bosques lluviosos de bajura del sureste asiático y los de Lawton y Putz (1988) en los bosques montanos de Costa Rica. Con todo, en los bosques tropicales existen algunos hábitats que pese a ser adecuados para el establecimiento de especies pioneras (por su gran cantidad de luz), carecen casi por completo de un banco de semillas: tal es el caso de aquellas superficies que se encuentran desprovistas de vegetación por causa de los derrumbes (Guariguata 1990). En otros casos, la "lluvia de semillas" podría constituir una fuente de propágulos más importante para la regeneración de un bosque que el propio banco de semillas (por ejemplo en pastizales que han sido sometidos a fuegos constantes o cultivados por largos períodos de tiempo) (p.ej., Aide & Cavelier 1994, Aide *et al*. 1995; ver detalles en el capítulo 23).

La densidad del banco de semillas parece variar mucho de una localidad a otra, pero no se sabe a ciencia cierta si esta variación obedece a las características intrínsecas de los sitios estudiados o a las metodologías empleadas (Garwood 1989, Dalling *et al*. 1995) (ver Recuadro 15.5). Pero, en términos generales la densidad del banco de semillas parece ser mucho menor en los bosques primarios (mediana: 380 semillas m^{-2}) que en los bosques secundarios (mediana: 1650 semillas m^{-2}) (Garwood 1989). Esa diferencia podría atribuirse a varias razones: una mayor densidad de especies pioneras en los bosques jóvenes (cuyas semillas además poseen latencia); un mayor número de semillas aportadas por las malezas presentes en los campos y en los pastizales que suelen circundar a los bosques secundarios; y, finalmente, el uso que se le haya dado a la tierra en cada localidad (Uhl *et al*. 1981, Purata 1986, Quintana-Ascencio *et al*. 1996). La influencia de la vegetación circundante en la composición del banco de semillas de un bosque sucesional se hizo evidente al realizar una comparación entre bosques secundarios de Panamá y bosques secundarios (de igual edad) del Caribe costarricense. El banco de semillas de los bosques secundarios (15-20 años) de Costa Rica estaba dominado por hierbas y ciperáceas, arbustos y lianas: estas especies constituyeron más del 75% de la riqueza y abundancia encontradas, situación que se explica por la presencia de pastizales y campos baldíos aledaños (Dupuy & Chazdon 1998). En Panamá, en cambio, los bosques secundarios estaban rodeados de bosques primarios y de bosques secundarios muy viejos. Allí, el banco de semillas estaba dominado por semillas de árboles; de hecho, las hierbas, las ciperáceas y las lianas constituyeron menos del 10% de la abundancia total encontrada y menos del 36 % de la riqueza de especies (Dalling & Denslow 1998).

A escala de unos pocos metros cuadrados, los bancos de semilla son muy heterogéneos, no solo en cuanto a densidad sino en cuanto a composición de especies, y constituyen, además, un testimonio silencioso de árboles ya desaparecidos pero que dejaron allí su semilla (p. ej., Saulei & Swaine 1988). En efecto, como la densidad de semillas decrece exponencialmente conforme nos alejamos del árbol materno (Willson 1993, Laman 1996, Dalling *et al*. 1998; ver Fig. 15.2), y como normalmente las especies pioneras producen un gran número de semillas (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992), las posibilidades de que se acumulen grandes cantidades de semillas debajo de la copa del árbol (o a unos pocos metros de ella) son muchas. De hecho, en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, bajo la copa de los árboles pioneros *Miconia argentea* y *Cecropia insignis* se contaron 9 000 y 1 600 semillas m^{-2}, respectivamente (a 3 cm de profundidad), densidad que disminuyó radicalmente a los 30 m de distancia del árbol materno (500 y 300 semillas m^{-2}, respectivamente) (Dalling *et al*. 1998).

La densidad –y la diversidad– del banco de semillas también disminuyen considerablemente en función de la profundidad (aunque se pueden

RECUADRO 15.5 Metodologías para el estudio de los bancos de semillas.

Muchas de las preguntas sobre la regeneración de los bosques tropicales pueden esclarecerse a la luz de los bancos de semillas. Desde hace ya algún tiempo los ecólogos los examinan con el fin de comprender mejor el origen de las comunidades vegetales que brotan en ambientes alterados (por causas antrópicas o naturales) y los patrones demográficos y de dispersión de semillas de las diferentes especies. Sin embargo, a pesar de los estudios realizados es difícil a veces establecer algún tipo de generalización porque en términos generales no se han empleado metodologías estandarizadas.

Al estudiar un banco de semillas, entonces, una primera consideración resulta vital: la relativa al método de muestreo utilizado. Desafortunadamente pocos estudios han logrado caracterizar de manera adecuada la abundancia de semillas presente en el suelo, así como su composición. En ocasiones el número de repeticiones ha sido muy reducido, en otras, las muestras individuales han sido muy grandes, y en otras se han presentado ambos problemas. Ciertamente las semillas que se encuentran en el suelo presentan una distribución espacial muy heterogénea, pero las semillas de cada especie en particular tienden a estar agrupadas (esto refleja, en parte, la distribución de los árboles en fruto, árboles que en última instancia son los "formadores" de los bancos de semillas). Por lo tanto, al estimar la densidad del banco de semillas de una comunidad de plantas, es mejor tomar muchas muestras pequeñas que pocas grandes por unidad de área (ver ejemplos en Bigwood & Inoye 1988, Benoit *et al*. 1989, Butler & Chazdon 1998).

La profundidad a la que se tomen las muestras también afecta el cálculo de la densidad del banco de semillas. Recordemos que la densidad de semillas disminuye conforme aumenta la profundidad (Putz 1983, Young 1985, Dalling *et al*. 1998). De 43 estudios que se han realizado en los trópicos sobre bancos de semillas, éstos han tomado muestras a 2, 3, 5, 6, 10, 12 y hasta 20 cm de profundidad (Garwood 1989); sin embargo, el criterio utilizado para seleccionar una determinada profundidad no se ha justificado adecuadamente. Si el objetivo del estudio es, por ejemplo, examinar los factores que influyen en el establecimiento temprano de una especie (y no tanto averiguar la densidad o la composición florística del banco de semillas), entonces conviene variar las profundidades de muestreo para determinar, así, hasta que punto una plántula es capaz de emerger con éxito hasta la superficie.

En realidad, la mayoría de los estudios de bancos de semillas intenta estimar la fracción de semillas que es *capaz* de germinar en determinadas condiciones ambientales y no necesariamente la cantidad total de semillas viables en la muestra. Por lo general, esta técnica se lleva a cabo en un invernadero, donde las muestras de suelo reciben el riego necesario y se les expone a una luminosidad alta. Cada plántula que emerge se anota y se identifica. Este método tiene la ventaja de que las muestras se pueden procesar rápidamente, además de que muchas veces es más fácil identificar una plántula que una semilla. Es necesario, además, que las plántulas cuenten con las mejores condiciones para emerger y esto se logra extendiendo finamente las muestras de suelo (≤ 5 mm de profundidad) (Dalling *et al*. 1995). En general, la mayoría de las plántulas emerge al cabo de seis semanas de exposición a luz intensa.

Otra técnica consiste en pasar la muestra por una serie de tamices para separar así las semillas, pero esta labor se dificulta cuando las semillas son muy pequeñas o el suelo muy rico en humus. En este último caso, se puede lograr que la materia orgánica salga a flote agregando una solución saturada de cloruro de calcio, pero la viabilidad de las semillas podría verse afectada. Esta técnica, sin embargo, podría resultar provechosa en estudios de semillas de especies individuales; en particular de las que presentan latencia innata (condición que impide la germinación en un ambiente de invernadero). La viabilidad de las semillas extraídas puede probarse luego por medio de la germinación en cámaras controladas o por medio de una tinción con cloruro de tetrazolio (si hay actividad respiratoria dentro del embrión, este indicador tiñe la semilla de color rojo) (Moore 1973).

encontrar semillas viables a 20 cm de profundidad: Cheke *et al*. 1979, Enright 1985, Dalling *et al*. 1997b). Sin embargo, varian aún más con los cambios estacionales –a una misma profundidad–. En efecto, la densidad de semillas que presenta un bosque a unos 3 cm de profundidad puede llegar a triplicarse a lo largo del año (Chandrashekara & Ramakrishnan 1993, Dalling *et al*. 1997b). A nivel de árbol individual (en especies pioneras, por ejemplo) puede aumentar hasta diez veces de una estación a otra (Dalling *et al*. 1998). Cabe aclarar que a profundidades mayores a los 3 cm, se observa una variación estacional menor en la densidad de semillas (Fig. 15.4), lo que sugiere una longevidad mucho mayor para las semillas que se encuentran enterradas a mayor profundidad.

Por otra parte, se ha observado que la limitada cantidad de reservas que poseen las semillas pequeñas las inhibiría de producir una plántula capaz de atravesar una capa de hojarasca muy gruesa (Molofsky & Augspurger 1992). Por esta

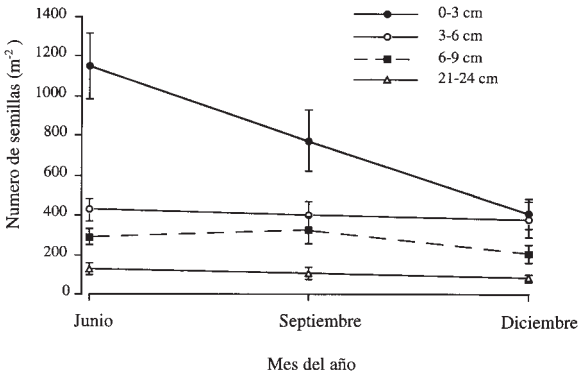


FIGURA 15.4 Densidad media del banco de semillas (± 1 error estándar) en el bosque de la Isla de Barro Colorado, Panamá. Las mediciones se efectuaron en 1993 a cuatro profundidades distintas y en tres períodos diferentes (según Dalling *et al*. 1997b).

razón, Garwood (1989) considera poco probable que una semilla enterrada a gran profundidad tenga mucha injerencia en la regeneración vegetal que tiene lugar en los claros, excepto, por supuesto, cuando el suelo ha sido removido (como cuando un árbol es arrancado de raíz). Efectivamente, en los claros es muy común observar aglomeraciones de plántulas pioneras donde el suelo mineral ha quedado al descubierto, justo debajo de las raíces expuestas del árbol caído (Brandani *et al*. 1988, Putz 1983, Riera 1985). No hay que descartar, sin embargo, la posibilidad de que tal preferencia obedezca a otras razones, por ejemplo a una irradiación mayor (Putz 1983) o a una menor competencia subterránea (Grubb 1996).

Longevidad de las semillas en el suelo

La longevidad de las especies presentes en el banco de semillas juega un papel preponderante. Influye no solo en la recuperación de zonas que han sido alteradas a gran escala, por el paso de un huracán (p. ej., Frangi & Lugo 1991) o porque han caído presas de la deforestación (capítulo 23), sino que tiene consecuencias, a escala evolutiva, en la estructura genética de las poblaciones (Templeton & Levin 1979; Hairston Jr. & De Stasio Jr. 1988). Pese a esto, existen pocos datos confiables sobre la longevidad que puede alcanzar una semilla. Tampoco se ha observado una relación obvia entre la longevidad de la semilla y sus características, o las características del sitio en que se encuentran. Aún así, es muy probable que las semillas de los bosques tropicales de bajura tengan los índices de longevidad más bajos, por la gran cantidad de depredadores y patógenos que habitan en sus suelos (Vázquez-Yanez & Orozco-Segovia 1993).

En un principio, se intentó medir la longevidad de las semillas en condiciones de laboratorio o bien en condiciones semi-naturales (semillas enterradas en latas o vasijas de cerámica llenas de tierra) (Castro Acuña & Guevara Sada 1978, Holthuijzen & Boerboom 1982). Sin embargo, esta técnica exagera la longevidad real de las semillas. Para obtener una estimación real es necesario enterrar las semillas directamente en el suelo del bosque y dejarlas expuestas a los depredadores, a los patógenos y a las condiciones microambientales prevalecientes, tal y como le ocurre a una semilla que ha sido dispersada en forma natural (Vázquez-Yanes & Smith 1982). Un método que se acerca bastante a este ideal consiste en enterrar las semillas dentro de un malla de tejido de nylon. Es más, con este método se ha observado que la latencia condicional –inducida por el enterramiento– se encuentra normalmente restringida a las especies pioneras (Hopkins & Graham 1987) y que las mismas especies pioneras muestran grandes diferencias en cuanto a la longevidad que pueden alcanzar sus semillas. Unas pueden sobrevivir unos cuantos meses, otras un año y otras un poco más (Perez-Nasser & Vázquez-Yanes 1986, Dalling *et al*. 1997b, Guariguata 2000).

La supervivencia a corto plazo de las semillas puede estimarse también tomando muestras directamente del banco de semillas en el suelo entre una fructificación y otra y para cada especie en particular, y repitiendo el proceso varias veces. Al mismo tiempo debe controlarse la entrada o "lluvia" de semillas al suelo. Por su parte, para estimar la supervivencia a largo plazo sería conveniente establecer parcelas permanentes de estudio para comparar la densidad de semillas que se presenta en aquellos sitios que alguna vez estuvieron poblados por

especies "formadoras de bancos de semillas" con aquellos que nunca tuvieron este tipo de especies. Utilizando métodos como estos, Alvarez-Buylla y Martínez Ramos (1990) y Dalling *et al*. (1997b, 1998) mostraron, en México y Panamá, respectivamente, que la longevidad de las semillas de las especies pioneras igualmente varía según la especie de que se trate. Algunas como las de *Cecropia obtusifolia* y *C. insignis* mostraron una longevidad menor a la esperada (al cabo de un año se observó una mortalidad > 90%), otras, como las de *Trema micrantha* mostraron que pueden sobrevivir por lo menos una década.

Ahora bien, una longevidad tan dispar en semillas de especies con estrategias ecológicas similares –como las pioneras– podría ser el resultado de un distinto grado de vulnerabilidad al ataque de patógenos y depredadores, y no tanto el producto de un mecanismo fisiológico destinado a regular la duración de período de latencia (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). En efecto, en los bosques de Panamá se ha observado que la mayoría de las semillas de *Miconia* y *Cecropia* (especies pioneras) mueren presa de los hongos patógenos que se encuentran en el suelo (Dalling *et al*. 1998; Fig. 15.5). Dicha susceptibilidad no se ha examinado en otras especies pioneras, pero el hecho de que algunas de estas especies tengan una cubierta seminal gruesa podría ser un indicio de que buscan algún tipo de protección contra los agentes patógenos. Estas semillas, sin embargo, podrían resultar atractivas para una gama todavía mayor de depredadores y el enterramiento podría no ser suficiente protección para escapar de ellos. Para terminar, cabe agregar que para una especie pionera una cubierta seminal gruesa podría obstaculizar la pronta germinación de las semillas recién dispersadas, aun cuando se encontraran en un claro apropiado (Dalling *et al*. 1997b).

Pautas para investigaciones futuras

Hemos pasado revista a mucho de lo que se conoce acerca de la dispersión, la depredación y la germinación de semillas en los bosques húmedos y lluviosos neotropicales. Ha quedado claro, creemos, que este conocimiento se basa en el estudio de unas cuantas especies y de unos pocos lugares, de ahí que sea difícil establecer algún tipo de generalización. Sobre las repercusiones de las características morfológicas y ecológicas de las semillas en los patrones de regeneración, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico, también se sabe poco. Sin embargo, se espera que en el futuro, y con el apoyo metodologías estandarizadas se pueda obtener mayor información sobre las

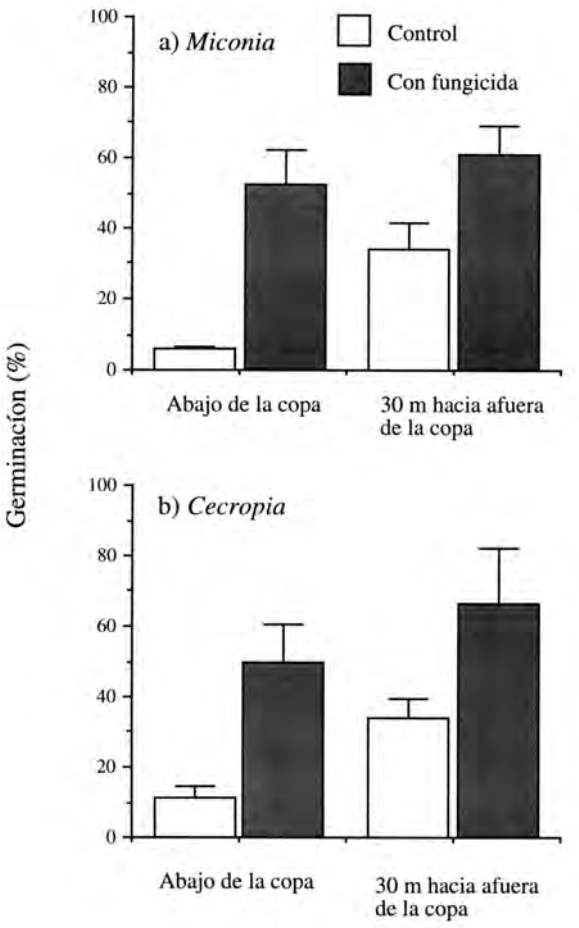


FIGURA 15.5 Germinación promedio (indicativa de la viabilidad de las semillas) luego de seis meses de enterramiento (+ 1 error estándar). Isla de Barro Colorado, Panamá. Se trabajó con dos grupos de semillas de árboles pioneros, a uno se le aplicó fungicida y el otro se dejó tal cual. Las semillas se introdujeron en bosas de nylon semipermeables y se enterraron, unas bajo la copa del árbol y otras a 30 m del individuo adulto coespecífico más cercano (según Dalling *et al*. 1998).

adaptaciones que a nivel local realizan las semillas, y sobre los factores genéticos y ambientales que influyen en tales adaptaciones.

Ciertamente la dispersión secundaria y la depredación de semillas arrojan un mayor conocimiento sobre la biología poblacional de las plantas de los bosques neotropicales (p.ej., Levey & Byrne 1993, Horvitz & Schemske 1994), sin embargo, los mecanismos que regulan el "destino final" de una semilla en el suelo continúan siendo un misterio. Es posible que los patógenos sean los que en última instancia determinen los patrones de reclutamiento de las plántulas (a escala local), y es posible, también, que de acuerdo con la vulnerabilidad de los genotipos seminales, forjen la estructura genética de las poblaciones adultas. Pero es realmente poco lo que se sabe acerca de esto y mucho el trabajo por hacer: resta aún identificar el tipo de patógenos de que se trata, determinar su abundancia, su distribución y su especificidad hospedera.

Por otra parte, es preciso que la ecología de semillas adopte una visión mucho más amplia; una visión que contemple, en su totalidad, el ciclo de vida de las plantas. De esa forma, las diferentes etapas del proceso de regeneración (polinización, maduración del fruto, dispersión, latencia, germinación, establecimiento de plántulas) podrán ser vistas como partes indisolublemente ligadas a un todo. Son pocas las ocasiones en que esto se ha logrado (Schupp & Fuentes 1995; ver también Herrera *et al*. 1994, quien brinda un ejemplo de la zona templada, y los estudios realizados por Henry Howe y sus colaboradores sobre la ecología de semillas del árbol del dosel, *Virola surinamensis*, en Panamá). Sin embargo, si partimos de un marco de referencia más amplio, la influencia que ejercen las características de la semilla en la demografía de las plantas se hará evidente y estaremos más cerca de llegar a entender los mecanismos que mantienen la diversidad de especies en los bosques tropicales.

Es importante, además, que los ecólogos interesados en el manejo de bosques se interesen también por el estudio de las semillas. Aspectos como la dispersión y la germinación de semillas resultan potencialmente cruciales para guiar el manejo del bosque como en el caso de la tala selectiva de la madera (Guariguata & Pinard 1998) como para llevar a cabo faenas de recuperación del bosque en pastizales abandonados y donde la sucesión secundaria procede muy lentamente (Cardoso da Silva *et al*. 1996). Igualmente, un mayor conocimiento de los patrones de latencia que presentan las semillas nos puede ayudar a encontrar la mejor manera de almacenarlas (aspecto importante para los programas de restauración) y un mayor conocimiento de los bancos de semillas nos puede ayudar a predecir con más certeza los patrones de regeneración que cabría esperar en un bosque secundario.

Literatura citada

Adler, G. H., & D. W. Kestell. 1998. Fates of neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). Biotropica **30**: 677-681.

Aide, T. M. 1987. Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. Biotropica **19**: 284-285.

Aide, T. M., & J. Cavelier. 1994. Barriers to tropical lowland forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Restoration Ecology **2**: 219-229.

Aide, T. M., J.K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario, & M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. Forest Ecology and Management **77**: 77-86.

Alvarenga, S., & E. M. Flores. 1988. Morfología y germinación de la semilla de caoba, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae). Revista de Biologia Tropical **36**: 261-267.

Alvarez-Buylla, E. R., & M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. Oecologia **84**: 314-325.

Alvarez-Buylla, E. R., & M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. Journal of Ecology **80**: 275-290.

Alverson, W. S., & A. G. Díaz. 1989. Measurement of the dispersal of large seeds and fruits with a magnetic locator. Biotropica **21**: 61-63.

Andersen, A. A. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? Oecologia **81**: 310-315.

Armstrong, D. P., & M. Westoby. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. Ecology **74**: 1092-1100.

Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). Ecology **62**: 775-788.

Augspurger, C. K. 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. American Journal of Botany **73**: 353-363.

Augspurger, C. K. 1990. Una Señal para la Floración Sincrónica. Pp. 201-218 *en* E. G. Leigh, Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor, editores. Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama.

Augspurger, C. K., & S.E. Franson. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. Journal of Tropical Ecology **4**: 239-252.

Augspurger, C. K., & Hogan, K. P. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphylus*: Leguminosae). American Journal of Botany **70**: 1031-1037.

Augspurger, C. K., & K. Kitajima. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. Ecology **73**:1270-1284

Ashton, P. S. 1982. Dipterocarpaceae. Flora Malesiana Series **1, 9**: 237-552.

Baker, H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. Ecology **53**: 997-1010.

Barclay, A. S., & F. R. Earl. 1974. Chemical analyses of seeds III. Oil and protein content of 1253 species. Economic Botany **28**: 178-236.

Benoit, D. L., N.C. Kenkel, & P.B. Cavers. 1989. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. Canadian Journal of Botany **67**: 2833-2840.

Bigwood, D. W., & D.W. Inouye. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. Ecology **69**: 497-507.

Bliss, D., & H. Smith. 1985. Penetration of light into the soil and its role in the control of seed germination. Plant, Cell and Environment **8** 475-483.

Boucher, D. H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. Oecologia 49: 409-419.

Bradford, D. F., & C.C. Smith. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. Ecology **58**: 667-673.

Brandani, A., G.S. Hartshorn, & G.H. Orians. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. Journal of Tropical Ecology **4**:99-119.

Braun, A. 1968. Cultivated palms of Venezuela. Principes **12**:39-103.

Brewer, S. W., & M. Rejmánek. 1999. Small rodents are significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. Journal of Vegetation Science **10**: 165-174.

Brookes, P. D., D.L. Wingston, & W.F. Bourne. 1980. The dependence of *Quercus robur* and *Q. petraea* seedlings on cotyledon potassium, magnesium, calcium, and phosphorus during the first year of growth. Forestry **53**: 167-177.

Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. Oecologia **97**: 533-540.

Butler, B., & R.L. Chazdon. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. Biotropica **30**: 214-222.

Cardoso da Silva, J. M., C. Uhl, & G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. Conservation Biology **10**: 491-503.

Castro Acuña, R., & S. Guevara Sada. 1976. Viabilidad de semillas en muestras de suelo almacenado de "Los Tuxtlas", Veracruz. Pp. 233-249 *en* A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, & S. del Amo Rodríguez, editores. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Compañia Editorial Continental, México, D. F.

Center, T. D., & C.D. Johnson. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. Ecology **55**: 1096-1103.

Chambers, J. C., & J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. Annual Review of Ecology and Systematics **25**: 263-292.

Chambers, J. C., J.A. MacMahon, & J.H. Haefner. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. Ecology **72**: 1668-1677.

Chandrashekara, U. M., & P.S. Ramakrishnan. 1993. Germinable soil seed bank dynamics during the gap phase of a humid tropical forest in the Western Ghats of Kerala, India. Journal of Tropical Ecology **9**: 455-467.

Chapin, F. S. 1989. The cost of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies. American Naturalist **133**: 1-19.

Cheke, A. S., W. Nanakorn, & C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. Biotropica **11**: 88-95.

Clark, D. A., & D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. American Naturalist **124**: 769-788.

Clark, D. B., & D. A. Clark. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. Ecology **66**: 1884-1892.

Clark, D. B., & D. A. Clark. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. Journal of Ecology **79**: 447-457.

Connell, J. H. 1971. On the role of enemies in preventing competitive exclusion en some marine animals and in rain fores tress. Pp. 298-312 *en* P.J. den Boer & G.R. Gradwell, editores. Dynamics of populations. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, The Netherlands.

Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics. Pp. 401-474 *en* M. J. Crawley, editor. Plant Ecology. Second Edition. Blackwell Science, UK.

Dalling, J. W., M.D. Swaine, & N.C. Garwood. 1995. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed bank investigations. Functional Ecology **9**: 119-121.

Dalling, J. W., & J.S. Denslow. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. Journal of Vegetation Science **9**: 669-678.

Dalling, J. W., & R.Wirth. 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. Journal of Tropical Ecology **14**: 705-710.

Dalling, J. W., K.E. Harms, & R. Aizprúa. 1997a. Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panamá. Journal of Tropical Ecology **13**: 481-490.

Dalling, J. W., M.D. Swaine, & N.C. Garwood. 1997b. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panamá. Journal of Tropical Ecology **13**: 659-680.

Dalling, J. W., M.D. Swaine, & N.C. Garwood. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer tree species in moist tropical forest. Ecology **79**: 564-578.

Denslow, J. S. 1980. Notes on the seedling ecology of a large-seeded species of Bombacaceae. Biotropica **12**: 220-222.

De Steven, D. 1981. Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea oocidentalis*, Euphorbiaceae). Biotropica **13**:146-150.

De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. Journal of Tropical Ecology **10**: 369-383.

De Steven, D. & F.E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of the tropical canopy tree *Dipteryx panamensis* in Panama. Oikos **43**:207-216.

Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. Pp. 141-165 *en* R. Dirzo & J. Sarukhán, editores. Perspectives on plant population ecology. Sinauer Associates, U.S.A.

Dirzo, R., & C.A. Dominguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. Pp. 237-249 *en* A. Estrada & T. H. Fleming, editores. Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk, The Netherlands.

Dirzo, R., & A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Pp. 237-287 *en* P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, & W. W. Benson, editores. Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley, USA.

Dupuy, J. M., & R.L. Chazdon. 1998. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forests in NE Costa Rica. Biotropica **30**: 223-237.

Ellison, A. M, J. S. Denslow, B.A. Loiselle, & D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. Ecology **74**: 1733-1750.

Enright, N. 1985. Evidence of a soil seed bank under rain forest in New Guinea. Australian Journal of Ecology **10**: 67-71.

Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Journal of Tropical Ecology **7**:459-474.

Farji Brener, A. G., & J. F. Silva. 1996. Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. Journal of Tropical Ecology **12**: 163-168.

Fenner, M. 1983. Relationships between seed weight, ash content, and seedling growth in twenty-four species of Compositae. New Phytologist **95**: 697-706.

Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, U.K.

Fenner, M. & K. Kitajima. En imprenta. Seed and seedling ecology. *en* F. I. Pugnaire, & F. Valladares, editores. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, USA.

Fleming, T. H., & E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows and the structure of tropical forests. Biotropica **13**:45-53.

Forget, P.-M. 1990. Seed dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae), a rodent- dispersed tree species in French Guiana. Journal of Tropical Ecology **6**:459-468.

Forget, P.-M. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae) Biotropica **24**: 408-414.

Forget, P.-M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. Oecologia **94**: 255-261.

Forget, P.-M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. Journal of Tropical Ecology **12**: 751-761.

Forget, P.-M. 1997. Ten-year seedling dynamics in *Vouacapoua americana* in French Guiana: a hypothesis. Biotropica **29**: 124-126.

Foster, R. B. 1977. *Tachigalia versicolor* is a suicidal Neotropical tree. Nature **268**: 624- 626.

Foster, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp. 151- 172 *en* E. G. Leigh Jr., E. G., A.S. Rand, & D.M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution Press, U.S.A.

Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. Botanical Review **52**: 260-299.

Foster, S. A., & C.H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology **66**: 773-780.

Fragoso, J. M. V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. Journal of Ecology **85**: 519-529.

Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama. Ecological Monographs **53**: 159-181.

Garwood, N. C. 1985. The role of mucilage in the germination of cuipo, *Cavanillesia platanifolia* (H. & B.) H.B.K. (Bombacaceae), a tropical tree. American Journal of Botany **72**:895-905.

Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. Pp 149-209 *en* M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson, editores. Ecology of soil seed banks. Academic Press, USA.

Garwood, N. C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. Pp. 59-129 *en* M. D. Swaine, editor. The ecology of tropical forest tree seedlings. UNESCO/Parthenon Publishing, France.

Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology **15**:1-84.

Geritz, S. A. H. 1995. Evolutionary stable seed polymorphism and small-scale spatial variation in seedling density. American Naturalist **146**: 685-707.

González, E. 1991. Recolección y germinación de semillas de 26 especies arbóreas del bosque húmedo tropical. Revista Biologica Tropical **39**: 47-51.

González, E. 1993. Effect of seed size on germination and seedling vigor of *Virola koschnyi* Warb. Forest Ecology and Management **57**:275-281.

Gorchov, D. L., F. Cornejo, C. Ascorra, & M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. Vegetatio **107/108**: 339-349.

Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. Biotropica **10**: 170-183.

Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. University of California Press, USA.

Greene, D. F., & E.A. Johnson. 1993. Seed mass and dispersal capacity in wind- dispersed diaspores. Oikos **67**: 69-74.

Greig, N. 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. Oecologia **93**:412-420.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. Biological Reviews **52**:107-145.

Grubb, P. J. 1996. Rainforest dynamics: the need for new paradigms. Pp. 215-233 *en* P. S. Edwards, W.E. Booth, & S.C. Choy, editores. Tropical Rainforest Research: Current issues. Kluwer, The Netherlands.

Grubb, P. J., & D.A. Coomes. 1997. Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rain forest in Venezuela. Seed Science Research **7**: 269-280.

Grubb, P. J. & D.J. Metcalfe. 1996. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain forest flora: contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to light demand. Functional Ecology **10**: 512- 520.

Guariguata, M. R. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. Journal of Ecology **78**: 814-832.

Guariguata, M. R. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forests: management implications. Ecological Applications **10**: 145-154.

Guariguata, M. R., & M.A. Pinard. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. Forest Ecology and Management **112**: 87-99.

Guzmán-Grajales, S. M., & L.R. Walker. 1991. Differential seedling responses to litter after Hurricane Hugo in the Luquillo Experimental forest, Puerto Rico. Biotropica **23**: 407-414.

Hairston, N. G. Jr., & B.T. De Stasio Jr. 1988. Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. Nature **336**: 239-242.

Hall, J. B., & M.D. Swaine. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. Biotropica **12**: 256-263.

Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae) Pp. 285-304 *en* A. Estrada & T.H. Fleming, editores Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, The Netherlands.

Hallwachs, W. 1994. The clumsy dance between agoutis and plants: scatterhoarding by Costa Rican dry forest agoutis. Ph.D. dissertation, Cornell University, USA.

Hammond, D. S., & V.K. Brown. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, and soil type in wet neotropical forests. Ecology **76**: 2544- 2561.

Hammond, D. S., S. Gourlet-Fleury, P. van der Hout, H. Ter Steege, & V. K. Brown. 1996. A compilation of known

Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. Forest Ecology and Management **83**: 99-116.

Hand, D. J., G. Craig, M. Takaki, & R.E. Kendrick. 1982. Interactions of light and temperature on seed germination of *Rumex obtusifolius* L. Planta **156**: 457-468.

Harms, K. E. 1997. Habitat-specialization and seed dispersal-limitation in a Neotropical forest. Ph.D. Dissertation. Princeton University, New Jersey, USA.

Harms, K. E., & A. Aiello. 1995. Seed-boring by tropical clearwing moths (Sessidae): Abberant behavior or widespread habit? Journal of the Lepidopterist's Society **49**:43-48.

Harms, K. E., & J.W. Dalling. 1995. Observations on the seasonal consistency of germination timing for *Scheelea zonensis*. Principes **39**:104-106.

Harms, K. E., & J.W. Dalling. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. Journal of Tropical Ecology **13**: 617-621.

Harms, K. E., & J.W. Dalling. 2000. A bruchid beetle and a viable seedling from a single diaspore of *Attalea butyracea*. Journal of Tropical Ecology **16**: 319-325.

Harms, K. E., J.W. Dalling, & R. Aizprúa. 1997. Regeneration from cotyledons in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). Biotropica **29**: 234-237.

Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, UK.

Harper, J. L., P.H. Lovell, & K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. Annual Review of Ecology and Systematics **1**: 327-356.

Hartshorn, G. S. 1983. *Pentaclethra macroloba*. Pp. 301-303 *en* D. H. Janzen, editor. Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press, USA.

Harvey, P. H., A.F. Read, & S. Nee. 1995. Why ecologists need to be phylogenetically challenged. Journal of Ecology **83**:535-536.

Hastings, A. 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. Theoretical Population Biology **18**: 363-373.

Herrera, C. M.1987. Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. Oikos **50**: 79-90.

Herrera, C. M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. Oecologia **80**:241-248.

Herrera,C.M., & P. Jordano. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. Ecological Monographs **51**: 201-221.

Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria, & J.A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. Ecological Monographs **64**: 315-344.

Hewitt, N. 1998. Seed size and shade-tolerance: a compartive analysis of North American temperate trees. Oecologia **114**: 432-440.

Hladik, A., & S. Miquel. 1990. Seedling types and plant establishment in an African rain forest. Pp. 261-282 *en* K. S. Bawa, K. S. & M. Hadley, editores. Reproductive ecology of tropical forest plants. UNESCO/Parthenon Publishing, France.

Holthuijzen, A. M. A. & J.H.A. Boerboom. 1982. The *Cecropia* seedbank in the Surinam lowland rain forest. Biotropica **14**:62-68.

Hopkins, M. S., & A.W. Graham. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forests in North Queensland, Australia. Biotropica **15**: 90-99.

Hopkins, M. S., & A.W. Graham. 1987. The viability of seeds of rain forest species after experimental soil burials under tropical wet lowland forest in north-eastern Australia. Australian Journal of Ecology **12**: 97-108.

Horn, H. S. and R. H. MacArthur. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. Ecology **53**: 749-752.

Horvitz, C. C. & D.W. Schemske. 1994. Effects of dispersers, gaps and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. Ecology **75**: 1949-1958.

Howe, H. F. 1989. Scatter and clump dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. Oecologia **79**: 417-426.

Howe, H. F., & R.B. Primack. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae) Biotropica **7**:278-283.

Howe, H. F., & W. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis. Oecologia **53**: 347-351.

Howe, H. F., & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics **13**: 201-228.

Howe, H. F., & G.A. Vande Kerckhove. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. Ecology **62**:1093-1106.

Howe, H. F., E.W. Schupp, & L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). Ecology **66**:781-791.

Hubbell, S.P., & R.B. Foster. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old- growth forest on Barro Colorado Island. Pp. 522-541 *en* A.H. Gentry, editor.

Four neotropical rainforests. Yale University Press, USA.

Hurtt, G. C. and S. W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. Journal of Theoretical Biology **176**: 1-12.

Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution **23**: 1-27.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist **104**: 501-528.

Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. Annual Review of Ecology and Systematics **7**: 347-91.

Janzen, D. H. 1977. Variation in seed size within a crop of a Costa Rican *Mucuna andreana* (Leguminosae). American Journal of Botany **64**: 347-349.

Janzen, D. H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. Journal of Ecology **68**: 929-952.

Janzen, D. H. 1982. Variation in average seed size and fruit seediness in a fruit crop of a Guanacaste tree (Leguminosae: *Enterolobium cyclocarpum*). American Journal of Botany **69**:1169-1178.

Janzen, D. H., & C. Vázquez-Yanes. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. Pp. 137-157 *en* A. Gómez-Pompa, T. C. Whitmore, & M. Hadley. editores. Rain forest regeneration and management. UNESCO, France and Parthenon Press, UK.

Janzen, D. H., G.A. Miller, J. Hackforth-Jones, C.M. Pond, K. Hooper, & D.P. Janos. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae) Ecology **57**: 1068-1075.

Johnson, C. D., S. Zona, & J.A. Nilsson. 1995. Bruchid beetles and palm seeds: recorded relationships. Principes **39**: 25-35.

Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 105-156 *en* M. Fenner, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. Commonwealth Agricultural Bureau International, UK.

Jordano, P., & C.M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial disscordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. EcoScience **2**: 230-237.

Jordano, P., & E.W. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. Ecological Monographs **70**: 591 -615.

Julliot, C. 1996. Seed dispersal by Red Howling Monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. International Journal of Primatology **17**: 239-258.

Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal of red howler monkeys *Alouatta seniculus* in the understory of tropical rain forest. Journal of Ecology **85**: 431-440.

Kaufmann, S., D.B. McKey, M. Hossaert-McKey, & C.C. Horvitz. 1991. Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). American Journal of Botany **78**: 971-977.

Kelly, C. K. 1995. Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in Peruvian angiosperms. Oecologia **102**: 377-388.

Kelly, C. K. & A. Purvis. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees; on the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. Oecologia **94**: 356-360.

Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. Trends in Ecology and Evolution **9**:465-470.

Kitajima, K. 1992. The importance of cotyledon functional morphology and patterns of seed reserve utilization for the physiological ecology of neotropical tree seedlings. Ph.D. dissertation, University of Illinois, USA.

Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia **98**: 419-428.

Kitajima, K. 1996a. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. Pp. 193-210 *en* M. D. Swaine, editor. The ecology of tropical forest tree seedlings. UNESCO/Parthenon Publishing, France.

Kitajima, K. 1996b. Ecophysiology of tropical tree seedlings. Pp 559-591 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, USA.

Kitajima, K. and C. K. Augspurger. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. Ecology **70**: 1102-1114.

Koebernik, J. 1971. Germination of palm seed. Principes **15**: 134-137.

Kubitzki, K., & A. Ziburski. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. Biotropica **26**: 30-43.

Laman, T. G. 1996. *Ficus* seed shadows in a Bornean rain forest. Oecologia **107**: 347-355.

Lawton, R. O., & F.E. Putz. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. Ecology **69**: 764-777.

Leishman, M. R., & M. Westoby. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in the soil in Australia in the same way as in Britain. Functional Ecology **12**: 480-502.

Levey, D. J., & M.M. Byrne. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. Ecology **74**:1802-1812.

Levin, D. A. 1974. The oil content of seeds: An ecological perspective. American Naturalist **108**: 193-206.

Loiselle, B.A., & J.G. Blake. 1999. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. Ecology **80**: 330-336.

Lord, J. M., M. Westoby, & M. Leishman. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism and adaptation. American Naturalist **146**: 349-364.

Lord, J. M., J. Egan, T. Clifford, E. Jurado, M. Leishman, D. Williams, & M. Westoby. 1997. Larger seeds in tropical floras:consistent patterns independent of growth form and dispersal mode. Journal of Biogeography **24**: 205-211.

Louda, S. M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. Pp. 25-51 *en* M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson, editores. Ecology of soil seed banks. Academic Press, USA.

Mayer, A. M., & Poljakoff-Mayber, A. 1989. The germination of seeds. Pergamon Press, Oxford, U.K.

Mazer, S. J. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. Evolutionary Ecology **4**: 326-357.

Metcalfe, D. J., & P.J. Grubb. 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in South-east Asian rain forest. Canadian Journal of Botany **74**: 516-520.

Metcalfe, D. J., P.J. Grubb, & I.M. Turner. 1998. The ecology of very small-seeded shade tolerant trees and shrubs in lowland rain forest in Singapore. Plant Ecology **134**: 131-149.

Michaels, H. J., B. Benner, A.P. Hartgerink, T.D. Lee, S. Rice, M.F. Willson, & R.I. Bertin. 1988. Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. Evolutionary Ecology **2**: 157-166.

Moegenburg, S. M. 1996. *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. Oecologia **106**: 539-543.

Molofsky, J., & C.K. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. Ecology **73**: 68-77.

Moore, R. P. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. Pp. 347-366 *en* W. Heydecker, editor. Seed ecology. Pennsylvania State University Press, USA.

Morris, D. 1962. The behavior of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatterhoarding. Zoological Society of London Proceedings **139**:701- 732.

Murray, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. Ecological Monographs **58**: 271-298.

Ng, F. S. P. 1977. Germination ecology of Malaysian trees. III. Malaysian Forester **36**: 54-65.

Ng, F. S. P. 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants. Malaysian Forester **43**: 406-437.

Nilsson, S. G. & U. Wästljung. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast- seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. Ecology **68**: 260-265.

Norton, D. A. & D. Kelly. 1988. Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economies of scale. Functional Ecology **2**: 399-408.

Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. Acta Oecologica **10**: 123-146.

Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1992. Los sentidos de las plantas: la sensibilidad de las semillas a la luz. Ciencia **43**: 399-411.

Orozco-Segovia, A., M.E. Sanchez-Coronado, & C. Vázquez-Yanes. 1993a. Light environment and phytochrome-controlled germination in *Piper auritum*. Functional Ecology **7**:585-590.

Orozco-Segovia, A., M.E. Sanchez-Coronado, & C. Vázquez-Yanes. 1993b. Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. Functional Ecology **7**:395-402.

Pate, J. S., E. Rasins, J. Rullo, & J. Kuo. 1986. Seed nutrient reserves of Proteaceae with special reference to protein bodies and their inclusions. Annals of Botany **57**: 747-770.

Pérez-García, B., A. Orozco-Segovia, & R. Riba. 1982. El banco de esporas de helechos en el suelo de Los Tuxtlas, Veracruz. Boletín de la Sociedad Botánica de México **43**: 89-92.

Pérez-Nasser, N., & C. Vázquez-Yanes. 1986. Longevity of buried seeds from ome tropical rainforest trees and shrubs of Veracruz, México. Malaysian Forester **94**: 352-356.

Purata, S. E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. Journal of Tropical Ecology **2**: 257-276.

Putz, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer species on Barro Colorado Island, Panama. Ecology **64**: 1069-1074.

Putz, F. E., & S. Appanah. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. Biotropica **19**: 326-333.

Quintana-Ascencio, P. F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez, & M. Martínez-Icó. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. Biotropica **28**: 192-209.

Ramírez, N. & M. K. Arroyo. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera*

pubiflora Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. Biotropica **19**:32-39.

Riera, B. 1985. Importance des buttes de déracinement dans la régéneration forestière en Guyane Français. Revue Ecologie (Terre, Vie) **40**:321-329.

Roberts, E. H. 1973. Predicting the storage life of seeds. Seed science and technology **1**: 499-514.

Roberts, T. J., & R.E. Heithaus. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. Ecology **67**: 1046-1057.

Rockwood, L. L. 1985. Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in neotropical forests. Biotropica **17**: 32-39.

Salisbury, E. J. 1942. The reproductive capacity of plants. Bell, London, U.K.

Saulei, S. M., & M.D. Swaine. 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. Journal of Ecology **76**: 1133-1152.

Schupp, E. W. 1988a. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. Oecologia **76**: 525-530.

Schupp, E. W. 1988b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. Oikos **51**: 71-78.

Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. Vegetatio **107/108**: 15-29.

Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, andd patterns of plant recruitment. American Journal of Botany **82**: 399-409.

Schupp, E. W., & E.J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and in the understory. Biotropica **21**:200-203.

Schupp, E.W., & M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. EcoScience **2**:267-275.

Shaw, M. W. 1968. Factors affecting the regeneration of sessile oak (*Quercus petrea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions. Journal of Ecology **56**: 647-666.

Silman, M. 1996. Regeneration from seed in a neotropical rain forest. Ph.D. Dissertation, Princeton University, Princeton, New Jersey, USA.

Skellam, J. G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. Biometrika **38**: 196- 218.

Smith, C. C., & S.D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. American Naturalist **108**: 499-506.

Steele, M. A., T. Knowles, K. Bridle, & E.L. Simms. 1993. Tannins and partial consumption of acorns: Implications for dispersal of oaks by seed predators. American Midland Naturalist **130**: 229-238.

Stromberg, J. C. & D.T. Patten. 1990. Variation in seed size of a southwestern riparian tree, Arizona walnut (*Juglans major*) American Midland Naturalist **124**: 269-277.

Sun, C., A. R. Ives, H. J. Kraeuter, & T. C. Moermond. 1997. Effectiveness of three turacos as seed dispersers in a tropical montane forest. Oecologia **112**: 94-103.

Swaine, M. D., & T. Beer. 1977. Explosive seed dispersal in *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae). New Phytologist **78**: 695-708.

Swaine, M. D., & T.C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio **75**: 81-86.

Szentesi, A., & T. Jermy. 1995. Predispersal seed predation in leguminous species: seed morphology and bruchid distribution. Oikos **73**: 23-32.

Templeton, A. R., & D.A. Levin. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. American Naturalist **114**: 232-249.

Terborgh, J., E. Losos, M.P. Riley, & M. Bolaños Riley. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. Vegetatio **107/108**: 375-386.

Thompson, K., & D. Rabinowitz. 1989. Do big plants have big seeds? American Naturalist **133**: 722-728.

Thompson, K., S.R. Band, & J.G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. Functional Ecology **7** 236-241.

Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology **75**: 2-16.

Titus, J. H., N.M. Holbrook, & F.E. Putz. 1990. Seed germination and seedling distribution of *Ficus pertusa* and *F. tuerckheimii*: Are strangler figs autotoxic? Biotropica **22**:425-428.

Troup, R. S. 1921. The silviculture of Indian trees. Vol. 1. Oxford University Press, UK.

Uhl, C., K. Clark, H. Clark, & P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. Journal of Ecology **69**: 631-649.

Uhl, C., K. Clark, N. Dezzeo, & P. Marquirino. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. Ecology **69**: 751-763.

Vander Wall, S. B. 1997. Dispersal of singleleaf piñon (*Pinus monophylla*) by seed-caching rodents. Journal of Mammalogy **78**:181-191.

Vázquez-Yanes, C. 1974. Studies on the germination of seeds of *Ochroma lagopus* Swartz. Turrialba **24**: 176-179.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1986. Dispersal of seeds by animals: effect on light controlled dormancy in *Cecropia obtusifolia*. Pp. 71-77 *en* A. Estrada, & T. H. Fleming, editores. Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk, The Netherlands.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1990a. Seed dormancy in the tropical rain forest. Pp. 247-259 *en* K.S. Kawa, & M. Hadley, editores. Reproductive ecology of tropical forest plants. UNESCO, France, and Parthenon Press, UK.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1990b. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. Oecologia **83**: 171- 175.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. Annual review of Ecology and Systematics **24**: 69-87.

Vázquez-Yanes, C. & B. Pérez-García. 1976. Notas sobre la morfología y la anatomia de la testa de las semillas de *Ochroma lagopus* Sw. Turrialba **26**:310-311.

Vázquez-Yanes, C. & H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. New Phytologist **92**: 477-485.

Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincon, M.E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J.R. Toledo, & V.L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. Ecology **71**: 1952-1958.

Washitani, I. 1985. Field fate of *Amaranthus patulus* seeds subjected to leaf-canopy inhibition of germination. Oecologia **66**: 338-342.

Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. Ecological Monographs **70**: 331-351.

Wesson, G., & P.F. Wareing. 1969. The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. Journal of Experimental Botany **20**: 414-425.

Westoby, M., E. Jurado, & M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. Trends in Ecology and Evolution **7**: 368-372.

Westoby, M., M.R. Leishman, & J.M. Lord. 1995. On misinterpreting the 'phylogenetic correction'. Journal of Ecology **83**: 531-534.

Willson, M. F. 1988. Spatial heterogeneity of post-dispersal survivorship of Queensland rainforest seeds. Australian Journal of Ecology **13**: 137-146.

Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. Vegetatio **107/108**: 261-280.

Wright, S. J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among Scheelea palm seeds and the effect of distance to the parent. Ecology **64**:1016-1021.

Young, K. R. 1985. Deeply buried seeds in a tropical wet forest in Costa Rica. Biotropica **17**: 336-338.

16

La dinámica del bosque y la diversidad arbórea

Nigel M. Asquith

Introducción

El bosque húmedo y lluvioso tropical es un sistema dinámico. La polinización, la diseminación y la germinación forman parte de la experiencia diaria, al igual que la muerte y la caída de los grandes árboles del dosel. Los ríos y los riachuelos no cesan de erosionar riberas y de depositar, corriente abajo, una rica capa de sedimentos que servirá de sustrato a nuevos árboles. Cada bosque es un verdadero mosaico de "parches", unos más jóvenes, otros más viejos, pero todos consecuencia de perturbaciones naturales (un derrumbe, un huracán, la caída de un árbol) ocurridas en tiempos distintos. Y al interior de cada parche, los árboles adultos, los brinzales y las plántulas compiten ferozmente por los recursos disponibles. El objetivo de este capítulo es, precisamente, analizar la dinámica poblacional de los árboles del bosque neotropical y examinar las hipótesis que se han planteado para explicar la coexistencia de un número tan alto de especies vegetales a escalas espaciales que muchas veces no sobrepasan las pocas decenas de hectáreas.

La diversidad de los bosques neotropicales es, sin duda, excepcional (ver, por ejemplo, Tabla 3.3); sin embargo, la explicación a este fenómeno aún elude a los ecólogos. Prácticamente toda hipótesis que surge debe enfrentar otra hipótesis, muchas veces contraria, pero igualmente posible (Leigh *et al*. 1993). Las hipótesis planteadas hasta el momento pueden separarse en dos grandes grupos: las que ponen énfasis en las interacciones bióticas (Janzen 1970, Connell 1971, Chesson & Warner 1981), y las que consideran que el ambiente abiótico (Ashton 1969, Gentry 1982, Wright 1992) y las perturbaciones ambientales (Connell 1978) juegan un papel fundamental. Haciéndoles frente a estas hipótesis, hasta cierto punto deterministas, se encuentra la de Hubbell (1979), quien considera que las probabilidades que tiene un árbol de morir, o de ser reemplazado, no dependen de su biología, y

que la alta diversidad de árboles que presenta el bosque neotropical obedece, más bien, a un equilibrio aleatorio entre especiación y extinción.

Este capítulo consta de cuatro secciones: (1) se comentan, en primer lugar, los principales patrones de diversidad del bosque neotropical; (2) se describe el proceso de sucesión vegetal como impulsor de la diversidad vegetal; (3) se examina la forma en que la diversidad de árboles logra mantenerse gracias a la interacción entre las diferentes especies del bosque, y (4) se explora la forma en que la diversidad arbórea puede perderse debido a la fragmentación.

Patrones generales de diversidad arbórea en los bosques neotropicales

Gradientes ambientales

De acuerdo con Gentry (1988), la riqueza (número) de especies de las comunidades de plantas neotropicales varía según cuatro gradientes ambientales: de precipitación, de suelos, altitudinal y latitudinal. En cuanto al gradiente de precipitación, si bien la riqueza de especies vegetales muestra una correlación positiva con la precipitación anual absoluta (Gentry 1982), es posible que en el neotrópico la diversidad no esté determinada directamente por la cantidad de lluvia, sino más bien por la duración –y la intensidad– de la estación seca. En efecto, en el neotrópico la precipitación y la duración de la estación seca muestran una correlación negativa muy marcada, de manera que, por lo menos en la Amazonia, la riqueza de especies de árboles es mayor en sitios donde no sólo llueve mucho, sino todo el año. Sin embargo, la relación entre diversidad y precipitación parece ser asintótica en sus límites superiores (cerca de los 4 000 mm de precipitación anual).

Los nutrientes del suelo, en cambio, parecen ser menos importantes que la precipitación, o que los factores biogeográficos, en la determinación de la riqueza de especies vegetales neotropicales –salvo cuando los suelos son muy poco fértiles– (ver capítulos 4 y 9). El nutriente que más se puede correlacionar con la riqueza de especies es el fósforo, pero aún así se trata de una correlación débil. De hecho, aunque algunos datos provenientes de los bosques de Borneo sugieren que la mayor riqueza de especies se observa donde los nutrientes muestran un nivel intermedio –tal y como lo predijo Tilman (1982)– no existe ningún tipo de evidencia que señale, de manera contundente, que los bosques neotropicales sigan ese patrón (Gentry 1988). La riqueza de especies de los bosques tropicales hace gala, más bien, de una aparente independencia de la calidad del suelo (Clinebell *et al*. 1995). Con todo, no cabe duda de que a escala regional (cientos a miles de hectáreas) los nutrientes del suelo favorecen la diversidad, pues contribuyen a crear un mosaico de sustratos de fertilidad variada en los que se asientan diferentes tipos de bosque (Tuomisto *et al*. 1995; ver capítulo 9).

En la cordillera de los Andes, la diversidad disminuye conforme aumenta la altitud (Gentry 1988) y, a elevaciones medias, como se desprende del estudio de las aves (Terborgh 1977), si bien no se da un aumento en la diversidad de especies vegetales, sí se observan cambios estructurales importantes, como por ejemplo, que cerca de los 1 800 m las hemiepífitas reemplazan a las lianas (ver p. ej., Lieberman *et al*., 1996 para Costa Rica). Por otra parte, pese a que en los bosques andinos la diversidad arborea disminuye significativamente por encima de los 3 000 m de elevación, su diversidad es mayor que la que presentan los bosques templados de bajura (Gentry 1988).

Patrones biogeográficos

Se tiene claro, entonces, que existe una correlación positiva entre la cantidad de especies que se puede encontrar en un bosque neotropical y la precipitación y la elevación que caractericen al sitio. Pero eso no explica cómo lograron evolucionar tantas especies. Hasta finales de la década de 1960 se creía que los bosques tropicales habían permanecido inalterados durante milenios. En un ambiente sin oscilaciones estacionales significativas,

geológicamente estable y prácticamente libre de extinciones, se acumulaban, poco a poco, las nuevas especies (Fisher 1960). Las especies evolucionaban por selección natural para evitar la competencia y, precisamente por eso, se pensaba, se fueron especializando en nichos ecológicos cada vez más restringidos. De esa forma, consideraron algunos investigadores, se creó un ecosistema complejo, integrado y de gran eficacia productiva (Ashton 1969). Sin embargo, casi una década después, este paradigma –de un ambiente tropical estable– fue cuestionado por Haffer (1969) quien, para explicar la gran riqueza de especies y el alto grado de endemismo que muestran ciertas zonas de la región amazónica, planteó su ya famosa "hipótesis de los refugios".

De acuerdo con Haffer, los bosques amazónicos sufrieron varias fragmentaciones durante la época del Pleistoceno. A medida que avanzaban los glaciares, la precipitación disminuyó notablemente, las sabanas se expandieron y los bosques quedaron reducidos a unos cuantos "refugios" aislados. Fue en esos refugios, precisamente, donde tuvo lugar la especiación. Una vez que el clima volvió a tornarse lluvioso, los bosques volvieron a expandirse y las nuevas especies irradiaron a través de la cuenca del Amazonas. A partir de su formulación, esta hipótesis se ha ido ampliando para cubrir otros grupos taxonómicos (inicialmente había sido formulada para aves). Sin embargo, y pese a lo atractiva que resulta la hipótesis de los refugios para explicar la gran diversidad que se observa en algunas zonas de la Amazonia, se le han detectado algunas posibles fallas (Bush 1994). Investigadores como Nelson *et al*. (1990), por ejemplo, consideran que los patrones de endemismo que muestran algunas familias de plantas en la Amazonia no responden necesariamente a causas ecológicas, sino que son simplemente el resultado de una colecta sesgada (ver una discusión en el capítulo 4). Lo mismo afirman algunos estudios filogéneticos realizados con ciertas especies de ranas y aves exclusivas de ciertos bosques: al parecer su origen no se remonta al Pleistoceno, como sugeriría la hipótesis de los refugios, sino mucho más atrás, a hace unos 25 millones de años (Lynch 1988).

Los datos paleoecológicos recopilados por Paul Colinvaux, Mark Bush, y sus colegas proporcionan evidencia aún más contundente en contra del modelo de los refugios. En efecto, la presencia en las tierras bajas de Ecuador de granos de polen fósiles de especies que actualmente ocupan las montañas es señal de que en esas zonas las condiciones climáticas no solo variaron mucho durante el Pleistoceno, sino que en ocasiones fueron mucho más frescas que las modernas (Bush *et al*. 1990). Así pues, muchos de los bosques de bajura no fueron, de ninguna manera, "refugios estables" colmados de taxones típicos de bajura y en proceso de especiación, sino bosques de clima frío carentes de un equivalente florístico moderno (Recuadro 2.2). Al parecer, la migración continua a la que se vieron sometidas las especies (por el enfriamiento) y no necesariamente por la falta de precipitación (propuesta por Haffer) fue el factor que más contribuyó a generar una alta riqueza de especies que se observa en ciertas zonas de la Amazonia, en particular en el occidente, cerca del piedemonte andino (Bush 1994, Colinvaux *et al*. 1996; ver más detalles de esta controversia en el capítulo 2). Ahora bien, es muy posible que la hipótesis de Haffer (1969) adolesca de algunos errores, pero debe reconocérsele que fue él quien introdujo la idea de que, a lo largo de toda su historia, el bosque neotropical se ha visto sujeto a perturbaciones agudas, y los datos de Bush (1994) y Colinvaux *et al*. (1996) aunque en buena medida critican la teoría de Haffer, apoyan su idea fundamental: que la perturbación pudo ser un elemento crucial, no sólo para la evolución, sino también para el mantenimiento de la diversidad de los bosques neotropicales. En las próximas secciones se estudiará más a fondo este planteamiento.

Cómo se acumula la diversidad

Sucesión primaria: de cenizas calcinantes a bosque tropical en 100 años

Ciertamente la admirable diversidad de que hacen gala los bosques neotropicales ha tardado milenios en evolucionar, pero, a escala local, es

impresionante la velocidad a la que puede acumularse. Si existe un buen acervo de plantas colonizadoras, todo suelo tropical recién expuesto puede, al cabo de unos cien años, albergar una vegetación boscosa relativamente diversa (ver capítulo 23).

Aunque no se encuentran en el neotrópico, las islas Krakatoa, situadas a 40 km de Java y Sumatra, en Indonesia, son un claro ejemplo de cómo a partir de un suelo desnudo se puede alcanzar la diversidad que caracteriza a un bosque tropical. El 27 de agosto de 1883, una enorme erupción volcánica destruyó dos terceras partes de la isla de Rakata y cubrió las dos islas vecinas, Panjang y Sertung, con cenizas volcánicas, calcinantes y esterilizantes (en algunas partes la acumulación de ceniza llegó a los 100 m de profundidad). Aunque difícilmente algo pudo haber sobrevivido a esa erupción, ya en 1886 las algas verde-azules, los helechos y las plantas herbáceas habían empezado el proceso de colonización, y a lo largo de las playas brotaban las plántulas típicas de la zona costera (Whittaker *et al*. 1989).

En efecto, la línea costera fue colonizada rápidamente por especies cuyas semillas llegaban por agua (ya en 1920 se observaban entre 50 y 60 especies), mientras que en el interior la diversidad aumenta más lentamente. Es más, allí todavía se observan grandes áreas dominadas por una sola especie, *Neonauclea calcyina* (Rubiaceae), y de hecho, desde que la erupción tuvo lugar, en todo el grupo Krakatoa (30 km^2) se han registrado menos de 100 especies de árboles (Bush & Whittaker 1991). En cambio, a unos 60 km de distancia, en una isla menos alterada y en una parcela de 36 hectáreas se han registrado 211 especies de árboles (Kartawainata *et al*. 1985).

Está claro, entonces, que en el caso de Krakatoa y posiblemente en términos generales la acumulación de diversidad vegetal es un proceso supeditado a dos factores: primero, las semillas deben ser capaces de llegar al sitio, ya sea por medios bióticos o abióticos, y segundo, el sitio de llegada debe ser apto para la germinación. A este respecto, es evidente que las semillas que se dispersan a través del mar pueden cruzar fácilmente barreras de decenas de kilómetros; sin embargo, una semilla cuya dispersión depende de un ave, un murciélago o un mamífero no volador tiene mucho menos probabilidades de recorrer una distancia considerable. Además, las aves, por ejemplo, necesitan sitios en los cuales pernoctar, y si faltan árboles, como ocurría en el interior de las islas, su visita se verá desalentada. Vemos entonces que, en Krakatoa por lo menos, el desarrollo de la diversidad vegetal ha dependido de una serie de vinculaciones jerárquicas con otros niveles tróficos, particularmente con aves y otros animales (Bush & Whittaker 1991, Whittaker *et al*. 1992).

Por otra parte, las islas Krakatoa también sirven para ilustrar el papel tan importante que juegan las perturbaciones naturales en la conformación de la diversidad regional. Veamos. En 1927, el surgimiento de un nuevo volcán hizo que gran parte de las islas Panjang y Sertung volvieran a quedar cubiertas de cenizas. Hasta ese momento, las tres islas habían seguido un proceso de sucesión relativamente similar en términos de composición florística. Sin embargo, la nueva perturbación hizo que la sucesión tomara una trayectoria diferente en Panjang y Sertung. Así, mientras que en Rakata el bosque de bajura se encuentra dominado por *Neonauclea calcyina*, en Panjang y Sertung las especies dominantes son *Timonius compressicaulis* (Rubiaceae) y *Dysoxylum gaudichaudianum* (Meliaceae) (Whittaker *et al*. 1989).

Ahora bien, aunque Panjang y Sertung comparten las dos especies dominantes, en otros aspectos son muy diferentes. Cada una, por ejemplo, comparte más del 50 % de las especies de árboles con las otras dos islas, y ambas comparten por lo menos otro 20 % con Rakata, pero entre sí, Panjang y Sertung, tienen menos de un 5 % de especies en común (Whittaker *et al*. 1989). Es más, si consideramos a Rakata (inalterada desde 1883) como la fuente de propágulos de las especies de árboles presentes en Panjang y Sertung, las similitudes (dominancia de especies) y las diferencias (menos de un 5 % de especies en común entre ellas) entre ambas islas se hacen aún más evidentes.

En fin, las islas Krakatoa son un buen ejemplo de que la diversificación de especies de árboles depende de otros niveles tróficos, pero además señalan dos cosas importantes: que algunos aspectos generales relativos al desarrollo de la

diversidad son predecibles (la riqueza de especies aumenta en función del tiempo) y que otros aspectos (las especies dominantes) son relativamente impredecibles (Whittaker *et al*. 1989; ver también el capítulo 23).

Como se dijo anteriormente, pareciera que la acumulación de diversidad vegetal depende de los vínculos que se establezcan con otros grupos taxonómicos. Los dispersores de semillas, los polinizadores y los herbívoros (vertebrados e invertebrados) forman parte integral de la dinámica del bosque y su presencia resulta fundamental para el desarrollo y mantenimiento (como se verá más adelante) de la diversidad de especies de árboles. Cuando estos vínculos cobran forma, se puede decir que el proceso de construcción de diversidad es, en términos generales, predecible: las especies de árboles mejor adaptadas para colonizar suelos desnudos serán las primeras en establecerse, les seguirán las especies que requieren sombra para germinar. No obstante, el azar, o la dispersión accidental, son muchas veces los que deciden qué especie dominará en un bosque. No cabe duda de que el reclutamiento exitoso de muchos árboles tropicales no es otra cosa que el resultado de haber estado en el lugar adecuado y en el momento preciso.

El valle del río Manú: cuando la acumulación de diversidad resulta un proceso predecible

Aunque los patrones de riqueza y dominancia de especies observados en las islas Krakatoa sugieren que el desarrollo de la diversidad es apenas parcialmente predecible, no hay que olvidar que estas islas constituyen un ejemplo particular. Una "réplica" –esta vez en el neotrópico– del proceso de reconstrucción de diversidad lo encontramos en la Amazonia peruana, en el valle del río Manú, pero, en este caso, la ruta que sigue el proceso de colonización aparenta ser, más bien, predecible.

Al realizar su sinuoso recorrido, el río Manú erosiona hasta 50 m de material al año de su margen externa y lo deposita en su margen interna, donde se va formando un banco de arena (Kalliola *et al*. 1987). La acumulación gradual de sedimentos en ese banco de arena indica que cuanto más nos alejemos del canal del río (en dirección perpendicular) más antiguo será el terreno que pisemos. La primera hierba en colonizar los sedimentos recién depositados es *Tessaria integrifolia* (Compositae), a partir de ahí, la sucesión primaria sigue una secuencia bastante regular de cambios en su composición florística.

El primer estadio, como ya dijimos, presenta una comunidad compuesta básicamente por *Tessaria*. Esa etapa es pronto reemplazada por un grupo de especies heliófitas que forman un dosel más alto y un sotobosque dominado por monocotiledóneas latifoliadas (musáceas, marantáceas). Poco a poco los árboles mejor adaptados a la sombra empiezan a sobrepasar a las monocotiledóneas hasta excluirlas y conformar un dosel dominado por *Ficus insipida* (Moraceae), *Guarea guidonia* (Meliaceae) y *Cedrela odorata* (Meliaceae). Al cabo de unos 75 años, el bosque de sucesión alberga árboles de 35 a 40 m de altura y presenta un gran número de individuos de porte considerable (Robinson & Terborgh 1997; ver también Foster *et al*. 1986 y Terborgh & Petren 1991).

Al igual que ocurre en las islas Krakatoa, en este estadio temprano de reconstrucción, la riqueza de especies vegetales es todavía pobre. Es más, sólo un 30 % de los fustes con tallos mayores a los 10 cm de diámetro a la altura del pecho son especies representativas de un bosque primario de la zona. De hecho, Robinson y Terborgh (1997) consideran que en el valle del río Manú un bosque primario puede tardar por lo menos 300 años en desarrollarse (a partir de una playa recién formada). Por lo tanto, la frecuencia con que ocurre un evento destructivo es crítica para el mantenimiento de la diversidad local. Si, por ejemplo, la acción del río (digamos, la apertura de un nuevo "brazo" o canal) destruye un rodal antes de que hayan pasado 300 años, la riqueza de especies se vería reducida antes de llegar a su máximo (bosque primario).

Como en cada meandro del río Manú se repite este proceso de sucesión primaria, un estudio comparativo entre los diferentes bosques primarios que se encuentran alejados de las

márgenes del río serviría para averiguar si el proceso de acumulación de diversidad es predecible o no en el tiempo y en el espacio. En efecto, Terborgh *et al*. (1996) evaluaron la composición de especies de tres bosques aluviales primarios situados cerca de la Estación Biológica de Cocha Cashu y la compararon con la de otros dos bosques, de igual estructura, situados a 30 y 39 km de distancia, respectivamente. Al hacer una comparación florística, se observó que la composición de especies y las características de dominancia que presentaban los cinco bosques eran muy similares. Pareciera entonces que, por lo menos en el Perú amazónico, el proceso mediante el cual cobra forma la composición de especies de un bosque neotropical es relativamente predecible (aunque el resultado bien podría ser el producto de una metodología sesgada, es decir, de una en la que las parcelas de estudio se han colocado en sitios "ideales"; ver una crítica en el capítulo 9). Esta situación contrasta con lo observado en Krakatoa y podría deberse a que en cada meandro del Manú se observa el mismo conjunto de especies de árboles colonizadores, la misma fauna de dispersores de semillas, los mismos herbívoros, los mismos polinizadores, los mismos procesos bióticos y abióticos, y todo dentro de una matriz de bosque continuo. Características tan predecibles generan, sin duda, resultados igualmente predecibles.

La importancia de la intensidad de la perturbación

Hasta el momento se ha considerado a la perturbación como un punto de partida para la reconstrucción de diversidad. Más de cien años después del evento eruptivo que las "esterilizó", las islas Krakatoa presentaban menos de la mitad de las especies que se encontraban en una isla inalterada situada en sus cercanías (Bush & Whittaker 1991). Y ya mencionamos que incluso en un bosque aluvial como el del Amazonas, donde la disponibilidad de semillas y dispersores es prácticamente ilimitada, puede ser necesario esperar hasta unos 300 años para alcanzar la diversidad de un bosque primario (Robinson & Terborgh 1997).

No debemos olvidar, sin embargo, que además de su ocurrencia misma, la intensidad de la perturbación resulta igualmente relevante para el proceso de reconstrucción de la diversidad. En efecto, Uhl *et al*. (1988a), luego de estudiar una serie de pastizales abandonados en el Amazonas, señalaron que el grado de perturbación a que había sido sometida un área influía grandemente en la tasa de recuperación de la diversidad florística. Estos autores clasificaron los pastizales abandonados según el grado de alteración a que habían sido sometidos. Un "uso ligero" implicaba corta, quema y pastoreo de baja intensidad; un "uso moderado" comprendía ese mismo tratamiento, más eliminación de malezas y pastoreo moderado; y, finalmente, un "uso intensivo" implicaba varios episodios de corta y quema antes de que el área fuera totalmente "limpiada" en forma mecánica. Ocho años después de que los pastizales fueran abandonados la diversidad de árboles en los sitios más alterados era bajísima, pero, además, el área basal, la biomasa aérea y la altura del dosel eran mucho menores que en los sitios menos alterados (ver Fig. 23.1). Es evidente, pues, que el grado de alteración incide en el patrón de regeneración de un bosque; por eso, las alteraciones leves que tienen lugar en los bosques tropicales no deben ser siempre vistas como un simple "punto de partida" de un proceso de reconstrucción de diversidad. Deben ser vistas como parte integral de un proceso dinámico que opera a largo plazo. En efecto, como se discute en la próxima sección, algunos investigadores han llegado incluso a sugerir que las perturbaciones naturales y la diversidad del bosque tropical se encuentran indisolublemente ligadas.

Cómo se mantiene la diversidad

Son muchas las hipótesis que se han propuesto para explicar la gran diversidad de árboles que presentan los bosques neotropicales. En esta sección, con datos provenientes del neotrópico, se comentarán y evaluarán algunas de ellas. Sin embargo, antes de examinar los factores que intervienen en el mantenimiento de

la diversidad, es conveniente tomar en consideración las siguientes preguntas:

¿Es posible identificar las causas por las que la alta diversidad de los árboles se mantiene inalterada?, o ¿sera esto el resultado de factores meramente fortuitos?

¿Qué procesos tienen más peso en la conservación de la diversidad?, ¿los bióticos o los abióticos?

Iniciamos el análisis de estas preguntas justo donde dejamos la sección anterior, examinando la función que cumplen las perturbaciones naturales en el bosque.

Los claros del bosque y la diversidad de árboles

La "hipótesis de las perturbaciones intermedias" (Connell 1978) propone que en términos de la composición de especies una comunidad nunca alcanza el equilibrio y que una diversidad alta es el resultado de un constante cambio en las condiciones del ecosistema (ver también Huston 1979). El modelo de la perturbación intermedia postula que la diversidad de especies alcanza su máximo cuando las perturbaciones ocurren a frecuencias e intensidades "intermedias". Una alteración recurrente o muy intensa provocará un descenso en el número de especies que ocupan estos sitios perturbados en un sitio y en un momento dados (Denslow 1985) y lo mismo ocurrirá si la alteración es muy poco frecuente o de una magnitud mínima: las especies más competitivas simplemente desplazarán a aquellas que solo abundan en un sitio perturbado. En cambio, un nivel intermedio de perturbación minimizará tanto la pérdida local de ciertas especies adaptadas a crecer en sitios perturbados como la dominancia de otras, y, en consecuencia, maximizará la diversidad. La diversidad, entonces, tenderá a declinar en el intervalo entre una perturbación y otra (a menos que intervenga algún mecanismo especial), en tanto que la llegada de una nueva perturbación, al provocar un retroceso en el proceso de exclusión competitiva, o al eliminar a aquellos individuos que impiden la colonización de otras especies, generará un aumento en la diversidad.

En comparación con la destrucción que causa una erupción volcánica o una inundación, la caída de un árbol, y el consiguiente claro que se abre, es una perturbación de carácter "intermedio", tanto en el tiempo (sucede a intervalos de varias décadas en un punto dado del bosque) como en el espacio (por lo general el área de dosel que se abre no sobrepasa los pocos cientos de m^2). Y sin embargo, este tipo de perturbación favorece, en gran medida, la regeneración de especies arbóreas pioneras demandantes de luz. La hipótesis de la perturbación intermedia de Connell postula, entonces, que la apertura de claros en el bosque y la habilidad de ciertas especies de prosperar en ellos favorece un nivel de diversidad mucho más alto (a escala local y regional) que el que se presentaría si faltaran esas perturbaciones. Un nivel intermedio de perturbación en el bosque implica que siempre habrán sitios recién perturbados (claros), ocupados típicamente por especies pioneras, otros de edad intermedia, y zonas de dosel cerrado (ocupados típicamente por especies no pioneras). Esto permite que más especies puedan coexistir que si hubiesen ya sea muchos claros o mucho dosel cerrado.

Hartshorn (1978) fue uno de los primeros investigadores en considerar el papel de los claros en la dinámica de los bosques neotropicales. Sus estudios sugieren la existencia de una serie de factores que determinan la colonización exitosa de un claro: el momento de apertura, la proximidad de las fuentes de semillas, el tamaño del claro, las condiciones del sustrato y la relación entre la planta colonizadora y los herbívoros. Hartshorn (1980) dividió *a priori* las especies arbóreas del bosque en dos grandes grupos, "especies que toleran la sombra" y especies que "no toleran la sombra", según sus requerimientos de luz para regenerar. Las especies que no toleran la sombra dependen de los claros para reproducirse, y se les llama comúnmente "especies pioneras". Las especies que toleran la sombra, en cambio, no dependen de los claros para regenerar y se les conoce como "especies primarias". Es importante destacar que

aunque muchas especies no encajan perfectamente dentro de esos dos grupos, algunas (aunque no la mayoría) sí se pueden clasificar dentro de uno u otro (Hartshorn 1980; ver además los capítulos 6 y 10).

Desde la década de 1980 la investigación sobre la dinámica del bosque neotropical se ha dedicado a estudiar muchos aspectos relacionados con los claros, entre ellos, la definición de sus límites espaciales (ver capítulo 6), la frecuencia de creación, el tamaño de la apertura del dosel, la dependencia de distintas especies de plantas a la presencia de un claro, su papel en la depredación de semillas, su efecto sobre los nutrientes del suelo y el crecimiento de raíces, y su injerencia en la tasa de mortalidad de los árboles remanentes (p. ej., Augspurger 1984, Cintra & Horna 1997, Brandani *et al*. 1988, Brokaw 1985,1987, 1990; Denslow 1980, 1987; Hartshorn 1978, 1980, 1990; Orians 1982, Ostertag 1998, Schupp & Frost 1989, Uhl *et al*. 1988b, Vitousek & Denslow 1986, Young & Hubbell 1991).

Por ejemplo, como la muerte de un árbol, y su consiguiente caída, puede resultar en un claro, algunos investigadores han evaluado la tasa de mortalidad de los árboles del neotrópico como un índice de formación de claros en el tiempo (Swaine *et al*. 1987, Hartshorn 1990). En un rodal, la mortalidad anual de los árboles oscila, normalmente, entre un 1 y un 2 % del total de fustes (≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho; d.a.p.) (Tabla 16.1; ver también Pelissier & Riera 1993) y ha llegado incluso a un 3%, mortalidad máxima registrada en la Isla de Barro Colorado, Panamá, durante y después de la sequía inducida por el fenómeno de El Niño de 1982-1983 (Hubbell & Foster 1990, Condit *et al*. 1992b, Condit *et al*. 1995). En la Isla de Barro Colorado, la tasa de formación de claros alcanza un promedio anual cercano al 1 % del área considerada y la abertura promedio es de unos 100 m^2. La tasa de recambio –el número de años que en promedio transcurren entre una caída y otra en un mismo punto– ronda los 100 años: en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, son unos 118 años (Hartshorn 1978), en la Isla de Barro Colorado, unos 114 (Brokaw 1990), en el bosque nublado de Monteverde, Costa Rica, unos 95 (Lawton & Putz 1988) y en San Carlos de Río Negro, en la Amazonia venezolana, unos 104 años (Uhl & Murphy 1981) (ver también Kapos *et al*. 1990, Korning & Balsev 1994). Estos estimados suponen que cada punto del bosque es igualmente susceptible de formar un claro; sin embargo, se ha demostrado que la caída de un árbol no es un proceso totalmente aleatorio en el espacio. En efecto, los árboles que se encuentran

TABLA 16.1 Mortalidad de árboles y vida media del rodal en diferentes bosques neotropicales

Sitio	Tamaño (ha)	Diámetro mínimo (mm)	Período	Número de fustes	Mortalidad anual (%)	Vida media (años)
Isla de Barro Colorado, Panamá	50.0	80	1982-85	27 746	3.04	22.8
Estación Biológica La Selva, Costa Rica	12.4	100	1969-82	5 623	2.03	34.2
Estación Biológica La Selva	12.4	100	1982-85	5 530	2.00	34.6
Manaos, Brasil	5.0	100	1981-86	3 125	1.16	59.8
Manú, Perú	1.0	100	1974-85	587	1.73	40.2
San Carlos de Río Negro, Venezuela	1.0	100	1975-80	786	1.02	68.1
San Carlos de Río Negro	1.0	100	1980-85	803	1.34	51.8

(Fuente: Hartshorn 1990). La vida media de rodal se refiere al número de años al cabo de los cuales se espera que haya muerto el 50% de los individuos de la parcela, y se calcula con base en la tasa de mortalidad anual.

más cercanos a la orilla de los claros tienen más probabilidades de caer que aquellos que se encuentran más alejados –además de que tienden a caer hacia el centro del claro preexistente– (Young & Hubbell 1991). De esta forma, algunos sitios pueden permanecer en "fase de claro" por largos períodos, mientras otros pueden permanecer sin formar claros por períodos igualmente largos. Esto podría explicar por qué algunos claros tienden a "expandirse" y a estar agrupados en vez de encontrarse distribuidos al azar (p.ej., Lawton & Putz 1988). (Es importante notar que los estimados de mortalidad que se muestran en la Tabla 16.1 provienen de bosques en donde la acción de perturbaciones como huracanes es extremadamente rara).

Siguiendo a Hartshorn (1980), algunos investigadores han propuesto la existencia, más bien, de grupos funcionales de árboles: unos, especializados en regenerar solamente en claros grandes (p. ej., *Ceiba*, *Cavanillesia*, *Ficus*, *Swietenia*), otros, que no necesitan claros tan grandes (*Cecropia, Jacaranda, Ochroma, Trema*) y otros, en condiciones de dosel cerrado. De manera que la continua formación de claros –de distintos tamaños– permitiría la coexistencia de un gran número de especies de árboles. La diferencia en la cantidad de luz disponible que se observa en función del tamaño del claro sugiere, además, que la formación de claros puede propiciar una gran diversidad de especies. Así pues, la coexistencia de muchos de los árboles del bosque húmedo y lluvioso neotropical se debe, por lo menos en parte, a que los árboles han distribuido sus requerimientos fisiológicos de acuerdo al tamaño de los claros del bosque (Denslow 1980).

Partiendo de esta hipótesis, conocida también como la hipótesis de los "nichos especializados", Clark *et al*. (1993) procedieron a evaluar, en la Estación Biológica La Selva, el ambiente de luz del sotobosque en el que crecían 424 individuos (0.5 m a 1.5 m de alto) de nueve especies de árboles (incluidas dos especies pioneras de *Cecropia*). Aparentemente todos los individuos de las nueve especies crecían en sitios relativamente oscuros–las condiciones de luz oscilaron para todas las especies entre un 0 % y un 25 % con respecto a condiciones de dosel abierto– pero un análisis más detallado reveló que cada especie ocupaba un rango de luminosidad diferente, aún dentro de este estrecho rango. Este estudio sugiere, entonces, que los árboles de los bosques neotropicales pueden ordenarse, en términos de sus requerimientos de luz, a lo largo de un continuo –fenómeno ya señalado por otros investigadores (Brokaw 1987, Denslow 1987, Pacala *et al*. 1996)–, y que categorizaciones tan gruesas como "pionero", "tolerante a la sombra" , "especialista en claros grandes", "especialista en claros pequeños" no son del todo correctas como esquemas de clasificación (existe, además, un argumento de tipo fisiológico que va en contra de este tipo de clasificación; ver capítulo 10). Pero, por otra parte, se tiene la posición de otro grupo de investigadores que considera que la distribución de las especies de árboles del bosque neotropical con respecto a la luz no se ajusta a un continuo de condiciones, sino que es más bien uniforme y que muchas especies, por no decir la mayoría, son funcionalmente equivalentes en lo que respecta a sus requerimientos lumínicos, tal y como se describe a continuación.

En la Isla de Barro Colorado, se comparó el desempeño demográfico (supervivencia, crecimiento, reclutamiento) de los juveniles de 108 especies de árboles en un ambiente de claro con respecto a un sitio sombreado. Al finalizar el estudio, se concluyó que las especies se podían clasificar en cuatro grupos: especies pioneras, especies de sotobosque, especies de desempeño mediocre y especies generalistas. El grupo más grande lo conformaban las especies generalistas (79 de 108), grupo que, aunque sobrevivía bien en ambos ambientes, mostraban un crecimiento pobre y un bajo reclutamiento per cápita (por adulto reproductivo) (Welden *et al*. 1991). La evidencia acumulada, entonces, pareciera ir en contra, por lo menos en los bosques de Barro Colorado, de una repartición de hábitats, a nivel de especie, en función de la luz. En otras palabras, no apoya la hipótesis de que los nichos especializados son los responsables de la alta diversidad que muestran los bosques neotropicales. Obviamente, aún resta resolver si las discrepancias entre el estudio de Welden *et al*.

(1991) y el de Clark *et al*. (1993) obedecen a diferencias biológicas o simplemente a diferencias metodológicas.

Otro estudio realizado en la Estación Biológica La Selva parece confirmar lo encontrado por Welden y sus colaboradores en Barro Colorado. En efecto, Lieberman *et al*. (1995) encontraron que de un total de 104 especies de árboles (≥ 10 cm d.a.p.) 90 presentaban a sus individuos distribuidos aleatoriamente a lo largo de un amplio espectro de condiciones de luz. Es decir, no había especificidad aparente en cuanto a los requerimientos de luz y el "generalismo" parecía ser la regla. Estos autores llegaron a la conclusión de que más que un alto grado de especificidad con respecto a la luz, prevalecía la amplitud ecológica (la metodología usada por Lieberman y sus colaboradores en este estudio se explica en el capítulo 6).

Clark y Clark (1992), por su parte, argumentan que al comparar ciertas clases de tamaños similares (juveniles o individuos adultos) las diferencias entre especies, en términos de sus requerimientos de luz, podrían ser mínimas, lo que concuerda con los estudios de Welden *et al*. (1991) (centrados en juveniles) y Lieberman *et al*. (1995) (centrados en adultos). En cambio cuando se comparan diferentes clases de tamaño dentro de una misma especie, las diferencias, en términos del ambiente luminoso que ocupa cada individuo, pueden ser notorias. En otras palabras, existe una relación entre el *tamaño* del individuo y el ambiente en el que se desenvuelve (Clark & Clark 1992). Estos autores proponen que esta repartición "ontogenética" de la luz es un mecanismo que, en definitiva, favorece la coexistencia de un gran número de especies de árboles. Por ejemplo, cuando un individuo de la especie *X* tiene entre 1 y 3 m de altura puede ser igualmente tolerante a la sombra que un individuo del mismo tamaño de la especie *Y*; sin embargo, cuando el tamaño del individuo de la especie *Y* tiene entre 3 y 6 m de altura, puede por el contrario, ser menos tolerante a la sombra que un individuo de la especie *X* de igual porte.

Denslow y Hartshorn (1994) insisten en que la hipótesis de los nichos especializados (propuesta originalmente por ellos) no necesariamente implica que cada especie estará restringida a un microhábitat único y estático. La fugacidad de los microambientes creados por los claros (un claro se abre repentinamente sobre un punto del bosque que tal vez ha estado por décadas bajo sombra y luego se cierra en cuestión de meses o pocos años) le resta valor a la suposición de que la distribución de las plantas (en un tiempo y espacio dados) es un indicador de sus requerimientos de luz, tal y como lo muestran los estudios anteriores. Ciertamente todas las especies de árboles reaccionan favorablemente ante la apertura de un claro en el dosel, pero al mismo tiempo todas deben ser capaces de tolerar la sombra, y con toda seguridad todo árbol que ha logrado llegar al dosel habrá experimentado, a lo largo de su vida, múltiples episodios de apertura y cierre de claros. Pero incluso si aceptamos que la formación de claros juega un papel importante en el mantenimiento de la diversidad arbórea de los bosques neotropicales (afirmación que resulta obvia para especies que dependen de un alto grado de luminosidad para germinar y reproducirse) es muy posible que los juveniles de la gran mayoría de las especies de árboles se encuentren distribuidos aleatoriamente en el tiempo y en el espacio, es decir, tanto donde hay claros como donde no los hay (Denslow & Hartshorn 1994).

De hecho, además de la luminosidad, existen otros factores que a escala local y regional inciden en la distribución de especies. Entre ellos figuran, la humedad y los nutrientes (Wright 1992), la elevación (Lieberman *et al*. 1996) y el tipo de suelo (Duivenvoorden 1996; Clark *et al*. 1998; ver además el capítulo 9). Tilman (1982, 1985), por ejemplo, considera que la posibilidad de que varias especies en pugna por los mismos recursos coexistan obedece a la habilidad particular de cada una de ellas de reducir sus necesidades nutritivas a un nivel más bajo que el de sus competidores. Aunque todavía resta verificar esta idea en los bosques tropicales, no cabe duda de que se trata de una explicación bastante factible acerca de la coexistencia de

especies con requerimientos similares. Y si además, le prestamos atención a la variedad de modalidades que exhiben las especies en cuanto a tipo y dispersión de semillas (capítulo 15), fenología (capítulo 17), patrones de distribución de biomasa y fisiología (capítulos 10 y 11) y respuestas al ataque de patógenos y herbívoros (capítulos 18 y 19), veremos que, en efecto, los árboles del neotrópico son asombrosamente versátiles (Clark *et al*. 1993).

El dinamismo del bosque y la diversidad de árboles

Antes de terminar este análisis sobre la dinámica del bosque y el papel de los claros en el mantenimiento de la diversidad, vale la pena considerar dos estudios recientes que señalan la existencia de una relación directa entre el dinamismo del bosque y la riqueza de especies. En efecto, Phillips *et al*. (1994) partieron del supuesto de que la productividad del bosque es el motor que, en última instancia, impulsa la dinámica del ecosistema (a largo plazo). Cuanto más rápido crece un bosque, afirmaron, más pronto morirán sus árboles y más rápida será, también, la formación de claros y la tasa de recambio (vida media) del rodal (Tabla 16.1).

Para probar esta hipótesis, Phillips *et al*. (1994) decidieron comparar el dinamismo del bosque (un índice que combina mortalidad anual y reclutamiento anual) con la riqueza de especies arbóreas. Su trabajó se basó en 12 bosques paleotropicales y 13 bosques neotropicales, y para identificar las variables que mejor predecían la riqueza de especies recurrieron a un análisis de regresión. Al finalizar el estudio, llegaron a la conclusión de que la variable "dinamismo del bosque" se correlacionaba positivamente con la variable "riqueza de especies" del sitio (Fig. 16.1). Dentro de este estudio, se incluyó a Yanamono (Perú) (Fig. 4.1), uno de los bosques más ricos en especies del neotrópico. Allí la tasa de mortalidad y la tasa de reclutamiento ocupan el segundo lugar más alto conocido hasta el momento. Esta observación concuerda con la hipótesis de las perturbaciones intermedias descrita por Connell (1978). Una tasa de recambio alta puede incidir en una mayor frecuencia de formación de claros y, al mismo tiempo puede producir un aumento en la diversidad local, tal y como lo señala el modelo de perturbación intermedia. En efecto, esta tasa de recambio de árboles podría constituir el nivel de perturbación justo para mantener la sorprendente diversidad de especies que se observa, por ejemplo, en Yanamono (pero, ver Sheil 1996 y Phillips *et al*. 1997 para algunas discusiones posteriores a este estudio). Por ejemplo, Phillips *et al*. (1994) concluyeron de que, de todas las variables que se podrían correlacionar con un alto nivel de diversidad de especies (en los bosques estudiados por ellos), el dinamismo era una de las variables más confiables.

De hecho, Phillips y Gentry (1994) llevaron el análisis del recambio del bosque aún más lejos al preguntarse si en un mismo bosque el dinamismo mostraría cambios con el paso del tiempo. Los datos provenientes de once bosques paleotropicales y ocho bosques neotropicales que habían sido inventariados en por lo menos tres ocasiones –la primera en 1947 y la última en 1993– sirvieron para analizar la variación en el tiempo en el dinamismo del bosque en cada localidad. En 14 de los 19 bosques el dinamismo aumentó con el tiempo, mientras que en cinco

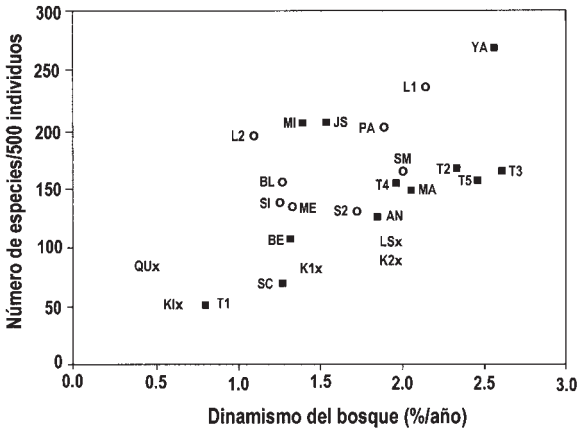


FIGURA 16.1 Riqueza de especies de árboles en función del dinamismo del bosque (media de mortalidad y reclutamiento anual). Cada punto representa un bosque húmedo, o un bosque lluvioso en una determinada localidad tropical. Modificado de Phillips *et al*. (1994).

disminuyó, pero en cuatro de estos últimos la magnitud del cambio fue muy pequeña (Fig. 16.2). Phillips y Gentry (1994) llegaron a la conclusión de que los bosques tropicales húmedos se han vuelto más dinámicos y sugieren que un factor responsable es de tipo global, como el aumento acelerado de CO_2 en la atmósfera, ya que la productividad primaria (y por ende, el dinamismo) aumentaría con el enriquecimiento de CO_2. Sin embargo, aunque el dinamismo y la diversidad se correlacionan en forma positiva en el estudio de Phillips *et al*. (1994) ya mencionado, un aumento sostenido en el dinamismo podría tener, en el largo plazo, un efecto negativo sobre la diversidad del bosque. En un bosque muy dinámico, las lianas y las especies pioneras, que son las que más se benefician de los claros, se volverían mucho más comunes en los bosques primarios y competirían con las especies de crecimiento lento, provocando en última instancia una disminución en la riqueza de especies a escala local (Phillips & Gentry 1994).

Las interacciones bióticas y su relación con la diversidad de los bosques neotropicales

Los mecanismos que hemos discutido hasta ahora y que favorecen la diversidad dependen básicamente de la respuesta diferencial de cada especie de árbol al ambiente. En otras palabras, la diversidad que se produce como resultado de la dinámica de los claros, de los gradientes de recursos y del recambio del bosque ocurre independientemente de que exista o no algún tipo de interacción entre plantas y animales. Existe, sin embargo, otra posición (quizás la que más se ha estudiado hasta ahora) que examina la diversidad vegetal desde el punto de vista de la interacción de múltiples niveles tróficos.

En efecto, a comienzos de la década de 1970 y en forma independiente, Janzen (1970) y Connell (1971) llegaron a la conclusión de que los enemigos naturales que tenga una especie árborea son en gran parte, responsables de que los bosques tropicales sean tan diversos. El modelo propuesto por estos autores ("modelo de Janzen y Connell") postula que cada árbol en estado reproductivo se encuentra rodeado por un área, considerada como crítica, en la cual las probabilidades de reproducción son muy bajas. Dentro de ese perímetro, la mortalidad de las semillas, las plántulas y los brinzales es muy alta (por la acción de depredadores y patógenos específicos) (ver Fig. 19.3). Ahora bien, como los árboles progenitores tienen pocas probabilidades de reclutar juveniles de su misma especie en sus cercanías, se abre un espacio para el establecimiento de individuos de otras especies. Y, si en un bosque tropical cada especie de árbol se ve separada de los otros individuos de su misma especie por una distancia crítica relativamente grande, entonces el número de especies que pueden coexistir es verdaderamente alto (Clark & Clark 1984).

Numerosos autores han intentado someter a prueba las predicciones del modelo de Janzen y Connell en relación con los depredadores de semillas (capítulo 15), los patógenos (capítulo 18) y los herbívoros (capítulo 19) y han encontrado diferentes grados de mortalidad entre

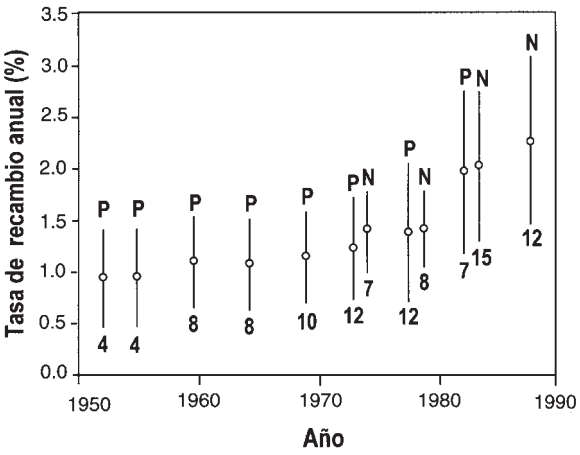


FIGURA 16.2 Media anual y desviación estándar de la tasa de recambio del rodal (mortalidad y reclutamiento) en diversos bosques tropicales primarios en función del año de muestreo (el tamaño de la muestra se indica debajo de cada punto). Abreviaciones: *P*, sitios paleotropicales (Australia, el sureste asiático y África); *N*, sitios neotropicales (Centroamérica y Suramérica). Modificado de Phillips y Gentry (1994). La tendencia sugiere que el dinamismo del bosque aumenta en función del tiempo.

los juveniles de una especie, tanto en función de la distancia del árbol materno como de su densidad (Howe & Primack 1975, Janzen *et al*. 1976, Howe 1977, Denslow 1980; Augspurger 1983, Clark & Clark 1984, De Steven & Putz 1984). Al examinar estos y muchos otros estudios de reclutamiento de semillas y plántulas en función de la distancia del árbol progenitor, Clark y Clark (1984) llegaron a la conclusión de que en el bosque neotropical hay bastante evidencia para apoyar el patrón de espaciamiento propuesto por Janzen y Connell (una conclusión similar se encuentra en una revisión más reciente por Coley & Barone 1996).

Un ejemplo de este tipo de estudios (Figura 16.3) es el de Howe (1993), quien, en los bosques de Panamá, observó una mortalidad muy marcada entre las semillas y las plántulas del árbol *Virola nobilis* (Myristicaceae) en función de la distancia a la que se encontraban del árbol materno y de la densidad (factores que generalmente se encuentran inversamente correlacionados). En efecto, doce semanas después de haber caído al suelo, de un 30 a un 35 % de las semillas murieron presa de una especie de escarabajo. En cambio, las semillas que fueron transportadas (en este caso por aves) a unos 45 m de distancia del adulto reproductivo más cercano mostraron mejores probabilidades de supervivencia (Howe *et al*. 1985).

Una de las predicciones más esclarecedoras y factibles de probar experimentalmente del modelo de Janzen y Connell es la que afirma que todo árbol va a estar separado de otro individuo de su misma especie por una distancia crítica mínima. Intentar determinar esa distancia ha sido el tema predilecto de muchos ecólogos tropicales (Hubbell 1979, 1980; Forman & Hahn 1980, Thorington *et al*. 1990, Newbery *et al*. 1986, pero ver Becker *et al*. 1985). Ahora bien, de acuerdo con esta predicción, en el trópico los árboles deberían encontrarse distribuidos, de una manera regular, a lo largo de todo el bosque, en lugar de estar agregados o distribuidos al azar; sin embargo, dado que los árboles sólo pueden dispersar sus semillas a una distancia finita, la hipótesis nula más adecuada sería que, en ausencia de depredadores de semillas, de herbívoros y patógenos, la distribución espacial de los árboles tendería a ser más bien agrupada.

El papel de los vertebrados en el mantenimiento de la diversidad de árboles

El modelo de Janzen y Connell sugiere que la mortalidad tan alta que se observa entre las semillas y plántulas que caen en las proximidades de un árbol adulto coespecífico en cierto modo "despeja" el área para el reclutamiento de otras especies. En algunos casos los mamíferos pueden contribuir a esa mortalidad (De Steven & Putz 1984), sin embargo, no se ha podido detectar ningún patrón definido entre el comportamiento de éstos y el patrón de espaciamiento sugerido por Janzen y Connell (Terborgh *et al*. 1993, Terborgh & Wright 1994). Tal situación podría deberse a que los mamíferos, a diferencia de los insectos (capítulo 19) y los patógenos (capítulo 18), no dependen, para la depredación, de la distancia del árbol materno o de la densidad de las semillas o plántulas, sino que su radio de acción cubre, en forma más o menos uniforme, todo el bosque.

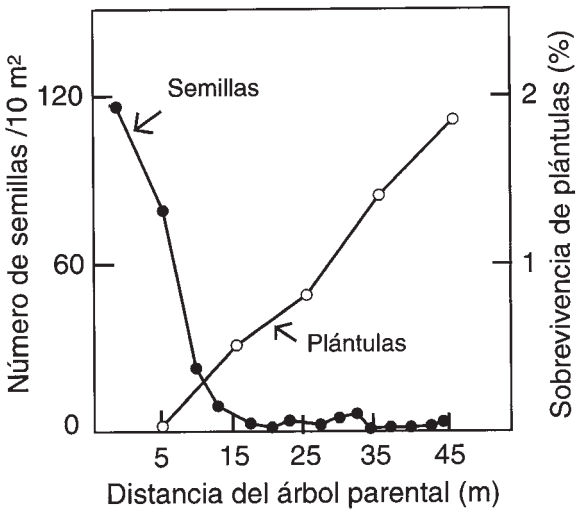


FIGURA 16.3 Supervivencia de semillas y plántulas tres meses después de la caída de los frutos del árbol *Virola nobilis*, en el bosque de la Isla de Barro Colorado, Panamá. Este patrón apoya el modelo de Janzen y Connell (ver texto y Fig. 19.3). Modificado de Howe y Westley (1988).

Sin embargo, los mamíferos y las aves sí cumplen un papel fundamental en el otro componente del modelo de Janzen y Connell, esto es, dispersando las semillas lo más lejos posible del árbol progenitor, donde las probabilidades de supervivencia son mayores (Fig. 16.3). En efecto, es incuestionable que la dispersión que realizan los animales es esencial para el reclutamiento de muchas –o quizás de la mayoría– de las especies del bosque tropical (Howe 1984). Así, se ha observado que algunas aves grandes, como las pavas (*Penelope*) y los tucanes (*Ramphastos*) pueden transportar las semillas *Virola nobilis*, a decenas de metros de distancia del sitio en que las ingirieron. Los monos araña (*Ateles geofroyii*) también contribuyen a dispersar estas semillas, pero tienden más a tirarlas bajo el mismo árbol que a transportarlas a otros sitios (Howe & Westley 1988). También se han observado cinco géneros de aves dispersando las semillas de *Guarea glabra* (Meliaceae) en Panamá (Howe & De Steven 1979) y a los murciélagos frugívoros, *Artibeus jamaicensis*, dispersando las semillas de *Andira inermis* (Fabaceae) en la parte occidental de Costa Rica (Janzen *et al*. 1976). En este último caso se encontró una mortalidad de un 60 % (a causa del escarabajo *Cleogonus*) entre las semillas situadas justo debajo del árbol, frente a un 10 % entre las que habían sido dispersadas a distancias mucho mayores por los murciélagos. Levey *et al*. (1994), por su parte, describen la forma en que doce familias de aves y cinco familias de mamíferos diseminan la mayoría de las semillas de los frutos que consumen en el bosque de la Estación Biológica La Selva.

Tan importantes como las aves son los mamíferos terrestres en la diseminación de semillas lejos del árbol materno. Así lo demuestran algunos estudios realizados con roedores caviomorfos (*Dasyprocta*, *Myoprocta*) en Panamá, Guayana Francesa, Costa Rica y Venezuela (Hallwachs 1986, Forget & Milleron 1991, Forget 1993a,b; Asquith *et al*. 1997, 1999). Dichos roedores tienen la costumbre de enterrar las semillas para comérselas luego, pero muchas veces no las encuentran y éstas logran germinar (ver Recuadro 16.1). Parece entonces que la regeneración de muchas especies de árboles depende del enterramiento de sus sus semillas por los caviomorfos. Tal es el caso *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae), cuyas semillas son enterradas por roedores del género *Dasyprocta* (Hallwachs 1986). Y de acuerdo con otras investigaciones, esta situación es válida no sólo para *H. courbaril* (Asquith *et al*. 1999), sino para otras especies de árboles del bosque neotropical (p. ej., Forget 1993a,b).

Smythe (1989), por ejemplo, demostró, en Panamá, que si las semillas de la palma arborescente *Astrocaryum standleyanum* no son peladas y enterradas –que es lo que normalmente hacen los *Dasyprocta*– sus probabilidades de sobrevivir y germinar se ven seriamente afectadas. En efecto, tras 11 meses de espera, sólo un 3 % de las semillas que no habían sido enterradas germinó, contra un 29 % de las que habían sido enterradas. Además, pareciera que, al pelar los frutos, los *Dasyprocta* retiran las larvas de los invertebrados que allí se encuentran (ver capítulo 21) y de esa forma protegen aún más a la semilla de ser depredada. Smythe (1989) llegó a la conclusión de que sin la presencia de estos mamíferos las probabilidades de germinación de *A. standleyanum* serían muy bajas.

Es indudable, entonces, que los vertebrados juegan un papel muy importante en la dinámica poblacional de muchos árboles del trópico y que, ya sea a través del herbivorismo o de la dispersión, contribuyen en gran medida a mantener la diversidad arbórea. Tanto las interacciones mutualistas (como es el caso de los *Dasyprocta*), como el mecanismo de espaciamiento propuesto por Janzen (1970) y Connell (1971) favorecen la coexistencia de un número muy alto de especies arbóreas.

Modelos de diversidad basados en la falta de equilibrio: la migración fortuita y la equivalencia funcional

En contraste con los mecanismos y modelos de tipo biológico discutidos anteriormente, Hubbell (1979, 1980) partió de la premisa de que

RECUADRO 16.1 La dispersión de semillas en los bosques neotropicales: el caso de los caviomorfos.
Pierre-Michel Forget

Uno de los mecanismos responsables de mantener la gran riqueza de especies de árboles que se observa en el bosque tropical es el alto número de relaciones planta-animal que tienen lugar en él. Por ejemplo, una vasta mayoría de las especies de árboles depende, para dispersar sus semillas, de aves, murciélagos, monos, tapires y roedores. Dentro de este último grupo, llaman la atención los roedores caviomorfos, como el acuchi (*Myoprocta*) en Suramérica y el aguti (*Dasyprocta*) en todo el neotrópico. Mientras que la mayoría de los frugívoros dispersan las semillas vía regurgitación o defecación, estos roedores entierran las semillas en distintos lugares para comerlas luego. Este comportamiento es similar al de muchos animales que almacenan recursos en épocas de abundancia previendo una posible escasez en el futuro (Vander Wall 1990). El hecho de que las semillas sean abandonadas por algún tiempo, permite la germinación y de ser posible el establecimiento de las plántulas. De hecho, la germinación y el establecimiento de plántulas experimenta un crecimiento notorio en muchas especies de árboles cuando las semillas son dispersadas por los agutis y los acuchis, ya que el enterramiento previene la desecación y el ataque de los patógenos (Hallwachs 1994, Forget 1997, Asquith *et al.* 1999). Descrito por primera vez para el acuchi del Amazonas (Morris 1962) y el aguti centroamericano (Smythe 1978), el proceso de enterrar las semillas de manera esparcida en el bosque y sus consecuencias para la regeneración de árboles son bien conocidos ahora, luego de más de 20 años de estudios en el bosque neotropical.

Entre los animales frugívoros, el aguti y el acuchi son algunos de los que más activamente participan en la regeneración de muchas especies arbóreas. De hecho, se considera que estos roedores representan la única oportunidad de diseminación de muchas especies de semilla grande, luego de que otras especies de mamíferos que cumplían este papel se extinguieron hace miles de años de los bosques neotropicales (Janzen & Martin 1982, Hallwachs 1986). Otro grupo de roedores, los *Heteromys* y *Proechimys*, de menor tamaño (Vandermeer *et al*. 1979, Janzen 1986, Forget 1991, Adler & Kestell 1998) también entierra las semillas de manera dispersa, aunque en este caso se trata de semillas más pequeñas. En realidad, los caviomorfos no entierran únicamente semillas grandes (5-50 g), sino también semillas de tamaño pequeño a mediano (0.5-5 g), las cuales muchas veces han sido manipuladas previamente por algún frugívoro terrestre (Janzen 1971), arbóreo o volador (Forget & Milleron 1991, Forget 1993b). Con frecuencia, las semillas son esparcidas a decenas o cientos de metros, dependiendo del radio de acción del animal (Hallwachs 1986). El aguti y el acuchi, por ejemplo, tienen un área de acción de 1 a 4 hectáreas (Dubost 1988). Al enterrar las semillas de manera dispersa, estos animales buscan maximizar la oferta de comida en el espacio y en el tiempo; sin embargo, muchas veces las semillas son removidas por otros animales.

En las regiones tropicales la producción de semillas grandes suele darse al finalizar la estación húmeda, y es durante este período que los agutis y los acuchis dan muestras de gran actividad, enterrando semillas para recuperarlas días, semanas, meses o incluso años después. En Guayana Francesa, por ejemplo, *Vouacapoua americana* (Cesalpiniaceae) (Forget 1990) y *Carapa procera* (Meliaceae) (Forget 1996) producen las semillas entre febrero y junio, y los roedores dedican los meses de abril y mayo a guardarlas. En Costa Rica y Panamá se ha observado un patrón similar, con una mayor actividad de enterramiento de semillas entre mayo y julio. La misma tendencia se observó en Pará, en Brasil, donde las mayores tasas de remoción de semillas recién dispersadas ocurrieron en la estación seca (Peres *et al*. 1997).

El tamaño es un atributo que determina el que una semilla sea escondida o ingerida y la distancia a la que será transportada. En Costa Rica, por ejemplo, se ha observado que la distancia a la que un acuchi esconde una semilla se incrementa con el peso de ésta, en otras palabras, con el tamaño de la "recompensa" (Hallwachs 1994). Igualmente, en Panamá se observó que el porcentaje de semillas enterradas por agutis incrementaba con el peso de la semilla (Forget *et al*. 1998). Puede decirse, entonces, que los agutis muestran gran preferencia por las especies arbóreas de semilla grande. Por otra parte, el tiempo que permanece enterrada una semilla depende de la cantidad de recursos disponibles en el área de acción de los roedores. En períodos de escasez, las semillas enterradas son consumidas rápidamente, sobre todo en ciertos bosques de Centroamérica donde la estación seca se prolonga por más de tres meses. Finalmente, la probabilidad de que una semilla sea enterrada varía con su contenido de nutrientes. Una semilla rica en glúcidos germina muy rápido, y es, por lo tanto, un recurso efímero, si se le compara con una semilla rica en lípidos (Rankin 1978) que tarda más tiempo en germinar. Este es el caso, por ejemplo, de las semillas de las palmas (p. ej., Smythe 1989) que tardan meses o incluso años en germinar, y que pueden, por tanto, permanecen en estado comestible luego de un largo período de enterramiento.

el azar y la incertidumbre son los factores que más pesan en un bosque tropical, y propuso un modelo basado en la falta de equilibrio para explicar la alta diversidad de árboles presente en ellos (Hubbell & Foster 1986). La formación de claros es un proceso altamente fortuito (en el tiempo y en el espacio) lo que hace que los árboles que conforman la gran diversidad de

especies de un bosque tropical existan en un ambiente muy poco predecible. Con base en la dificultad –por no decir imposibilidad– de predecir cuál especie será vecina (y la vez, competidora) de cuál a lo largo de su ciclo vital (debido al gran número de especies), estos autores consideran lógico pensar que la selección natural tendería, más bien, a evitar la especialización ecológica, al menos en lo que a requerimientos de luz se refiere. En otras palabras, Hubbell y Foster no ven el bosque tropical como un entramado de especies de árboles con nichos ecológicos bien diferenciados. En todo caso, si el ambiente adyacente a un árbol es predecible, las posibilidades, en términos evolutivos, de desarrollar nichos diferenciados son más altas que si el ambiente es más complejo (muy diverso en especies) e impredecible. La cualidad aleatoria que parece privar en los bosques tropicales debería conducir, entonces, a la generalización y no a la especialización –en cuanto a los requerimientos ecológicos de las distintas especies– (Hubbell & Foster 1986).

La consecuencia de esta falta de especificidad sería la formación de grandes gremios de especies de una competitividad más o menos similar (recordemos los trabajos de Welden *et al*. 1991 y Lieberman *et al*. 1995, ya mencionados). Por lo tanto, muchas especies de árboles podrían coexistir con otras no "a pesar de" ser generalistas (funcionalmente equivalentes), sino por el hecho mismo de serlo (Hubbell & Foster 1986). A partir de estas premisas Hubbell (1979) desarrolló un modelo estocástico basado en la migración y la extinción fortuitas que supone que no hay diferencias biológicas entre especies, y que es capaz de explicar la existencia bosques con una alta diversidad de especies en donde ellas se mantienen en estado de desequilibrio.

Muchos ecólogos han rechazado el modelo de Hubbell aduciendo que no toma en cuenta las diferencias biológicas que, con toda certeza, deben existir entre especies, y que permiten la repartición de recursos, y, por lo tanto, la coexistencia (ver por ejemplo, el capítulo 11). Una de esas críticas se basa precisamente en los estudios realizados por Terborgh *et al*. (1996) a lo largo del río Manú y que fueron descritos anteriormente. Si la equivalencia funcional fuera la regla, entonces, la composición florística que presentan los árboles de un área determinada después de una perturbación debería ser muy diferente a la que presentan los árboles de una zona distante pero con las mismas condiciones ambientales. Y, sin embargo, en el río Manú se observó lo opuesto: los bosques primarios (muy separados entre sí) producto de la sucesión resultaron tener una composición florística sorprendemente similar, lo que sugiere que la especialización de nichos y no un generalismo azaroso juegan un papel preponderante en la estructura que adquiere una comunidad. Por su parte, Hurtt y Pacala (1995) propusieron la hipótesis del "reclutamiento limitado", hipótesis que bien podría conciliar la hipótesis de los nichos especializados expuesta por Terborgh *et al*. (1996) con la del predominio del azar defendida por Hubbell y Foster (1986). Un "reclutamiento limitado" significa que ni los mejores competidores pueden diseminar todas sus semillas a todos los sitios de germinación posibles (ver detalles en el Recuadro 15.1), situación que les permite a las especies menos competitivas ocupar, a falta de otras especies ("por ausencia"), algunos de esos sitios. Y si el azar les permite a estas últimas especies ocupar los sitios "no reclamados", entonces, indiscutiblemente, se estaría aumentando el número de especies que pueden coexistir en un bosque. Como podemos ver, este modelo vincula, de manera ingeniosa, las diferencias biológicas que se observan entre competidores "inferiores" y competidores "superiores", y, al mismo tiempo, le concede al azar un papel privilegiado en el mantenimiento de la diversidad del bosque (ver Recuadro 16.2).

La parcela permanente de la Isla de Barro Colorado: un sitio para probar diferentes hipótesis sobre el mantenimiento de la diversidad del bosque neotropical

Lo que hoy se conoce como la Isla de Barro Colorado solía ser una colina, pero en 1913 fue convertida en isla cuando se creó el lago Gatún (parte del actual Canal de Panamá). Esta isla fue

RECUADRO 16.2 Diversidad por ausencia

La hipótesis del "reclutamiento limitado" (Hurtt & Pacala 1995) concilia la contribución de la biología y el azar a la diversidad de especies vegetales de los bosques tropicales. Las características biológicas intrínsecas son importantes porque les confieren a algunas especies mejores cualidades competitivas (dado un mismo grupo de condiciones, se espera que estas especies lleven la ventaja cuando se trata de ocupar un sitio en el bosque); sin embargo, por limitaciones espaciales las semillas de la mayoría de las especies no pueden alcanzar todos los sitios posibles de germinación y establecimiento de sus plántulas: siempre hay una distancia finita a la que las semillas pueden llegar. El que una semilla llegue o no a un sitio es, con frecuencia, obra del azar, y si esa especie no llega a ese lugar no sólo pierde la oportunidad de ocuparlo (aun cuando sea una excelente competidora), sino que le abre un espacio (por ausencia) a una especie de tal vez menor habilidad competitiva. Muchas veces, entonces, la especie que ocupa un sitio no es la mejor competidora, sino sencillamente la que aprovechó mejor la oportunidad.

En un estudio reciente realizado en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, Hubbell *et al.* (1999) sometieron a prueba la hipótesis del reclutamiento limitado y llegaron a la conclusión de que en este bosque la diversidad bien podría mantenerse "por ausencia" y no por el efecto de perturbaciones de carácter intermedio como lo son los claros del dosel. En efecto, en 1982, 1985, 1990 y 1995 se midieron, identificaron y mapearon todas las plantas leñosas (≥ 1 cm de diámetro a la altura del pecho), sin incluir lianas y enredaderas, contenidas en la parcela permanente de 50 ha con que cuenta el bosque de Barro Colorado. Luego, entre 1983 y 1996 se midió, anualmente, la altura del dosel y se estimó la presencia de claros en cada una de las cuadrículas de 5 m x 5 m que se encuentran distribuidas a lo largo de toda la parcela. Las especies se clasificaron en tres gremios de regeneración, según su desempeño demográfico a largo plazo: especies dependientes de claros, especies tolerantes a la sombra y especies intermedias. El tamaño de los claros incluidos en el análisis variaba entre 25 m^2 y 1 150 m^2.

Los autores analizaron la riqueza y la composición de especies de los juveniles de cada gremio presentes en los claros, y con asombro comprobaron que durante los 13 años que duró el estudio, no se encontró ninguna relación entre la riqueza de especies, la frecuencia de perturbación del dosel y la tasa de formación de claros en la parcela, tal y como lo predice la hipótesis de las perturbaciones intermedias propuesta por Connell (1978). En otras palabras, la perturbación que causa un claro natural pareciera no ser suficiente para mantener la coexistencia de especies en este bosque tan diverso. En cambio, sí se encontró evidencia en favor de la hipótesis del reclutamiento limitado. En efecto, al cabo de más de una década se había colectado más de un millón de semillas de 260 especies (las semillas se colectaron en 200 trampas de semillas colocadas en la parcela) pero, había más de 50 especies que no presentaron ni una semilla entre las colectadas. Además, solamente 7 especies dispersaron más de una semilla en 75% del número total de trampas. Por otra parte, luego de realizar un censo de plántulas de árboles (en 2 000 cuadrículas de 1 m^2 que se encuentran distribuidas en la parcela) se encontró que un 56% de las especies de árboles estaban ausentes a nivel de plántula y que, de las especies presentes, tres cuartos se encontraban presentes en menos de un 1% de las 2 000 cuadrículas. Pareciera, entonces, que en Barro Colorado, a nivel de la comunidad arbórea, incluso las especies pioneras (a pesar de su supuesta "alta dispersibilidad") enfrentan serias limitaciones en su reclutamiento por no poder llegar ni siquiera a un sitio beneficioso para ellas, como lo es un claro. Los autores llegaron a la conclusión de que en el bosque de Barro Colorado, el régimen de perturbación causado por la caída de árboles no explica a cabalidad los patrones observados en cuanto a diversidad de especies. En efecto, la riqueza de especies (estandarizada por el número de individuos muestreados) observada en los claros (de 13 años de edad) fue idéntica a la observada en condiciones de dosel cerrado. En resumen, lo que pareciera mantener la diversidad en este bosque es el "reclutamiento limitado" y no la frecuencia con que ocurren los claros.

declarada reserva biológica en 1923 y desde 1946 ha sido administrada por el Instituto Smithsoniano de Investigaciones Tropicales. La flora y la fauna del bosque de la Isla de Barro Colorado son quizás las mejores conocidas de cualquier bosque neotropical, razón por la que se consideró oportuno establecer allí la primera parcela de 50 ha dedicada al seguimiento de la dinámica del bosque (Recuadro 16.3)

El primer censo que se realizó en esta parcela se completó en 1983 y arrojó un total de 303 especies repartidas en 235 895 fustes de plantas leñosas de ≥1 cm d.a.p. (sin incluir enredaderas o lianas). Según los estándares de los bosques tropicales, esto hacía de la Isla de Barro Colorado un lugar moderadamente rico en especies (Hubbell & Foster 1990; ver Tabla 3.3). Las especies se encuentran distribuidas por todo el bosque pero, como ocurre en toda comunidad diversa, su abundancia relativa es poco equitativa. Por ejemplo, en 1983, la especie más abundante, *Hybanthus prunifolius* (Violaceae),

RECUADRO 16.3 La importancia de las parcelas grandes en el estudio de la dinámica del bosque

En términos generales se acepta que para hacer un análisis estadístico de la dinámica del bosque, por ejemplo, mortalidad y crecimiento, es necesario trabajar con muestras de por lo menos 100 individuos por especie. Una parcela pequeña no arroja el número de datos necesario para identificar claramente los patrones que rigen a una comunidad entera; por tanto, se considera esencial trabajar con parcelas de mayor tamaño. Además, cuanto mayor sea la muestra mayores serán las posibilidades de recopilar información sobre las preferencias de los árboles por un hábitat determinado, y sobre sus requerimientos regenerativos. Estos datos resultan de gran utilidad para quienes se interesan en el manejo forestal pues permiten, por ejemplo, la identificación de especies de crecimiento rápido, las cuales podrían aprovecharse en proyectos de reforestación.

El número de árboles estudiado también influye en la posibilidad de arribar a una conclusión más (o menos) certera. En la Isla de Barro Colorado, en Panamá, por ejemplo, para detectar una diferencia de un 12% en la tasa de crecimiento entre especies de claro y especies de dosel cerrado se requiere una muestra de 150 individuos (a una significancia estadística del 5 %). Detectar una diferencia más pequeña, digamos del 2 % entre esos dos ambientes exigiría una muestra de 5 000 individuos (a una significancia estadística del 0.01 %) (Hubbell & Foster 1992). Las parcelas de gran tamaño son precisamente las que pueden proveer de un número adecuado de árboles para realizar diferentes tipos de análisis de la dinámica del bosque. No cabe duda entonces de la utilidad, tanto para la investigación básica como para la aplicada, de la parcela de 50 ha destinada a estudiar la dinámica del bosque en Barro Colorado. No cabe duda tampoco de que el conocimiento se multiplica si esta parcela forma parte de una red mundial de proyectos de investigación. Y eso es precisamente lo que se está tratando de hacer. De hecho, siguiendo el Protocolo desarrollado en Barro Colorado ya se estableció una segunda parcela de 50 ha en Pasoh, Malasia (esta parcela contiene unos 335 000 fustes de ≥ 1 cm de diámetro a la altura del pecho y 814 especies, es decir, es mucho más rica en especies que el bosque de Barro Colorado) y una tercera en Mudumalai, India, en un bosque caducifolio (esta parcela, relativamente pobre en especies, 26 000 fustes y 71 especies, se ve expuesta, constantemente, a la acción de los incendios forestales). También se han establecido parcelas de 50 ha en el Sudeste Asiático, en África y en Suramérica.

El Centro para el Estudio de los Bosques Tropicales, situado en el Instituto Smithsoniano de Investigaciones Tropicales, ha facilitado el intercambio de bases de datos, de programas computarizados, de análisis, de publicaciones y de visitas científicas entre quienes trabajan en las diferentes parcelas establecidas. Además, se han tratado de estandarizar al máximo las técnicas de recolección de datos para garantizar la posterior comparación de datos entre una parcela y otra (ver detalles en Condit 1998). El Centro también promueve el establecimiento de nuevas parcelas a fin de formar una red que cubra la mayor variedad posible de condiciones florísticas, climáticas, geológicas, económicas y sociales (Condit 1995).

tenía 39 911 individuos, mientras que otras 22 especies se encontraban representadas por un único individuo (Hubbell & Foster 1992). El censo de 1983 sirvió para mostrar ejemplos claros de especialización de hábitat y una potencial separación de nichos. Por ejemplo, la palma *Elaeis oleifera* se encontraba restringida a las áreas pantanosas (o a sus alrededores) y casi 25 especies, entre ellas *Ocotea whitei* (Lauraceae) y *Virola nobilis* (Myristicaceae) se encontraban restringidas a las laderas más húmedas de la isla (Harms 1997).

Es interesante destacar que el primer censo, realizado entre 1982 y 1985, coincidió con un período de sequía muy agudo provocado por el fenómeno del El Niño (ver capítulo 7 y Recuadro 17.1); sin embargo, los efectos de la sequía en la dinámica del bosque no se hicieron evidentes sino hasta que se realizó el censo de 1990. La mortalidad de muchas especies incrementó en forma dramática durante esa sequía o inmediatamente después de ella. Mención especial merecen algunas palmas, como *Oenocarpus mapora*, pero en general, unas dos terceras partes de las especies de la parcela mostraron una mortalidad mayor durante 1982-1985 que durante 1985-1990 (Fig. 16.4). Pese a esto, el *número* de especies de la parcela permaneció prácticamente constante: 301, 303 y 300 especies en 1982, 1985 y 1990, respectivamente. Asimismo, el número de árboles del dosel se mantuvo sorprendentemente estable: alrededor de 4 000 individuos (Condit *et al*. 1992a). Por ejemplo, entre 1982 y 1990 murieron más de 200 individuos de *Picramnia latifolia* (Simaroubaceae) (de 1 170 que había), pero el reclutamiento de plántulas prácticamente contrarrestó la mortalidad.

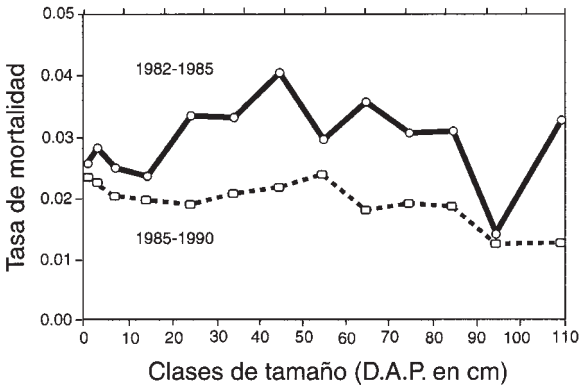


FIGURA 16.4 Tasa de mortalidad anual en función del tamaño de la planta. La figura representa dos censos realizados en períodos diferentes en la parcela de 50 ha de la Isla de Barro Colorado, en Panamá. El período 1982-1985 corresponde a un año muy seco provocado por el fenómeno de El Niño. Los puntos se trazaron por encima del punto medio de las diferentes categorías de tamaño: 1-1.9 cm d.a.p., 2-4.9 cm d.a.p., 5-9.9 cm d.a.p., 10-19.9 cm d.a.p., 20-29.9 cm d.a.p., 30-39.9 cm d.a.p., etc., y por último ≥ 100 cm de d.a.p. (d.a.p.: diámetro a la altura del pecho) Modificado de Condit *et al*. (1995).

Luego de muchos años de recopilar datos, la conclusión general a la que se ha llegado es que la composición de esta parcela es sumamente dinámica. No obstante, a nivel de comunidad sí existe una fuerza estabilizadora. De hecho, si se quita un árbol, otro vendrá a reemplazarlo (Condit *et al*. 1992b). Pero igual, durante un período de ocho años, diez especies de árboles y arbustos desaparecieron de la parcela. Desde la perspectiva de cada especie en particular pareciera, entonces, que la parcela es muy sensible a perturbaciones externas, tales como la sequía inducida por El Niño, o la reducción en la precipitación que se ha venido registrando en la isla desde 1966 (Condit *et al*. 1995, 1996a,b; ver la Fig. 7.5).

Volviendo a las hipótesis que intentan explicar la diversidad árborea de los bosques tropicales, cabe mencionar que un buen número de los análisis realizados en la parcela de la Isla de Barro Colorado se han dedicado a explorar la cuestión de la denso-dependencia y la distancia crítica al árbol parental propuesta por Janzen y Connell (Hubbell & Foster 1986, Hubbell *et al*. 1990, Condit *et al*. 1992a). Condit *et al*. (1992a), por ejemplo, estudiaron 80 especies de árboles y arbustos y sólo en 15 de ellas encontraron indicios de reclutamiento reducido a causa de la cercanía de individuos adultos de la misma especie. Hubbell *et al*. (1990), por su parte, estudiaron el desempeño demográfico de los juveniles de 12 de esas especies y observaron que sólo seis mostraron reclutamiento reducido a causa de la proximidad de individuos adultos coespecíficos.

Al emplear un modelo de simulación sobre el efecto que tendría la proximidad en el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento de esas mismas 12 especies, Hubbell *et* al. (1990) encontraron que sólo dos especies, *Trichilia tuberculata* (Meliaceae) y *Alseis blackiana* (Rubiaceae) mostraban resultados teóricos similares a lo observado en la parcela de Barro Colorado. Las otras especies parecían no estar reguladas por fuerzas denso-dependientes (Condit *et al*. 1992b). La evidencia sugiere entonces que la mayoría de los patrones de reclutamiento observados en la parcela de Barro Colorado no se ajustan a las predicciones del modelo de Janzen y Connell. En otras palabras, la diversidad en esta parcela parece no depender, exclusivamente, de las interacciones biológicas (p.ej., depredación de semillas, infección por patógenos, herbivoría). Cabe aclarar, sin embargo, que el análisis sobre denso-dependencia realizado por Condit *et al*. (1992b) se basó en una definición restringida del modelo de Janzen y Connell. Dichos investigadores consideraban que una especie se ajustaba a las predicciones del modelo únicamente cuando la densidad de juveniles mostraba su valor más bajo solamente en las proximidades de un adulto.

Wills *et al*. (1997) utilizaron una prueba diferente. Ellos dividieron la parcela de Barro Colorado en cuadrículas y examinaron aquellos sitios de la cuadrícula en los que el reclutamiento *per capita* (el reclutamiento de juveniles por individuo adulto) se correlacionaba negativamente con la densidad de adultos. Su conclusión fue que el reclutamiento de muchas de las especies mostraba una marcada denso-dependencia negativa. Este método es novedoso, y todavía no se ha probado completamente, pero es posible que la denso-dependencia (las

interacciones bióticas) sí juegue un papel importante en el bosque de la Isla de Barro Colorado. Lo que aún queda por resolver, sin embargo, es si la denso-dependencia puede por sí sola –tal y como lo propusieron Janzen y Connell– mantener la diversidad del bosque.

Cómo se pierde la diversidad

La deforestación y la pérdida de especies

En las secciones anteriores se ha examinado la forma en que evoluciona la diversidad en un bosque tropical, la forma en que aumenta, y la forma en que logra mantenerse. Si estuvieramos en un plano ideal, aquí terminaría nuestra discusión. Sin embargo, la amenaza de la deforestación, tanto en el neotrópico como en el paleotrópico, aumenta día con día, y esto nos obliga a examinar, también, la forma en que los bosques pierden su diversidad arbórea.

La forma más destructiva de deforestación es la llamada "limpieza total", práctica común cuando se trata de abrirles paso a la agricultura y a la ganadería. En algunos casos, si el sitio es abandonado, la recuperación florística y estructural del bosque es posible (capítulo 23), pero, lo grave de este tipo de deforestación es que prácticamente elimina a todos los árboles de una sola vez. Es decir, no selecciona las especies que suprime (aunque normalmente suelen quedar algunos árboles en pie). Este es, quizás, el mecanismo que más claramente muestra los devastadores efectos de la deforestación en la diversidad. Y es que las especies más afectadas son precisamente las menos abundantes (por unidad de área). Por lo general las especies poco comunes se encuentran restringidas a ciertas localidades específicas o a determinados tipos de hábitat y si éstos son destruidos, no quedará rastro de ellas. Lo peor del caso es que su desaparición no será el producto de una aptitud deficiente para sobrevivir en un ambiente fragmentado, sino obra exclusiva de la mala suerte.

Aunque no de una manera tan drámatica como la deforestación total, la fragmentación del bosque también puede reducir sensiblemente la diversidad (capítulo 22). Los cambios que provoca la fragmentación en la diversidad arbórea pueden ser de dos tipos: cambios causados por efectos eminentemente abióticos (ver capítulo 22) y cambios provocados por efectos biológicos. Estos últimos se tratan a continuación.

Mecanismos de extinción secundaria

Algunas especies son más susceptibles de extinción que otras, particularmente después de una fragmentación. Por esta razón, es muy posible que las comunidades vegetales que logren sobrevivir en los fragmentos de bosque presenten serios cambios estructurales. Este fenómeno suscitaría, a su vez, una nueva oleada de extinciones (Turner 1996). En efecto, de acuerdo con Terborgh (1992), en un fragmento de bosque la pérdida de depredadores grandes (p.ej., el jaguar y el puma) repercutiría en un aumento en el número de sus presas, lo cual generaría un aumento en la población de herbívoros y, a la vez, un mayor consumo de semillas y plántulas. Se establece, entonces, un vínculo indirecto entre la extinción de depredadores y la consiguiente alteración de la dinámica de las plántulas y del reclutamiento de árboles. Varios investigadores se han dedicado a la tarea de comprobar de manera experimental la hipótesis de Terborgh (Terborgh & Wright 1994, Wright *et al*. 1994, Asquith *et al*. 1997, Brewer *et al*. 1997) y de hecho han ilustrado la oleada de extinciones secundarias que se puede desencadenar en un bosque fragmentado.

El problema es que estas consecuencias pueden tardar décadas –o incluso siglos– en manifestarse (Redford 1992; Wright *et al*. 2000). Uno de los casos más representativos lo constituye la desaparición del pájaro dodo (*Raphus cucullatus*), en la isla de Mauritius en el Océano Índico. Al parecer la germinación de las semillas del tambalocoque (*Calvaria major*) dependía de la escarificación de que eran objeto en la molleja del dodo, y, desde que éste se extinguió el árbol ha dejado de reproducirse en forma natural (Temple 1977; pero ver Owadally 1979). Este es un caso de extinción cuyos efectos se están haciendo sentir 400 años más tarde.

Otros datos con respecto a extinciones no son tan dramáticos, pero igual deben tenerse en cuenta. Harrington *et al*. (1997), por ejemplo, llegaron a la conclusión de que la desaparición del casuario (*Casuarius casuarius*), otra ave diseminadora de gran tamaño, tendría un efecto apenas perceptible en la dispersión de semillas y en la regeneración de ciertas especies de árboles en los bosques fragmentados de Australia. En este caso, es posible que otras especies, como la rata de cola blanca, *Uromys caudimaculatus*, cumplan el papel de dispersores y compensen la pérdida del casuario. En los bosques neotropicales, en cambio, la pérdida, o incluso un descenso en la población, de algunos roedores caviomorfos (p. ej., los del género *Myoprocta* y *Dasyprocta*) (ver Recuadro 16.1) podría afectar la regeneración de algunas especies de árboles. Al parecer, ninguna especie podría suplir las funciones que estos animales realizan.

La fragmentación y sus efectos a largo plazo en la diversidad vegetal del bosque

Como se expuso en las secciones anteriores, las interacciones bióticas podrían ser las responsables de mantener una alta diversidad de especies de árboles en el bosque neotropical. En vista de que los vertebrados dispersan semillas y polinizan flores, y por ende, resultan críticos para la reproducción de muchas especies de árboles (capítulos 13, 15, 20, 21), se esperaría que la fragmentación, al reducir el tamaño de las poblaciones de animales y la composición de la comunidad, influyera negativamente en la diversidad de plantas del bosque.

El bosque de Los Tuxtlas, en México, constituye un buen ejemplo de las profundas secuelas que puede dejar en la vegetación un cambio en la comunidad de mamíferos (ver Recuadro 16.4). En dicho bosque, todos los mamíferos de peso corporal superior a 2.5 kg fueron eliminados por la cacería (Estrada *et al*. 1993). Las pequeñas islas que pueblan el lago Gatún, en Panamá, son otro ejemplo de las consecuencias a largo plazo que la fragmentación tiene sobre las poblaciones de árboles. Por ejemplo, en seis de esas islas (<1 ha) se ha registrado una diversidad de especies de árboles más baja que la que se que observa en el bosque continuo más cercano (situado en la Isla de Barro Colorado) (Tabla 16.2). En efecto, estos bosques fragmentados, aislados desde 1913 han sufrido una impresionante pérdida en

TABLA 16.2 Diferencias entre los pequeños fragmentos de bosque (< 2 ha) que se encuentran en el lago Gatún, Panamá y el bosque continuo más cercano (Isla de Barro Colorado)

	Fragmentos	Bosque continuo
Grado de exposición a los vientos (estación seca)	alto	bajo
Humedad del suelo (estación seca)	muy baja	moderada
Germinación de semillas	baja	moderada
Mamíferos herbívoros	sólo ratas espinosas	por lo menos nueve especies
Densidad de ratas espinosas	muy alta	baja
Depredación de semillas (por mamíferos)	alta	moderada
Dispersión y enterramiento de semillas (por mamíferos)	bajos	moderados
Diversidad de especies de árboles	baja	alta

(Fuentes: Leigh *et al*. 1993; Adler 1996; Asquith *et al*. 1997; N. M. Asquith, datos sin publicar)

RECUADRO 16.4 Un bosque es mucho más que las plantas que lo componen. Prueba de ello, los efectos de la defaunación. **Rodolfo Dirzo**

Al igual que el término deforestación (pérdida de cobertura vegetal), el término defaunación (pérdida de elementos de la fauna, sensu Dirzo & Miranda 1991), ha venido aplicándose recientemente para describir un factor significativo de perturbación antropogénica en los bosques tropicales. En contraste con la deforestación, cuyos efectos pueden palparse de inmediato y pueden cuantificarse con sensores remotos, la defaunación es un fenómeno imperceptible, a menos que se realice un trabajo laborioso en el terreno ("una amenaza invisible", en la terminología de Phillips 1997). No obstante, algunos estudios recientes demuestran, si bien de manera tentativa, que la disminución poblacional, o incluso la erradicación de varias especies de animales vertebrados, es una perturbación frecuente y considerable. Las causas más evidentes son la destrucción del hábitat, la cacería (comercial y de subsistencia), la extracción de recursos de los cuales depende la fauna (frutos o árboles de anidación) y diferentes combinaciones de ellas. Redford (1992) y Phillips (1997) presentan un análisis de las causas directas e indirectas de la defaunación y de la retroalimentación que se establece entre ellas. A continuación se ofrece una visión breve pero impactante de la magnitud de este fenómeno.

Se ha estimado que en la Amazonia brasileña la defaunación atribuible a la cacería de subsistencia ronda los 14 millones de mamíferos al año (Redford 1992), y si a esto se le agregan las cifras correspondientes a aves y reptiles, la cifra se eleva a 19 millones. Si, además, se tienen en cuenta los animales que en el proceso de caza resultan heridos, el número sube, de acuerdo con Redford, a 57 millones de animales gravemente heridos o aniquilados al año en esa zona. Por otra parte, con base en el número de animales que se exportan (producto de la cacería comercial), y aplicando un factor de corrección de tres animales que mueren por cada uno que es exportado, el mismo autor estimó que, en términos generales, la cacería (de subsistencia y comercial) habría alcanzado, a principios de la década de 1980, unos 60 millones de animales por año en esa zona.

Al parecer no existen estimaciones comparables para otras zonas neotropicales, pero los hallazgos cualitativos apuntados por varios autores son igualmente desalentadores. En Los Tuxtlas, México, la destrucción del hábitat, en conjunto con la cacería, ha disminuido, o erradicado, la población local de la mayoría de especies de mamíferos terrestres de talla media a grande (Dirzo & Miranda 1991). En Panamá, en los bosques remanentes en las islas y penínsulas del lago Gatún, la defaunación ha generado una gama de situaciones que van desde la mera ausencia de grandes carnívoros hasta la presencia exclusiva de pequeños roedores (Asquith *et al*. 1997, Leigh et al. 1993). Situaciones similares se han documentado en Venezuela (Terborgh *et al*. 1997) y en algunas partes de Costa Rica (Guariguata *et al*. 2000) y Panamá (Wright *et al*. 2000). En suma, muchos bosques neotropicales están siendo simplificados taxonómicamente por la ausencia de primates, aves rapaces, peces, anfibios y reptiles, y mamíferos del sotobosque.

La situación descrita ofrece una oportunidad valiosa, aunque trágica, para entender el papel de la fauna en la ecología y la diversidad de los bosques neotropicales. Para evaluar la defaunación se recurre sobre todo a la inferencia y la especulación derivada de principios ecológicos, a los estudios comparativos y a experimentos puntuales. En México, por ejemplo, la herbivoría y la depredación de semillas se han estudiado comparando dos sitios contrastantes (Dirzo & Miranda 1991). Uno de ellos, Los Tuxtlas (LT), ha sido prácticamente desprovisto de la mayoría de los herbívoros del sotobosque al igual que de sus depredadores. El otro, Montes Azules (MA), se mantiene intacto. En LT el daño causado por los herbívoros es prácticamente nulo; en MA, cerca de un 30% de las plantas del sotobosque presenta algún tipo de daño causado por vertebrados. Tal diferencia es un indicador parcial de la actividad que llevan a cabo los herbívoros, la cual, incluye, además, depredación de semillas y pisoteo. Además, y estrechamente relacionado con este fenómeno, el sotobosque de LT presenta el "síndrome de defaunación" , que consiste en la presencia de densos bancos de plántulas dominados por una o unas pocas especies, en tanto que en MA el sotobosque es significativamente más diverso y menos denso. Debido a que esta comparación no constituye una prueba irrefutable de que la estructura y la diversidad del sotobosque se mantienen por la actividad de los herbívoros, se han realizado otro tipo de comparaciones. Así, se han evaluado la aceptabilidad del follaje y la diversidad florística del dosel de los dos sitios, pero ambos han mostrado ser factores de importancia secundaria. La aplicación de experimentos de exclusiones (jaulas) y el establecimiento de parcelas de control en los dos sitios (R. Dirzo & R. Frías, datos no publicados), confirman las observaciones anteriores y sugieren que la actividad de los herbívoros vertebrados podría perfectamente prevenir el desplazamiento de especies de plantas potencialmente más competitivas y así mantener una comunidad vegetal más diversa.

Aún falta definir en qué medida la pérdida de una o de algunas de las especies de fauna es compensada por las especies remanentes. No obstante, en casos como el de México, donde la defaunación incluye a la mayoría de los miembros de la mesofauna y de la megafauna, el papel que implicaría la posible "redundancia funcional" es irrelevante. En aquellos casos en los que la defaunación es parcial, es posible especular que la ausencia de especies de mayor talla difícilmente será compensada por las especies remanentes. Tal es el caso de Los Tuxtlas. La exclusión diferencial de especies y de gremios de especies (granívoros y folívoros) es una herramienta con mucho potencial para dilucidar estas interrogantes.

Las implicaciones de la defaunación ofrecen un corolario pertinente: (1) es importante incluir la fauna en los programas de restauración de los bosques tropicales; (2) las áreas de conservación no deben basarse en criterios exclusivamente botánicos: un sitio puede presentar una vegetación densa y exhuberante, pero al mismo tiempo ser "anómalo" por la ausencia de fauna; (3) es crucial mantener y estudiar los sitios que aún conservan intacta su flora y su fauna, pues constituyen un marco de referencia fundamental para entender la ecología de los bosques y su manejo. Con la evidencia disponible, se puede argumentar, entonces, que el bosque neotropical es mucho más que un conjunto de plantas.

su diversidad arbórea. Apenas 70 años después de la fragmentación, el dosel de una de las islas está dominado (en un 60 %) por una sola especie de árbol, *Protium panamense* (Burseraceae) (Leigh *et al*. 1993), especie que no tiene una abundancia relativa tan alta en Barro Colorado. De acuerdo con Leigh *et al*. (1993) varios factores han contribuido a la pérdida de diversidad y a la dominancia excesiva de ciertas especies de árboles en esas islas. Entre ellos cabe mencionar su vulnerabilidad a los vientos –que tienen un efecto desecante muy intenso– y el exceso de luminosidad que penetra por el borde de las islas. En estas condiciones, muchas especies, entre ellas *Dipteryx panamensis*, *Virola nobilis* y *Calophyllum longifolium* se ven sencillamente imposibilitadas para germinar o alcanzar el estado de plántulas (Asquith *et al*. 1997). De esa forma, son desplazadas por otras especies más tolerantes.

Otro factor importante es la abundancia de ratas espinosas (*Proechimys semispinosus*) (Adler 1996; ver capítulo 14), roedores que se alimentan de las semillas de muchos de los árboles ahí presentes (Asquith *et al*. 1997). Además, muchas de las islas del lago Gatún son tan pequeñas que, al igual que Los Tuxtlas, no albergan ningún mamífero de peso corporal grande (Adler & Seamon 1991). En ausencia de esos mamíferos, algunas especies de árboles como *Oenocarpus mapora* (Palmae) y *Swartzia simplex* (Fabaceae) germinan sin problema y pronto se adueñan del sotobosque ya que los mamíferos no consumen sus semillas. De hecho, todas las islas estudiadas por Leigh *et al*. (1993) en el lago Gatún están dominadas por un mismo grupo de especies arbóreas: *Protium panamense*, *Scheelea zonensis*, *Oenocarpus mapora* y *Swartzia simplex*, y se cree que esta dominancia es el resultado, precisamente, de que en ellas no hay mamíferos depredadores de semillas, y además de que las plántulas toleran muy bien el microambiente de las islas, particularmente seco.

Pero otras especies de árboles necesitan que sus semillas sean enterradas por algún mamífero para evitar la desecación y las infecciones patogénicas (p. ej., Smythe 1989). Es por eso que en un fragmento de bosque carente de mamíferos, este tipo de semilla rara vez germina (Asquith *et al*. 1997, 1999) y sus posibilidades de contribuir a formar futuras generaciones de árboles son muy reducidas. Resulta entonces evidente que los cambios suscitados por la fragmentación –en el ambiente y en las poblaciones de animales– pueden tener un efecto importante en los patrones de reclutamiento de árboles (positivos para algunas especies y negativos para otras) y además, que los fragmentos de bosque pueden perder su diversidad vegetal en forma vertiginosa (Leigh *et al*. 1993). No deja de ser alentador, sin embargo, ver que algunos fragmentos milenarios, como los bosques de galería que se encuentran en las sabanas de Belize, han logrado mantener una diversidad arbórea relativamente alta, sobre todo si se les compara con otros bosques similares, e incluso más extensos, presentes en Centroamérica (ver Recuadro 22.1).

Posibilidad de predecir la pérdida de diversidad arbórea

En vista de que la fragmentación incide en la desaparición de muchas especies árboreas, ya sea por factores bióticos (como los discutidos anteriormente) o abióticos, sería de gran utilidad poder predecir qué especies o grupos de especies son más susceptibles de desaparecer. Se han elaborado, por ejemplo, esquemas predictivos para evaluar la susceptibilidad de diferentes especies de árboles de ver reducidas sus poblaciones luego de la tala selectiva (Martini *et*

al. 1994, Pinard *et al*. 1999). Otra aproximación teórica, pero aplicable esta vez a los bosques fragmentados, la provee "el principio de los subgrupos anidados" (ver también capítulo 22), el cual afirma que si una especie se encuentra en un fragmento pobre en especies, se encontrará también en un fragmento de mayor riqueza (Patterson 1987). En otras palabras, cada fragmento de bosque más grande que el anterior albergará a todas las especies que se encuentran en el fragmento más pequeño, más algunas especies adicionales. Aunque este principio se desarrolló para especies animales, proporciona una herramienta para predecir cuáles especies de árboles (y cuántas) estarán presentes en un fragmento de un tamaño determinado.

Un estudio de caso directamente aplicado a árboles proviene de los fragmentos de bosque que se conservan en las islas del lago Guri, en Venezuela, los cuales fueron aislados del bosque continuo hace unos 15 años. Terborgh *et al*. (1997) demostraron, por un lado, que el tamaño del fragmento era un elemento relativamente útil para predecir la presencia del agutí (*Dasyprocta agouti*), roedor involucrado en la dispersión de semillas de muchas especies de árboles. Y Asquith *et al*. (1999), por otro, determinaron que la presencia del agutí (y por lo tanto el tamaño de la isla) es un buen indicador para predecir si los individuos adultos del árbol *Hymenaea courbaril* presentes en estas islas, y cuyas semillas son consumidas por este roedor, son capaces o no de regenerar. En este caso, se logró establecer cierto grado de predecibilidad entre el tamaño del fragmento y su efecto en la dinámica poblacional de al menos esta especie de árbol. Sin embargo, otros patrones observados en estas mismas islas parecen ser más bien poco predecibles en cuanto a su composición de especies. Por ejemplo, pareciera que la distribución de las poblaciones remanentes de monos aulladores (*Alouatta seniculus*) en las islas no guarda relación con el tamaño de la isla en cuestión.

Si bien, en un bosque fragmentado, la pérdida de especies de aves y mamíferos puede ser relativamente predecible (Patterson 1987, Asquith *et al*. 1999; ver también el capítulo 22), todavía resulta difícil anticipar cuáles serán las especies de árboles que se van a perder y las que van a permanecer (o a dominar) en un fragmento dado. Quizás lo más que se podría vislumbrar en estos momentos es qué grupos funcionales (p.ej., especies de semilla grande y tolerantes a la sequía) podrían llegar a ser los dominantes. No obstante, la capacidad de establecer generalizaciones y predicciones es precisamente la característica que separa a la ciencia de la historia natural; de ahí que el mayor reto que enfrentan los biólogos que estudian los bosques húmedos y lluviosos neotropicales es aprender a predecir: predecir cuáles especies se van a perder, en qué orden lo harán, y, lo más importante, qué hacer para prevenir esa pérdida.

Pautas para investigaciones futuras

A lo largo de este capítulo se ha visto que para investigar la dinámica del bosque y la demografía de los árboles se siguen actualmente dos tendencias. Una de ellas es llevar a cabo estudios demográficos a pequeña escala, otra, estudios en parcelas grandes, como la que se encuentra en la Isla de Barro Colorado en Panamá. Algunos investigadores han logrado integrar estas dos visiones y han combinado datos obtenidos a pequeña escala con datos provenientes de parcelas mucho más extensas. Este es el tipo de investigación que se debe promover si se desea hacer generalizaciones a partir de estudios individuales.

Otro aspecto importante se refiere a los modelos de simulación. En efecto, para la zona templada ya se han desarrollado modelos de dinámica de bosques en los que con los datos tomados a escalas espaciales y temporales pequeñas se hacen proyecciones a escalas mayores (Pacala *et al*. 1996). Desarrollar algo similar para los bosques tropicales, con su gran riqueza de especies, es ciertamente difícil, pero de una utilidad incuestionable. Solo estableciendo vínculos entre los datos de campo y los modelos teóricos se podrá entender mejor la dinámica de los bosques neotropicales.

Por otra parte, para entender las consecuencias de la fragmentación debemos entender primero el funcionamiento de los bosques que aún se mantienen "intactos". Al respecto es necesario prestarle atención a tres aspectos fundamentales: ¿cómo se regula la población de los diferentes gremios o niveles tróficos?; ¿qué factores contribuyen a la coexistencia de diferentes especies (factores que bien podrían diferir de los que contribuyen a la coexistencia de diferentes gremios)? y ¿qué especies dependen exclusivamente de otras para la polinización y la dispersión, es decir, ¿qué nivel de interdependencia se desarrolla en un bosque tropical? Esta última pregunta supone, además de un marcado interés por la historia natural, un sólido conocimiento de ella.

Urge, además, investigar a fondo la dinámica de los árboles que conforman los bosques fragmentados. No cabe duda de que a medida que aumenta la destrucción de los bosques tropicales aumenta también la fragmentación y la pérdida de especies (ver capítulo 22), y ciertamente muchos investigadores han realizado un gran esfuerzo por describir esa pérdida, pero son relativamente pocos los estudios que han intentado desarrollar alguna hipótesis mecanicista o predictiva que dé cuenta de los mecanismos que la generan (pero ver Terborgh *et al*. 1997). Con la tasa de extinción en escala ascendente, el estudio de la dinámica de los bosques neotropicales debe, por fuerza, convertirse en una ciencia capaz de formular predicciones.

Literatura citada

Adler, G.H. 1996. The island syndrome in isolated populations of a tropical forest rodent. Oecologia **108**:694-700.

Adler, G.H. & J.O. Seamon. 1991. Distribution and abundance of a tropical rodent, the spiny rat, on islands in Panama. Journal of Tropical Ecology **7**:349-360.

Adler, G. H., & D. W. Kestell. 1998. Fates of neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). Biotropica **30**: 677-681.

Ashton, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. Biological Journal of the Linnaean Society **1**:155-196.

Asquith, N.M., S.J. Wright, & M.J. Clauss. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. Ecology **78**:941-946.

Asquith N.M., J. Terborgh, A.E. Arnold, & M. Riveros C. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. Journal of Tropical Ecology **15**: 229-235.

Augspurger C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. Oikos **40**:189-196.

Augspurger C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. Journal of Ecology **72**:777-796.

Becker, P.W., L.W. Lee, E.D. Rothman, & W.D. Hamilton. 1985. Seed predation and the coexistence of tree species: Hubbell's models revisited. Oikos **44**:382-390.

Brandani, A., G.S. Hartshorn, & G.H. Orians. 1988. Internal heterogeneity of gaps and tropical tree species richness. Journal of Tropical Ecology **4**:99-119.

Brewer, S.W., M. Rejmanek, E.E. Johnstone, & T.M. Caro. 1997. Top down control in tropical forests. Biotropica **29**:364-367.

Brokaw, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. Pp. 53-69 *en* S.T. A. Pickett & P. S. White, editores. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, USA.

Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. Journal of Ecology **75**:9-19.

Brokaw, N.V.L. 1990. Caida de arboles: frecuencia, cronologia y consecuencias. Pp. 163-175 *en* E. G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor, editores. Ecologia de un Bosque Tropical. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama.

Bush, M.B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. Journal of Biogeography **21**:5-17.

Bush M.B. & R.J. Whittaker. 1991. Krakatau: colonization patterns and hierarchies. Journal of Biogeography **18**:341-356.

Bush, M.B., P.A. Colinvaux, M.C. Wiemann, D.R. Piperno, & K.B. Liu. 1990. Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. Quaternary Research **34**:330-345.

Chesson, P.L. & R.R. Warner. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems American Naturalist **117**:923-943.

Cintra, R. & V. Horna. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology **13**: 257-277.

Clark, D.A. & D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rainforest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. American Naturalist. **124**:769-788.

Clark, D.A. & D.B. Clark. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. Ecological Monographs **62**:315-344.

Clark, D.B., D.A. Clark, & P.M. Rich. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. Biotropica **25**:397-407.

Clark, D.B., D.A. Clark, & J.M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical forest. Journal of Ecology **86**:101- 112.

Clinebell II, R.R., O.L. Phillips. A.H. Gentry, N. Stark, & H. Zuuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. Biodiversity and Conservation **4**: 56-90.

Coley, P. D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annual Review of Ecology and Systematics **27**: 305-335.

Colinvaux, P.A., P.E. De Oliveira, J.E. Moreno, M.C. Miller, & M.B. Bush. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. Science **275**: 85-88.

Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. Trends in Ecology and Evolution **10**: 18-21.

Condit, R. 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. Springer-Verlag, Germany.

Condit, R., S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1992a. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. American Naturalist **140**:261-286.

Condit, R., S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1992b. Stability and change of a neotropical forest over a decade. BioScience **42**:822-828.

Condit, R., S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 tree and shrub species and the impact of a severe drought. Ecological Monographs **65**:419-439.

Condit, R., S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1996a. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. Journal of Tropical Ecology **12**:231-256.

Condit, R., S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1996b. Assessing the response of plant functional types to climate change in tropical forests. Journal of Vegetation Science **7**:405 -416.

Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-312 *en* P. J. den Boer & G.R. Gradwell, editores. Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on dynamics and Numbers in Populations, Oosterbeek, Netherlands, September 7-18 1970. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science **199**:1302- 1309.

Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica **12**: 47- 55.

Denslow, J. S. 1985. Disturbance mediated coexistence of species. Pp. 307-323 *en* S. T. A. Pickett & P. S. White, editores. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, USA.

Denslow, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics **18**:431-451.

Denslow, J.S. & G.S. Hartshorn. 1994. Tree fall gap environments and forest dynamic processes. Pp. 120-127 *en* L. A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide, & G.S. Hartshorn, editores. La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, USA.

De Steven, D. & F.E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree *Dipteryx panamensis*, in Panama. Oikos **43**:207-216.

Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Pp. 273-287 *en* P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson, editores. Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley, USA.

Dubost, G. 1988. Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta exilis*; comparisons with the orange rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. Journal of Zoology **214**: 107-123.

Duivenvoorden, J. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. Biotropica **28**:142-158.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Meritt, Jr., S. Montiel, & D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Vegetatio **107/108**:245-257.

Fisher, A.G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. Evolution **14**: 64-81.

Forget, P-M. 1990. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodenta in French Guiana. Journal of Tropical Ecology **6**: 459-468.

Forget, P-M. 1991. Comparative recruitment patterns of two non-pioner tree species in French-Guiana. Oecologia **85**: 434-439.

Forget, P.-M. 1993a. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidiaceae). Biotropica **24**:408-414.

Forget, P.-M. 1993b. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. Oecologia **94**:255-261.

Forget, P-M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. Journal of Tropical Ecology **12**: 751 -761.

Forget, P-M. 1997. Ten-year seedling dynamics in *Vouacapoua americana* in French Guiana: a hypothesis. Biotropica **29**: 124-126.

Forget, P-M. & T. Milleron. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. Oecologia **87**:596-599.

Forget, P-M., T. Milleron & F. Feer. 1998. Patterns in post-dispersal seed removal by neotropical rodents and seed fate in relation to seed size. Pp. 25-49 *en* D. M. Newbery, H. T. T. Prins & N. D. Brown, editores. Dynamics of Tropical Communitie. Blackwell Science, UK.

Forman, R.T.T. & C.D. Hahn. 1980. Spatial patterns of trees in a Caribbean semi- evergreen forest. Ecology **61**:1267-1274.

Foster, R.B. J. Arce B., & T.S. Wachter. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. Pp. 357-370 *en* A. Estrada & T.H. Fleming editores. Frugivores and Seed Dispersal. D.W. Junk, The Netherlands.

Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology **15**:1-84.

Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden **75**:1-34.

Guariguata, M. R., J. J. Rosales-Adame, & B. Finegan. 2000. Seed removal and fate in two selectively-logged lowland forests with contrasting protection levels. Conservation Biology **14**: 1046-1054.

Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science **165**:131-137.

Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). Pp. 285-305 *en* A. Estrada & T.H. Fleming, editores. Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk, The Netherlands.

Hallwachs, W. 1994. The clumsy dance between agoutis and plants: scatterhoarding by Costa Rican dry forest agoutis (*Dasyprocta punctata*: Dasyproctidae: Rodentia). Ph. D. Dissertation, Cornell University, USA.

Harms, K. E. 1997. Habitat-specialization and seed-dispersal limitation in a neotropical forest. Ph.D. Dissertation, Princeton University, USA.

Harrington, G.N., A.K. Irvine, F.H.J. Crome & L.A. Moore. 1997. Regeneration of large seeded trees in Australian rainforest fragments: a study of higher order - interactions. Pp. 292-303 *en* W. F. Laurance & R.O Bierregaard, Jr., editores. Tropical forest fragments. Ecology, management and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. Pp. 617-638 *en* P.B. Tomlinson, P.B. & M.H. Zimmerman, editores. Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, UK.

Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica **12**:23-30.

Hartshorn, G.S. 1990. An overview of neotropical forest dynamics. Pp. 585-599 *en* A. H. Gentry, editor. Four neotropical rainforests. Yale University Press, USA.

Howe, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology **58**:539-550.

Howe, H.F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for the management of tropical reserves. Biological Conservation **30**:261-281.

Howe, H.F. 1993. Aspects of variation in a neotropical dispersal system. Vegetatio **107/108**:149-162.

Howe, H.F. & D. De Steven. 1979. Fruit production, migrant bird visitation and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. Oecologia **39**:185-196.

Howe, H.F. & R.B. Primack. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). Biotropica **7**:278-283.

Howe, H.F. & L.C. Westley. 1988. Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press, UK.

Howe, H.F, E.W. Schupp, & L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). Ecology **66**:781-791.

Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. Science **203**:1299-1309.

Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. Oikos **35**:214-229.

Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Pp. 314-329 *en* J. Diamond & T.J. Case, editores. Community Ecology. Harper & Row, USA.

Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1990. Structure, dynamics and equilibrium status of old- growth forest on Barro Colorado Island. Pp. 522-541 *en* A. H. Gentry, editor. Four neotropical rainforests. Yale University Press, USA.

Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. Oikos **63**:48-61.

Hubbell, S.P., R. Condit, & R.B. Foster. 1990. Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. Philosophical Transactions of the Royal Society of London **330**: 269-282.

Hubbell, S.P., R.B. Foster, S.T. O'Brien, K.E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S.J. Wright, & S. Loo de Lao. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. Science **283**: 554-557.

Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. American Naturalist **113**: 81-101.

Hurtt, G.C. & S.W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and

competitive differences between plants. Journal of Theoretical Biology **176**: 1-12.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist **104**: 501-528.

Janzen, D.H. 1971. The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: predispersal attack by bruchids. Principes **15**: 89-101.

Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where. Pp. 251-271 *en* A. Estrada & T.H. Fleming, editores. Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk, The Netherlands.

Janzen, D.H., & P. S. Martin, P.S. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphoteres ate. Science **215**:19-27.

Janzen, D.H., G.A. Miller, J. Hackforth-Jones, C.M. Pond, K Hooper, & D.P. Janos. 1976. Two Costa Rican bat generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). Ecology **57**:1068-1075.

Kalliola, R. J. Salo, M. Puhakka, & M. Rajasilta. 1987. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. Journal of Ecology **79**:877-901.

Kapos, V., E. Pallant, A Bien, & S. Freskos. 1990. Gap frequencies in lowland rain forest sites on contrasting soils in Amazonian Ecuador. Biotropica **22**:218-225.

Kartawainata, K., A. Apandi, & T.B. Suselo. 1985. The forest of Peucang island, Ujung Kulon National Park, west Java. Pp. 448-452 en Proceedings of the symposium on 100 years development of Krakatau and its surroundings, Volume 1. Jakarta 23-27 August 1983. LIPI (Indonesian Institute of Sciences) Jakarta, Indonesia.

Korning. J. & H. Balsev. 1994. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. Journal of Vegetation Science **4**:77-86.

Lawton, R.O. & F.E. Putz. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. Ecology **69**:764-777.

Leigh, E.G. Jr., S.J. Wright, E.A. Herre, & F.E. Putz. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. Evolutionary Ecology **7**:76-102.

Levey, D.J., T.C. Moermond, & J.S. Denslow. 1994. Frugivory: an overview. Pp. 282- 295 *en* L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn, editores. La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, USA.

Lieberman, M., D. Lieberman, R. Peralta, & G.S. Hartshorn. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **11**:161-178.

Lieberman D., M. Lieberman, R. Peralta, & G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. Journal of Ecology **84**:137-152.

Lynch, J.D. 1988. Refugia. Pp. 311-342 *en* A. A. Myers & P.S. Giller, editores. Analytical Biogeography. Chapman and Hall, UK.

Martini, A. M. Z., N. De. A. Rosa, & C. Uhl. 1994. An attempt to predict which Amazonian tree species may be threatened by logging activities. Environmental Conservation **21**: 152-162.

Morris, D.O. 1962. The behavior of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatterhoarding. Proceedings of the Zoological Society of London **139**: 701-732.

Nelson, B.W., C.A.C. Ferreira, M.F. de Silva, & M.L. Kawaski. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. Nature **345**: 714-716.

Newbery, D.M., E. Renshaw, & E.F. Brunig. 1986. Spatial pattern of trees in kerangas forest, Sarawak. Vegetatio **65**:77-89.

Orians, G.H. 1982. The influence of treefalls in tropical forests on tree species richness. Tropical Ecology **23**:255-279.

Ostertag, R. 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. Ecology **79**:1294-1304

Owadally, A.W. 1979. The dodo and the tambalacoque tree. Science **203**:1363-1364.

Pacala, S.W., C.D. Canham, J. Saponara, J.A. Silander, Jr., R.K. Kobe, & E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. Ecological Monographs **66**:1-43.

Patterson, B.D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. Conservation Biology **1**:323-334.

Pelissier, R. & B. Riera. 1993. Dix ans de dynamique d'une foret dense humide de Guyane Francaise. Revue d'Ecologie (Terre et vie) **48**:21-34.

Peres, C.A., L.C. Schiesari & C. L. Dias-leme. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypotesis. Journal of Tropical Ecology **13**: 69-79.

Phillips, O. L. 1997. The changing ecology of tropical forests. Biodiversity and Conservation **6**: 291-311.

Phillips, O.L. & A.H. Gentry. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. Science **263**:954-957.

Phillips, O.L., P. Hall, A.H. Gentry, S.A. Sawyer, & R. Vasquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. Proceedings of the National Academy of Sciences **91**:2805-2809.

Phillips, O.L., P. Hall, A.H. Gentry, S.A. Sawyer, & R. Vasquez. 1997. Species richness, tropical forest

dynamics, and sampling: response to Sheil. Oikos **79**:183-187.

Pinard, M. A., F. E. Putz, D. Rumíz, R. Guzmán, & A. Jardim. 1999. Ecological characterization of tree species for guiding forest management decisions in seasonally dry forests in Lomerío, Bolivia. Forest Ecology and Management **113**: 201-213.

Rankin, J. M. 1978. The Influence of Seed Predation and Plan Competition on Tree Species Adundances in Two Adjacent Tropical Rain Forest Communities in Trinidad, West Indies. Ph. D. Dissertation, University of Michigan, USA.

Redford, K.H. 1992. The empty forest. BioScience **42**:412-422.

Robinson, S.K. & J. Terborgh. 1997. Bird community dynamics along primary successional gradients of an Amazonian whitewater river. Ornithological Monographs **48**:641-672.

Schupp, E. W. & E. J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. Biotropica **21**: 200-203.

Sheil, D. 1996. Species richness, tropical forest dynamics and sampling: questioning cause and effect. Oikos **76**:587-590.

Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). Smithsonian Contributions to Zoology **257**: 1-52.

Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence on its seed dispersers. Biotropica **21**:50-56.

Swaine, M.D., D. Lieberman, & F.E. Putz. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. Journal of Tropical Ecology **3**:359-366.

Temple, S.A. 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. Science **197**: 885-886.

Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. Ecology **58**:1007-1019.

Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. Biotropica **24**:283-292.

Terborgh, J. & K. Petren. 1991. Development of habitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest. Pp. 28-46 *en* S. S. Bell, E.D. McCoy, & H.R. Mushinsky, editores. Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space. Chapman and Hall, USA.

Terborgh, J. & S.J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on seedling recruitment and survivorship in two neotropical forests. Ecology **75**:1829-1833.

Terborgh, J., E. Losos, M.P. Riley, & M. Bolanos Riley. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. Vegetatio **107/108**:375-386.

Terborgh, J., R.B. Foster, & P. Nunez V. 1996. Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. Ecology **77**:561-567.

Terborgh, J., L. Lopez, J. Tello, D. Yu, & A.R. Bruni. 1997. Transitory states in relaxing ecosystems of land bridge islands. Pp. 256-274 *en* W. F. Laurance & R.O. Bierregaard Jr., editores. Tropical forest fragments. Ecology, management and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Thorington R.W., Jr., B. Tannenbaum, A. Tarak, & R Rudran. 1990. Distribucion de los arboles en la isla de Barro Colorado: una muestra de cinco hectareas. Pp. 129 -140 *en* E. G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor, editores. Ecologia de un Bosque Tropical. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama.

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Tilman D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. American Naturalist **125**:827-852.

Tuomisto, H., K. Ruokolainen, R. Kalliola, A. Linna, W. Danjoy, & Z. Rodriguez. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. Science **269**:63-66.

Turner, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. Journal of Applied Ecology **33**:200-209.

Uhl, C. & P.G. Murphy. 1981. Composition, structure and regeneration of a tierra firme forest in the Amazon basin of Venezuela. Tropical Ecology **22**:219-237.

Uhl, C., R. Buschbacher, & E.A.S. Serrao. 1988a. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. Journal of Ecology **76**:63-681.

Uhl, C., K. Clark, N. Dezzeo, & P. Marquirino. 1988b. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. Ecology **69**: 751-763.

Vandermeer, J.H., J. Stout, & S. Risch. 1979. Seed dispersal of a common Costa Rican forest palm. Tropical Ecology **20**:17-26.

Vander Wall, S.B. 1990. Food hoarding in animals. The University of Chicago Press, USA.

Vitousek, P.M. & J.S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. Journal of Ecology **74**:1167-1178.

Welden, C.W., S.W. Hewett, S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. Ecology **72**:25-50.

Whittaker, R.J., M.B. Bush, & K. Richards. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau islands, Indonesia. Ecological Monographs **59**:59 -123.

Whittaker R.J., M.B. Bush, T. Partomihardjo, N.M. Asquith, & K. Richards. 1992. Aspects of plant colonisation of the Krakatau Islands. GeoJournal **28**:201-211.

Wills, C.W., R Condit, R.B. Foster, & S.P. Hubbell. 1997. Strong density and diversity related effects help to maintain tree species in a neotropical forest. Proceedings of the National Academy of Sciences **94**:1252-1257.

Wright, S.J. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. Trends in Ecology and Evolution **7**:260-263

Wright, S.J., M.E. Gompper, & B. DeLeon. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. Oikos **71**:279 -294.

Wright, S. J., Zeballos, H., Dominguez, I., Gallardo, M. M., Moreno, M. C. & R. Ibañez. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. Conservation Biology **14**: 227-239.

Young, T.P. & S.P. Hubbell. 1991. Crown asymmetry, treefalls and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. Ecology **72**:1464-1471.

17

Patrones fenológicos

Guadalupe Williams-Linera
Jorge Meave

Introducción

La inclinación del eje de rotación de la Tierra y la naturaleza elíptica de la órbita terrestre hacen que las condiciones del tiempo prevalecientes en cualquier punto del globo varíen cíclicamente a lo largo del año. Los factores fundamentales en la determinación de esta variación son distintos dependiendo de la latitud (ver capítulo 6). En las zonas templadas y frías, la fluctuación del balance energético produce disminuciones y aumentos sucesivos de la temperatura, lo que resulta en una alternancia de estaciones frías y calientes. Por el contrario, en las regiones tropicales (aquellas localizadas entre los trópicos de Cáncer y Capricornio), la temperatura ambiental es relativamente constante en el tiempo, pero no así la humedad, ya que con algunas excepciones, en estas regiones la disponibilidad de agua suele fluctuar enormemente de forma cíclica en un período anual.

El estudio de los ritmos biológicos cíclicos enfrenta grandes retos debido a la gran complejidad de los ecosistemas tropicales. En particular, la búsqueda de patrones generales se ve obstaculizada por la gran variedad de especies con comportamientos biológicos e historias evolutivas diferentes. Por ello, la fenología constituye una disciplina fascinante que se encuentra en una etapa de intensa actividad. Los estudios fenológicos tienen gran trascendencia tanto para el entendimiento de la dinámica de los ecosistemas tropicales como de los procesos evolutivos en estas regiones (Rathcke & Lacey 1985, Van Schaik *et al*. 1993). Grubb (1977) reconoció la fenología como uno de los componentes fundamentales del "nicho de regeneración" de una planta y sugirió que su estudio es indispensable para entender la coexistencia de numerosas especies en una comunidad vegetal.

En este capítulo se presenta la síntesis de una revisión amplia (aunque de ninguna manera exhaustiva), del estado actual del conocimiento sobre la fenología del componente vegetal de los bosques húmedos y lluviosos de bajura de las regiones neotropicales. Se incluyen además algunos aspectos de tipo metodológico presentados en forma de recuadro. Evidentemente, la vegetación nativa de las regiones tropicales lluviosas en América tropical es extremadamente heterogénea (ver capítulo 3), lo cual exige una delimitación del universo de estudio. En este sentido, se ha optado por una definición amplia que incluye a todas aquellas comunidades boscosas que se desarrollan en sitios con una estación seca corta o ausente.

Definiciones

El término fenología, aparentemente usado por primera vez en 1853 por Charles Morren (Hopp 1974), se deriva de los vocablos griegos "phaino" (aparecer o mostrar) y "logos" (estudio o tratado). Desde este punto de vista, la fenología debe entenderse como un campo del conocimiento o una subdisciplina de la ecología, encargada del estudio de la temporalidad de los eventos biológicos cíclicos. Sin embargo, debe reconocerse que el término también es utilizado ampliamente para referirse al comportamiento temporal mismo, de modo que se habla de la fenología foliar de una especie, de la fenología reproductiva de un gremio, etc. (Gentry 1974, Grubb 1977, Stiles 1978, Morellato & Leitão-Filho 1996). La prevalencia de esta visión se manifiesta en dos definiciones propuestas recientemente sobre fenología: la temporalidad de la foliación, la floración y la fructificación en un ciclo anual (Terborgh 1992), o el patrón regular anual de eventos visibles en un sistema natural (ter Steege & Persaud 1991). Aunque el término fenología es relativamente nuevo, las observaciones de carácter fenológico son tan antiguas como la humanidad misma. Durante el largo período en el que la supervivencia humana dependió del conocimiento detallado de los ritmos de la naturaleza, es probable que se hayan notado coincidencias entre eventos tales como la aparición de frutos comestibles, el arribo de pájaros y la aparición de plagas, y las marchas estacionales de temperatura, precipitación e intensidad y dirección de los vientos en las distintas épocas del año.

La definición de fenología ha tenido una evolución paralela al desarrollo de la disciplina. Inicialmente se enfatizó el aspecto descriptivo, como quedó plasmado por Lieth (1974), quien la definió como "el arte de observar las fases del ciclo de vida o las actividades de plantas y animales en su ocurrencia temporal a través del año". Posteriormente, quizás en el afán por explicar estos fenómenos, se incluyó la relación entre la temporalidad de los eventos biológicos y la estacionalidad climática (US/IBP Phenology Committee 1972, Barbour *et al*. 1980). Sin embargo, numerosos estudios han mostrado que la periodicidad de los eventos fenológicos no siempre está relacionada con claves próximas, como las climáticas, lo que hace que esta nueva definición sea, en el mejor de los casos, incompleta. Actualmente se reconoce el papel de claves últimas como las interacciones bióticas (Gentry 1974, Frankie 1975, Stiles 1977, Aide 1992), los factores endógenos (Van Schaik *et al*. 1993, Loubry 1994) y las relaciones filogenéticas (Kochmer y Handel 1986, Wright & Calderón 1995, Harvey & Pagel 1995) en la determinación de la periodicidad biológica de las plantas del bosque neotropical.

Los eventos fenológicos son conocidos como fenofases. Es útil distinguir dos categorías para las fenofases del ciclo de vida de las plantas: vegetativas y reproductivas. Las primeras incluyen básicamente la producción de hojas nuevas y la caída de hojas (en ocasiones, ambas fenofases se agrupan bajo el término foliación). Las fenofases reproductivas son la floración y la fructificación. Generalmente, la descripción de las fenofases reconoce etapas de desarrollo, por ejemplo, el crecimiento de las yemas foliares, la expansión de la lámina, la senescencia de hojas o flores y la maduración de frutos. Al hacer la distinción entre fenofases no se debe perder de vista que existen interrelaciones entre ellas (Van Schaik *et al*. 1993) y que pueden ocurrir simultáneamente.

Historia de los estudios fenológicos neotropicales

Aunque P. H. Allen presentó en 1956 datos fenológicos anecdóticos para 280 especies de árboles en su descripción de los bosques de Golfo Dulce, Costa Rica, los estudios específicos sobre fenología en bosques lluviosos neotropicales no se iniciaron sino hasta ya entrada la segunda mitad del siglo XX. Antes de la década de 1960, los aspectos fenológicos de las plantas neotropicales aparecían en la literatura como notas o secciones pequeñas de tratados florísticos o de artículos largos principalmente relacionados con plantas de importancia económica (ver referencias en Frankie *et al*. 1974). Existe un caso excepcional de registros de fenología reproductiva para especies maderables en Guyana, correspondiente a un período de más de un siglo (ter Steege & Persaud 1991). Aunque estos datos están dispersos en años no consecutivos desde 1887 a 1989, permiten tener una estimación bastante precisa de la probabilidad de encontrar una especie en floración o fructificación en un determinado mes.

En la década de 1960 solamente aparecieron publicados dos estudios basados, al menos en parte, en trabajos de campo. El primero fue el de Fournier y Salas (1966) sobre la fenología de 100 especies leñosas de un bosque tropical húmedo de tipo monzónico en Villa Colón, Costa Rica. Tres años más tarde, Croat (1969) describió la fenología del bosque en la Isla de Barro Colorado, Panamá, incluyendo datos de 1 181 especies de árboles, arbustos, hierbas y plantas trepadoras. Este estudio, del cual existen dos versiones actualizadas (Croat 1975, 1978), es quizás el análisis fenológico más completo hasta la fecha de una comunidad de bosque húmedo y lluvioso neotropical.

Fuera del trabajo de Croat (1969, 1975, 1978), no existe ningún estudio en el que se haya analizado la fenología de una comunidad completa por medio de observaciones directas. En realidad, incluir en un estudio de este tipo a todas las especies que conforman una comunidad es una tarea titánica y prácticamente imposible, y de hecho el mismo trabajo de Croat está basado en cierta medida en datos obtenidos de ejemplares de herbario. Por esta razón, los estudios fenológicos realizados a nivel de la comunidad se han basado en la observación del comportamiento temporal de un número más o menos grande, pero limitado, de especies. Fournier y Salas (1966) estudiaron la fenología de 100 especies leñosas. Frankie *et al*. (1974) y Opler *et al*. (1980) describieron los patrones fenológicos de 185 especies de árboles del dosel y plantas del sotobosque en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Hilty (1980) estudió la periodicidad de la floración y fructificación de 164 especies con altura mayor de 3 m en un bosque húmedo premontano en Colombia. Carabias-Lillo y Guevara (1985) analizaron una muestra de 42 especies arbóreas y arbustivas en Los Tuxtlas, México. Todos estos estudios han excluido a las hierbas terrestres y epífitas, así como a las trepadoras, a pesar de que todas ellas se reconocen como elementos importantes de las comunidades boscosas tropicales.

Un enfoque alternativo ha consistido en seleccionar especies utilizando criterios taxonómicos, ecológicos o morfológicos. Aide (1993) estudió los patrones de desarrollo foliar en individuos juveniles de 32 especies leñosas en la Isla de Barro Colorado. Gentry (1974) estudió la floración de un grupo de bignoniáceas; Milton y colaboradores (Milton *et al*. 1982, Milton 1991) se enfocaron en especies de Moraceae, mientras que Alencar (1994) estudió cinco especies de sapotáceas. Varias especies de palmas fueron el objeto de estudio de De Steven *et al.* (1987), Ibarra-Manríquez (1992) y de Peres (1994a). Augspurger (1983) estudió los patrones fenológicos reproductivos de seis especies de arbustos del sotobosque en la Isla de Barro Colorado. La foliación, la floración y la fructificación de 43 especies de lianas en la misma localidad fueron investigadas por Putz y Windsor (1987), e Ibarra-Manríquez *et al*. (1991) presentaron datos fenológicos sobre 35 especies de lianas y 24 de árboles con semillas anemócoras en Los Tuxtlas. El gremio de las lianas también fue estudiado por Morellato y

Leitão-Filho (1996), y Wright (1991), combinando criterios taxonómicos y ecológicos, estudió la fenología de cuatro especies de *Psychotria* y tres de *Piper* del sotobosque. Algunos estudios formaron parte de proyectos enfocados al análisis de la conducta o de la dinámica de poblaciones animales (Stiles 1978, Peres 1994b).

Recientemente ha habido una tendencia en los estudios fenológicos neotropicales a concentrarse en una sola especie. Si bien estos estudios han permitido probar hipótesis sobre las causas de los patrones fenológicos, tienen limitaciones para hacer generalizaciones aplicables a nivel de la comunidad. A pesar de la información fenológica general incluida en tratados sobre la historia natural de regiones neotropicales (Janzen 1983, González-Soriano *et al*. 1997), sólo se conoce con mucha precisión la fenología de un grupo reducido de especies. Mori y Kallunki (1976) estudiaron la fenología foliar y reproductiva de *Gustavia superba* (Lecythidaceae). Augspurger (1981, 1982) estudió la fenología reproductiva de *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). Posteriormente, Aide (1991, 1992) utilizó estas dos especies para probar hipótesis sobre la relación entre la sincronía fenológica y la herbivoría por insectos. Otras especies que han sido objeto de estudios fenológicos han sido la liana *Passiflora pittieri* (Longino 1986), el arbusto *Piper arieianum* (Marquis 1988), la orquídea *Catasetum viridiflavum* (Zimmerman *et al*. 1989) y otro arbusto, *Miconia centrodesma* (Levey 1990). Una tendencia relacionada, pero distinta, está representada por estudios fenológicos realizados para especies individuales pero con fines aplicados. En Manaos, Brasil, se registraron datos fenológicos por varios años para un gran número de especies arbóreas con el objetivo de determinar la mejor época para colectar semillas de cada especie (Alencar *et al*. 1979). Las especies se seleccionaron por su valor económico en los mercados local, nacional e internacional como productoras de madera, aceites esenciales, resina, goma, látex y frutos. En la Amazonia colombiana, Vélez (1992) llevó a cabo un estudio fenológico de 19 frutales silvestres utilizados por las comunidades indígenas de la región de Araracuara. En la reserva Ducke, Manaos, Brasil, se realizaron estudios para generar información básica sobre fenología foliar y reproductiva con el fin de promover el cultivo de frutas nativas en la región. Algunas de las especies estudiadas fueron: *Aniba duckei* (Magalhães & Alencar 1979), *Pourouma cecropiifolia* (Falcão & Lleras 1980a), *Poraqueiba sericea* (Falcão & Lleras 1980b), *Couma utilis* (Falcão & Lleras 1981), *Couepia bracteosa* (Falcão *et al*. 1981a), *Rollinia mucosa* (Falcão *et al*. 1981b), *Annona muricata* (Falcão *et al*. 1982), *Theobroma grandiflorum* (Falcão & Lleras 1983) y *Eugenia stipitata* (Falcão *et al*. 1988). Con el propósito de seleccionar especies apropiadas para la reforestación de áreas degradadas luego de la minería en la Amazonia oriental, Knowles y Parrota (1995) elaboraron un sistema de selección que incluyó, entre otros criterios, el comportamiento fenológico de la especie, evaluado a través de 14 años de observaciones en 160 especies de árboles del bosque primario.

Durante estas cuatro décadas de desarrollo de la fenología neotropical, los estudios no se han limitado a describir patrones, sino que hay una tendencia creciente hacia la búsqueda de las causas de los patrones observados. Estos estudios han reconocido la distinción crítica que debe hacerse entre causas o claves próximas, o sea, las señales biofísicas de inicio de eventos fenológicos, y las causas o claves últimas, o sea, las razones de tipo ecológico-evolutivo para la existencia de un patrón fenológico particular. Entre las causas próximas se han investigado principalmente la precipitación, la temperatura, la radiación solar (Jones 1967, Frankie *et al*. 1974, Opler *et al*. 1976, ter Steege & Persaud 1991, Wright & Van Schaik 1994), y el estado hídrico de la planta (Borchert 1983, 1994; Machado & Tyree 1994). En el análisis de las causas últimas se ha enfatizado el papel de las interacciones bióticas (Frankie *et al*. 1974, Gentry 1974, Stiles 1977, 1978; Aide 1988, 1991, 1992, 1993) y más recientemente el papel de las relaciones filogenéticas entre taxones (Wright & Calderón 1995).

La distribución geográfica de los estudios sobre fenología de bosques lluviosos neotropicales es tremendamente desigual. La mayoría de los estudios se han realizado en áreas naturales protegidas donde es más probable que los investigadores puedan concluir exitosamente estudios a mediano o largo plazo. Prácticamente todos los estudios experimentales se han llevado a cabo en la Estación Biológica La Selva en Costa Rica y en la Isla de Barro Colorado en Panamá. El resto de los estudios hasta ahora publicados corresponden a localidades dispersas en Brasil, Costa Rica, Colombia, Guyana, la Guayana Francesa, México y Perú (Tabla 17.1). Este sesgo geográfico restringe la posibilidad de detectar patrones fenológicos generales. En particular, la cantidad disponible de datos no es suficiente para describir tendencias fenológicas latitudinales para estos bosques. Aún así, Terborgh (1992) sugirió que la convergencia de patrones fenológicos en los trópicos es tan consistente que un investigador experimentado puede hacer deducciones precisas sobre el clima prevaleciente en una localidad al examinar la temporalidad del comportamiento de la vegetación, y viceversa.

Los patrones fenológicos y su variabilidad

Los patrones fenológicos de la vegetación pueden observarse a niveles sucesivos de organización desde individuos, poblaciones, especies, gremios, hasta comunidades (Rathcke & Lacey 1985, Primack 1985, Newstrom *et al*. 1994a,b). La variabilidad fenológica puede deberse a las respuestas particulares de las especies o gremios que conforman la comunidad, a las diferencias entre individuos coespecíficos dependiendo de su *status* fisiológico o localización en determinados microhábitats, e incluso al comportamiento desigual de las partes de un individuo. Esta variabilidad, que en última instancia puede ser la más importante en términos ecológicos y evolutivos, tiende a ocultarse en las descripciones generales de los ritmos biológicos de las comunidades. El análisis detallado de los estudios de caso que se presentan a continuación pone de manifiesto la gran complejidad y diversidad de patrones fenológicos foliares y reproductivos de los bosques húmedos y lluviosos neotropicales (Newstrom *et al*. 1994b).

Fenología foliar

La fenología foliar de los bosques húmedos y lluviosos neotropicales ha recibido relativamente poca atención en comparación con la fenología reproductiva, quizás porque estos bosques están conformados mayoritariamente por plantas que conservan su follaje a lo largo del año. Los estudios que presentan datos de fenología foliar señalan a grandes rasgos que tanto a nivel de la comunidad (Croat 1969, Frankie *et al*. 1974, Alencar *et al*. 1979, Carabias-Lillo & Guevara 1985, Peres 1994b) como de grupos pequeños de especies (Putz & Windsor 1987, Milton 1991), existe un pico de caída y producción de hojas durante la estación de menor precipitación. Sin embargo también se han observado patrones fenológicos foliares claramente estacionales que aparentemente no están relacionados con las fluctuaciones en la precipitación (Loubry 1994).

Observaciones fenológicas realizadas para especies leñosas en Los Tuxtlas, México, mostraron que la caída y producción de hojas ocurren durante todo el año (Carabias-Lillo & Guevara 1985). Para la mayoría de las especies caducifolias estudiadas, la caída máxima de hojas está asociada a la temporada de secas (marzo a mayo), mientras que el mínimo corresponde a la estación húmeda invernal, conocida como época de “nortes” (el término “norte” se refiere a una masa polar de aire frío y húmedo que viaja hacia el sur). La producción de hojas también se extiende desde el inicio de la época de secas hasta el inicio de la estación lluviosa (junio), aunque algunas especies producen hojas en un período corto durante las secas (Carabias-Lillo & Guevara 1985).

En la Estación Biológica La Selva se observaron dos picos de producción de hojas. El mayor se presenta a la mitad de la temporada seca más severa (febrero), mientras que el menor

TABLA 17.1. Síntesis de estudios fenológicos realizados en los bosques lluviosos de bajura del neotrópico. En la primera columna se señalan el país y la localidad de estudio, las coordenadas geográficas y la precipitación anual promedio. Se presenta, además, el nivel de estudio (gremio, número de especies, etc.), el evento fenológico y la referencia. **Ca** es caída de hojas, **Ho** es producción de hojas, **Fl** es floración y **Fr** es fructificación. El asterisco (*) indica producción de retoños vegetativos.

Localidad	Nivel de estudio o especies	Evento fenológico Ca	Ho	Fl	Fr	Referencia
BRASIL						
Reserva Ducke, Manaos	*Aniba duckei*	x	x	x	x	Magalhães y Alencar (1979)
3° 8' S, 60° 2 'W	27 especies arbóreas	x	x	x	x	Alencar *et al*. (1979)
2 200 mm	*Pourouma cecropiifolia*			x	x	Falcão y Lleras (1980a)
	Paraqueiba sericea			x	x	Falcão y Lleras (1980b)
	Couma utilis			x	x	Falcão y Lleras (1981)
	Couepia bracteosa	x	x	x	x	Falcão *et al*. (1981a)
	Rollinia mucosa			x	x	Falcão *et al*. (1981b)
	Annona muricata			x	x	Falcão *et al*. (1982)
	Theobroma grandiflorum	x	x	x	x	Falcão y Lleras (1983)
	Eugenia stipitata				x	Falcão *et al*. (1988)
	5 especies de Sapotaceae	x		x	x	Alencar (1994)
Alto Río Urucu, Amazonia	9 especies de palmas				x	Peres (1994a)
4° 50' 52" S, 65° 16' 5" W	253 especies de dosel					
3 256 mm	y sotobosoque		x	x	x	Peres (1994b)
Campinas						
22° 49' 45" S, 47° 6' 33" W	136 especies de trepadoras			x	x	Morellato y Leitão-Filho (1996)
1 381 mm						
COLOMBIA						
Alto Yunda						
3° 32' N, 76° 48' W	164 especies arbóreas			x	x	Hilty (1980)
5 500 mm						
Ararácuara, Amazonia						
0°20' S, 72° 30' W	19 frutales silvestres				x	Velez (1992)
3 000 mm						
COSTA RICA						
La Selva	185 especies de árboles	x	x	x	x	Frankie *et al*. (1974)
10° 25' N, 81° 1' W	27 especies polinizadas					
4 000 mm	por colibríes			x		Stiles (1978)
	154 especies arbóreas		x	x	x	Opler *et al*. (1980)
	Piper arieianum			x		Marquis (1988)
	Miconia centrodesma				x	Levey (1990)
Parque Nacional Corcovado						
8° 33' N, 83° 35' W	*Passiflora pittieri*		x*			Longino (1986)
3 970 mm						
Villa Colón,						
Provincia de San José						
9° 55' N, 84° 22' W	100 especies leñosas			x		Fournier y Salas (1966)
1 814 mm						

Continuación tabla 17.1

Localidad	Nivel de estudio o especies	Evento fenológico Ca	Ho	Fl	Fr	Referencia
GUYANA						
Reserva Forestal 'HMPS'						
6° 48' N, 58° 8' W	190 especies de árboles			x	x	ter Steege y Persaud (1991)
2 760 mm						
GUAYANA FRANCESA						
Saint-Élie						
5°N 30', 53°W	92 especies caducifolias	x				Loubry (1994)
2 000-4 000 mm						
MÉXICO						
Los Tuxtlas, Veracruz	22 especies árboreas	x	x	x	x	Carabias-Lillo y Guevara (1985)
18° 35' N, 96° 6' W	11 especies de palmas			x	x	Ibarra-Manríquez (1992)
4 900 mm	59 especies de lianas y árboles anemócoros			x	x	Ibarra-Manríquez *et al*. (1991)
Chajul, Chiapas						
16° 44' N, 91° 5' W	202 especies de árboles			x	x	Ruíz-Vidal (com. personal)
2 336 mm						
PANAMÁ						
Isla de Barro Colorado	1 181 especies			x	x	Croat (1969)
9° 9' N, 79° 51' W	*ca.* 1 200 epecies			x	x	Croat (1975)
2 631 mm	*Hybanthus prunifolius*			x	x	Augspurger (1981)
	6 especies arbustivas			x	x	Augspurger (1982)
	194 especies de árboles, arbustos, lianas y epífitas			x		Foster (1982a)
	2 especies de *Ficus*				x	Milton *et al*. (1982)
	43 especies de lianas y 26 especies de árboles		x	x	x	Putz y Windsor (1987)
	13 especies de palmas		x	x	x	De Steven *et al*. (1987)
	Catasetum viridiflavum			x		Zimmerman *et al*. (1989)
	ca. 20 especies leñosas	x				Wright y Cornejo (1990)
	7 especies arbustivas		x	x		Wright (1991)
	6 especies de Moraceae		x		x	Milton (1991)
	Gustavia superba		x			Aide (1991)
	32 especies leñosas		x			Aide (1993)
Zona del Canal	*Gustavia superba*	x	x	x	x	Mori y Kallunki (1976)
1 896 mm						
PANAMÁ y COSTA RICA	76 especies de Bignoniaceae			x		Gentry (1974)

tiene lugar en septiembre, durante la pequeña temporada seca conocida localmente como "veranillo". Para los árboles del dosel, la mayor producción corresponde a la estación seca principal (Frankie *et al*. 1974), mientras que para muchos arbustos la producción de hojas nuevas ocurre prácticamente de manera continua (Opler *et al*. 1980). La caída de hojas se concentra en la

primera estación seca, aunque muestra un incremento en los meses más lluviosos (noviembre a enero). La mayor caída de hojas para árboles del dosel ocurre de enero a mayo (Frankie *et al*. 1974); en cambio, para las plantas del sotobosque no se observan picos anuales de caída de hojas (Opler *et al*.1980). En Corcovado, Costa Rica, Boinski y Fowler (1989) observaron dos picos en la abundancia de hojas recién producidas, uno hacia el final y otro al comienzo de la estación húmeda. La temporalidad de este fenómeno es más parecida a lo que ocurre en la Isla de Barro Colorado que a lo observado en la Estación Biológica La Selva.

En la Isla de Barro Colorado, las hojas nuevas son más abundantes al inicio de la temporada lluviosa. Sin embargo, se distinguen otros picos de producción: el segundo ocurre a mediados de la temporada de lluvias, y el tercero, restringido principalmente a árboles perennifolios y arbustos del sotobosque, tiene lugar al comienzo de la estación seca (Leigh & Wright 1990, Aide 1993). La caída de hojas alcanza su máximo al principio de la estación seca y permanece alta durante ella (Wright & Cornejo 1990).

Desde los primeros estudios fenológicos modernos se hizo evidente que existe una gran variación interanual en la fenología foliar. Alencar *et al*. (1979) observaron que el número de plantas sin follaje alcanza su máximo en la estación seca o al final de la estación lluviosa. Sin embargo, pocas especies perdieron las hojas durante todos los años del estudio, y cuando sí lo hicieron, la defoliación no ocurrió en el mismo mes. La especie de árbol *Virola michellii* es un ejemplo de esta irregularidad ya que sólo perdió totalmente el follaje en dos de los once años de estudio, en septiembre de 1975 y en julio de 1976.

Varios trabajos realizados en la Isla de Barro Colorado han mostrado la gran variabilidad interespecífica en los patrones de fenología foliar. Putz y Windsor (1987) hicieron una comparación entre gremios ecológicos al analizar la fenología foliar de las lianas y de los árboles de este bosque. Ellos encontraron una mayor proporción de especies perennifolias y períodos más largos de producción de hojas para las lianas que para los árboles. Además, los árboles tolerantes a la sombra presentaron períodos más cortos de producción de hojas que los demandantes de luz.

En un estudio realizado también en la Isla de Barro Colorado con 32 especies de plantas leñosas, Aide (1993) registró diferentes patrones, que abarcaban una gama que iba desde una producción continua de hojas hasta una altamente sincrónica, y en períodos que oscilaban entre 6 y 12 meses. Alrededor del 20% de la producción anual de hojas ocurrió durante los meses más secos (febrero, marzo y abril) pero no hubo diferencias entre las producciones de hojas de las estaciones seca y lluviosa. El grado de variabilidad entre individuos depende de la especie. En *Hybanthus prunifolius* y *Rinorea sylvatica*, el 90% de las hojas nuevas se produjo en un mes. En otras especies la producción de hojas fue continua durante el año. Las especies más sincrónicas produjeron las hojas nuevas al inicio de las lluvias o en la transición de lluvias a secas, pero algunas lo hicieron en los dos períodos. Inclusive unas más extendieron el periodo de producción hasta el "veranillo" siguiente.

La comparación fenológica de especies pertenecientes a un mismo grupo taxonómico también muestra un alto grado de variabilidad. Milton (1991) estudió la fenología foliar de seis especies de Moraceae: *Ficus insipida* y *F. yoponensis* (sect. *Pharmacosycea*), *F. obtusifolia* y *F. costaricana* (sect. Urostigma), *Cecropia insignis* y *Poulsenia armata*. Las dos especies de *Urostigma* son completamente caducifolias, pero producen las hojas nuevas inmediatamente después de que tiran las viejas. Las seis especies tiraron hojas viejas a lo largo del año y produjeron cohortes de hojas nuevas a intervalos promedio menores a un año. *Poulsenia armata*, *C. insignis* y *F. yoponensis* produjeron pequeñas cantidades de hojas de manera más o menos continua, aunque ocasionalmente se reconocieron picos de producción.

Finalmente, algunos grupos taxonómicos pueden mostrar menos variabilidad. Por ejemplo, el grupo de las palmas, aparte de variaciones estacionales débiles en las tasas específicas de

producción anual de hojas, tienen un crecimiento vegetativo esencialmente continuo a lo largo del año (De Steven *et al*. 1987).

Fenología reproductiva

En contraste con los exiguos datos sobre fenología foliar para bosques húmedos neotropicales, la fenología reproductiva ha recibido considerable atención. Esto puede deberse en parte a que el conocimiento de los ritmos de producción de flores y frutos es fundamental para entender las relaciones entre las plantas y los animales que dependen de ellas (Leigh & Wright 1990). La temporalidad de las actividades reproductivas parece ser más compleja que la fenología foliar. En términos muy generales se ha reconocido una coincidencia entre la producción de flores y la época seca, en tanto que la maduración de los frutos generalmente ocurre durante la época de lluvias (ver Fig. 17.1 a, b, c). Aun en sitios como, por ejemplo, la región del Alto Yunda en Colombia, donde la precipitación anual, además de ser muy alta, presenta una distribución relativamente uniforme a lo largo del año (Fig. 17.1d), se han observado ciertos ritmos en la producción de flores y frutos (Hilty 1980). En Guyana la floración ocurre durante todo el año, e incluso durante la época de menor floración, el 34% de las especies produce flores (ter Steege & Persaud 1991). En este sitio, el pico de floración ocurre entre septiembre y noviembre, y coincide con la estación larga de menor precipitación, mientras que la fructificación se presenta en las dos estaciones de menor precipitación (Fig. 17.1e).

En la comunidad vegetal de Los Tuxtlas, México, también se presentan flores durante todo el año. Sin embargo, la fenología floral se caracteriza por una abundante producción en la época de secas, con otro pico importante al inicio de la estación lluviosa. La producción de frutos se presenta de manera continua en el año, pero se distingue claramente un aumento durante las lluvias (Fig. 17.1a). Para los árboles y lianas con semillas dispersadas por viento se observó un pico adicional de fructificación en la época de "nortes" (Ibarra-Manríquez *et al*. 1991), a pesar de que a nivel de la comunidad hay una disminución de frutos durante esta época y al inicio de la estación seca (Carabias-Lillo & Guevara 1985).

La floración en la Estación Biológica La Selva es claramente estacional, aunque el patrón parece ser un poco más complejo (Figura 17.1b). Los picos importantes de floración ocurren durante los dos primeros meses de la primera estación seca (febrero-marzo) y en la estación de lluvias (Frankie et *al*. 1974). Las especies que florecen estacionalmente lo hacen en una de las estaciones secas, o en ambas, o en una o ambas estaciones de lluvia. En cambio, las especies que florecen durante períodos más extensos lo hacen en dos o más estaciones consecutivas. El pico de producción de frutos maduros está estrechamente relacionado con la segunda estación seca (agosto-octubre; Frankie *et al*. 1974).

La fenología reproductiva de la flora de la Isla de Barro Colorado ha sido descrita extensamente por Croat (1969, 1975, 1978). Los árboles grandes presentan un pico de floración entre febrero y junio, y alcanzan un máximo en marzo y abril, justo al final de la estación seca. La producción de frutos para estos mismos árboles muestra dos picos, uno grande en abril, principalmente para especies con frutos y semillas dispersadas por el viento, y otro más amplio, de julio a septiembre, principalmente para especies zoócoras, es decir, con frutos y semillas dispersadas por animales (Figura 17.1c). En contraste, Leigh y Wright (1990) ubican la época de mayor producción de frutos al comienzo o casi al comienzo de las lluvias, aunque también reconocen el segundo pico de fructificación a la mitad de la estación de lluvias. A partir de 194 especies de árboles, arbustos, lianas y epífitas, Foster (1982a) registró un pico de floración entre marzo y junio y otro entre septiembre y octubre, así como una depresión ligera en julio y agosto y una severa de noviembre a febrero.

En la Amazonia brasileña se presentan flores y frutos a lo largo de todo el año. Sin embargo, la floración tiene un claro pico al final de la estación seca y al inicio de las lluvias (agosto a noviembre), con un pico menor en la estación de lluvias (marzo y abril). El mismo patrón fue

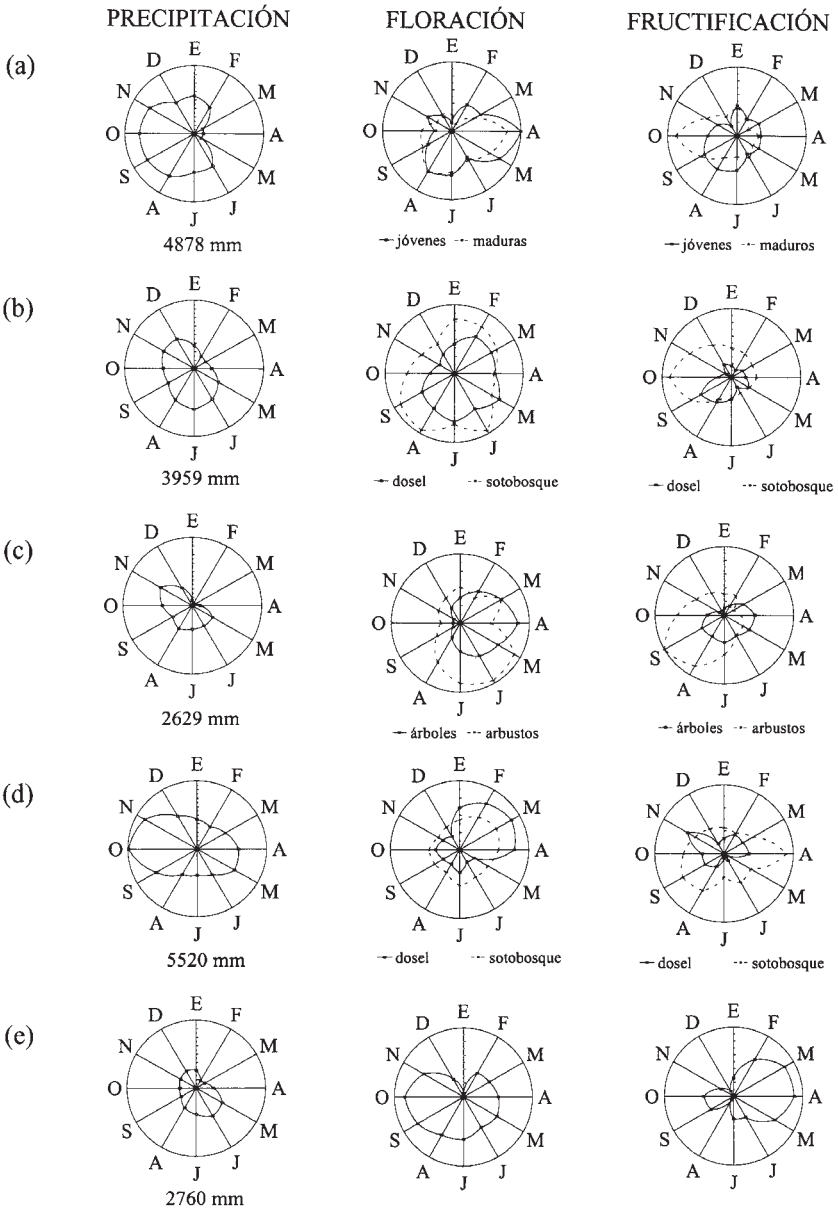


FIGURA 17.1. Patrones anuales de precipitación, floración y fructificación en cinco sitios de bosque lluvioso de bajura en el neotrópico. (a) Los Tuxtlas, México, 22 especies de árboles, se registraron flores y frutos en estado joven y maduro (Carabias-Lillo & Guevara 1985). (b) Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 93 especies de árboles del dosel y 92 especies de árboles del sotobosque (Frankie *et al*. 1974). (c) Isla de Barro Colorado, Panamá, 365 especies de árboles y 93 especies de arbustos (Croat 1969, 1975). (d) Alto Yunda, Colombia, 164 especies de árboles (Hilty 1980). (e) Reserva Forestal 'His/Her Majesty Penal Settlement', Guyana, 190 especies de árboles (ter Steege & Persaud 1991). En las gráficas de precipitación, los ejes radiales representan un intervalo de 800 mm.

observado en la región del río Urucu, un bosque de *tierra firme* situado en la parte occidental de la Amazonia (Peres 1994b). Aunque se encuentran frutos durante todo el año, hay un pico de fructificación en la estación de lluvia entre noviembre y enero (Lovejoy & Bierregaard 1990). En la misma región, Alencar *et al*. (1979) encontraron que 63% de las especies estudiadas florecieron entre julio y diciembre, período que corresponde a la estación seca, mientras que 37%

lo hicieron entre noviembre y agosto, la época de mayor precipitación. Respecto a la fructificación, un 70% de las especies produjo frutos entre septiembre y mayo (lluvias), un 15% entre julio y diciembre (secas), y otro 15% en la época de transición comprendida entre enero y agosto.

La producción de flores en el bosque del Parque Nacional de Manú, Perú, muestra un gran incremento a la mitad de la estación seca (julio) y se mantiene en niveles altos hasta noviembre, cuando comienza la estación lluviosa. La fructificación presenta un pico temprano en octubre y un segundo pico a mediados de la estación de lluvia, entre enero y marzo, aunque la abundancia de frutos se mantiene hasta abril (Terborgh 1990).

Los registros fenológicos que abarcan varios años han dejado ver la variación interanual de los comportamientos fenológicos reproductivos. Este tipo de variabilidad en la floración se ha observado en especies de sotobosque en la Estación Biológica La Selva (Opler *et al*. 1980), en árboles del dosel en Manaos (Alencar *et al*. 1979) y en Los Tuxtlas (Carabias-Lillo y Guevara 1985), y en el gremio de plantas visitadas por colibríes (Stiles 1978).

Existen evidencias de que la fenología reproductiva de las especies que conforman un gremio es muy variable. Augspurger (1983) estudió la fenología floral de seis arbustos del sotobosque en la Isla de Barro Colorado y encontró que la fenología difiere grandemente entre las seis especies, a nivel de individuos y de poblaciones, tanto respecto a la duración de la floración como a la sincronía entre individuos coespecíficos. Tres especies mostraron una floración masiva (*Hybanthus prunifolius*, *Turnera panamensis* y *Rinorea sylvatica*), una especie (*Psychotria horizontalis*) presentó un tipo intermedio de floración, y las otras dos (*Erythrina costaricensis* var. *panamensis* y *Pentagonia macrophylla*) correspondieron al tipo "estado constante" ("steady state"), que consiste en una producción continua en el tiempo.

También se ha reconocido que existe variabilidad fenológica entre miembros de un mismo grupo taxonómico. Un claro ejemplo de este tipo de variación lo constituye el estudio de Gentry (1974) sobre la fenología floral de 76 especies de Bignoniaceae. Para esta familia, Gentry reconoció la existencia de cinco patrones de floración. El primero está asociado a la polinización por murciélagos y los otros cuatro a la polinización por abejas. Entre estos últimos, el tipo que Gentry llama "cornucopia" es el más generalizado y consiste en la producción de numerosas flores durante un período largo, lo cual atrae a muchos y muy variados polinizadores potenciales. El tipo "estado constante" se caracteriza por una producción de pocas flores al día pero a lo largo de un período de al menos un mes de duración. El tipo denominado explosivo ("big bang") corresponde a una floración masiva y altamente sincrónica durante un período muy corto (incluso de unos pocos días al año); la polinización de estas plantas depende de insectos que abandonan su forrajeo habitual para aprovechar esta abundante pero efímera fuente de néctar. El tipo "explosivo múltiple" ("multiple bang") consiste en que las flores se producen sincrónicamente en numerosos períodos cortos distribuidos a lo largo del año. A diferencia de las bignoniáceas, el grupo de palmas estudiado por De Steven *et al*. (1987) da la impresión de ser muy homogéneo en su fenología reproductiva. Sin embargo, el análisis detallado de estas especies muestra importantes diferencias entre los patrones estacionales de cada una de ellas.

La variabilidad en la fenología reproductiva a nivel intraespecífico también ha sido ampliamente documentada. Para *Piper arieianum*, Marquis (1988) encontró dos patrones de floración. El primero consistió en picos altamente sincronizados en los cuales la mayoría de las plantas florecían y la mayoría de sus inflorescencias producían flores; el segundo consistió en una floración extendida durante la cual pocas plantas florecían y pocas de sus inflorescencias producían flores. Los individuos de cinco de las seis especies de moráceas estudiadas por Milton (1991) mostraron asincronía en el inicio de la producción de siconos, fenómeno también observado para *Ficus yoponensis* en Los Tuxtlas (Ibarra-Manríquez &

RECUADRO 17.1 La influencia del fenómeno climático de El Niño sobre la fenología del bosque neotropical. **S. Joseph Wright**

El Niño-Oscilación Sureña (ENOS) o "El Niño", es la causa principal de la variación interanual climática en los trópicos. El ENOS se refiere a la circulación del conglomerado atmósfera-océano a través del Pacífico ecuatorial. Los vientos occidentales concentran las aguas superficiales cálidas en el Pacífico occidental, lo que incrementa la convección y la precipitación y reduce la presión atmosférica. A su vez, en el Pacífico oriental las aguas frías que se encuentran bajo la superficie del océano ascienden y el aire troposférico desciende, lo que suprime la convección y la precipitación y aumenta la presión atmosférica. El Índice de Oscilación Sureña (SOI por sus siglas en inglés), que cuantifica la diferencia en las presiones atmosféricas a través del Pacífico ecuatorial, muestra una periodicidad de 24 meses (Rasmusson *et al*. 1990), con valores extremos en intervalos irregulares multi-anuales durante los fenómenos de El Niño y La Niña. Durante un año de El Niño, los vientos occidentales se debilitan y las cálidas aguas superficiales, así como la actividad convectiva cambian su trayectoria hacia el oriente, provocando sequías en Indonesia y a la vez lluvias torrenciales en las Islas Galápagos y en las costas de Perú y Ecuador. El Niño también trae sequía al sur de Centroamérica, al norte de Suramérica y a la Amazonía. Una menor nubosidad y un incremento en la radiación solar contribuyen a que la temperatura ambiental se eleve entre 0.5 y 1 °C durante un evento de El Niño. En contraste, el fenómeno de La Niña produce temperaturas más frías, condiciones más nubosas y precipitaciones por encima de lo normal para las mismas regiones. La periodicidad de 24 meses que muestra el SOI se traduce, en gran parte del neotrópico, en años secos, soleados y calientes que se alternan con años húmedos, nublados y fríos (Aceituno 1988). Las consecuencias de este fenómeno en la fenología reproductiva de las plantas del bosque tropical encuentran respuesta parcial en una serie de datos provenientes de Centroamérica.

En la Isla de Barro Colorado, en Panamá, la producción de frutos a nivel comunitario se ha estudiado por más de 14 años seguidos y en ese período se presentaron varios fenómenos de El Niño (Foster 1982b, Wright *et al*. 1999). Los años en los que se observó la mayor producción de frutos fueron los años de El Niño de 1969, 1992 y 1997, y los años en los que la producción de frutos fue más baja ocurrieron un año después: en 1970, 1993 y 1998. En la isla, la radiación solar se ha registrado desde 1984; de esa forma se encontró que hasta ahora 1997 fue el año que presentó mayor irradiación en la estación húmeda. Valores igualmente altos de irradiación ocurrieron entre 1989 y 1992. Adicionalmente, las estaciones secas de 1969, 1992 y 1997 fueron muy severas, en tanto que las estaciones secas de 1989 a 1991 fueron "suaves". A nivel de comunidad la mayor producción de frutos coincidió con las estaciones secas más severas y con una irradiación solar elevada durante la estación húmeda, típico de años de El Niño. En todos los casos la producción de frutos descendió a niveles muy bajos un año después.

En varias partes del trópico se han observado patrones similares (interanuales) en la producción de frutos. En los bosques de dipterocarpáceas de Malasia, por ejemplo, los eventos de floración masiva muchas veces coinciden con los años de El Niño, años en que la irradiación es especialmente alta (Van Schaik 1986, Ashton *et al*. 1988). En Camerún, durante El Niño de 1992 se observó un alto nivel de irradiación y una elevada producción de frutos a nivel de comunidad (Newbery *et al*. 1998). Asimismo, en Guayana Francesa, en Roraima (Brasil) y en la Amazonia peruana, se observó una elevada producción de frutos durante El Niño de 1997 (comunicaciones personales de P. -M. Forget, M. T. Nascimento y M. R. Guariguata). En fin, la evidencia disponible hasta la fecha sugiere que la actividad reproductiva del bosque húmedo y lluvioso tropical es generalmente alta durante los años de El Niño.

Para explicar la alternancia de años de alta producción de frutos y de años de baja producción se ha propuesto una hipótesis que consta de tres partes. Primero, la producción de frutos es casi siempre una función directa de la cantidad de luz solar que incide en la planta. Segundo, la sequía estimula la reproducción en las plantas. Y tercero, las reservas de carbohidratos acumuladas en la planta se agotan en años de elevada producción, lo que contribuye a una baja producción un año después. Varias fuentes aportan evidencia sólida en favor de esta hipótesis. Por un lado, en los bosques neotropicales, la asimilación diaria de carbono, la productividad primaria y el crecimiento diamétrico anual de los árboles se incrementan con una alta irradiación solar (Raich *et al*. 1991, Clark & Clark 1994, Grace *et al*. 1995). Por otro, existe un nivel crítico de déficit de agua por debajo del cual se sincroniza la floración y se estimula la fructificación en por lo menos una especie de arbusto del bosque tropical (Alvim 1960). Finalmente, muchas especies de árboles frutales alternan un año de producción alta con uno de producción baja a medida que las reservas se acumulan y se agotan (Matthews 1963). Para comprobar experimentalmente esta hipótesis habría que aumentar el nivel de luz en el dosel y a la vez eliminar artificialmente la precipitación atmosférica del sitio.

Además, y también para comprobar la hipótesis planteada anteriormente, resulta esencial promover la toma de registros fenológicos de largo plazo. Se sabe que durante el siglo XX los eventos de El Niño han ocurrido, en promedio, cada cinco años (Kiladis & Diaz 1989); sin embargo, salvo contadas excepciones, la mayoría de los estudios fenológicos duran menos de tres años, y de ese modo resulta difícil evaluar con certeza sus efectos en la comunidad boscosa. Tres razones dan prueba del valor de tener registros fenológicos de largo plazo. Primero, la ENOS es la principal fuente de variación climática interanual en los trópicos. Por lo tanto, para entender mejor la ecología del bosque tropical, es necesario

evaluar la magnitud de esa variación. En la Isla de Barro Colorado, por ejemplo, se ha observado que los efectos de El Niño pueden ramificarse a través de toda la comunidad: se ha informado que las poblaciones de mamíferos frugívoros tienden a expandirse durante los años de El Niño y a contraerse marcadamente un año después (Wright *et al.* 1999). Segundo, los estudios fenológicos de largo plazo abrirían la posibilidad de hacer generalizaciones (en el tiempo y en el espacio) acerca de los eventos de El Niño, ya que sus efectos pueden variar entre bosques (por ejemplo, en bosques con regímenes de precipitación distintos) y entre eventos dentro de un mismo bosque. Sin registros de este tipo hubiera sido difícil asociar una sequía sin precedentes que se presentó en la Isla de Barro Colorado (Panamá) luego del evento El Niño 1982-1983 con un incremento en la mortalidad de árboles respecto a años "normales" (Condit *et al.* 1996). Tercero, se predice que tanto el cambio climático global como la deforestación regional generarán una diminución en la precipitación y un incremento en las temperaturas, y que además, contribuirán a intensificar la estacionalidad en el neotrópico (Shukla *et al.* 1990, Scholes & van Breemen 1997). Los eventos de El Niño presentan todos esos atributos y su estudio aportaría un marco de referencia para predecir el estado futuro de los bosques neotropicales. Para ello, sin embargo, es necesario realizar estudios de al menos una década de duración.

Sánchez-Ríos 1997). El microhábitat particular en el que viven las especies puede ser un factor importante de variabilidad fenológica entre individuos, como lo muestra la heterogénea fenología de fructificación del arbusto *Miconia centrodesma* (Levey 1990).

Aunque los estudios analizados en esta sección ponen énfasis en la variabilidad fenológica que existe en un determinado nivel, en realidad ésta se presenta en todos los niveles de la estructura jerárquica de la comunidad. Esto lo demuestra claramente el estudio de Hilty (1980) realizado en un bosque premontano en Colombia. Si bien a nivel de la comunidad se encontró que el número de especies del dosel en floración fue más o menos constante entre años, ese no fue el caso para el número de individuos de una misma especie (ver casos similares de variabilidad intrapoblacional en la floración en Murawski y Hamrick 1992, De Steven 1994, Forget 1996 y Hall *et al*. 1996). Además, la proporción de especies del sotobosque que produjo flores unimodalmente fue menor que la de especies del dosel, mientras que el período de floración de los árboles del dosel fue más corto que el de las plantas del sotobosque. Entre las Melastomataceae, unas pocas especies de *Miconia* florecieron de manera secuencial en los distintos meses del año; en general, estas especies fructificaron siguiendo la misma secuencia que para la floración, aunque en realidad muchas especies lo hicieron bimodalmente, otras multimodalmente, y otras más de manera continua.

Causas de los patrones fenológicos

El análisis de la causalidad de los patrones fenológicos observados en los bosques húmedos y lluviosos neotropicales debe distinguir explícitamente los mecanismos o señales disparadores del inicio de un evento fenológico, de las razones de tipo evolutivo que han determinado el desarrollo de una u otra estrategia temporal para completar el ciclo de vida. Al primer conjunto se le conoce tradicionalmente como las "causas próximas", mientras que al segundo se hace referencia como las "causas últimas" del comportamiento fenológico (Marquis 1988, Milton 1991, Van Schaik *et al*. 1993, Newstrom *et al*. 1994b).

La búsqueda de causas próximas es una labor relativamente directa, y generalmente se hace a través de un enfoque correlativo en el que se busca la asociación entre la presencia de un fenómeno externo o interno a las plantas mismas y la aparición del evento fenológico de interés. Entre las señales externas o exógenas se encuentran eventos meteorológicos, o de otro tipo, como la duración del día, los cuales inducen en las plantas procesos fisiológicos que finalmente se traducen en el arranque de una fenofase. Dado que este proceso está mediado por los mecanismos fisiológicos de las plantas, en ocasiones el papel de las señales externas no es evidente (Borchert 1983). La señal endógena que determina más comúnmente los comportamientos fenológicos es el estado

hídrico de las plantas, y si bien en ocasiones esta variable fisiológica está íntimamente ligada a la disponibilidad estacional de agua en el ambiente, el almacenamiento de agua en el tallo puede oscurecer esta relación (Borchert 1994, Reich 1995; ver capítulo 11). Otro mecanismo endógeno está dado por la existencia de umbrales en la acumulación de recursos en los tejidos vegetales que permiten el desencadenamiento del evento fenológico. Por lo general, este último mecanismo es totalmente independiente de la estacionalidad ambiental de cualquier tipo, lo que evita que su efecto sea confundido con el de factores exógenos (Milton *et al*. 1982).

La búsqueda de la causas evolutivas de los distintos comportamientos fenológicos es más compleja que el análisis de los factores próximos y por ello suele ser mucho más especulativa. La posibilidad de inferir las causas últimas de los patrones fenológicos depende en gran medida del conocimiento de las características biológicas que definen a los organismos involucrados y especialmente de las tendencias en su historia evolutiva. El conocimiento de la filogenia permite determinar si un cierto rasgo fenológico puede ser el resultado de distintos mecanismos evolutivos operando sobre esa especie en particular, o si se trata de un rasgo heredado de un ancestro (Wanntorp 1983, Harvey & Pagel 1995).

Señales que disparan los eventos fenológicos: causas próximas

En las regiones templadas y frías del mundo se han buscado las causas que regulan la fenología de las plantas en los cambios estacionales del ambiente físico, especialmente en la temperatura y el fotoperíodo (Rathcke & Lacey 1985, Wright & Cornejo 1990, Reich 1995). Durante algún tiempo, los estudios de fenología tropical siguieron una tendencia similar, centrándose en el análisis de la relación entre la fenología y la variación climática anual, aunque enfatizando más la estacionalidad de la precipitación que la térmica (Croat 1969, 1975; Frankie *et al*. 1974, Opler *et al*. 1976, 1980; Alencar *et al*. 1979, Putz & Windsor 1987, Stiles 1978, Ibarra-Manríquez *et al*. 1991).

La distribución estacional de la lluvia en los trópicos es una función de la latitud (ver capítulo 7). Aunque en teoría se esperaría que en las regiones periecuatoriales la lluvia cayera de manera continua a lo largo del año, en realidad no existe ninguna región donde la lluvia no muestre algún signo de estacionalidad (Fig. 17.1), lo que permite generalizar que la lluvia es el factor común de variación climática anual para todas las regiones tropicales. La influencia de la estacionalidad de la precipitación sobre los patrones fenológicos ha sido analizada principalmente a través de correlaciones entre estos dos factores. Croat (1969) consideró que el inicio de la estación seca funciona como un mecanismo sincronizador de la floración de muchas especies del bosque de la Isla de Barro Colorado; asimismo, señaló que la estación lluviosa está asociada a una disminución en la floración, quizás como resultado de la intensa competencia entre las plantas durante este período. La influencia de la estación de secas en la fenología floral no es homogénea, sino que depende de la forma de crecimiento de las plantas y del hábitat donde crecen (Croat 1975).

Entre los distintos tipo de eventos fenológicos, Frankie *et al*. (1974) encontraron que la foliación (producción y caída de hojas) es la que mejor se ajusta a la estacionalidad climática, ya que la tasa de caída de hojas depende de la intensidad de la estación seca. Sin embargo, estos autores reconocieron que la sincronización de la floración también parece estar controlada por las condiciones climáticas prevalecientes. En particular para la floración, Opler *et al*. (1976) presentaron evidencias de que la lluvia que cae al final de la época de secas dispara la iniciación del desarrollo de las yemas florales, a través de la reducción del estrés hídrico o de la reducción repentina de la temperatura. De manera similar a lo que encontró Croat (1975), Opler *et al*. (1980) también mostraron que la fenología de la comunidad de arbustos del sotobosque es poco estacional, lo que implica que el efecto de la estacionalidad climática depende de la forma de crecimiento analizada.

Los estudios de Alencar *et al*. (1979) e Ibarra-Manríquez *et al*. (1991) también han señalado la correlación entre la fenología reproductiva y la

RECUADRO 17.2 Obtención de información fenológica

Información de herbario

El registro de datos fenológicos debe abarcar como mínimo un año, aunque la variación interanual de la actividad de muchas plantas requiere períodos de al menos cinco años o más. Por ello, los investigadores frecuentemente recurren a ejemplares de herbario para obtener información fenológica de manera rápida, ya que cuando existen suficientes especímenes de una localidad es posible determinar patrones temporales. La información fenológica contenida en los herbarios ha sido ampliamente reconocida (Fournier & Salas 1966), y de hecho fue la base del análisis fenológico realizado por Croat (1969, 1975) para la Isla de Barro Colorado. En otros casos, la información de herbario ha complementado datos obtenidos en el campo (Mori & Kallunki 1976).

A pesar de la utilidad de esta información, es necesario destacar sus limitaciones. Los especímenes de herbario no proporcionan buenos datos sobre fenología vegetativa, ya que los botánicos recolectan sobre todo plantas con estructuras reproductivas. Además, la recolección de ejemplares encaminada a la realización de listados florísticos no refleja la abundancia relativa de una especie en una comunidad o la intensidad de un evento fenológico (un ejemplar de herbario con flores puede indicar un caso aislado de floración más que un evento sincrónico compartido por numerosos individuos de la población). Finalmente, es común que el recolector botánico visite una localidad durante un tiempo breve y en una sola ocasión, por lo que el contenido de las etiquetas de herbario es un indicador pobre de la duración y la repetitividad de un evento fenológico.

Observación repetida, en el campo, de individuos marcados

La mejor estrategia metodológica consiste en obtener información por medio de la observación directa de individuos en el campo. Si bien en algunos estudios, en cada fecha se han observado diferentes individuos, generalmente se prefiere utilizar los mismos individuos marcados con etiquetas permanentes o con pintura resistente al agua. No existe un acuerdo general sobre el tamaño de la muestra para realizar las observaciones fenológicas. En cierta medida esto depende del alcance del estudio, es decir, si se trata del análisis de una comunidad o del de una familia taxonómica, de un gremio o de una sola especie. Fournier y Charpantier (1975) recomiendan utilizar al menos 10 individuos por especie, y éste fue el tamaño de muestra utilizado por Opler *et al*. (1980) en su análisis de numerosas especies. Para estudios centrados en una o unas pocas especies, se han usado desde 20 individuos (Augspurger 1983, Aide 1988) hasta decenas (Milton *et al*. 1982) o incluso una centena de ellos (Mori & Kallunki 1976, Aide 1991).

Los estudios fenológicos de plantas pequeñas (especies del sotobosque) se basan en inspecciones realizadas a simple vista. Sin embargo, esto no siempre es posible cuando se trata de plantas grandes o alejadas del piso (árboles del dosel, lianas, epífitas y hemiepífitas), por lo que en muchos estudios fenológicos de bosques lluviosos neotropicales las observaciones se han hecho desde el suelo utilizando binoculares (Hilty 1980, Carabias-Lillo & Guevara 1985, Milton 1991), y al menos en un caso también desde una torre (Putz & Windsor 1987). El uso de grúas y andadores sobre el dosel facilitará este tipo de observaciones (Lowman & Wittman 1996, Momose *et al*. 1998).

En los estudios fenológicos la frecuencia de las observaciones es crítica. Si éstas se realizan a intervalos muy espaciados existe el riesgo de que un evento rápido de foliación, floración o fructificación pase inadvertido. Aunque lo ideal sería realizar observaciones quincenales, en la mayoría de los estudios se hacen en forma mensual (Aide 1988) o a intervalos un poco más largos (Opler *et al*. 1980). Los estudios fenológicos muy detallados sí recurren a observaciones diarias durante la duración completa del evento (Augspurger 1983).

estacionalidad climática. Longino (1986) encontró una fuerte correlación negativa entre la precipitación y la producción de retoños de la trepadora *Passiflora pittieri*, especie capaz de responder inmediatamente a algún factor asociado con la temporada de sequía. Aún en sitios donde hay abundante disponibilidad de agua a lo largo del año, los patrones fenológicos son sensibles a pequeñas disminuciones de humedad que tienen lugar durante temporadas cortas (Hilty 1980).

Algunos estudios indican que el comportamiento estacional de la precipitación en ocasiones no explica el comportamiento fenológico. Loubry (1994) encontró que la producción estacional de hojas no está correlacionada con la precipitación ni está ligada a la estación seca. En cambio, la caída de hojas parece estar estrechamente relacionada con las variaciones en el fotoperíodo, aunque éstas sean débiles.

Las fluctuaciones en la disponibilidad de agua no necesariamente se hacen evidentes al analizar los patrones de precipitación porque el suelo funciona como un almacén de agua. Por ello, puede ser más revelador analizar el contenido de agua en el suelo y su relación con la fenología (Borchert 1994). Además, este factor tiene la ventaja adicional de que es susceptible de análisis experimental. Jackson *et al*. (1995) encontraron que la profundidad del suelo de la cual las plantas extraen el agua puede determinar fenologías foliares diferentes (ver detalles en el capítulo 11). De acuerdo con su estudio, las especies perennifolias de la Isla de Barro Colorado tienen acceso al agua de profundidades mayores del suelo (donde ésta es más abundante) que las especies caducifolias.

Tissue y Wright (1995) examinaron el efecto de la disponibilidad estacional de agua en la fenología de tres especies de *Psychotria* en Panamá. La irrigación artificial durante la estación seca no afectó la producción total de hojas, inflorescencias o infrutescencias, pero adelantó el tiempo de producción de hojas en las tres especies de *Psychotria*, así como el tiempo de producción de inflorescencias en dos especies y el de producción de infrutescencias en una especie. Wright (1991) observó también que la irrigación artificial durante la estación seca alteró los momentos de producción de hojas de tres especies de *Piper* y cuatro de *Psychotria*. Wright y Cornejo (1990) encontraron que aunque la floración y la caída de hojas se concentran, a nivel de la comunidad, en la estación seca en la Isla de Barro Colorado, la irrigación artificial durante esta época no afectó a estas dos fenofases en la gran mayoría de las especies (43) examinadas en este bosque. Esto sugiere que una baja disponibilidad de agua en el suelo a veces no es la única causa próxima en estimular la floración y la caída de hojas.

A través de la irrigación experimental, Augspurger (1981, 1982) demostró que el arbusto *Hybanthus prunifolius* puede adelantar su tiempo de floración si recibe cantidades adecuadas de agua durante la estación seca. Si bien este estudio identifica claramente la causa próxima del inicio de la floración, esta autora consideró que el cambio en la temporalidad de la producción de flores puede tener efectos negativos en las plantas debido a la modificación en sus interacciones bióticas. Esta consideración apunta hacia ciertas razones evolutivas que han moldeado la estrategia fenológica de *Hybanthus prunifolius*.

La importancia de la irradiación solar en la determinación de la época de floración ya fue señalada desde los primeros estudios fenológicos formales en el neotrópico (Fournier & Salas 1966, Stiles 1978). Existen evidencias provenientes de otras regiones tropicales de que una pequeña diferencia en la duración de los días es suficiente para causar la caída de hojas y detener el crecimiento vegetativo (Lawton & Akpan 1968 citados por Mori & Kallunki 1976). Wolda (1989) sugirió que en la región tropical el fotoperíodo puede ser una clave estacional más importante que la temperatura y la precipitación en la determinación de la estacionalidad de las poblaciones de cigarras. Este autor especula que estos insectos detectan el fotoperíodo a través del efecto sobre la planta hospedera. Sin embargo, el efecto del fotoperíodo no parece ser muy importante en el comportamiento fenológico de todas las plantas neotropicales. Por ejemplo, Mori y Kallunki (1976) encontraron que una diferencia de hasta 64 minutos en la duración del día no desencadena la producción y caída de hojas en *Gustavia superba*.

La relación entre la fenología de una especie y la variedad de microambientes en el bosque, que puede ser bastante compleja, apenas está empezando a ser explorada. En Costa Rica, Levey (1990) observó grandes diferencias en la fructificación de *Miconia centrodesma* entre dos hábitats muy contrastantes respecto del microambiente lumínico (dosel cerrado y claros del bosque). Los individuos de esta especie que crecían en claros fructificaron durante un período de seis meses, mientras que bajo el dosel cerrado pocos o ninguno produjeron frutos. Marquis (1988) encontró que *Piper arieianum*, un arbusto del sotobosque, puede florecer en picos muy sincronizados, o de manera prolongada, pero menos intensa. El efecto del micrositio se hizo evidente al comparar la frecuencia y la intensidad de la floración entre individuos localizados en claros y bajo el dosel cerrado, aunque la intensidad de este efecto varió dependiendo de la

RECUADRO 17.3 Cuantificación de los eventos fenológicos

La mayoría de las plantas producen un número cuantioso de hojas, flores y frutos, los cuales pueden llegar a sobrepasar las decenas o los cientos de miles. Dependiendo del tipo de estudio, del tamaño de las plantas y de las características de esas estructuras, determinar con precisión este número puede ser muy laborioso o prácticamente imposible. Por esta razón, algunos estudios fenológicos, especialmente los que comprenden numerosas especies, se han limitado a registrar la presencia (o ausencia) de las estructuras, sin proporcionar datos sobre su abundancia.

Actualmente existe una clara tendencia hacia la cuantificación de la intensidad de las fenofases, incluso en estudios realizados a nivel de la comunidad. Un primer enfoque consistió en usar categorías amplias y vagamente definidas para describir la abundancia relativa de las estructuras. Opler *et al*. (1980) usaron tres categorías (ninguno, pocos, muchos) para evaluar la presencia de botones florales, flores abiertas, frutos inmaduros, frutos maduros y hojas; la asignación a estas categorías se ajustó según el contexto de cada especie. También se han usado índices para describir la proporción porcentual de los estados de madurez de cada estructura (Hilty 1980, Carabias-Lillo & Guevara 1985).

En muchos estudios realizados a nivel de gremio, población o grupo taxonómico, las estructuras se han contado directamente sobre los individuos marcados. Mori y Kallunki (1976) registraron el número de ramas con yemas y con hojas en desarrollo, así como de flores y frutos, en aproximadamente 150 individuos. Aide (1991) contó el número de hojas en 100 individuos juveniles de una especie. Levey (1990) contó mensualmente el número de frutos inmaduros y maduros en 24 individuos de una especie, e indexó estos datos de abundancia absoluta en una escala cuasi-logarítmica con valores del 1 al 8. En ocasiones, los conteos han complementado las estimaciones cualitativas (Opler *et al*. 1980). Una alternativa para la evaluación cuantitativa de un evento fenológico es el uso de parcelas (Mori & Kallunki 1976, Milton 1991) o trampas de semillas sobre el suelo (Smythe 1970, Foster 1982a, Hubbell *et al*. 1999), donde se estima la producción de estructuras a partir del número que cae en ellas.

Un estudio fenológico a cualquier nivel, sea específico, de gremio o de comunidad, estaría incompleto si no se colocara en un contexto más amplio, por ejemplo, si no se intenta relacionarlo con otras variables que pudieran funcionar como las causas próximas o últimas del evento fenológico estudiado. En el mismo sitio en el que se registra la fenología se pueden tomar datos periódicos de variables microclimáticas (temperatura y humedad del aire y del suelo, intensidad de la radiación fotosintéticamente activa que llega a las plantas que se estudian, composición espectral completa de la luz) y sobre las interacciones bióticas con otros organismos. La información climática general, especialmente los datos de temperaturas mínimas y máximas, y de precipitación, deben provenir de estaciones meteorológicas situadas en el área de estudio o muy próximas a ella, ubicadas a la misma altitud. Para la búsqueda de los factores disparadores de los eventos fenológicos es recomendable usar datos del período durante el cual se hicieron las observaciones, ya que los promedios generales nunca reflejan las condiciones del tiempo prevalecientes en ese período.

época del año. Clark (1994) señala que en la Estación Biológica La Selva, el primer evento reproductivo de las especies de árboles del bosque primario ocurre cuando los individuos logran alcanzar el dosel superior. En otras palabras, el tamaño al que ocurre la primera reproducción puede estar determinado también por las condiciones ambientales.

La variabilidad fenológica entre plantas que crecen en condiciones similares dentro de una misma localidad ha resaltado el hecho de que la respuesta fenológica puede ser una manifestación del estado interno de cada individuo. Entre las contribuciones más sobresalientes alrededor de esta cuestión se encuentra el trabajo de Borchert (1983, 1994), aunque éste se ha realizado principalmente con plantas de bosques estacionalmente secos. Según él, la variación estacional del estado hídrico de los árboles es el resultado de interacciones complejas entre una serie de variables internas y ambientales, entre las cuales la lluvia es sólo una más. Este autor propuso, por ejemplo, que el agua almacenada en el suelo y en los tallos puede amortiguar el impacto de la sequía estacional, permitiendo que se lleve a cabo la floración y la producción de hojas durante la estación seca (Borchert 1994). La implicación obvia es la insuficiencia del clima como factor explicativo de los patrones fenológicos neotropicales.

El análisis del efecto de los factores endógenos en la fenología de las plantas ha llevado a los estudios fenológicos a la frontera con la fisiología vegetal. Machado y Tyree

(1994) compararon la arquitectura hidráulica y los parámetros de relaciones hídricas de dos especies de la misma familia pero con fenologías foliares distintas: *Ochroma pyramidale* (perennifolia) y *Pseudobombax septenatum* (caducifolia). A través de su estudio, ellos intentaban probar hipótesis comparativas entre ambos tipos de fenologías relacionadas con la vulnerabilidad a sufrir embolismos en el xilema (burbujas de gases en los vasos conductores de la planta), la eficiencia de la arquitectura hidráulica, y la capacidad para mantener tasas de transpiración elevadas durante la estación seca sin que ocurra un exceso de cavitación (ruptura de la columna de agua en el sistema transpiratorio de la planta; ver Recuadro 11.3). El estudio sugiere que factores anatómicos como la arquitectura hidráulica del árbol y la vulnerabilidad al embolismo son las causas primarias de los patrones fenológicos foliares de estas dos especies.

El papel de la acumulación de recursos como mecanismo endógeno disparador de fenofases fue propuesto por Milton (1991) y Milton *et al*. (1982) para especies de Moraceae en Panamá. Los individuos de estas especies perdieron y produjeron hojas, o iniciaron la producción de inflorescencias y siconos, en cualquier mes, lo que implica que pueden iniciar una fenofase independientemente de las condiciones ambientales. El requisito es que hayan alcanzado un tamaño mínimo y un cierto estado de madurez.

Razones evolutivas: causas últimas

La mayoría de los estudios que han intentado buscar las causas últimas de los comportamientos fenológicos observados en la actualidad se han centrado en aspectos biológicos, en particular en las interacciones entre especies y en las relaciones filogenéticas. Sin embargo, no debe pasarse por alto que el ambiente abiótico también funciona como una fuerza selectiva constante que moldea la temporalidad de la actividad de las plantas.

Wright y Van Schaik (1994) probaron la hipótesis de que la temporalidad de la producción de hojas y flores ha sido seleccionada de manera que sus picos coincidan con la época de máxima radiación solar. De acuerdo con estos autores esta coincidencia temporal tendría dos ventajas. Por un lado, la asimilación fotosintética de la cohorte de hojas nuevas alcanzaría su máximo durante estos picos antes de que la herbivoría o la eventual senescencia de la hoja redujeran significativamente el área foliar y el potencial fotosintético. Por el otro, sería más eficiente transferir los asimilados fotosintéticos a los órganos en crecimiento en lugar de tener que almacenarlos primero en la hoja para después tener que translocarlos. Su análisis, basado en siete comunidades boscosas, la mayoría de ellas en el neotrópico, indicó que sus fenologías son coherentes con esta hipótesis.

Numerosos autores han insistido en la importancia de los factores bióticos como presiones de selección que han moldeado la periodicidad de los eventos fenológicos en los trópicos (Smythe 1970, Gentry 1974, Stiles 1978, Augspurger 1981, 1982, 1983; Aide 1988, 1991, 1992, 1993; Marquis 1988, Milton 1991). Las interacciones que han recibido más atención son la depredación de hojas, flores y frutos, la competencia por polinizadores y dispersores, y la dispersión de diásporas. A partir de una serie de observaciones y experimentos llevados a cabo en la Isla de Barro Colorado, Aide (1988, 1991, 1992, 1993) propuso una relación entre la fenología foliar y la herbivoría por insectos. Este autor estableció que la producción sincrónica de hojas durante la estación seca, época durante la cual disminuye la abundancia de insectos, puede ser un mecanismo para reducir el daño por herbivoría en hojas jóvenes. Este mecanismo presupone que las hojas escapan a la herbivoría por saciedad de los insectos debido a la gran cantidad de hojas presentes, o por escape temporal (ver capítulo 19).

Milton (1991) sugirió que la flexibilidad temporal en la periodicidad de la fructificación de las especies de *Ficus* puede estar relacionada, al menos en parte, con el mutualismo obligado entre los higuerones y las avispas que polinizan sus flores (ver Recuadro 13.3). Ella argumenta que una producción asincrónica, o incluso constante, de hojas y frutos puede ser resultado

RECUADRO 17.4 Análisis estadístico de eventos fenológicos

Rathcke y Lacey (1985) definieron un patrón fenológico como una distribución estadística caracterizada por el tiempo de ocurrencia (inicio, media, moda), la duración (intervalo) y la sincronía (varianza y sesgo). Estas distribuciones generalmente se representan por medio de gráficas que muestran el número de especies o individuos que están en cierta fenofase en cada mes del año. Estas pueden representar los promedios mensuales de varios años o pueden desglosarse por año. En algunos casos, las gráficas separan la información por grupos de plantas (dosel y sotobosque), o por estado de madurez de la estructura (frutos jóvenes o maduros). El análisis gráfico de datos fenológicos ha permitido desarrollar nuevas clasificaciones de los comportamientos temporales de las plantas tropicales (Newstrom *et al.* 1994a). Estos análisis gráficos consideran el tiempo como una variable lineal. Sin embargo, tomando en cuenta que el tiempo—aunque transcurre linealmente—se mide en forma cíclica, sería más adecuado utilizar gráficas circulares para representar datos fenológicos.

Para cuantificar el estado de una fenofase durante un período determinado se han utilizado promedios y se han elaborado diversos índices, dependiendo de las particularidades de cada estudio. Por ejemplo, Hilty (1980) elaboró un índice de floración y fructificación para la comunidad multiplicando los porcentajes estimados de la actividad de cada árbol por la superficie de su copa. Además, la búsqueda de respuestas a las interrogantes fenológicas ha requerido del uso de numerosos análisis estadísticos inferenciales. Obviamente la elección de una prueba estadística depende tanto de la pregunta como del tipo de datos disponibles. Entre las pruebas más comúnmente utilizadas se encuentran el análisis paramétrico de varianza, la prueba de intervalos múltiples de Duncan, la prueba de *U* de Mann-Whitney y la prueba de rangos de Wilcoxon. El análisis de correlación de Pearson también ha sido muy utilizado para relacionar comportamientos fenológicos con variables climáticas.

Además de graficar los datos de forma circular, varios autores han recurrido a la "estadística circular" para analizar sus datos fenológicos (Milton 1991, Ter Steege & Persaud 1991). El uso de pruebas estadísticas circulares requiere la transformación del año en un círculo, cada uno de cuyos 360º corresponde casi exactamente a un día (ver el libro de Batschelet [1981] sobre métodos en estadística circular). Milton (1991) utilizó la prueba de Kuiper, ya que es muy sensible para diferenciar las distribuciones bimodales de las producidas al azar. Wright y Calderón (1995) propusieron el uso del álgebra de vectores, argumentando que una escala lineal de tiempo no es útil pues requiere identificar un origen del cual dependen los cálculos subsecuentes. La periodicidad fenológica se puede examinar además utilizando análisis de series de tiempo. Un ejemplo de su aplicación es el trabajo de Longino (1986), en el que relacionó la producción de retoños con datos de precipitación. Colwell (1974) propuso el uso combinado de medidas tales como predictabilidad, constancia y contingencia para describir patrones fenológicos.

En ocasiones es necesario integrar varias pruebas estadísticas para contestar preguntas diferentes dentro de un mismo estudio. Por ejemplo, en el trabajo de Milton *et al.* (1982), la prueba de independencia de chi cuadrado se utilizó para comparar las distribuciones de frecuencias observadas y esperadas en el tiempo de iniciación de la producción de siconos. La prueba no paramétrica de Rao para datos multimodales se usó para probar la uniformidad en la distribución circular de los picos de fructificación. La prueba de Rayleigh probó si la distribución en la iniciación de la fructificación era uniformemente circular. Las correlaciones de rangos de Spearman se usaron para probar las relaciones entre el tiempo de iniciación de los frutos y el diámetro de los árboles. La prueba de independencia *G* permitió probar la relación entre la duración del período entre fructificaciones y las distintas posiciones topográficas.

de presiones selectivas relacionadas con las ventajas de la polinización cruzada y de la dispersión eficiente de sus semillas, las cuales son de tamaño extraordinariamente pequeño.

La variación de la fenología floral que existe entre grupos de plantas se ha estudiado bajo la hipótesis del polinizador compartido, la cual establece que el espaciamiento temporal de la floración minimiza el traslape y maximiza la eficacia de la polinización realizada por los mismos agentes (ver capítulo 20). Esta hipótesis se ha probado en varios gremios como las bignoniáceas (Gentry 1974), plantas polinizadas por colibríes (Stiles 1977, 1978), en especies congenéricas (Wright & Calderón 1995) y en especies individuales (Zimmerman *et al*. 1989).

La diversificación de estrategias fenológicas estacionales que se observan en muchas Bignoniaceae hace posible que exista una atracción diferencial y esencialmente sincrónica hacia un mismo polinizador. Gentry (1974) propuso que la competencia por polinizadores funciona como una presión de selección que ha diversificado los patrones fenológicos entre las

plantas de esta familia. En contraste, un estudio de la fenología floral de *Catasetum viridiflavum*, una orquídea polinizada por machos de abejas euglosinas, indicó que el tiempo de floración no es una simple función de la abundancia del polinizador, es decir, las plantas no responden a la selección como predice la hipótesis del polinizador compartido (Zimmerman *et al*. 1989).

Wright y Calderón (1995) probaron la hipótesis del polinizador compartido en 217 especies de la Isla de Barro Colorado. A pesar de que no encontraron una segregación temporal de la floración en la mayoría de especies congenéricas, reconocieron que esto no constituye una evidencia en contra de la hipótesis, ya que los polinizadores de estas especies son, en su gran mayoría, desconocidos; es decir, no se sabe con certeza si estas especies comparten polinizadores. De cualquier manera, esto no parece ser un fenómeno generalizado en este bosque.

Se ha reconocido la existencia de reacciones fenológicas compensatorias en plantas polinizadas por aves cuando ocurren períodos inusuales de precipitación. Stiles (1977) propuso que un sistema compensatorio de este tipo puede jugar un papel importante en el mantenimiento de una secuencia ordenada de picos de floración entre las plantas polinizadas por colibríes. Según este autor, los datos fenológicos muestran que una secuencia regular de picos de floración se mantiene casi siempre (Stiles 1978). Además de contemplar la reducción de la competencia entre plantas por los polinizadores, la hipótesis de Stiles también sugiere que una secuencia regular en la floración minimiza la hibridización interespecífica.

Smythe (1970) examinó la relación de la temporalidad de la fructificación con la dispersión de semillas realizada por vertebrados terrestres. Su estudio mostró que los frutos con semillas pequeñas maduran durante todo el año, mientras que los frutos con semillas grandes se producen de manera más bien estacional. Aunque los factores del ambiente físico parecen determinar en primera instancia la estacionalidad de la fructificación, la competencia por dispersores actúa como una presión selectiva adicional. La ausencia de estacionalidad en la producción de diásporas pequeñas que pasan sin daño por el tracto digestivo de los animales evita la competencia por dispersores. Lo contrario ocurre con los frutos producidos sincrónicamente y que tienen semillas grandes, ya que éstas son destrozadas por los animales que se las comen. Los roedores caviomorfos como *Dasyprocta punctata* son incapaces de consumir la cosecha entera de una especie, por lo que entierran una proporción importante. Como estos animales no logran encontrar después muchas de las semillas que fueron enterradas, terminan actuando como dispersores de la especie (Recuadro 16.1).

Al analizar el papel de las interacciones bióticas sobre la temporalidad fenológica, debe reconocerse que una determinada fenofase puede estar sujeta a presiones selectivas antagónicas. A partir de estudios realizados con *Hybanthus prunifolius*, Augspurger (1981) concluyó que si bien una alta sincronía en la floración puede ser un mecanismo muy eficiente de atracción de polinizadores, también puede resultar en una disminución de la depredación de frutos producto de la saciedad de los depredadores. A partir de un estudio realizado con *Piper arieianum*, Marquis (1988) ofreció una interpretación diferente. Para esta especie él observó una baja depredación durante picos poco pronunciados de fructificación. Esto constituye una evidencia de que el alargamiento de la época de fructificación puede ser un resultado de la presión selectiva ejercida por los depredadores, lo cual permite que los frutos producidos en los picos menores escapen a la depredación.

Los intentos por encontrar las causas últimas de los patrones fenológicos analizando los factores abióticos o las interacciones biológicas como factores selectivos, pasan por alto que los factores genéticos ligados a la historia evolutiva dentro de un linaje taxonómico pueden determinar, en gran medida, la temporalidad de las actividades biológicas. Se ha reconocido ampliamente que especies estrechamente relacionadas comparten muchas similitudes (Harvey & Pagel 1995). No obstante, durante mucho tiempo los estudios fenológicos neotropicales no incorporaron el análisis de las relaciones filogenéticas de las especies estudiadas. Un rasgo evolucionado en el ancestro

común de varias especies modernas, ya sea por selección natural, deriva génetica, o cualquier otro mecanismo, puede ser "acarreado" durante generaciones por especies emparentadas, y éste puede o no conferirles una ventaja adaptativa (Harvey & Pagel 1995). Dado que algunos patrones fenológicos parecen representar este tipo de rasgos acarreados, el análisis del papel de la filogenia representa un enfoque relevante, aunque poco utilizado hasta ahora, en los estudios fenológicos (Kochmer & Handel 1986, Ollerton & Lack 1992, Wright & Calderón 1995).

Aparentemente, el único estudio de fenología neotropical que ha incorporado este enfoque es el ya mencionado de Wright y Calderón (1995). Usando datos cualitativos y cuantitativos para un número grande de especies, estos autores compararon la capacidad que tienen las hipótesis filogenética, de estrés hídrico y del polinizador compartido para explicar la fenología floral de estas especies, y encontraron fuertes evidencias que apoyan la hipótesis filogenética. Su estudio mostró grandes similitudes entre la media y la varianza de los tiempos de floración entre especies congenéricas. Los efectos filogenéticos fueron mucho más limitados para el nivel de Familia y, aunque también se detectaron para el nivel de Clase, la magnitud a este nivel no pudo ser medida. Estos autores afirman que la diversidad de fenologías de floración en los trópicos se entiende mejor si se usa una perspectiva filogenética.

Comentarios finales

Esta revisión muestra la diversidad de patrones fenológicos que caracterizan a los bosques neotropicales húmedos y lluviosos de bajura. Esta variedad tiene su equivalente en la complejidad de los mecanismos que disparan estos eventos (Bawa & Ng 1990). Sin embargo, la base de datos con que se cuenta hasta el momento es magra porque los estudios realizados sólo cubren parcialmente la heterogeneidad de la vegetación de esta región. No debe sorprender, por lo tanto, que a pesar del considerable número de estudios fenológicos que existen sobre plantas neotropicales, resulta difícil hacer generalizaciones acerca de los patrones fenológicos de estos bosques. Por ello, estamos lejos de poder desarrollar modelos predictivos sobre la temporalidad de los eventos estacionales de estas comunidades. Quizás una excepción la constituyan los estudios que han documentado el efecto, a largo plazo, de perturbaciones climáticas severas, como el fenómeno de El Niño, sobre la fenología del bosque neotropical (ver Recuadro 17.1). Por otra parte, conviene que el trabajo de campo que se realice en el futuro intente seleccionar sitios que representen mejor la heterogeneidad climática, fundamentalmente en lo que refiere a la precipitación.

Otro aspecto que ha recibido poca atención se refiere a la relación de la fenología con la variabilidad microambiental del bosque, tanto en sentido vertical como horizontal. Hasta hace poco la única forma de observar los estratos superiores era desde el piso y por medio de binoculares, lo que hacía del dosel superior una "frontera" prácticamente desconocida desde el punto de vista científico. No cabe duda de que en la parte superior del dosel el microclima y la fauna son drásticamente diferentes de los de las partes inferiores (Lowman & Wittman 1996), por lo que es muy probable que su fenología también sea distinta. El estudio del dosel permitiría describir los patrones fenológicos de grupos de plantas que, salvo pocas excepciones, han sido tradicionalmente relegadas de ellos, por ejemplo, las epífitas, las hemiepífitas y las lianas. De igual manera, hacen falta más datos que den cuenta del efecto del mosaico microambiental expresado en sentido horizontal sobre el comportamiento fenológico de los distintos individuos de una población.

Es innegable que los patrones fenológicos que se observan a nivel de la comunidad ocultan la variabilidad interespecífica e intraespecífica, cuyo conocimiento es fundamental para analizar la evolución del comportamiento estacional de las plantas. Sin embargo, esto no significa que deba desalentarse el estudio de los patrones fenológicos comunitarios; hasta ahora, los pocos que existen han constituido una excelente herramienta para realizar una aproximación inicial al entendimiento de las relaciones dinámicas entre las comunidades de plantas y los ambientes donde se desarrollan.

Resta por hacer, como una tarea importante, una comparación amplia de los patrones fenológicos observados en la región neotropical con los descritos para las comunidades vegetales de otras regiones. De esta manera, identificando y analizando las coincidencias y las diferencias, tendríamos una mayor claridad sobre el papel relativo que juegan los distintos mecanismos disparadores, y dispondríamos de un mayor número de claves para hacer inferencias más sólidas sobre la ruta evolutiva que han seguido los patrones fenológicos.

Literatura citada

Aceituno, P. 1988. On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part I: Surface climate. Monthly Weather Review **116**: 505-524.

Aide, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. Nature **336**: 574-575.

Aide, T. M. 1991. Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. Oecologia **88**:511-514.

Aide, T. M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. Biotropica **24**: 532-537.

Aide, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. Ecology **74**: 455-466.

Alencar, J. da C. 1994. Fenología de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na reserva Ducke, Manaus, AM. Acta Amazonica **24**: 161-182.

Alencar, J. da C., R. A. Almeida, & N. P. Fernandes. 1979. Fenología de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. Acta Amazonica **9**:163-198.

Allen, P. H. 1956. The Rain Forests of Golfo Dulce. University of Florida Press, USA.

Alvim, P. de T. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. Science **132**: 354.

Ashton, P. S., T. J. Givnish, & S. Appanah. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. American Naturalist **132**: 44-66.

Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of tropical plants: experimental effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). Ecology **62**:775-788.

Augspurger, C. K. 1982. A cue for synchronous flowering. Pp. 133-150 *en* E. G. Leigh Jr., A. Stanley Rand & D. M. Windsor, editores. The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, USA.

Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. Biotropica **15**:257-267.

Barbour, M. G., J. H. Burk, & W. D. Pitts. 1980. Terrestrial Plant Ecology. Benjamin/Cummings, USA.

Batschelet, E. 1981. Circular statistics in biology. Academic Press, UK.

Bawa, K. S. & F. S. P. Ng. 1990. Phenology - Commentary. Pp. 17-20 *en* K. S. Bawa & M. Hadley, editores. Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. MAB Series. V. 7. UNESCO, France.

Boinski, B. & N. L. Fowler. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. Biotropica **21**:223-233.

Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica **15**: 81-89.

Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology **75**:1437-1449.

Carabias-Lillo, J. & S. Guevara. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. Pp. 27-66 *en* A. Gómez-Pompa & S. del Amo, editores. Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II. INIREB y Alhambra Mexicana. México.

Clark, D. A. 1994. Plant demography. Pp. 90-105 *en* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn, editores. La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, USA.

Clark, D. A. & D. B. Clark. 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. Journal of Ecology **82**: 865-872.

Colwell, R. K. 1974. Predictability, constancy, and contingency of periodic phenomena. Ecology **55**:1148-1153.

Condit, R., S.P. Hubbell, & R.B. Foster. 1996. Changes in tree species abundance in a Neotropical forest over eight years: impact of climate change. Journal of Tropical Ecology **12**: 231-256.

Croat, T. B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden **56**: 295-307.

Croat, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island. Biotropica **7**: 270-277.

Croat, T. B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, USA.

De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. Journal of Tropical Ecology **10**: 369-383.

De Steven, D., D. M. Windsor, F. E. Putz, & B. De León. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. Biotropica **19**: 342-356.

Falcão, M. de A, & E. Lleras. 1980a. Aspectos fenológicos e de produtividade do mapati (*Pourouma cecropiifolia* Mart.). Acta Amazonica **10**: 711-724.

Falcão, M. de A. & E. Lleras. 1980b. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade do umari (*Poraqueiba sericea* Tulasne). Acta Amazonica **10**: 445-462.

Falcão, M. de A. & E. Lleras. 1981. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade da sorva (*Couma utilis* Muell. Arg.). Acta Amazonica **11**: 729-741.

Falcão, M. de A. & E. Lleras. 1983. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade do cupuacu - *Theobroma grandiflorum* (Will. ex Spreng.) Schum. Acta Amazonica **13**: 725-735.

Falcão, M. de A , E. Lleras, & W. E. Kerr. 1981a. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade do pajurá (*Couepia bracteosa* Bentham) (Chrysobalanaceae). Acta Amazonica **11**:473-482.

Falcão, M. de A, E. Lleras, W. E. Kerr y L. M. M. Carreira. 1981b. Aspectos fenológicos, ecológicos e produtividade do biriba (*Rollinia mucosa* (Jacq.) Baill.). Acta Amazonica **11**:297-306.

Falcão, M. de A, E. Lleras, & A. M. C. Leite. 1982. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade da graviola (*Annona muricata* L.) na região de Manaus. Acta Amazonica. **12**: 27-32.

Falcão, M de A., W. B. Chavez F., S. A. N. Ferreira, C. R. Clement, M. J. B. Barros, J. M. C. de Brito, & T. C. T. dos Santos. 1988. Aspectos fenológicos e ecológicos do "Araça-boi" (*Eugenia stipitata* McVaugh) na Amazônia Central. Acta Amazonica **18**:27-38.

Forget, P.-M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. Journal of Tropical Ecology **12**: 751-761.

Fournier, L. A. & S. D. Salas. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. Revista de Biología Tropical **14**:75-85.

Fournier, L. A. & C. Charpantier. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. Turrialba **25**:45-48.

Foster, R. B. 1982a. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp. 151-172 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand & D. M. Windsor, editores. The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, USA.

Foster, R. B. 1982b. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-212 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand & D. M. Windsor, editores. The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, USA.

Frankie, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant co-evolution. Pp. 192-209 *en* L. E. Gilbert & P. H. Raven, editores. Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, USA.

Frankie, G. W., H. G. Baker & P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology **62**: 881-919.

Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica **6**: 64-68.

González-Soriano, E, R. Dirzo, & R. C. Vogt. 1997. Historia Natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México y CONABIO. México, D. F., México.

Grace, J., J. Lloyd, J. McIntyre, A. C. Miranda, P. Meir, H. S. Miranda, C. Nobre, J. Moncrieff, J. Massheder, Y. Malhi, I. Wright & J. Gash. 1995. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993. Science **270**: 778 -780.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review **52**:107-145.

Hall, P., S. Walker, & K. Bawa. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. Conservation Biology **10**: 757-768.

Harvey, P. H. & M. D. Pagel. 1995. The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford University Press, USA.

Hilty, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. Biotropica **12**:292-306.

Hopp, R. J. 1974. Plant phenology observation networks. Pp. 25-43 *en* H. Lieth, editor. Phenology and Seasonality Modeling. Springer-Verlag, USA.

Hubbell, S.P., R.B. Foster, S.T. O'Brien, K.E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S.J. Wright, & S. Loo de Lao. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. Science **283**: 554-557.

Ibarra-Manríquez, G. 1992. Fenología de las palmas de una selva cálido húmeda de México. Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines **21**: 669-683.

Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias, & L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de México. Biotropica **23**: 242-254.

Ibarra-Manríquez, G. & G. Sánchez-Ríos. 1997. *Ficus yoponensis* (amate). Pp. 116-119 *en* E. González-Soriano, R. Dirzo, & R. C. Vogt, editores. Historia

Natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México y CONABIO. México, D. F., México.

Jackson, P. C., J. Cavelier, G. Goldstein, F. C. Meinzer, & N. M. Holbrook. 1995. Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. Oecologia **101**: 197-203.

Janzen, D. H., editor. 1983. Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press, USA.

Jones, C. E. 1967. Some evolutionary aspects of a water stress on flowering in the tropics. Turrialba **17**:188-190.

Kiladis, G. N., & H. F. Diaz. 1989. Global climatic anomalies associated with extremes in the Southern Oscillation. Journal of Climate **2**: 1069-1090.

Knowles, O. H. & J. A. Parrota. 1995. Amazonian forest restoration: an innovative system for native species selection based on phenological data and field performance indices. Commonwealth Forestry Review **74**: 230-243.

Kochmer, J. P. & S. N. Handel. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. Ecological Monographs **56**:303-325.

Leigh, Jr., E. G. & S. J. Wright. 1990. Barro Colorado Island and tropical biology. Pp. 28-47 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.

Levey, D. J. 1990. Habitat-dependent fruiting behaviour of an understorey tree, *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **6**: 409-420.

Lieth, H. 1974. Phenology and Seasonality Modeling. Springer-Verlag, USA.

Longino, J. T. 1986. A negative correlation between growth and rainfall in a tropical liana. Biotropica **18**: 195-200.

Loubry, D. 1994. La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (5º de latitude nord): illustration d'un déterminisme à composantes endogène et exogène. Canadian Journal of Botany **72**:1843-1857.

Lovejoy, T. E. & R. O. Bierregaard, Jr. 1990. Central Amazonian forests and the Minimum Critical Size of Ecosystems Project. Pp. 60-71 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.

Lowman, M. D. & P. K. Wittman. 1996. Forest canopies: methods, hypotheses, and future directions. Annual Review of Ecology and Systematics **27**: 55-81.

Machado, J. L. & M. T. Tyree. 1994. Patterns of hydraulic architecture and water relations of two tropical canopy trees with contrasting leaf phenologies: *Ochroma pyramidale* and *Pseudobombax septenatum*. Tree Physiology **14**: 219-240.

Magalhães, L. M. S. & J. da C. Alencar. 1979. Fenología do pau-rosa (*Aniba duckei* Kostermans, Lauraceae) em floresta primária na Amazônia Central. Acta Amazonica **9**: 227-232.

Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. Ecology **69**:1552-1565.

Matthews, J. D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. Forestry Abstracts **24**: 1-13.

Milton, K. 1991. Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. Journal of Ecology **79**:1-26.

Milton, K., D. M. Windsor, D. W. Morrison, & M. A. Estribi. 1982. Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. Ecology **63**:752-762.

Momose, K., T. Yumoto, T. Nagamitsu, M. Kato, H. Nagamasu, S. Sakai, R. D. Harrison, T. Itioka, A. A. Hamid, & T. Inoue. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. American Journal of Botany **85**: 1477-1501

Morellato, P. C. & H. F. Leitão-Filho. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. Biotropica **28**:180-191.

Mori, S. A. & J. A. Kallunki. 1976. Phenology and floral biology of *Gustavia superba* (Lecythidaceae) in central Panama. Biotropica **8**:184-192.

Murawski, D. A. & J. L. Hamrick. 1992. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density. Biotropica **24**:99-101.

Newbery, D. M., N. C. Songwe and G. B. Chuyong. 1998. Phenology and dynamics of an African rainforest at Korup, Cameroon. Pp. 267-308 *en* D. M. Newbery, H. H. T. Prins & N. D. Brown, editores. Dynamics of tropical communities. Blackwell, UK.

Newstrom, L. E., G. W. Frankie, & H. G. Baker. 1994a. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. Biotropica **26**: 141-159.

Newstrom, L. E., G. W. Frankie, H. G. Baker y R. K. Colwell. 1994b. Diversity of long-term flowering patterns. Pp. 142-160 *en* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn, editores. La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago Press, USA.

Ollerton, J. y A. J. Lack. 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? Trends in Ecology and Evolution **7**:274-276.

Opler, P. A., G. W. Frankie, & H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. Journal of Biogeography **3**: 231-236.

Opler, P. A., G. W. Frankie, & H. G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology **68**: 167-188.

Peres, C. A. 1994a. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in a Amazonian terra firme forest. Biotropica. **26**: 285-294.

Peres, C. A. 1994b. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. Biotropica **26**: 98.112.

Primack, R. B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. Pp. 571-593 *en* J. White, editor. The Population Structure of Vegetation. Dr. W. Junk, The Netherlands.

Putz, F. E. & D. M. Windsor. 1987. Liana phenology on Barro Colorado island, Panama. Biotropica **19**: 334-341.

Raich, J. W., E. B. Rastetter, J. M. Melillo, D. W. Kicklighter, P. A. Steudler, B. J. Peterson, A. L. Grace, B. Moore & C. J. Vorosmarty. 1991. Potential net primary productivity in South America: application of a global model. Ecological Applications **1**: 399-429.

Rasmusson, E. M., X. Wang and C. F. Ropelewski. 1990. The biennial component of ENSO variability. Journal of Marine Systems **1**: 71-96.

Rathcke, B. & E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics **16**: 179-214.

Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: Patterns, causes, and consequences. Canadian Journal of Botany **73**: 164-174.

Scholes, R. J. & N. van Breemen. 1997. The effects of global change on tropical ecosystems. Geoderma **79**: 9-24.

Shukla, J., C. Nobre and P. Sellers. 1990. Amazon deforestation and climate change. Science **247**: 1322-1325.

Smythe, N. M. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. American Naturalist **104**: 25-35.

Stiles, F. G. 1977. Coadapted competitors. Science **198**: 1177-1178.

Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. Biotropica **10**:194-210.

ter Steege, H. & C. A. Persaud. 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. Vegetatio **95**: 177-198.

Terborgh, J. 1990. An overview of research at Cocha Cashu Biological Station. Pp. 48-59 *en* A. H. Gentry, editor. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.

Terborgh, J. 1992. Diversity and the Tropical Rain Forest. Scientific American Library. Nueva York, USA.

Tissue, D. T. & Wright, S. J. 1995. Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs. Functional Ecology **9**: 518-527.

US/IBP Phenology Committee. 1972. Report of the US/IBP Phenology Committee. Environmental Programs Coordinating Office. U.S. Component of the International Biological Program. Washington, D.C., USA.

Van Schaik, C.P. 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. Journal of Tropical Ecology **2**: 327-347.

Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, & S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics **24**: 353-377.

Vélez, G. A. 1992. Estudio fenológico de diecinueve frutales silvestres utilizados por las comunidades indígenas de la Región de Araracuara - Amazonia Colombiana. Colombia Amazónica **6**: 135-186.

Wanntorp, H. E. 1983. Historical constraints in adaptation theory: traits and non-traits. Oikos **41**:157-160.

Wolda, H. 1989. Seasonal cues in tropical organisms. Rainfall? Not necessarily! Oecologia **80**: 437-442.

Wright, S. J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. Ecology **72**: 1643-1657.

Wright, S. J & O. Calderón. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. Journal of Ecology **83**: 937-948.

Wright, S. J. & F. H. Cornejo. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. Ecology **71**:1165-1175.

Wright, S. J. & C. P. Van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. American Naturalist **143**: 192-199.

Wright, S. J., C. Carrasco, O. Calderon, & S. Patton. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production and famine in a tropical forest. Ecology **80**: 1632-1647.

Zimmerman, J. K., D. W. Roubik, & J. D. Ackerman. 1989. Asynchronous phenologies of a neotropical orchid and its euglossine bee pollinator. Ecology **70**: 1192-1195.

Interacciones planta-animal

Las interacciones entre las plantas y los animales ilustran claramente las presiones de selección que surgen en toda relación biótica. Los casos más difundidos de interacciones planta-animal, como la polinización y la diseminación de semillas pueden parecer, a simple vista, un ejemplo de mutualismo: ambos organismos se benefician de la interacción. Sin embargo, tras esta relación armónica se esconde toda una serie de intereses que a menudo resultan conflictivos. Y difícilmente podría ser de otra manera: cada organismo tiene su propio punto de vista, cada organismo tiende a obtener el máximo beneficio de la relación y cada organismo quiere hacerlo a un costo mínimo.

Las interacciones planta-animal abarcan todos los tipos de simbiosis posibles: depredación, parasitismo, mutualismo y comensalismo. Igualmente variadas pueden ser las consecuencias de estas relaciones, tanto a nivel genético, como de individuo, de población y de comunidad. En efecto, estas consecuencias pueden extenderse a varios niveles tróficos y formar complejas redes en las que con frecuencia participan organismos que si bien no se involucran directamente en la interacción, obtienen beneficios indirectos de ella.

Como se plantea en el capítulo 18, las plantas, desde el momento mismo en que germina la semilla y hasta que se descomponen totalmente, mantienen una relación estrecha con toda clase de microorganismos. En muchos casos la interacción es beneficiosa, como ocurre cuando el microorganismo le aporta nutrientes a la planta o la defiende de algún tipo de plaga. En otros, el saldo es negativo, como cuando el microorganismo enferma o incluso mata a la planta. El autor de este capítulo, Gilbert, se centra fundamentalmente en los microorganismos patógenos y en los mecanismos de defensa de las plantas. Las consecuencias que los ataques patogénicos pueden generar en las plantas son analizadas a nivel genético (estructura espacial), individual (costos de defensa) y poblacional (propagación de la enfermedad y dispersión espacial de los individuos).

El siguiente capítulo continúa explorando los costos que infligen en las plantas ciertos tipos de interacción –costos que devienen tanto del daño que experimentan las plantas, como de la inversión que deben hacer para defenderse de los organismos que las atacan–. Barone y Coley se refieren específicamente al herbivorismo, a los patrones que presenta este fenómeno en distintos bosques, a los principales tipos de herbívoros que existen (tanto insectos como vertebrados) y a las diferentes defensas que pueden exhibir las plantas. De especial importancia resultan las defensas químicas, no solo por la gran variedad de compuestos que sintetizan las plantas, sino por su efecto directo sobre los herbívoros. Las defensas químicas que despliegan las plantas y el "contrataque" que desarrollan los herbívoros resultan en

una verdadera "carrera armamentista" en la que cada participante desarrolla adaptaciones "para sacarle ventaja al adversario".

Los dos capítulos siguientes analizan dos interacciones que se han considerado mutualistas por excelencia: la polinización y la frugivoría. Murcia señala que más del 90 % de las plantas del bosque húmedo y lluvioso neotropical son polinizadas, ya sea por insectos o por vertebrados. Los costos y beneficios que supone esta interacción son estudiados por esta autora desde el punto de vista de ambas partes (plantas y polinizadores). Igual tratamiento recibe el estudio de las consecuencias que este constante "tira y afloja" tiene en los individuos, las poblaciones y las comunidades en cuestión. Es importante, por ejemplo, producir suficiente néctar para atraer al polinizador, pero no tanto como para que éste establezca allí su territorio (esto limitaría el flujo genético entre las plantas). Igual interés merecen los "ladrones" de néctar, organismos que se llevan el néctar sin contactar las estructuras reproductivas de la planta.

La pulpa de las frutas es un alimento de alto contenido energético, de ahí que resulte particularmente atractiva para una gran variedad de organismos. Tal es la base de la frugivoría. En el capítulo 21, Restrepo comenta uno de los aspectos menos estudiados de este fenómeno, la interacción entre frutas, insectos y vertebrados frugívoros. Y es que los insectos, además de consumir la pulpa, pueden dañar las semillas y, en términos generales, alterar la calidad de la fruta (desde del punto de vista de los vertebrados frugívoros), condición que podría tener consecuencias negativas para el proceso de diseminación de semillas y en última instancia, para la regeneración de la planta. Por lo tanto, la interacción entre frutas, vertebrados e insectos constituye un verdadero laboratorio evolutivo en el que los intereses de cada organismo van en diferentes direcciones.

18

Interacciones entre microorganismos y plantas

Gregory S. Gilbert

En los bosques tropicales todas las plantas se encuentran estrechamente relacionadas con los microorganismos del lugar, desde que se manifiestan como semillas hasta que mueren y su biomasa retorna al suelo. Comprender la ecología de esa interacción resulta esencial para entender el funcionamiento de los bosques tropicales y lograr su manejo eficaz. Un microorganismo puede, por ejemplo, beneficiar a una planta hospedera –aportando nutrientes y defendiéndola de pestes– o perjudicarla –mermando su crecimiento, inhibiendo su reproducción o provocándole la muerte. Otra labor fundamental que llevan a cabo los microorganismos es la de descomponer el material vegetal, sin lo cual no podría darse el reciclaje de nutrientes. Las enfermedades, por su parte, aunque pueden tener efectos negativos en las plantas, deben ser vistas como una parte importante y normal del funcionamiento de cualquier ecosistema natural. Su papel es a todas luces decisivo pues contribuyen a regular la dinámica y la distribución de las poblaciones de plantas, a determinar la composición y la diversidad de las comunidades, a facilitar los procesos de sucesión, a proporcionar hábitat para la vida silvestre, e incluso, de ellas depende el desenlace de las prácticas de restauración ecológica. Este capítulo se inicia con una descripción de los principales grupos de microorganismos presentes en los bosques tropicales; continúa describiendo la interacción que tiene lugar entre dichos microorganismos y las plantas y, finalmente, explora el impacto de esa interacción en algunos de los procesos del bosque neotropical. En términos generales, el énfasis recae en las enfermedades que afectan a las plantas, pero también se incluyen otras interacciones importantes –no siempre letales– entre plantas y microbios.

Los microorganismos del bosque tropical: características y diversidad

Hongos

En un bosque tropical el grupo más importante de microorganismos lo constituyen los hongos (Fig. 18.1). El Reino Fungi comprende un diverso grupo de organismos eucarióticos que obtiene su energía a partir del carbono orgánico, es decir, son heterótrofos. Conocidos como "hongos verdaderos", estos organismos crecen, en su mayoría, en forma de hifas o tubos elongados, en los que el ápice es el responsable del crecimiento. Por lo general, las hifas se encuentran divididas en celdas por septas –paredes transversales de naturaleza porosa que permiten el paso de citoplasma y organelas, es decir el intercambio de nutrientes y componentes celulares a través de todo el micelio (agrupación de hifas)–. La fluidez de los componentes celulares es una característica importante de los hongos, de ahí que se diga que los hongos son funcionalmente *cenocíticos*. Cada compartimiento (dada su cualidad cenocítica no se trata de una verdadera célula) tiene uno o más núcleos, y cada hifa, o su ápice, puede continuar creciendo aun después de haber sido separados del micelio. Los hongos pueden, entonces, "clonarse" indefinidamente. Aunque una hifa individual es muy pequeña (unas 5 micras de diámetro), un solo clon puede llegar a cubrir varias hectáreas (Smith *et al*. 1992). El micelio es el tallo vegetativo del hongo y su función es adquirir nutrientes. Como los hongos consumen carbono orgánico preformado –secretando enzimas en el sustrato y absorbiendo formas simples de carbono– los micelios generalmente crecen dentro del sustrato.

Los hongos se reproducen mediante esporas, estructuras especialmente importantes para la dispersión, pues pueden flotar en las corrientes de aire, ser salpicadas por las gotas de lluvia, fluir en el agua o ser transportadas por insectos u otros animales. El núcleo de las esporas puede ser el resultado de una división asexual (mitótica), lo que implica que cuando la espora germina, la hifa resultante es una réplica exacta del micelio original. A las esporas asexuales se les conoce como conidios. La mayoría de los hongos poseen núcleos haploides. Pero los hongos también pueden reproducirse sexualmente. En ese caso, dos núcleos haploides se fusionan para crear un núcleo diploide, y luego, mediante meiosis, el núcleo produce núcleos haploides recombinados. Cuando la espora sexual germina, el micelio resultante es genética, y quizás también fenotípicamente, diferente a su progenitor. Tal variabilidad entre individuos es importante en la dinámica ecológica y evolutiva de la interacción entre hongos y plantas. Por otra parte, las esporas pueden vivir por períodos muy cortos de tiempo, diseminarse a distancias también cortas e infectar únicamente a los hospederos más próximos, o bien, ser sumamente resistentes (a la desecación, a la radiación solar y a otros factores dañinos) y permanecer viables y en estado latente por décadas.

Los hongos son organismos muy diversos (se ha informado de la existencia de unas 69 000 especies pero se estima que podría haber unas 1 500 000) (Hawksworth 1991, Pimm *et al*. 1995). De hecho, casi tres cuartos de las especies de hongos que actualmente se colectan en los bosques tropicales son especies nuevas para la ciencia (Hawksworth & Rossman 1997). Un buen número de textos sobre micología, así como tres excelentes diccionarios (Hawksworth *et al*. 1995, Ulloa 1991, Ulloa & Herrera 1994) ofrecen un amplio panorama sobre la diversidad de estos organismos. La mayoría de los hongos verdaderos que se encuentran en los bosques tropicales y que presentan algún grado de importancia ecológica pertenecen a alguno de los siguientes grupos: Ascomicetos, Basidiomicetos, Deuteromicetos y Cigomicetos. El grupo de los Ascomicetos es el más diverso e incluye desde hongos semi-microscópicos que viven en las hojas de los árboles, hasta hongos grandes (como los llamados "dedos de muerto") normalmente asociados con madera en descomposición. Los Ascomicetos se reproducen sexualmente mediante la producción de ascoesporas en estructuras llamadas ascomatos (singular: ascoma; antiguamente a estas estructuras se les

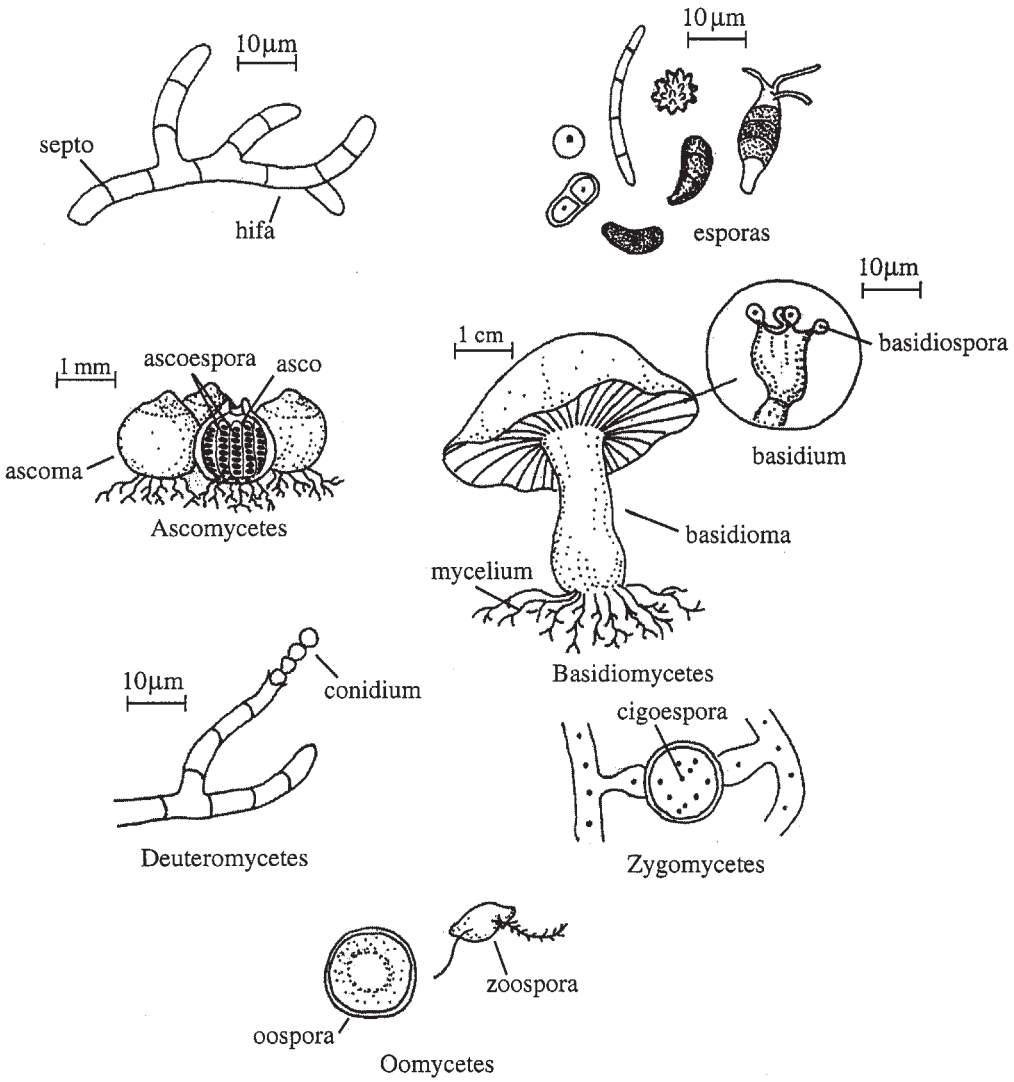


FIGURA 18.1 Principales grupos de hongos de los bosques tropicales. Características relevantes.

conocía como "ascocarpios"). Los Basidiomicetos incluyen tanto los "hongos de sombrilla" como los "oreja de palo". Las estructuras reproductivas de estos hongos se denominan *basidiomatos* (anteriormente se les denominaba "basidiocarpios") y sus esporas, *basidioesporas*. Las "royas" también son Basidiomicetos, pero por lo general sus estructuras sexuales son pequeñas y poco llamativas; además, suelen tener ciclos de vida muy complejos: pueden producir hasta cinco tipos de esporas diferentes. La mayoría de los Ascomicetos y algunos Basidiomicetos también producen conidios asexuales durante su ciclo de vida. Existe, también, otro grupo de hongos, de tamaño microscópico, que no tienen un estadio sexual conocido y que se reproducen ya sea mediante conidios o mediante fragmentación del micelio. A estos hongos se le conoce como "hongos imperfectos" o Deuteromicetos, y representan una parte importante de la diversidad de hongos de los bosques tropicales. Filogenéticamente, la mayoría de los Deuteromicetos son en realidad Ascomicetos, pero como carecen de estructuras reproductivas conocidas, se les clasifica, por conveniencia, en un grupo aparte. El último grupo de hongos verdaderos es el de los Cigomicetos, hongos microscópicos que se reproducen sexualmente a través de cigoesporas. Estos hongos suelen pasar

inadvertidos pero algunos de ellos juegan un papel ecológico muy importante, pues establecen asociaciones micorrízicas beneficiosas con las raíces de las plantas (esto se discutirá más adelante). Otros Cigomicetos descomponen semillas, polen y hasta el pan de la cocina.

Otro grupo de gran importancia ecológica, y que tradicionalmente ha sido estudiado por los micólogos, es el de los Oomicetos, también llamados hongos, pero en realidad se trata de Protistas. Este grupo es particularmente relevante por las enfermedades que causa en los individuos juveniles. Son organismos que crecen en forma de hifas, pero sin septas; sus paredes celulares son de celulosa (y no de quitina como las de los hongos verdaderos) y se pueden reproducir tanto sexualmente, produciendo *ooesporas*, como asexualmente, mediante *zooesporas*. Dichas zooesporas son liberadas en suelos anegados donde pueden "nadar" hasta entrar en contacto con un sustrato apropiado. A estos organismos también se les conoce como "mohos".

Los hongos se clasifican con base en la morfología de sus estructuras reproductivas; sin embargo, los cuerpos carnosos que saltan a la vista –en el suelo, en una hoja o en un tronco muerto– muchas veces no son más que una pequeña fracción de la totalidad del hongo (comparada con el micelio que se esconde en el sustrato). En todo caso, aun con las estructuras sexuales presentes, es difícil identificar un hongo partiendo únicamente de sus características morfológicas. En ocasiones habrá que recurrir a técnicas moleculares para identificarlos con certeza.

Bacterias

El Reino Monera (las bacterias) está conformado por organismos procarióticos y unicelulares que exhiben una amplia gama de estrategias ecológicas. Algunos son autótrofos, es decir, producen su propia energía (mediante fotosíntesis o quimiosíntesis); otros, son heterótrofos. Las bacterias heterótrofas, al igual que los hongos, se valen de la secreción de enzimas para absorber los compuestos orgánicos presentes en el sustrato. La mayoría de las bacterias son organismos unicelulares y se reproducen mediante el proceso de división celular conocido como "fisión binaria". Las bacterias crecen de manera exponencial: a partir de la división de una célula se generan dos nuevas células que pueden producir dos descendientes cada una, y a partir de esas cuatro células, es posible generar otros ocho descendientes y así sucesivamente. Una sola célula bacteriana puede producir, en un tiempo muy corto, una *colonia* de millones de células idénticas. En la mayoría de los casos, cada célula se encuentra físicamente separada de las otras células de la colonia, pero en el grupo bacteriano de los *Actinomicetos* las células no se encuentran separadas, sino que forman largas cadenas (semejante a lo que hacen las hifas). Los Actinomicetos son los responsables del "olor a tierra" que emana del suelo y pueden, además, formar asociaciones con las raíces de algunas especies de árboles para fijar nitrógeno gaseoso (N_2) de la atmósfera y producir compuestos nitrogenados asimilables por las plantas. La mayoría de las bacterias se puede clasificar en dos grandes grupos: las Gram-negativas y las Gram-positivas. La diferencia estriba en las características de la pared celular (Gerhardt *et al*. 1994). De particular importancia para este capítulo resultan las bacterias Gram-negativas, cuyo papel ecológico va desde ser agentes de enfermedades, hasta ser fijadoras de nitrógeno en asociación con algunas plantas leguminosas. Otro grupo bacteriano poco común es el de los *fitoplasmas*, pequeñas bacterias carentes de pared celular que viven en el sistema vascular de las plantas y que pueden provocar diversas enfermedades. Las principales fuentes de información sobre taxonomía bacteriana son Holt (1984,1989) y Balows *et al*. (1992). Gerhardt *et al*. (1994), por su parte, ofrecen una compilación de los métodos más importantes para trabajar con bacterias.

Virus

Los virus son partículas de ADN o de ARN envueltas en proteína. Como son incapaces de reproducirse por sí solos, lo que hacen es infectar a las células de la planta hospedera y utilizar su maquinaria celular para replicar su propio material genético y producir más partículas virales. Se sabe

que los virus que afectan a las plantas son los responsables de algunas de las enfermedades más importantes que, a nivel mundial, sufren los árboles (Nienhaus & Castello 1989). Muchas de estas enfermedades son transmitidas de planta en planta por insectos vectores, en particular por insectos perforadores y succionadores. Cabe mencionar, sin embargo, que la relevancia de los virus en los bosques tropicales no pasa de ser, en la actualidad, una mera especulación, pues estos organismos prácticamente no se han estudiado en esos ecosistemas.

Diferentes tipos de interacción planta-microorganismo

Las plantas y los microorganismos interactúan de muchas maneras. La más simple es la que tiene lugar cuando hongos y bacterias se dan a la tarea de descomponer el material vegetal. Los hongos, en particular, cumplen un papel muy importante en la descomposición de la madera: mediante la producción de enzimas extracelulares, estos organismos desdoblan móleculas orgánicas complejas (como lignina y celulosa) y las convierten en moléculas más simples. De esa forma, los hongos transforman en nutrientes material estructuralmente complejo y lo ponen a disposición de las plantas.

Mucho más intrincada es la interacción entre microbios y plantas vivas. En efecto, cuando un microbio y una planta entran en simbiosis, a la planta se le llama *hospedera* y al microbio *simbionte*, y existen diferentes tipos de relaciones simbióticas: parasitismo, comensalismo y mutualismo. Desafortunadamente, en la interacción planta-microbio es difícil establecer una clasificación precisa, pues los tres tipos de simbiosis mencionados se encuentran, más bien, formando un continuo. Como veremos más adelante, la situación se complica aún más cuando un microbio que ha sido comensal, o incluso mutualista, en alguna etapa de su vida pasa a ser parásito en otra (y esto puede suceder estando en un mismo hospedero).

Se dice que una planta está enferma cuando un agente persistente (generalmente un parásito) le causa deformaciones o altera su funcionamiento normal; es decir, cuando la perjudica y llega a producir la muerte de alguna de sus partes (o incluso de la planta entera). “Enfermedad” y “daño” se diferencian por la persistencia de la asociación entre el agente que causa la enfermedad y el hospedero (un corte realizado con un machete no es una enfermedad). Además, la enfermedad se diferencia del parasitismo en que sus efectos son mucho menos dañinos de lo que se esperaría, por ejemplo, de una simple remoción de nutrientes o de agua. Cuando un parásito es capaz de enfermar a un hospedero se le denomina agente *patógeno*.

La asociación simbiótica puede ser obligada (necesaria para la sobrevivencia del simbionte, del hospedero, o de ambos) o facultativa (opcional para alguno de ellos o para los dos). Los patógenos obligados sólo pueden crecer y reproducirse en plantas hospederas vivas; otros patógenos, en cambio, tienen fases *saprotróficas* (consumen materia orgánica muerta) y es sólo de manera opcional que infectan a las plantas y les causan enfermedades. Los patógenos oportunistas también atacan plantas que se encuentran enfermas o a punto de morir, ya sea por estrés o por los daños que les han causado otros patógenos. Es más, algunos de ellos son poco dañinos para la planta y actúan más bien como saprótrofos consumiendo tejidos muertos por patógenos anteriores.

Historia natural de las enfermedades

El triángulo de la enfermedad

La naturaleza de las simbiosis depende de tres factores estrechamente relacionados: el hospedero, el simbionte y el ambiente. Si bien la constitución genética de la planta y del microbio juega un papel determinante en el resultado de la simbiosis (existe toda una gama de resultados posibles), el ambiente ejerce una influencia igualmente importante en el desenlace de esa

interacción. Tradicionalmente este fenómeno tripartito se ha discutido en el contexto de las enfermedades vegetales (Fig. 18.2); sin embargo, fácilmente puede hacerse extensivo a cualquier tipo de interacción planta-microbio. Para que una planta desarrolle una enfermedad es necesario que un patógeno virulento entre en contacto con un hospedero susceptible. Aún así, puede suceder que las esporas de un hongo patógeno caigan en una planta hospedera susceptible, pero que las condiciones ambientales –demasiado seco, demasiado húmedo, demasiado caliente o demasiado frío para que las esporas germinen– impidan el desarrollo de la infección y, en general, de la enfermedad. Un hongo puede infectar –y no necesariamente enfermar– a una planta hospedera, si esta es robusta, se encuentra establecida en suelo fértil y húmedo, y cuenta con las condiciones de iluminación apropiadas. En cambio, ese mismo hongo puede matar a una planta hospedera que muestre condiciones ambientales menos favorables (más estresantes). Los cambios ambientales que tienen lugar durante la simbiosis pueden transformar la naturaleza de esta interacción.

Sintomatología

Como se mencionó anteriormente, la enfermedad es una alteración negativa de las funciones normales de la planta, y es provocada por un agente persistente. La única manera de saber si una planta está enferma es a través de los *síntomas* que presenta. Los síntomas constituyen la respuesta del hospedero al patógeno, y entre ellos figuran la muerte, el marchitamiento, la necrosis (muerte de tejidos), la clorosis (pérdida de tejidos verdes), el enanismo, la aparición de cancros, la descomposición (de la madera), el crecimiento anormal y la pérdida de frutos. Además de los síntomas, también se pueden observar *indicios* de la presencia del patógeno. Algunos de ellos son: las estructuras reproductivas de los hongos, los micelios y algunos desechos bacterianos comúnmente asociados a los síntomas de una enfermedad.

La prueba de patogenicidad

La combinación de indicios y síntomas ayuda a diagnosticar cierto tipo de enfermedades; sin embargo, la presencia de indicios, por ejemplo de

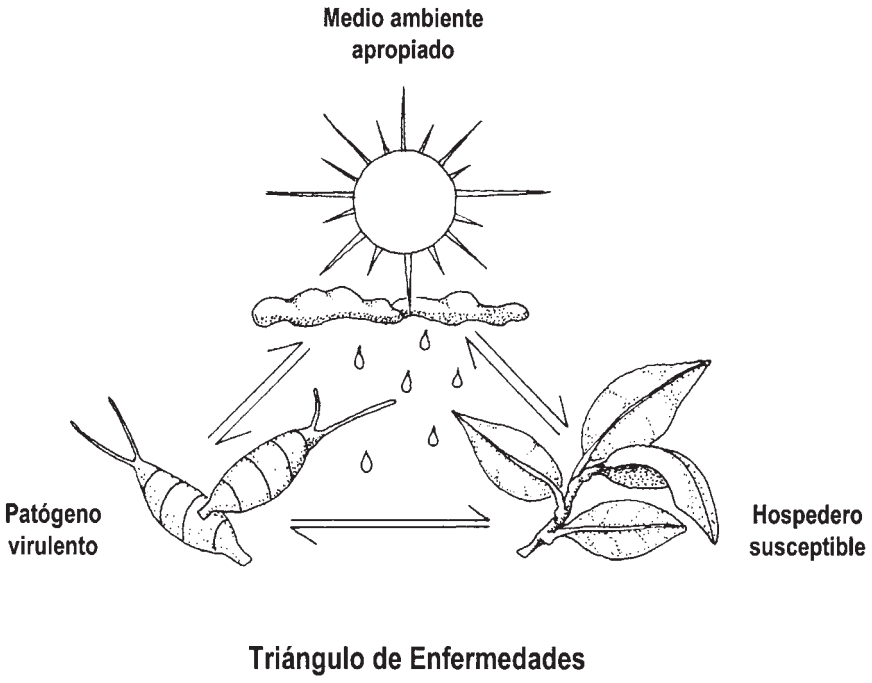


FIGURA 18.2 Triángulo de las enfermedades. Tres elementos son indispensables para que una enfermedad se desarrolle: un patógeno virulento, un hospedero susceptible y un ambiente propicio.

un hongo asociado a un tejido enfermo, no necesariamente indica que el hongo es el causante de la enfermedad. Para identificar al microorganismo responsable de los síntomas es necesario realizar la prueba de patogenicidad de Koch. Esta prueba consiste en aislar al patógeno en un cultivo puro y utilizarlo luego para generar la enfermedad en una planta sana (Fig. 18.3 y Recuadro 18.1). Esta es una de las formas más confiables de achacarle la enfermedad a un determinado patógeno, pero también tiene sus limitaciones. Los patógenos de algunas enfermedades son relativamente fáciles de aislar en cultivos puros (Recuadro 18.2) y de inocular en hospederos sanos; sin embargo, también se dan casos, como el de algunos patógenos obligados (p.ej., las royas), que no crecen en cultivos puros. Otras veces resulta difícil reproducir, e incluso reconocer, cuáles son las condiciones ambientales apropiadas para que una enfermedad se desarrolle. Y algunas enfermedades tardan años en presentar algún síntoma (especialmente las que atacan a los árboles). Por último, los cuadros patogénicos en los que intervienen muchos agentes son especialmente difíciles de manipular en forma experimental. En cada uno de estos casos la prueba de patogenicidad de Koch resulta poco práctica, por lo que es necesario considerar la mayor cantidad de evidencia posible antes de señalar a un determinado patógeno como responsable de la enfermedad.

Los ciclos de la enfermedad

Para entender dónde, cómo, y cuándo, una enfermedad va a afectar a una comunidad de plantas en el bosque tropical resulta de gran utilidad observar las etapas clave en el ciclo de la enfermedad. Recordemos que cada combinación hospedero-patógeno es única, y por lo tanto es un error decir que "en las plantas las enfermedades funcionan de tal modo…". La verdad es que hay más excepciones que reglas. No obstante, todas las enfermedades comparten los siguientes procesos: diseminación del patógeno, germinación de propágulos, penetración e infección del hospedero, respuesta del hospedero, y crecimiento y reproducción del patógeno (lo que conduce nuevamente al proceso de diseminación). Para entender la ecología de una enfermedad es necesario conocer el procedimiento que siguen los patógenos para infectar a su hospedero, estudiar las posibles

RECUADRO 18.1 Prueba de patogenicidad de Koch

Para mostrar que cierto patógeno es el causante de cierta enfermedad vegetal, no basta con demostrar su presencia en la planta: el microorganismo podría estar asociado a ella en una forma casual. La prueba de patogenicidad de Koch ofrece, con sus cuatro etapas, una estructura formal para establecer la causa de una enfermedad (ver Fig. 18.3)

1. Debe existir una correspondencia sistemática entre el microbio y los síntomas de la enfermedad. Esto se puede determinar mediante observación directa –si el microbio produce estructuras visibles e identificables (indicios) en el hospedero–, mediante el cultivo de microorganismos en un medio microbiológico, o mediante el uso de pruebas genéticas.
2. El microbio debe ser aislado en un cultivo puro. Por lo general esto se logra cultivando los microorganismos en un medio microbiológico, pero en el caso de los patógenos obligados se considera que basta con purificar químicamente al patógeno (p.ej., un virus)
3. La inoculación de un cultivo puro en un hospedero saludable debe producir los mismos síntomas que produjo la enfermedad original. Además, es necesario proporcionar las condiciones ambientales necesarias para que la enfermedad se desarrolle, de lo contrario se pueden obtener resultados negativos falsos. Resulta crucial incluir plantas que sirvan de control. Estas plantas se inoculan "falsamente" al igual que las plantas tratadas, pero sin el patógeno putativo. De esta forma se puede comparar si el hospedero está respondiendo ante una herida o ante una enfermedad.
4. Una vez que se ha demostrado que el microbio infectó al hospedero y creció en él y que los síntomas no se debieron a una contaminación casual o al simple efecto del estrés provocado por la herida, el microbio deber ser aislado del hospedero infectado. Las plantas que sirven de control no deben presentar ningún síntoma.

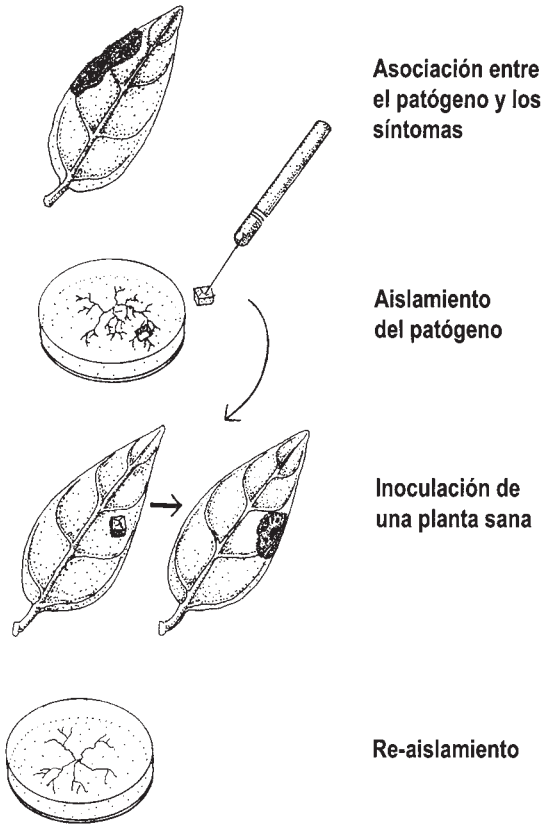


FIGURA 18.3 Prueba de patogenicidad de Koch. Esta prueba es esencial para encontrar la causa de una enfermedad. Los pasos clave son: correspondencia constante entre el patógeno y los síntomas que produce, aislamiento del patógeno en un cultivo puro, reproducción de los síntomas luego de haber inoculado a un hospedero saludable y re-aislamiento del patógeno. Ver Recuadro 18.1 para más detalles.

respuestas del hospedero a la infección y analizar la influencia del ambiente en ese proceso. La Figura 18.4 muestra un diagrama idealizado del ciclo de vida de una enfermedad vegetal.

La diseminación

Las esporas son la principal vía de diseminación de los patógenos. Pueden tener la consistencia del polvo o estar dotadas de apéndices (para flotar en el aire o en el agua), ser flageladas (para nadar) o formar masas pegajosas (para ser transmitidas fácilmente por insectos vectores). Otras son grandes, pigmentadas y de paredes gruesas, pero al parecer se trata de estructuras diseñadas para sobrevivir en condiciones ambientales adversas y no para transportar patógenos. Una observación detallada del tipo de esporas que se producen en un lugar, y del lugar en el que se producen (p.ej., si crecen en la superficie de las hojas o incrustadas en el tejido del tallo), es importante, pues esto ofrece pistas sobre los sitios en los que un patógeno tiene más probabilidades de ser exitoso. Los Oomicetos, por ejemplo, producen zooesporas que por ser flageladas dependen de suelos porosos e inundados para poder trasladarse de un hospedero a otro. Se esperaría, por tanto, que las enfermedades causadas por este hongo (como el "mal de talluelo" que afecta a plántulas) fueran más graves en suelos anegados que en áreas soleadas (p.ej., en los claros del dosel del bosque). En efecto, en Panamá, en un bosque húmedo de tierras bajas, se observó que las plántulas del árbol *Platypodium elegans* (Leguminosae) mostraban infecciones menos severas, y un menor número de muertes, en condiciones de claro que en condiciones de dosel cerrado (Augspurger & Kelly 1984).

RECUADRO 18.2 Cómo aislar los microorganismos de una planta

Son muchos los hongos y bacterias que pueden cultivarse a partir de material vegetal con técnicas simples y de bajo costo. En general, las plantas están cubiertas de esporas fúngicas y de colonias bacterianas que no guardan ninguna relación ni con la enfermedad en cuestión ni con los microorganismos que se encuentran viviendo dentro de un tejido saludable. El primer paso es, pues, esterilizar la superficie de la planta y permitir, de ese modo, que los organismos que viven dentro de la planta se desarrollen en un medio menos competitivo. Primero se procede a lavar el material vegetal colocándolo bajo un chorro de agua para quitarle cualquier partícula de polvo. Luego se toma un pedacito de tejido (normalmente, no mayor a unos cuantos mm), se sumerge en alcohol etílico al 70 % durante 1-2 minutos y luego durante 1-2 minutos en hipoclorito de sodio al 0.525% (o en su defecto en cloro casero al 10%) y, finalmente, se enjuaga durante 1 minuto en alcohol al 70 %. Posiblemente sea necesario emplear períodos más cortos para materiales más delicados y períodos más largos para materiales leñosos.

La forma más sencilla de inducir el crecimiento bacteriano es colocando secciones esterilizadas de material vegetal en un plato de Petri estéril y cubriéndolas con papel filtro estéril y húmedo. El alto grado de humedad permitirá el crecimiento y la reproducción de los hongos dentro de la hoja. La observación diaria del tejido foliar mediante un estereoescopio permite detectar el desarrollo de estructuras fúngicas. Es importante que todos los componentes del sistema, agua, placas, filtros de papel y pinzas hayan sido esterilizados antes de colocar la muestra vegetal. Para ello, se puede utilizar un autoclave o una simple olla de presión (durante unos 20 minutos).

Los hongos también pueden aislarse en un medio microbiológico. Para ello, se colocan los pedacitos de planta, cuya superficie ha sido esterilizada, en platos de Petri con agar de extracto de malta (2 % extracto de malta, 1.5% agar) o agar de papa (se ponen a hervir papas y se mezcla el caldo filtrado con 1% de dextrosa y 1.5% de agar). Al cabo de unos días se debería apreciar el crecimiento de los hongos. Utilizando agujas estériles, se transfiere una pequeñísima porción de la colonia que se está desarrollando a un cultivo fresco para que crezca en forma aislada. Las bacterias se pueden cultivar de forma similar, empleando agar al 10% tipo “Trypticase Soy Agar” (disponible en establecimientos comerciales). Este medio permite el crecimiento de una gran diversidad de especies bacterianas.

La germinación

En la epidemiología de muchas enfermedades vegetales, el proceso de germinación de esporas y la posterior infección del hospedero pueden ser mucho más importantes para la propagación de la enfermedad que la misma diseminación. En efecto, es posible que en los bosques húmedos del neotrópico la diseminación no sea una limitante ya que el ambiente se encuentra bajo una constante “lluvia de esporas”. En la Isla de Barro Colorado, en Panamá, por ejemplo, en un día seco y sin viento (en la estación lluviosa) se han llegado a recoger hasta 9.3 esporas cm^{-2} h^{-1}. Y esto se refiere únicamente a hongos que son fáciles de aislar y cuyas esporas, muchas de las cuales no son patogénicas, se diseminan por el viento. Si con esos datos se hace una proyección a un período de 24 horas, se tiene que una hoja de 50 cm^2 recibe nada menos que unas 11 000 esporas al día. Por supuesto, únicamente una pequeña porción de esas esporas germina y logra causar alguna infección. La gran mayoría es lavada de la superficie de las hojas, se la lleva el viento o muere en el sitio (por desecación o por radiación ultravioleta). Y de las esporas que quedan, sólo germinan las que encuentren las condiciones ambientales apropiadas.

La penetración

De las esporas que logran germinar en la superficie de una hoja, sólo unas cuantas serán capaces traspasar el primer frente de defensa que les interpone el hospedero. Una defensa formidable, por cierto: la cutícula cerosa de la hoja. Para penetrar la cutícula, los patógenos pueden tomar tres rutas: (1) penetrarla directamente, ya sea secretando enzimas o empleando medios físicos (utilizando una hifa modificada llamada “estaca de penetración”); (2) entrar a través del estoma de la hoja; o bien (3) entrar a través de alguna herida que pueda tener la hoja (Mendgen & Deising 1993). La tercera ruta, probablemente la más importante en los bosques tropicales, consiste en aprovechar las heridas causadas por los herbívoros o algún patógeno anterior. En efecto, en el bosque de Los

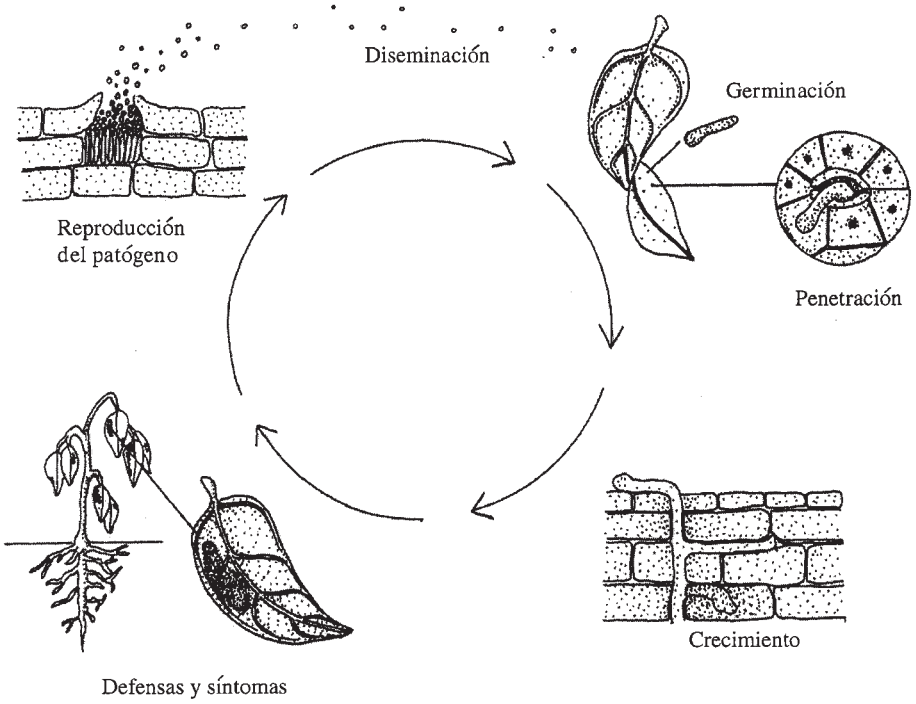


FIGURA 18.4 Ciclo de vida de una enfermedad vegetal típica. Dicho ciclo supone: diseminación, germinación de esporas, penetración y crecimiento a través del hospedero, respuesta del hospedero y reproducción del patógeno.

Tuxtlas en México, García-Guzmán y Dirzo (1991) demostraron que prácticamente todos los patógenos foliares necesitaban que las hojas, tanto las del dosel como las del sotobosque, presentaran algún grado de daño (causado en este caso por herbivorismo) para poder enfermar al hospedero. Lo mismo se ha observado con respecto a los hongos que atacan las partes leñosas de los árboles (Blanchard & Tattar 1997).

La respuesta del hospedero

Una vez que el hongo ha penetrado en la planta se inicia una interacción muy intensa entre hospedero y simbionte. De hecho, el hospedero puede presentar buenas defensas –mecanismos de *resistencia*– para combatir las infecciones microbianas. Algunas de esas defensas son *constitutivas*, es decir, son inherentes a la anatomía o a la fisiología de la planta, y entre ellas figuran la dureza física del tejido, la presencia de compuestos fenólicos y otras resinas, y la calidad nutritiva del hospedero. Estas defensas son muy eficaces contra una gama muy amplia de organismos. El otro tipo de mecanismos de resistencia lo constituyen las defensas *inducidas*, defensas que se producen únicamente como respuesta a una infección o a un daño provocados por un agente en particular, y comprenden la producción de un vasto arsenal de compuestos tóxicos secundarios (ver Bennett & Wallsgrove 1994, y Krischik 1991 para una revisión del tema). Cuando las defensas inducidas les conceden al hospedero una inmunidad fisiológica evidente nos encontramos en presencia de lo que se denomina Resistencia Sistémica Adquirida (Ryals *et al.* 1994). Para inducir una defensa es necesario que el hospedero reconozca al microorganismo que lo está invadiendo, y, en efecto, las plantas suelen tener genes de resistencia específica que les confieren la capacidad de reconocer y prevenir las infecciones producidas por hongos. Sin embargo, también puede suceder que el hongo tenga el gen correspondiente para evadir la respuesta del hospedero, en cuyo caso la enfermedad se torna *virulenta*. Esta correspondencia entre resistencia y virulencia se conoce como la hipótesis del "gen por gen" y resulta fundamental no sólo para entender cómo

evoluciona la interacción entre una planta y un patógeno, sino para producir plantas resistentes a enfermedades (Flor 1942, Lawrence *et al*. 1981). Otras formas de resistencia son más complejas pues involucran múltiples genes y presentan una marcada interacción genotipo-ambiente. No es sino hasta hace poco que, gracias a los métodos moleculares, se ha logrado conocer un poco más acerca de esta "resistencia cuantitativa a la enfermedad", resistencia que a la larga podría probar ser mucho más importante que la interacción "gen por gen" (Young 1996). En cuanto a los mecanismos de resistencia de que están dotadas las plantas, se observan diferencias entre especies, entre poblaciones e incluso entre individuos de una misma especie. Y lo mismo ocurre con los patógenos: mientras que algunos pueden tener la capacidad de infectar a una gama muy amplia de especies hospederas, otros parecen estar restringidos a unos pocos hospederos estrechamente relacionados. El grado de especificidad del patógeno es un aspecto clave para determinar su impacto en la comunidad del bosque.

Un patógeno que logra evadir las defensas iniciales del hospedero está en capacidad de desatar una enfermedad. Por lo general, los síntomas de la enfermedad constituyen la respuesta directa del hospedero al patógeno, pero también podrían ser uno de los tantos intentos que realiza el hospedero para detener al patógeno. Por ejemplo, la necrosis de la hoja provoca la pérdida de tejido fotosintético, y esto por lo general es visto como un impacto negativo del patógeno sobre el hospedero. Sin embargo, la necrosis (a esto se le llama una respuesta hipersensitiva) puede, en realidad, limitar la expansión del patógeno, pues lo priva de los nutrientes necesarios. En algunos casos, entonces, la necrosis puede constituir una defensa y no un síntoma. También se da el caso de hongos patogénicos que al verse imposibilitados para colonizar eficientemente el tejido vivo secretan algún tipo de toxina para matar las células de la planta antes de proceder a desarrollar sus hifas (es mucho más fácil invadir un tejido necrótico pobremente defendido) (Scheffer & Ullstrup 1965). En efecto, un patógeno puede extenderse por un hospedero de varias maneras: colonizando tejido vivo, matando el tejido y creciendo en él, o utilizando el sistema vascular del hospedero como un conducto para movilizarse rápidamente por él.

No todos los hongos que logran penetrar en una hoja, o en una rama, la enferman. De hecho, en un bosque tropical casi todas las hojas que se ven saludables están infectadas por algún tipo de hongo; sin embargo, el número de infecciones por hoja varía considerablemente (Petrini & Dreyfuss 1981, Dreyfuss & Petrini 1984, Rodríguez 1994). Los hongos que viven dentro de una planta sin causarle síntomas se llaman *endófitos*. Los endófitos pueden participar en diferentes tipos de simbiosis. Algunos le aportan beneficios a la planta hospedera protegiéndola de enfermedades y de herbívoros (Clay 1990). Otros son comensales y permanecen latentes dentro del hospedero hasta que éste muere, en cuyo caso actúan como saprótrofos (Bills & Polishook 1994). Muchos patógenos pasan una larga fase endofítica latente antes de causar algún tipo de enfermedad, enfermedad que se desata en respuesta al estado de estrés o senescencia del hospedero (Sinclair & Cerkauskas 1985). Por ejemplo, el Ascomiceto *Botryosphaeria dothidea* puede pasar meses en estado latente en el tallo del árbol *Tetragastris panamensis* (Burseraceae), pero basta que se inicie el período de sequía para que los individuos infectados rápidamente manifiesten la presencia de cancros (Gilbert & De Steven 1996). Otros factores como la deficiencia de nutrientes, la contaminación del aire, el ataque de insectos o el estrés causado por la luz pueden provocar el desarrollo de una enfermedad (Manion 1991).

La reproducción

Todo simbionte debe reproducirse para poder colonizar a un nuevo hospedero. En los hongos, el proceso de reproducción implica, primero, desarrollar el micelio y las reservas energéticas necesarias para la reproducción, y, segundo, producir las esporas. Las esporas pueden producirse y liberarse desde un hospedero vivo que aporta inóculo para infectar otras partes de la planta u otros individuos, o bien, pueden producirse una vez muerto el hospedero. La

velocidad a la que se reproduce un patógeno y la cantidad de inóculo que produce son aspectos clave para determinar la velocidad a la que se puede propagar una enfermedad a través de una población hospedera, así como para evaluar la posible respuesta del patógeno ante las defensas del hospedero. El ciclo de vida de muchos microbios es mucho más corto que el ciclo de vida de las plantas que ellos infectan. En algunos casos un patógeno puede pasar del ciclo de infección al de reproducción en cuestión de días o semanas. De hecho, muchas generaciones de patógenos pueden pasar por un mismo hospedero. Esto le da al patógeno más oportunidades de desarrollar mecanismos para superar la resistencia del hospedero que al hospedero de superar nuevos factores de virulencia.

Impacto de las enfermedades vegetales en los bosques neotropicales

Las enfermedades vegetales que se suscitan en los bosques neotropicales han sido menos estudiadas que las enfermedades que afectan a los cultivos agrícolas o a los bosques de la zona templada. Aún así, es evidente que en el trópico los cultivos sufren un número significativamente mayor de enfermedades que en la zona templada (Wellman 1968) y probablemente ocurra lo mismo con los bosques. En lo posible, para ilustrar los conceptos más importantes se utilizarán ejemplos de enfermedades que ocurren en los bosques neotropicales, pero cuando no se cuente con los estudios respectivos, se recurrirá a ejemplos provenientes de la zona templada o de sistemas agrícolas tropicales. Existen varias revisiones generales que analizan el impacto de las enfermedades en los ecosistemas naturales, sobre todo en las zonas templadas (Castello *et al*. 1995, Jarosz & Davelos 1995).

Dinámica de poblaciones

Las enfermedades pueden regular la dinámica poblacional de las plantas hospederas de los bosques ya sea reduciendo su capacidad reproductiva o causando la muerte de las semillas, las plántulas, los brinzales e incluso de los individuos adultos. La capacidad reproductiva de un hospedero puede verse reducida indirectamente como resultado de un crecimiento poco vigoroso, o porque debe destinar sus recursos fotosintéticos a defenderse contra la enfermedad y no a reproducirse. Los bajos rendimientos que suelen experimentar los cultivos agrícolas son un fenómeno ampliamente conocido en fitopatología. La pérdida de la capacidad reproductiva en los sistemas naturales es, en cambio, un fenómeno del que se tienen pocos datos. No obstante, dos estudios realizados en Panamá muestran claramente que las enfermedades pueden inhibir la capacidad reproductiva de las plantas. En efecto, un 34% de los óvulos fertilizados en las flores de *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae) se perdieron por estar infectados por hongos, principalmente por *Cladosporium* sp. (Sánchez-Garduño *et al*. 1994). Más impresionante aún, una infección en los óvulos florales del árbol del sotobosque, *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), causada por el hongo de la roya, *Aecidium farameae*, provocó la pérdida de casi el 100% de los frutos de los individuos más perjudicados (Travers *et al*. 1998). Las semillas que se encuentran en estado latente en el suelo también son susceptibles de ser atacadas por microbios. En un estudio realizado en Panamá, luego de enterrar experimentalmente durante cinco meses semillas de *Cecropia* y *Miconia*, ambos árboles de carácter pionero, se determinó que los hongos causaron la pérdida de un 39% y un 47%, de las semillas, respectivamente (Dalling *et al*. 1998; ver Fig. 15.5).

Sin lugar a dudas una planta es más susceptible de ser presa de alguna enfermedad en su fase de plántula. Los tejidos tiernos y en rápido crecimiento son particularmente susceptibles a los hongos que causan el "mal del talluelo", en particular a los Oomicetos que, como *Phytophthora* y *Pythium*, se propagan a través del suelo, pero también a hongos como *Fusarium* y *Rhizoctonia*. El mal del talluelo es una de las muertes más rápidas e impresionantes a que están expuestas las plántulas de muchos árboles de los bosques húmedos tropicales, y

generalmente se caracteriza por el colapso y la decoloración del tallo emergente, justo cuando la plántula se está elongando. En Panamá, en un estudio en el que se consideraron nueve especies de árboles se encontró que el mal del talluelo era el responsable de la alta mortalidad causada en las plántulas de seis de ellas (Augspurger 1984). Lo mismo se ha observado en estudios de invernadero: luego de realizar pruebas con 16 especies de árboles se observó que la gran mayoría era susceptible de padecer esta enfermedad (Augspurger & Kelly 1984).

Una vez que el tallo de las plántulas empieza a tornarse leñoso, disminuye la susceptibilidad de contraer el mal del talluelo. No obstante, otros patógenos entran en escena. En Panamá más del 30% de las plántulas entre 1 y 7 años de edad de *Tetragastris panamensis* se vieron afectadas por necrosis de la yema terminal o por cancros en el tallo, provocados por *Botryosphaeria dothidea*, hongo que ataca a una amplia gama de hospederos (Gilbert & De Steven 1996). Según han demostrado las inoculaciones experimentales, la infección que provoca *B. dothidea* puede reducir el crecimiento de las plantas en un 59% (en relación con una planta no inoculada). Una reducción de esa naturaleza puede disminuir la capacidad de las plántulas de competir por la poca luz que llega al sotobosque (ver Fig. 6.4) y aumentar su susceptibilidad de morir por otros factores. Experimentos realizados con coníferas boreales en cámaras de crecimiento sugieren que el grado de "intolerancia a la sombra" que exhiben algunas especies podría obedecer, precisamente, a esa susceptibilidad que tienen las plantas de enfermarse en condiciones de baja luminosidad (Vaartaja 1962). Esta idea todavía no se ha puesto a prueba en los trópicos, pero podría ser un mecanismo importante para explicar los cambios florísticos de carácter sucesional que tienen lugar en las comunidades vegetales (ver capítulo 23).

Las plántulas y los brinzales del sotobosque bien pueden sobrevivir a estas "enfermedades de juventud", pero esto no significa que se han librado de contraer una gran variedad de enfermedades, como por ejemplo las que atacan a las hojas. En Costa Rica, Esquivel y Carranza (1996) mostraron que *Phylloporia chrysita*, patógeno que ataca el pecíolo, puede causar una reducción de hasta un 52% en la tasa de crecimiento de *Erythrochiton gymnanthus* (Rutaceae). Sin embargo, pareciera que en los bosques tropicales las enfermedades que mayor efecto tienen sobre el crecimiento y la supervivencia de las plántulas son las enfermedades que producen cancros y no las enfermedades foliares, ya que las primeras disminuyen la conductancia de agua por el tallo y además le confieren a la planta inestabilidad estructural. En los bosques de Barro Colorado, en Panamá, nueve de diez especies de árboles de Lauraceae muestran una gran susceptibilidad a desarrollar cancros en el tallo asociados a *Phytophthora* sp. (Gilbert *et al*. 1994b) y, de hecho, en algunas especies más del 70% de los individuos pueden estar infectados (Gilbert *et al*. 1994a).

Los árboles adultos que ocupan el dosel también son susceptibles de contraer enfermedades foliares y cancros, pero las posibilidades de que sufran el mismo impacto que experimenta una plántula son menores. La pudrición de las raíces y la pudrición del duramen son las enfermedades que más comúnmente los afectan. La mayoría de los hongos asociados a este tipo de enfermedades que descomponen la madera son los Basidiomicetos, comúnmente denominados "orejas de palo". Estos hongos se extienden de árbol en árbol mediante conexiones a través de las raíces o mediante esporas aéreas, y aprovechan alguna herida (en el tronco o en las ramas) para introducirse y provocar una infección (Tainter & Baker 1996). Algunos de ellos atacan de manera agresiva las raíces y la base de los árboles, debilitándolos y aumentando su susceptibilidad de ser derribados por un aguacero o un vendaval. Otros atacan el duramen de los árboles más grandes y les carcomen el tronco, pero sin afectar el transporte de agua o de nutrientes. En efecto, en algunas especies el tronco de prácticamente todos los árboles maduros se encuentra hueco, debido a la presencia de hongos descomponedores. En Panamá, por ejemplo, es común observar los mangles *Avicennia germinans* con el tronco carcomido por *Phellinus swietenii*, mientras que

en los bosques húmedos de tierras bajas, el duramen de *Ocotea whitei* (Lauraceae) suele ser descompuesto por *Phellinus apiahynus* (G. S. Gilbert, observación personal). Estos árboles con el tronco hueco pueden vivir por muchos años sin mostrar signos externos de enfermedad.

Genética de la población hospedera

Debido a la variabilidad que muestran las poblaciones hospederas en cuanto a su capacidad de resistir a los patógenos, las enfermedades pueden tener un impacto significativo en la estructura genética de una población, pues pueden, de manera selectiva, eliminar a los individuos más susceptibles. En otras palabras, una epidemia, al eliminar a los individuos más susceptibles, puede reducir el grado de diversidad genética de una población (ver Recuadro 13.4). En la zona templada, por ejemplo, una epidemia de roya en una población de *Salix viminalis* (Salicaceae) compuesta por dos subpoblaciones, una resistente al patógeno y la otra susceptible de contraer la enfermedad, resultó en una menor altura y una menor sobrevivencia entre los individuos de la subpoblación susceptible (Verwijst 1993).

Los árboles que en su medio natural muestren ser los más resistentes a las enfermedades pueden ser una fuente importante de germoplasma para el mejoramiento genético de las especies que se cultivan en plantaciones. Sin embargo, es importante tener en cuenta que un hospedero con síntomas de enfermedad no necesariamente es el individuo más susceptible de la población, como tampoco un individuo libre de enfermedad es el más resistente. Es posible que los individuos sanos se hayan escapado de la infección por simple casualidad o porque las condiciones microclimáticas no favorecieron el desarrollo de la enfermedad. Por otra parte, como los síntomas constituyen una respuesta del hospedero al patógeno, sólo los individuos resistentes serán sintomáticos. Con toda seguridad los más susceptibles morirán al cabo de un corto tiempo. En Panamá, por ejemplo, la mortalidad del árbol *Tetragastris panamensis* se asoció a la presencia del patógeno *Botryosphaeria*; sin embargo, la mayoría de los individuos murió antes de desarrollar los cancros característicos de esa enfermedad (Gilbert & De Steven 1996). Es más, los individuos que desarrollaron cancros mostraron una tasa de mortalidad menor que la de las plantas infectadas que no mostraron cancros.

La presión que ejercen los patógenos conduce a la búsqueda de una mayor resistencia a las enfermedades; de ahí que las enfermedades tengan el potencial de modificar la diversidad genética de la población hospedera. Al mismo tiempo, la capacidad de los patógenos de evolucionar y desarrollar nuevos factores de virulencia para superar los atributos de resistencia de la población hospedera provoca una constante "carrera armamentista" entre patógenos y plantas (Jarosz & Davelos 1995, Van Valen 1973). Los patógenos, sin embargo, enfrentan un dilema. Una mayor virulencia (una mayor utilización del hospedero como fuente de recursos) puede incrementar su potencial reproductivo, pero, si la planta llega a morir, el patógeno corre el riesgo de perder su fuente de alimento y de experimentar, en última instancia, una caída en su fecundidad. Los patógenos dotados de los mecanismos necesarios para transmitir la enfermedad a un nuevo hospedero inmediatamente después de que el anterior ha muerto son los que podrían resultar más virulentos. En otras palabras, los patógenos más aptos –desde el punto de vista evolutivo– son aquellos que más rápidamente consumen al hospedero y que más rápidamente, también, se reproducen y dispersan hacia un nuevo hospedero. Estos patógenos son los encargados de propagar la virulencia entre la población. En cambio, los patógenos que para reproducirse exitosamente dependen de una asociación estrecha con un hospedero saludable, y los que tienen una baja capacidad de dispersión, tenderán más bien a desarrollar una relación benigna con su hospedero siendo a su vez, menos virulentos (Jarosz & Davelos 1995).

En esta carrera armamentista, sin embargo, los patógenos llevan ventaja: su ciclo de vida es mucho más corto (días a semanas) que el de las plantas (en el caso de un árbol puede durar

décadas). En efecto, mientras un patógeno ya ha evolucionado un nuevo mecanismo de virulencia, el hospedero aún no se ha reproducido para generar un genotipo más resistente. Se ha pensado, no obstante, que, como consecuencia de esta "carrera", los parásitos también podrían "forzar" la reproducción sexual del hospedero, reproducción que, en última instancia, constituye el principal mecanismo para mantener la diversidad genética de las poblaciones y para permitir el desarrollo concomitante de mecanismos de resistencia (Hamilton 1980).

Desde el punto de vista de la composición genética del hospedero, una plantación forestal extensa, con un genotipo similar, constituye una invitación abierta a un problema de salud entre las plantas. Una vez establecido en una población hospedera, un patógeno puede propagarse, de manera muy rápida, al resto de los individuos y provocar una dramática disminución en el crecimiento de las plantas o incluso en el tamaño de la población. En el trópico húmedo, por ejemplo, la especie *Acacia mangium* ha sido muy utilizada en proyectos de reforestación; sin embargo, en Costa Rica (Nichols & González 1992) y en Malasia (Ito & Nanis 1997) las enfermedades producidas por hongos (pudrición del duramen y cancros) han causado pérdidas de hasta un 50% de sus poblaciones. Lo mismo se observó en Venezuela, donde extensas plantaciones de *Pinus caribaea* resultaron infectadas por el hongo *Botryodiplodia theobromae*. En un árbol vigoroso, este hongo apenas sí mancha la madera, pero basta añadir el estrés que provoca una sequía para que en cuestión de meses la enfermedad se propague y cause la mortalidad extensiva del rodal (Holmquist 1994).

Desarrollo de enfermedades denso-dependientes

Si bien para que una enfermedad se desarrolle es necesaria la confluencia de un virus patogénico, un hospedero susceptible y un ambiente propicio, la densidad de la población hospedera también puede ser un factor clave en la incidencia y propagación de las enfermedades vegetales. El desarrollo de enfermedades denso-dependientes es prácticamente una regla universal en las enfermedades producidas por hongos: conforme aumenta la densidad de plantas hospederas, aumenta también la proporción de individuos afectados (Burdon & Chilvers 1982). Este patrón tiene sentido porque cuanto mayor sea la densidad, más próximos estarán los hospederos de una misma especie y esto aumentará, sin duda, las probabilidades de que los propágulos dispersados desde un hospedero infectado encuentren un hospedero susceptible. En Panamá, el cancro producido por *Phytophthora* en la especie arbórea *Ocotea whitei* (Gilbert *et al*. 1994a) y el mal de talluelo que padecen las especies arbóreas *Platypodium elegans* y *Tachigalia* (= *Tachigali*) *versicolor* (Leguminosae) (Augspurger 1983, Kitajima & Augspurger 1989) muestran claramente que la incidencia de la enfermedad es denso-dependiente. Sin embargo, la simbiosis de aparente comensalismo entre el hongo foliar *Scolecopeltidium mayteni* y la especie arbórea *Trichilia tuberculata* (Meliaceae), también en Panamá, no muestra evidencias de colonización denso-dependiente. En este caso, es posible que el ambiente estuviera saturado con propágulos de hongos y que el desarrollo de la simbiosis estuviera regulado por factores abióticos (Gilbert *et al*. 1997). De cualquier modo, se espera que las enfermedades que se propagan por contacto (por ejemplo, por conexiones a través de raíces) o por dispersión de esporas a corta distancia (ya sea por vía acuática o aérea) muestren un desarrollo denso-dependiente. En cambio, los hongos que producen esporas latentes con baja capacidad de dispersión (que esperan hasta que una plántula potencialmente infectable crezca cerca de ellas) tienen menos posibilidades de producir enfermedades de carácter denso-dependiente. Y muchas enfermedades virales que se propagan por insectos vectores muestran más bien un patrón de denso-dependencia negativa: el número de individuos infectados disminuye conforme aumenta la densidad del hospedero. Esto es debido posiblemente a un problema de saturación, pues un número finito de insectos solo puede visitar un número finito de plantas (Burdon & Chilvers 1982).

El modelo de Janzen y Connell

En los bosques naturales, por lo general la densidad de semillas y de plantas juveniles aumenta con la cercanía al árbol materno. Janzen (1970) y Connell (1971), en forma independiente, observaron que esta correlación, aunada a la presión denso-dependiente que ejercen las plagas (patógenos, insectos herbívoros) constituye un mecanismo que determina la distribución espacial de las especies arbóreas en los bosques tropicales (y como veremos más adelante es una hipótesis que ayuda a explicar la coexistencia de un gran número de especies en los bosques tropicales). Este modelo, corrientemente llamado el "modelo de Janzen y Connell", postula que en presencia de un patógeno o insecto herbívoro que muestre preferencia por cierto hospedero, la mortalidad será mayor entre los individuos que se encuentren más próximos al árbol progenitor que entre los que se encuentren más alejados de él. Dos razones respaldan este argumento. Primero, el árbol progenitor puede servir como un "reservorio de plagas", las cuales en determinado momento pueden transmitirse a la progenie que se encuentre más cercana. En este caso son de particular importancia las plagas que utilizan a un hospedero adulto sin causarle mayor daño, pero que al infectar a una plántula o a un brinzal le producen la muerte. Segundo, si la progenie muestra una densidad muy alta cerca del árbol progenitor esto implica que, debido a su vocación denso-dependiente, las plagas van a ejercer una mayor presión en esta zona. Al unir ambos razonamientos se tiene que la sobrevivencia de las semillas y el establecimiento de las plántulas será más exitoso a una distancia tal que, con respecto al árbol progenitor, represente un punto de equilibrio entre una densidad de semillas decreciente y una probabilidad de sobrevivencia creciente (ver Figs. 16.3 y 19.3). Sería de esperar, entonces, que en los bosques tropicales los árboles adultos mostraran una distribución espacial menos aglomerada de lo que se esperaría, si nos basáramos únicamente en la distancia a la que las semillas caen con respecto al árbol paterno (Clark & Clark 1984). En efecto, muchas especies de árboles del bosque neotropical muestran un patrón espacial coherente con lo propuesto por el modelo de Janzen y Connell (Wills *et al*. 1997).

En un inicio, el modelo de Janzen y Connell se limitaba básicamente a los insectos herbívoros (ver capítulo 19); sin embargo, Augspurger (1983,1984) incorporó a las enfermedades vegetales en la discusión, al demostrar que este modelo se hacía evidente en la distribución del mal del talluelo (sus observaciones se cifraron en las plántulas de varias especies de árboles en los bosques de Panamá). De manera similar, se ha informado que en otras especies de árboles, también en Panamá, los cancros que afectan a las plántulas (Gilbert & De Steven 1996) y a los brinzales de hasta 8 cm de diámetro (Gilbert *et al*. 1994a) se acogen a las predicciones de este patrón. Aunque todavía resta probar de manera rigurosa la importancia relativa de las plagas de insectos y microorganismos en la producción del patrón predicho por Janzen y Connell, es probable que, efectivamente, haya una fuerte conexión entre la acción de los insectos herbívoros y la presencia de ciertas enfermedades, como se apuntó anteriormente. La evidencia disponible hasta la fecha señala que las enfermedades vegetales pueden jugar un papel determinante en la distribución espacial de las especies arbóreas del bosque.

Las enfermedades vegetales y su papel en el mantenimiento de la diversidad de especies

El modelo de Janzen y Connell (Fig. 19.3) ofrece mucho más que una simple explicación acerca de la distribución espacial de los árboles del bosque. En realidad, aporta una explicación mecanicista de por qué los bosques tropicales logran mantener una alta diversidad de especies (existen, sin embargo, otras hipótesis alternativas, las cuales se detallan en el capítulo 16). En efecto, si no existiera la presión denso-espacio-dependiente que ejercen las plagas sobre las semillas y las plántulas, se esperaría que, por el simple hecho de ser tan numerosas, las plántulas que crecen bajo sus progenitores habrían de desplazar a aquellas que, por provenir de adultos vecinos de otras especies, muestran una distribución más espaciada. Con el tiempo,

esto debería producir un bosque compuesto por parches de baja diversidad local, ya que las especies más fecundas y competitivas aumentarían su frecuencia hasta hacer que los parches se "fundieran", eliminando, así, a las especies menos competitivas. El modelo de Janzen y Connell postula que la mortalidad tan alta que se presenta entre las semillas y plántulas que rodean a un progenitor les abre un espacio a las semillas y juveniles de otras especies que podrían no ser susceptibles a ciertas enfermedades. De esta forma, las enfermedades denso-espacio-dependientes estarían no sólo reduciendo el grado de agregación espacial de una especie dada y evitando su crecimiento descontrolado, sino que permitirían una mayor dispersión de las especies arbóreas en el bosque. En los bosques neotropicales la mayoría de las especies de árboles se encuentran distribuidas ya sea en forma agregada o aleatoria (Hubbell 1979, Lieberman & Lieberman 1994). Sin embargo, es probable que debido a la susceptibilidad diferencial que presentan las especies a los patógenos, el patrón que genera el modelo de Janzen y Connell contribuya a reducir aún más su grado de agregación y a mantener así una diversidad alta (Wills *et al*. 1997).

Un ejemplo tomado de la zona templada ilustra cómo una enfermedad endémica (enfermedades nativas con impactos moderados en la dinámica de la población hospedera) puede controlar la diversidad de especies arbóreas a nivel local. En efecto, *Tsuga mertensiana* es una especie arbórea que normalmente domina la estructura de los bosques del noroeste de los Estados Unidos; sin embargo, cuando se propaga una enfermedad que afecta las raíces (causada por *Phellinus weirii*), los estragos son notorios entre los individuos de esta especie. Muchos árboles grandes mueren y los recursos que quedan disponibles son aprovechados por especies menos susceptibles como *Abies amabilis* y otras menos abundantes. De esta forma, se incrementa sustancialmente la diversidad local del bosque (Dickman 1992).

Las enfermedades pueden, sin embargo, entrar en una fase *epidémica*, caracterizada por una propagación muy rápida y una disminución alarmante de la población hospedera. Una enfermedad endémica puede convertirse en epidemia por un cambio en las condiciones ambientales o por un cambio en la densidad de los individuos hospederos. No obstante, la mayoría de las epidemias (muchas de ellas devastadoras) que se desatan en los ecosistemas forestales son el resultado de patógenos introducidos. Existen numerosos ejemplos de enfermedades epidémicas que han afectado en forma dramática la diversidad de especies y la composición florística de los ecosistemas boscosos templados (Hibben & Doughtrey 1988). Por ejemplo, hasta principios del siglo XX, la castaña americana (*Castanea dentata*, Fagaceae) era el componente dominante del dosel de los bosques latifoliados del este de los Estados Unidos. Sin embargo, en 1904, llegó a Nueva York, proveniente de Asia, *Cryphonectria parasitica*, un hongo productor de cancros (Anagnostakis 1987). Este hongo se extendió rápidamente por todo el ámbito geográfico del hospedero y provocó no sólo la extinción de la castaña americana, sino que cambió sustancialmente la estructura de los bosques. De manera similar, a finales del siglo XIX, *Phytophthora cinnamomi*, un Oomiceto, fue introducido en el suroeste de Australia, donde, siguiendo los caminos de extracción de madera, alcanzó los bosques nativos de *Eucalyptus marginata*. Esta especie, al igual que muchas otras especies de *Eucalyptus*, resultaron ser extremadamente susceptibles a *P. cinnamomi*, pero además este agresivo patógeno destruyó en el oeste australiano grandes extensiones de bosque (Dickman 1992, Shearer & Tippett 1989). En otras partes de Australia, lo que se observó fue una disminución impresionante entre las especies de árboles y arbustos dominantes, situación que provocó que otra especie arbustiva más resistente se convirtiera en especie dominante y que, fundamentalmente, se cambiara la estructura del ecosistema (Shearer & Tippett 1989). Sin embargo, en África del Sur, *P. cinnamomi* sólo ocasionalmente causa la muerte aislada de unos cuantos individuos de algunas especies de plantas hospederas (aquí el patógeno es endémico a zonas de vegetación natural) (Von Broembsen & Kruger 1985).

Un ejemplo sobre epidemias en el trópico proviene de la Isla de Barro Colorado, en Panamá. Allí, la impresionante disminución que experimentara la población de *Ocotea whitei* (Lauraceae), especie arbórea muy abundante años atrás, se asoció a un brote de cancro producido por *Phytophthora*, brote que posiblemente fue inducido por un año muy húmedo seguido de una sequía igualmente intensa (Gilbert *et al*. 1994a). La disminución observada entre las poblaciones de otras especies de Lauraceae también se asoció a la presencia de este patógeno. La única laurácea que no es susceptible a *Phytophthora* es *Beilschmiedia pendula*, especie que ocupa el mismo tipo de hábitat y presenta la misma distribución espacial que *Ocotea whitei* (Gilbert *et al*. 1994a). Durante el período de rápida disminución de *O. whitei*, las poblaciones de *B. pendula* mostraron más bien un aumento (Condit *et al*. 1995), lo que señala que quizás la enfermedad le brindó a esta especie una ventaja competitiva sobre las especies más susceptibles.

Con base en lo expuesto en los párrafos anteriores, está claro que el efecto de las enfermedades en la composición de especies y en la estructura de una comunidad depende, entre otros factores, de la especificidad del patógeno. Algunos patógenos, como las royas, normalmente infectan a una o a unas cuantas especies de plantas taxonómicamente relacionadas. Otros, como algunos de los hongos que producen el mal del talluelo, *Pythium* y *Fusarium*, pueden atacar a cientos de especies hospederas de muchas familias. Sin embargo, intentar caracterizar la especificidad hospedera, o el patrón de asociación de un patógeno con determinados hospederos, partiendo únicamente de los datos que recoge la literatura (como se hace normalmente) es poco confiable. En términos generales, se desconoce el grado de especificidad que se puede presentar entre un patógeno y un hospedero, particularmente en los bosques tropicales, por lo que es difícil establecer algún tipo de generalización. Dos razones dan cuenta de ello. En primer lugar, muchas especies de patógenos de plantas comunes, como *Pestalotiopsis* y *Phomopsis*, se describieron con base en la morfología de sus esporas –esporas que originalmente se examinaron en especímenes de herbario–. Cuando otros coleccionistas encontraban una espora más grande (o más pequeña) de otra especie del mismo género, pero tal vez con una pigmentación diferente o que simplemente había sido aislada de una especie diferente de hospedero, le daban un nuevo nombre científico. Tal tipo de descripción es poco confiable porque el hospedero suele afectar mucho la morfología de la espora y bien podría tratarse de la misma especie. La morfología de las esporas debe compararse en condiciones de crecimiento idénticas, y se recomienda, además, realizar una comparación genética de las colecciones. Finalmente, debe recordarse que la especificidad de la interacción se determina mejor inoculando hospederos y no basándose únicamente en los patrones de asociación observados. Los métodos modernos con que se analizan los géneros que presentan problemas taxonómicos refuerzan la necesidad de ser sumamente cautelosos al suponer la especificidad de un hospedero (Rehner & Uecker 1994).

La segunda razón que impide hacer algún tipo de generalización se refiere a que algunos patógenos, aunque morfológicamente son idénticos, muestran una marcada divergencia geográfica en cuanto a sus atributos genotípicos y de virulencia (Balardin *et al*. 1997). Sería erróneo, entonces, suponer que una especie de patógeno que se encuentra por todo el mundo e infecta a un gran número de especies hospederas carece de especificidad. La clasificación morfológica tradicional puede ser un pobre reflejo de la biología de la especie y hasta aquellos patógenos que realmente tienen un espectro muy amplio de hospederos podrían funcionar como especialistas en un escenario local, si entre sus posibles hospederos figura únicamente un pequeño subgrupo de las especies de plantas de la comunidad. En resumen, el tema de la especificidad de los patógenos en los bosques tropicales es quizás, dentro del campo de la investigación de las enfermedades, el que más urge desarrollar en los próximos años.

Las enfermedades y las perturbaciones naturales

Las enfermedades endémicas pueden jugar un papel positivo en la dinámica de los bosques

tropicales: a nivel local, por ejemplo, pueden aumentar el nivel de nutrientes en el suelo y la disponibilidad de luz. En efecto, en muchos bosques tropicales las perturbaciones frecuentes y de pequeña escala, como los claros que se abren al caer un árbol, son eventos que determinan la estructura y la composición florística del bosque (Brokaw 1985; ver capítulo 16). Y los patógenos, al atacar a los árboles del dosel y producirles la muerte, o al debilitar sus atributos estructurales (pudrición del duramen, pudrición de la raíz, cancros en el tronco), son en parte responsables de la presencia de esos claros. Evidentemente un árbol debilitado es mucho más susceptible de caer o de quebrarse, ya sea por la acción del viento o por el excesivo peso que adquiere su copa luego de un torrencial aguacero. En los bosques templados de los Estados Unidos hasta un 40% de los claros que se producen por la caída de los árboles del dosel se ha podido asociar a algún tipo de enfermedad o a la pudrición de las raíces (Worral & Harrington 1988). En Panamá, por su parte, la muerte de hasta la cuarta parte de los individuos de una población de mangle (*Avicenia germinans*) se pudo asociar a la presencia de *Phellinus swietenii* (G. S. Gilbert y W. P. Sousa, datos no publicados). Y, en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, cuando el imponente árbol *Dipteryx panamensis* (Leguminosae) deja caer alguna de sus enormes ramas y abre un claro en el bosque, lo hace porque generalmente éstas han sido dañadas por el Ascomiceto *Nectria* sp. (G. S. Gilbert, observación personal).

Por último, las perturbaciones naturales que experimenta un bosque pueden incidir en la composición de especies de la comunidad de hongos (Carranza 1996, Lodge & Cantrell 1995). Sin embargo, todavía no se conoce a cabalidad el efecto que tales cambios tienen en la vegetación del bosque y en el reciclaje de nutrientes. Resulta crucial, por ejemplo, determinar si el papel ecológico de los diferentes miembros de una comunidad de hongos es lo suficientemente "redundante" (muchas especies diferentes cumplen funciones similares) como para impedir que un cambio en la composición de especies afecte los procesos ecológicos del bosque (Lodge *et al*. 1996).

Hábitats para la vida silvestre

La supervivencia de muchos de los animales del bosque depende, paradójicamente, de las enfermedades forestales. Mapaches, murciélagos y aves hacen sus nidos en los agujeros abiertos en los troncos por las enfermedades. Los osos hormigueros y los pájaros carpinteros se alimentan de los insectos que pululan en los troncos en descomposición (y los insectos, a su vez, dependen del proceso de descomposición para poder penetrar en la madera). En efecto, los árboles que presentan pudrición del duramen son una importante fuente de agujeros para que numerosas especies de aves (Daily *et al*. 1993), algunas en peligro de extinción (Hooper *et al*. 1991, Jackson 1977), establezcan allí sus nidos. Cada vez se valora más el papel que juega un árbol enfermo o muerto, pero en pie, en el mantenimiento de la diversidad de hábitats para la vida silvestre (Gibbs *et al*. 1993). Es más, actualmente las prácticas forestales piden que una vez cosechada la madera esos árboles sean dejados en su lugar, para minimizar, así, el impacto en la comunidad animal.

No obstante, las enfermedades forestales también pueden producir efectos negativos en las poblaciones silvestres. Enfermedades epidémicas que ataquen especies "clave", como las palmas, los higuerones, las especies productoras de néctar y otros árboles que constituyen una importante fuente de alimento (Terborgh 1986), podrían tener un impacto nefasto en las poblaciones de animales (ver capítulo 22). En estos momentos, por ejemplo, una enfermedad de origen incierto amenaza a la "palma de cera", *Ceroxylon quindiuense*, y lo grave es que sus frutos constituyen una importante fuente de alimento para los tucanes de montaña y otros animales que habitan en los bosques de los Andes centrales de Colombia (Madriñán & Schultes 1995). Otras poblaciones de plantas, que no son susceptibles a esa enfermedad, podrían comenzar a sufrir, indirectamente, los efectos de la misma, pues no cabe duda de que los animales hambrientos tendrán que buscar nuevas fuentes de alimento (Foster 1990).

Descomposición de la madera

Una de las funciones más importantes que cumplen los hongos en los ecosistemas forestales es la de descomponer madera. En el proceso de descomposición de celulosa se les unen las bacterias y los protistas; sin embargo, cuando se trata de descomponer lignina, la habilidad de los hongos es prácticamente única. Los hongos que sólo degradan celulosa hacen que la madera se vea oscura durante el proceso de descomposición, porque la concentración relativa de lignina (de coloración oscura) aumenta. A este tipo de descomposición se le llama *pudrición café*. Otros hongos, entre los que destacan los Basidiomicetos del grupo de los Polyporales (hongos "orejas de palo" o Aphyllophorales) degradan, además de celulosa, lignina. En este caso, la madera en descomposición se torna de un color claro. A este proceso se le llama *pudrición blanca*. En los bosques neotropicales, la mayoría de los Polyporales causan pudrición blanca; de hecho 89% de los 72 géneros que se conocen en Costa Rica causan este tipo de pudrición (Carranza 1996). En cambio, los hongos que causan pudrición café son mucho más comunes en los bosques de coníferas del norte: 82 % de los hongos que se sabe que causan pudrición café se presentan en coníferas (Gilbertson & Ryvarden 1986). Los hongos que descomponen madera pueden seguir tres estrategias: atacar al árbol y matarlo, podrir el duramen (estos hongos se asocian durante años a la madera muerta en el árbol vivo), o bien, colonizar y descomponer únicamente material leñoso muerto (como hacen los saprótrofos). En el trópico, además de los Aphyllophorales, un buen número de Ascomicetos, en especial del grupo Xylariaceae, juega un papel importante en el proceso de descomposición de la madera. En efecto, el interior de un tronco caído es un verdadero mosaico en el que numerosas especies de hongos compiten frenéticamente por un recurso transitorio y finito. Dicha competencia suele hacerse evidente en la forma de una serie de bandas de color negro en la madera, marcas indiscutibles del territorio que cada hongo está descomponiendo (Rayner & Boddy 1988).

Al observar especímenes de museo se podría llegar a la conclusión de que la mayoría de los Aphyllophorales son capaces de colonizar una gama muy amplia de especies de plantas hospederas; sin embargo, pareciera que muchos de ellos tienden, más bien, a ser muy específicos en cuanto a su hospedero (Carranza 1996). Aunque la mayoría de los Aphyllophorales que se conocen en el neotrópico son cosmopolitas o pantropicales (Ryvarden 1996), todavía no está claro si los especímenes colectados en diferentes partes del mundo y que presentan características morfológicas similares comparten también el mismo ámbito de hospederos, o si, más bien, cada población desarrolla preferencias hospederas acordes con la composición de la comunidad de plantas locales. En todo caso, pareciera que para dilucidar dónde vive un determinado hongo descomponedor de madera es más importante centrarse en los factores climáticos que en el ámbito de distribución del hospedero, pues muchos de estos hongos se encuentran restringidos a una zona altitudinal específica (Carranza 1996).

Quizás lo que más impresiona de la descomposición de la madera en los bosques tropicales es la celeridad con que se lleva a cabo el proceso. En las zonas templadas, un árbol caído puede demorar décadas en descomponerse, mientras que en los bosques húmedos tropicales (incluso individuos de gran porte), puede desaparecer en cuestión de unos pocos años. Algunas proyecciones realizadas en Puerto Rico (Odum 1970) y Panamá (Lang & Knight 1979) señalan que el tronco de varias especies de árboles puede descomponerse en menos de 10 años. No obstante, hay excepciones: algunos árboles del género *Tabebuia* (Bignoniaceae), muertos durante la inundación que creó el Canal de Panamá (en 1913) todavía siguen en pie. En los bosques lluviosos de Costa Rica, el tronco de la especie de árbol *Minquartia guianensis* (Olacaceae) es también muy resistente a la descomposición, por lo que se le usa para postes.

Los factores que influyen en la velocidad de descomposición de la madera son muchos y nada fáciles de dilucidar. Buena parte de la descomposición se lleva a cabo en árboles vivos (por pudrición del duramen) pero los árboles tienen un arsenal completo de respuestas

defensivas contra los hongos descomponedores. Una de ellas es la compartimentación física de las infecciones, cosa que se logra formando callosidades o limitando ciertas zonas mediante la secreción de resinas (en inglés este proceso es conocido por su acrónimo, CODIT: "Compartmentalization of Decay in Trees") (Shigo 1984). En efecto, la producción de resinas o callosidades en respuesta a una herida constituye, con frecuencia, una barrera física eficaz para prevenir la infección de un tejido susceptible (Pearce 1996) y en los árboles del bosque neotropical varía según la especie en cuestión (Guariguata & Gilbert 1996). Además, los árboles presentan una gran variedad de defensas químicas, tanto *constitutivas* como *inducidas* (Pearce 1996).

En contraste con la madera viva, la madera muerta no puede responder de manera activa a las infecciones causadas por hongos. Aun así, posee ciertas características intrínsecas que la hacen más o menos susceptible a la descomposición. Algunos estudios realizados en zonas templadas señalan que la densidad (dureza) de la madera no es un buen parámetro para predecir la tasa de descomposición (Rayner & Boddy 1988), e igualmente consideran poco certera la evidencia con que se cuenta hasta el momento sobre la eficacia antimicrobiana de los compuestos aromáticos (terpenos) como retardadores de la descomposición (Pearce 1996). Sin embargo, otros estudios (Dickinson *et al*. 1949, Hess *et al*. 1950, Wangaard & Muschler 1952; Wangaard *et al*. 1954, 1955) sobre velocidad de descomposición –tanto por pudrición blanca como por pudrición café– señalan todo lo contrario: que la densidad de la madera y la presencia de terpenos sí influyen en la tasa de descomposición (estos estudios tomaron en cuenta 95 especies de maderas del neotrópico). De hecho, con los datos publicados por estos últimos autores, las especies fueron divididas en dos grupos: maderas de baja densidad y maderas de alta densidad. La densidad promedio de la madera (0.635 g cm^{-3}) se utilizó como valor límite entre los dos tipos. Posteriormente, y con base en investigaciones previas, se determinó si la especie en cuestión producía o no terpenos aromáticos, y, empleando un análisis de varianza de dos vías se analizó la posible influencia de la densidad y de los terpenos en la velocidad de descomposición de la madera (la pudrición blanca y la pudrición café se evaluaron por separado). Los resultados obtenidos señalan que tanto la densidad de la madera como la presencia de terpenos tienen un marcado efecto en la velocidad de descomposición. En efecto, las maderas menos densas y carentes de terpenos mostraron una mayor susceptibilidad a descomponerse rápidamente que las maderas más densas y con terpenos (Fig. 18.5). Estas pruebas de laboratorio sugieren una gran variedad en las tasas de descomposición de la madera –dependiendo de la estructura de la madera y de su composición química– pero aún así, es necesario realizar más estudios comparativos.

Descomposición de residuos vegetales

Los hongos son también los principales descomponedores de hojarasca y de material leñoso fino. En la Isla de Barro Colorado, en Panamá, por ejemplo, se aislaron más de 500 especies de hongos de la hojarasca en descomposición (Cornejo *et al*. 1994). En Costa Rica, en un bosque húmedo similar, cerca de 200 especies (Bills & Polishook 1994). Los "hongos de sombrilla" (Agaricales), por su parte, también juegan un papel saprotrófico importante en los bosques tropicales (Ovrebo 1996). No solo descomponen la materia orgánica, sino que físicamente evitan que ésta se escurra por las pendientes pronunciadas (Lodge & Asbury 1988). Otros tipos de hongos desarrollan trenzas de hifas endurecidas (rizomorfos) que con frecuencia son utilizadas por los pájaros para hacer sus nidos, o bien, micelios que se extienden como cordeles y que les sirven para atrapar, colonizar y amarrar las hojas sueltas antes de que éstas lleguen al suelo (Hedger 1993). En muchos bosques tropicales es común encontrar puñados de hojas muertas mezcladas con ramitas y decoradas con pequeños basidiomatos (por lo general de otro grupo de hongos de sombrilla como los *Marasmius*). Los hongos que colonizan las hojas antes de que éstas caigan tienen cierta

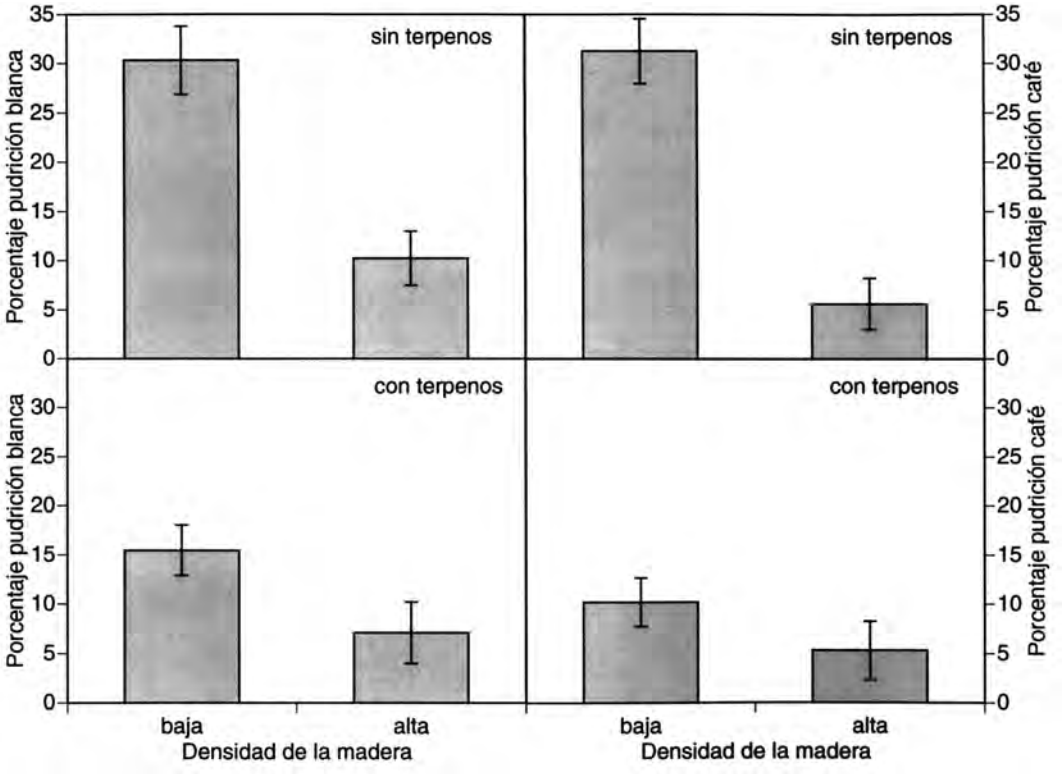


FIGURA 18.5 Tasas relativas de descomposición (pudrición blanca y pudrición café) de 95 especies de árboles del neotrópico. Las maderas muy densas y con terpenos muestran una tasa de descomposición significativamente más baja ($P < 0.003$) que las maderas menos densas y carentes de terpenos. Para pudrición café se observa una interacción estadística significativa entre ambos factores ($P < 0.001$) sobre la tasa de descomposición; para pudrición blanca, una interacción marginalmente significativa ($P = 0.054$). Los datos provienen de fuentes descritas en el texto.

ventaja sobre los que se encuentran en el suelo; sin embargo los "descomponedores del dosel" deben competir con los hongos que colonizan las hojas vivas y que permanecen en ellas como endófitos latentes hasta que la hoja se vuelva senescente. Es posible que este último tipo de hongos tenga una ventaja competitiva considerable sobre otros descomponedores de hojarasca y material grueso (Bills & Polishook 1994, Cornejo *et al*. 1994).

Mutualismos

Endófitos

En un bosque tropical prácticamente toda hoja y todo tallo, por saludable que parezca, tiene un hongo adentro. Aunque todavía no se conocen todas las funciones ecológicas que cumplen los hongos, como ya se mencionó, éstos pueden ser patógenos latentes, comensales neutrales o mutualistas beneficiosos (Carroll 1988). Los endófitos mutualistas obtienen sus nutrientes del hospedero y a cambio le conceden algún beneficio ecológico. Dentro de este grupo los que más se han estudiado son los que infectan a las gramíneas (Clay 1990): los Ascomicetos. Los Ascomicetos producen toxinas que reducen la capacidad de los herbívoros de asimilar alimentos y sobrevivir, y, por lo tanto, les otorgan a las plantas infectadas una ventaja competitiva con respecto a las que no lo están. Además, los endófitos pueden inhibir el proceso reproductivo del hospedero haciendo que su energía se concentre en el crecimiento vegetativo. En la zona templada, la diversidad de endófitos presente en el género arbóreo *Quercus* y en las hojas de las coníferas también ha sido objeto de mucha atención (Wilson & Carroll 1997, Faeth &

Hammon 1997, Carroll & Carroll 1978, Espinosa-García & Langenheim 1990), pero todavía no ha quedado totalmente esclarecida su importancia ecológica. En cambio, los endófitos tropicales se han estudiado poco (Dreyfuss & Petrini 1984, Laessøe & Lodge 1994) y casi toda la información proviene de endófitos de palmas (Rodríguez 1994). La importancia de los hongos endofíticos en los ecosistemas boscosos tropicales continúa, por tanto, siendo un misterio.

Micorrizas

Las micorrizas son el resultado de una simbiosis mutualista entre un hongo y una raíz hospedera, donde el hongo recibe carbono de la planta y a cambio facilita la toma de nutrientes y de agua del suelo; de esta forma el hongo favorece el crecimiento del hospedero (Janos 1980b). La mayoría de los árboles del bosque tropical desarrollan asociaciones simbióticas micorrizo-arbusculares (MA) con hongos del grupo Glomales (Zigomicetos) (Connell & Lowman 1989). La simbiosis es obligada tanto para el hongo (estos no crecen de manera saprofítica ni se les ha podido aislar en cultivos) como para el hospedero (sin la presencia del hongo su crecimiento se vería reducido por una inadecuada toma de nutrientes) (Lovelock *et al*. 1996). En ocasiones a estas micorrizas se les llama micorrizas vesículo-arbusculares (VA) o endomicorrizas porque el hongo penetra la pared de la célula hospedera y produce hifas en forma de arbusto (de esta forma aumenta la superficie de contacto con la membrana celular), lo que permite un intercambio muy eficiente de minerales y carbono entre el hongo y la raíz de la planta. Además, el hongo también produce micelios en el suelo para capturar agua y nutrientes. Los hongos del tipo MA suelen tener una amplia gama de hospederos, por lo que se sospecha que diferentes individuos hospederos, incluso de diferentes especies podrían compartir los recursos subterráneos gracias a una red común de micelios (Grime *et al*. 1987). Todavía se siguen descubriendo nuevas especies de hongos del tipo MA, así como nuevas relaciones entre hongos y hospederos (Morton *et al*. 1995). Es posible que la simbiosis micorrizo-arbuscular facilite los procesos de sucesión (Fischer *et al*. 1994, Janos 1980a; capítulo 23), modifique la habilidad competitiva del hospedero (Hetrick *et al*. 1989) y brinde algún grado de protección contra los hongos patógenos (Newsham *et al*. 1995).

Algunos árboles del trópico también pueden formar simbiosis ectomicorrízicas, en particular con los Basidiomicetos. En este caso, el hongo forma una vaina alrededor de la raíz y extiende el micelio hasta el suelo. Por lo general estos hongos tienen un alto nivel de especificidad con el hospedero, crecen más agresivamente a través del suelo y tienen una mayor habilidad que los hongos MA para extraer nutrientes de la materia orgánica (Connell & Lowman 1989). Las ectomicorrizas se encuentran muy extendidas en los bosques templados, pero en los trópicos se encuentran restringidas, en gran medida, a los bosques monodominantes (comunidades dominadas por una única especie de árbol) (Connell & Lowman 1989). Las especies de las familias Dipterocarpaceae (del Paleotrópico), Fagaceae, Myrtaceae y Caesalpinioideae presentan, por lo general, asociaciones ectomicorrízicas. Connell y Lowman (1989) sugieren que la mayor especificidad (en cuanto a hospedero) así como la mayor eficiencia que muestran los hongos ectomicorrízicos podría favorecer la formación, y el mantenimiento, de bosques tropicales monodominantes, pues estos hongos les confieren a sus hospederos ventajas ecológicas que no tienen las especies que desarrollan simbiosis con hongos de tipo MA.

Rhizobios y Actinorhizos

El nitrógeno suele ser un factor limitante en ciertas comunidades vegetales. Además, las plantas no tienen la capacidad de adquirirlo directamente de la atmósfera. Para suplir esa necesidad, las especies de las familias Papilionoideae y Mimosoideae (Leguminosae) desarrollan simbiosis mutualistas con bacterias del género *Rhizobium*. En dicha relación, las plantas constituyen una fuente de carbono para las bacterias y las bacterias les ofrecen a las plantas el nitrógeno que fijan de la atmósfera. En Puerto Rico se ha observado que las *Rhizobium*

pueden fijar hasta 0.27 kg de nitrógeno por hectárea por año (Edmisten 1970) y es probable que en ciertas circunstancias esa cifra sea mucho mayor. Esa capacidad de fijación es lo que da pie a que las leguminosas sean empleadas como fuente de fertilizante en los sistemas agrícolas y agroforestales. Las bacterias infectan las raíces e inducen la formación de nódulos. Allí, el nitrógeno atmosférico (N_2) es transformado en iones de amonio (NH_4) que sí son utilizables por la planta. La simbiosis puede ser de carácter específico y la eficiencia en la fijación de nitrógeno atmosférico varía entre las diferentes combinaciones de hospederos y bacterias.

Algunas especies de árboles tropicales, como *Alnus* y *Myrica*, forman asociaciones radicales con los Actinomicetos, bacterias de crecimiento lento que también son capaces de fijar nitrógeno atmosférico. En ciertas condiciones, las plantas que desarrollan simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno suelen tener ventajas competitivas sobre las que no lo hacen: al igual que con la simbiosis micorrízica, este tipo de simbiosis facilita el establecimiento de plantas en sitios perturbados. De hecho, este tipo de simbiosis puede ayudar a que una planta exótica invada una comunidad nativa, como ha ocurrido con el árbol *Myrica faya* en Hawaii (Vitousek & Walker 1989).

Ecología de enfermedades y manejo y conservación de bosques

Como ya se ha visto, los microorganismos desempeñan un papel fundamental en muchos de los procesos ecológicos que tienen lugar en los bosques tropicales. Las simbiosis mutualistas entre hongos y bacterias, o entre hongos y plantas, pueden otorgarles ventajas competitivas a los hospederos y alterar la composición de la comunidad. De igual forma, las enfermedades endémicas pueden favorecer el mantenimiento de la diversidad de especies de una comunidad y la heterogeneidad de hábitats para la vida silvestre.

La intervención humana, sin embargo, propicia, muchas veces, la aparición de enfermedades epidémicas que resultan devastadoras (Gilbert & Hubbell 1996). En efecto, la introducción de patógenos ajenos al ecosistema tiene efectos impresionantes en la vegetación nativa (Anagnostakis 1987, Shearer & Tippett 1989). La actividad maderera, por ejemplo, puede dañar físicamente el tronco de los árboles remanentes, abriendo posibles puntos de entrada para los patógenos. Lo mismo se puede decir de la fragmentación del bosque: los cambios microclimáticos que provoca pueden propiciar el desarrollo de enfermedades. Las plantaciones, por su parte, por presentar una diversidad genética baja, muestran una mayor susceptibilidad a sufrir epidemias causadas por enfermedades denso-dependientes (Burdon & Chilvers 1982). Además, tanto las plantaciones como los sistemas de monocultivo pueden constituir una amenaza para los bosques naturales aledaños. Dichos sistemas propician un incremento en las reservas de inóculo del patógeno, por lo que, si en la vegetación endémica hubiera hospederos susceptibles, estos también podrían resultar infectados (Gilbert & Hubbell 1996).

Al establecer criterios de selección de áreas protegidas, muy pocas veces se toman en consideración las enfermedades vegetales. Como las enfermedades son contagiosas y la propagación depende de la proximidad de los individuos, elementos como la densidad poblacional, la diversidad de especies y la conectividad del paisaje resultan esenciales para determinar la vulnerabilidad de un área boscosa a sufrir una epidemia catastrófica. Por ejemplo, una reserva forestal pequeña experimentaría un cambio dramático con la introducción de un patógeno, o con un cambio en las condiciones ambientales (cosa que bien podría favorecer el desarrollo de una enfermedad). Una gran parte de los bosques tropicales remanentes se encuentran fragmentados, y en este momento en diversas partes del mundo se realizan esfuerzos por conectarlos mediante corredores biológicos. Con ello se espera favorecer el flujo genético (capítulo 13) y atenuar los efectos estocásticos que afectan a los procesos demográficos (capítulo 22) y, en última instancia, a la abundancia de especies.

Aunque estos beneficios son indiscutibles, no se debe olvidar que los corredores biológicos también pueden aumentar el riesgo de propagación de enfermedades. Ya se ha alertado sobre el peligro de transmisión de enfermedades animales (Dobson & May 1986), pero es poco lo que se conoce sobre los riesgos que conlleva el establecimiento de un corredor biológico para la propagación de las enfermedades vegetales (Gilbert & Hubbell 1996).

Por otra parte, la multiplicidad de interacciones que se suscitan en los bosques tropicales entre plantas y microorganismos podría constituir un incentivo económico para la conservación. De hecho, la prospección biológica tendiente a utilizar los hongos con fines industriales (para control biológico, cosmetología y farmacología) podría ser incluso más prometedora que la prospección que se centra exclusivamente en las plantas (descrita en el capítulo 19). El empleo de hongos en la creación de compuestos químicos secundarios no es nuevo, y, como muchos de ellos pueden crecer en cultivos, resultan ideales para la explotación industrial (Chapela 1997). Además, los hongos se pueden conservar y cultivar (empleando diversas técnicas de fermentación) en forma rápida y a costos bajos, con lo que se elimina la necesidad de tener que realizar numerosas expediciones para recolectar material adicional.

Las colecciones de hongos constituyen una valiosa fuente de información ya que con relativa facilidad se pueden conseguir miles de hongos diferentes para evaluar su potencial en la producción industrial. El interés que muestran los países industrializados por acceder a los ecosistemas tropicales y realizar prospecciones biológico-microbianas puede convertirse en una herramienta para obtener recursos y dedicarlos luego a la conservación. Merck Inc. en Costa Rica (Bills & Pollishook 1994) y Novartis Inc. en Panamá, México e India, son ejemplos de la cooperación que se establece entre algunas compañías farmacéuticas y los países tropicales, países que se valen de la prospección biológica para promover la conservación de sus bosques.

Pautas para investigaciones futuras

Determinar la importancia de los microorganismos y sobre todo de las enfermedades que pueden provocar es uno de los retos más nuevos e interesantes que se le presentan a la ecología de los bosques tropicales. El bosque de la Isla de Barro Colorado, en Panamá, es, con toda certeza, el bosque neotropical en el que más se han estudiado las enfermedades que pueden presentarse entre las comunidades naturales. Aún así, los datos que se han obtenido corresponden a menos del 10% de las especies arbóreas de ese bosque. Además, es poco lo que se conoce sobre la influencia que ejercen las enfermedades en la dinámica de la población hospedera. Resta, entonces, mucho por investigar. Es preciso, por ejemplo, estudiar más a fondo la diversidad de especies de microorganismos, su distribución geográfica, y el grado de especificidad hospedera de los principales grupos de patógenos y hongos micorrízicos. Los procesos epidemiológicos que se suscitan en una comunidad particularmente diversa podrían ser totalmente diferentes a los que se observan en un sistema agrícola o en una plantación forestal, razón por la cual debemos continuar estudiándolos, tanto en forma empírica como a través de modelos de simulación. Y lo más importante, en el manejo del bosque y en el diseño de áreas protegidas es necesario tener en cuenta los impactos, negativos y positivos, que puede acarrear una enfermedad. Ver las enfermedades vegetales como un simple problema económico que afecta a los sistemas agrícolas, o el mutualismo entre plantas y microbios como una alternativa para el uso de agroquímicos, no es suficiente. Los microorganismos impulsan demasiados procesos, la mayoría vitales para la dinámica de los bosques tropicales, como para que sean ignorados.

Literatura citada

Anagnostakis, S. 1987. Chestnut blight: the classical problem of an introduced pathogen. Mycologia **79**: 23-27.

Augspurger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. Journal of Ecology **71**: 759-771.

Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. Ecology **65**: 1705-1712.

Augspurger, C. K. & C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. Oecologia **61**: 211-217.

Balardin, R. S., A. M. Jarosz, & J. D. Kelly. 1997. Virulence and molecular diversity in *Colletotrichum lindemuthianum* from South, Central, and North America. Phytopathology **87**: 1184-1191.

Balows, A., H.G. Truper, M. Dworkin, W. Harder, & K.H. Schleifer. 1992 The Prokaryotes. A Handbook on the Biology of Bacteria: Ecophysiology, Isolation, Identification, Applications. Springer-Verlag, USA.

Bennett, R. N. & R.M. Wallsgrove. 1994. Tansley Review No. 72. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. New Phytologist **127**: 617-633.

Bills, G. & J. Polishook. 1994. Abundance and diversity of microfungi in leaf litter of a lowland rain forest in Costa Rica. Mycologia **86**: 187-198.

Blanchard, R. O. & T. A. Tattar. 1997. Field and Laboratory Guide to Tree Pathology, 2nd edition. Academic Press, USA.

Brokaw, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. Pp. 53-69 *en* S. T. A. Pickett & P. S. White, editores. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, USA.

Burdon, J. J. & G.A. Chilvers. 1982. Host density as a factor in plant disease ecology. Annual Review of Phytopathology **20**: 143-166.

Carranza, J. 1996. Distribution of pore fungi (Aphyllophorales: Basidiomycotina) in the biotic units of Costa Rica. Revista de Biología Tropical **44**: 103-109.

Carroll, G. C. 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. Ecology **69**: 2-9.

Carroll, G. C. & F. E. Carroll. 1978. Studies on the incidence of coniferous needle endophytes in the Pacific northwest. Canadian Journal of Botany **56**: 3034-3043.

Castello, J. D., D. J. Leopold, & P. J. Smallidge. 1995. Pathogens, patterns, and process in forest ecosystems: Pathogens influence and are influenced by forest development and landscape characteristics. Bioscience **45**: 16-24.

Chapela, I. H. 1997. Bioprospecting: myths, realities and potential impact on sustainable development. Pp. 238-256 *en* M. E. Palm & I. H. Chapela, editores. Mycology in Sustainable Development: Expanding Concepts, Vanishing Borders, Parkway Publishers, Inc., USA.

Clark, D. A. & D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. American Naturalist **124**: 769-788.

Clay, K. 1990. Insects, endophytic fungi and plants. Pp. 111-130 *en* J. J. Burdon & S. R. Leather, editores. Pests, Pathogens and Plant Communities. Blackwell Scientific Publications, UK.

Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. Ecological Monographs **65**: 419-439.

Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-310 *en* P. J. den Boer, & G. R. Gradwell, editores. Dynamics of Populations, Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.

Connell, J. H. & M. D. Lowman. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. American Naturalist **134**: 88-119.

Cornejo, F. J., A. Varela, & S. J. Wright. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. Oikos **70**: 183-190.

Daily, G. C., P. R. Ehrlich, & N. M. Haddad. 1993. Double keystone bird in a keystone species complex. Proceedings of the National Academy of Sciences **90**: 592-594.

Dalling, J. W., M. D. Swaine, & N. C. Garwood. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. Ecology **79**: 564-578.

Dickinson, F. E., R. W. Hess, & F. F. Wangaard. 1949. Properties and uses of Tropical Woods I. Tropical Woods **95**:1-145.

Dickman, A. 1992. Plant pathogens and long-term ecosystem changes. Pp. 499-520 *en* C. G. Carroll & D. T. Wicklow, editores. The Fungal Community: its Organization and Role in the Ecosystem. Marcel Dekker, USA.

Dobson A. P. & R. M. May. 1986. Diseases and conservation. Pp. 345-365 *en* M. E. Soulé, editor. Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, USA.

Dreyfuss, M. M. & O. Petrini. 1984. Further investigations on the occurrence and distribution of endophytic fungi in tropical plants. Botanica. Helvetica **94**: 33-40.

Edmisten J. 1970. Preliminary studiesof the nitrogen budget of a tropical rainforest. Pp. 211-215 *en* H. T. Odum & R. F. Pigeon, editores. A Tropical Rain Forest. A Study of

Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico, U. S. Atomic Energy Commission, Washington, D.C, USA.

Espinosa-Garcia, F. J. & J. H. Langenheim. 1990. The endophytic fungal community in leaves of a coastal redwood population. Diversity and spatial patterns. New Phytologist **116**: 89-97.

Esquivel, R. E. & J. Carranza. 1996. Patogenicidad de *Phylloporia chrysita* (Aphyllophorales: Hymenochaetaceae) sobre *Erythrochiton gymnanthus* (Rutaceae). Revista de Biología Tropical **44**: 137-145.

Faeth, S. H. & K. E. Hammon. 1997. Fungal endophytes in oak trees: experimental analyses of interactions with leafminers. Ecology **78**: 820-827.

Fischer, C. R., D. P. Janos, D. A. Perry, & R. G. Linderman. 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. Biotropica **26**: 369-377.

Flor, H. H. 1942. Inhertance of pathogenicity in *Melampsora lini*. Phytopathology **32**: 653-669.

Foster, R. B. 1990. Hambruna en la isla de Barro Colorado. Pp. 271-283 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.

Garcia-Guzman, G. & R. Dirzo. 1991. Plant-pathogen-animal interactions in a tropical rain forest. Abstracts, Association for Tropical Biology Annual Meeting. San Antonio, Texas, USA.

Gerhardt, P., R.G.E. Murray, W.A. Wood, & N.R. Krieg. 1994. Methods for General and Molecular Bacteriology. American Society for Microbiology. Washington, D. C., USA.

Gibbs, J. P., M. L. Hunter, & S. M. Melvin. 1993. Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. Biotropica **25**: 236-241.

Gilbert, G. S. & D. De Steven. 1996. A canker disease of seedlings and saplings of *Tetragastris panamensis* (Burseraceae) caused by *Botryosphaeria dothidea* in a lowland tropical forest. Plant Disease **80**: 684-687.

Gilbert, G. S. & S. P. Hubbell. 1996. Plant diseases and the conservation of tropical forests. BioScience **46**: 98-106.

Gilbert, G. S., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1994a. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of tress in a moist tropical forest. Oecologia **98**: 100-108.

Gilbert, G. S., Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1994b. Spatial distribution of a canker disease of Lauraceae in a lowland moist tropical forest. Phytopathology **84**: 868.

Gilbert, G. S., N. Talaro, C. Howell, & A. Symstad. 1997. Multiple-scale spatial distribution of the fungal epiphyll *Scolecopeltidium* on *Trichilia* spp. in two lowland moist tropical forests. Canadian Journal of Botany **75**: 2158-2164.

Gilbertson, R. L. & L. Ryvarden. 1986. North American Polypores. Fungiflora, Oslo, Norway.

Grime, J. P., J. M. L. Mackey, S. H. Hillier, & D. J. Read. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. Nature **328**:420-422.

Guariguata, M. R. & G. S. Gilbert. 1996. Interspecific variation in rates of trunk wound closure in a Panamanian lowland forest. Biotropica **28**: 23-29.

Hamilton, W. D. 1980. Sex versus non-sex versus parasite. Oikos **35**: 282-290.

Hawksworth, D. L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, Significance, and Conservation. Mycological Research **95**: 641-655.

Hawskworth, D. L. & A. Y. Rossman. 1997. Where are all the undescribed fungi? Phytopathology **87**: 888-891.

Hawskworth, D. L., P. M. Kirk, B. C. Sutton, & D. N. Pegler. 1995. Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi. CAB International, UK.

Hedger, J. 1993. Litter-trapping by fungi in moist tropical forest. Pp. 15-35 *en* S. Isaac, J. C. Frankland, R. Watling & A. J. S. Whalley, editores. Aspects of tropical mycology. Cambridge University Press, UK.

Hess, R. W., F. Wangaard, & F. E. Dickinson. 1950. Properties and uses of tropical woods. II. Tropical Woods **97**: 1-132.

Hetrick, B. A. D., G. W. T. Wilson, & D. C. Hartnett. 1989. Relationship between mycorrhizal dependence and competitive ability of two tallgrass prairie grasses. Canadian Journal of Botany **67**: 2608-2615.

Hibben, C. R. & M.L. Doughtrey. 1988. Dogwood anthracnose in northeastern United States. Plant Disease **72**: 199-203.

Holmquist, O. 1994. Caribbean pine sudden wilt. A new and destructive disease in Venezuelan plantations. Phytopathology **84**: 868.

Holt, J. G. 1984-1989 Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. The Williams, & Wilkins Co., USA.

Hooper, R. G., M. R. Lennartz, & H. D. Muse. 1991. Heart root and cavity tree selection by red-cockaded woodpeckers. Journal of Wildlife Management **55**: 323-327.

Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. Science **203**: 1299-1309.

Ito, S.-I. & L.H. Nanis. 1997. Survey of heart rot on *Acacia mangium* in Sabah, Malaysia. JARQ **31**: 65-71.

Jackson, J. A. 1977. Red-cockaded woodpecker and pine red heart disease. Auk **91**: 342- 347.

Janos, D. P. 1980a. Mycorrhizae influence tropical succession. Biotropica **12**:56-64.

Janos, D. P. 1980b. Vesicular Arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. Ecology **61**: 151-162.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist **104**: 501-528.

Jarosz, A. M. & A. L. Davelos. 1995. Tansley Review No. 81. Effects of disease in wild plant populations and the evolution of pathogen aggressiveness. New Phytologist **129**: 371-387.

Kitajima, K. & C. K. Augspurger. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. Ecology **70**: 1102-1114.

Krischik, V. A. 1991. Specific or generalized plant defense: reciprocal interactions between herbivores and pathogens. Pp. 309-340 *en* P. Barbosa, V. A. Krischik, & C. G. Jones, editores. Microbial Mediation of Plant-Herbivore Interactions. John Wiley and Sons, USA.

Laessøe, T. & D. J. Lodge. 1994. Three host-specific *Xylaria* species. Mycologia **86**:436- 446.

Lang, G. E. & D. H. Knight. 1979. Decay rates for boles of tropical trees in Panama. Biotropica **11**: 316-317.

Lawrence, G. J., G. M. E. Mayo, & K. E. Shepherd. 1981. Interactions between genes controlling pathogenicity in the flax rust fungus. Phytopathology **71**: 12-19.

Lieberman, M. & D. Lieberman. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. Pp. 106-119 *en* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn, editores. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, USA.

Lodge, D. J. & C. E. Asbury. 1988. Basidiomycetes reduce export of organic matter from forest slopes. Mycologia **80**: 888-890.

Lodge, D. J. & S. Cantrell. 1995. Fungal communities in wet tropical forests: variation in time and space. Canadian Journal of Botany **73**: S1391-1398.

Lodge, D. J., D. L. Hawksworth, & B. J. Ritchie. 1996. Microbial diversity and tropical forest functioning. Pp. 69-100 *en* G. H. Orians, R. Dirzo & J. H. Cushman, editores. Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests. Springer -Verlag, USA.

Lovelock, C. E., D. Kyllo, & K. Winter. 1996. Growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhizae and elevated CO_2 in seedlings of a tropical tree, *Beilschmiedia pendula*. Functional Ecology **10**: 662-667.

Madriñán, S. & R.E. Schultes. 1995. Colombia's national tree: the wax palm *Ceroxylon quindiuense* and its relatives. Elaeis **7**: 35-56.

Manion, P. D. 1991. Tree Disease Concepts. Prentice Hall, USA.

Mendgen, K. & H. Deising. 1993. Infection structures of fungal plant pathogens: A cytological and physiological evaluation. New Phytologist **124**: 192-213.

Morton, J. B., S. P. Bentivenga, & J. D. Bever. 1995. Discovery, measuremente and interpretation of diversity in arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes). Canadian Journal of Botany **73**: S25-S32

Newsham, K. K., A. H. Fitter, & A. R. Watkinson. 1995. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. Journal of Ecology **83**: 991-1000.

Nichols, D. & E. González. 1992. Especies Nativas y Exóticas para la Reforestación en la Zona Sur de Costa Rica. Organization for Tropical Studies, San José, Costa Rica.

Nienhaus, F. & J.D. Castello. 1989. Viruses in forest trees. Annual Review of Phytopathology **27**: 165-186.

Odum, H. T. 1970. Summary: an emerging view of the ecological system at El Verde. Pp. I191-I231 *en* H. T. Odum & R. F. Pigeon, editores. A Tropical Rain Forest. A Study of Irradiation & Ecology at El Verde, Puerto Rico. U. S. Atomic Energy Commission, Washington, D.C., USA.

Ovrebo, C. L. 1996. The agaric flora (Agaricales) of La Selva Biological Station, Costa Rica. Revista de Biología Tropical **44**: 39-57.

Pearce, R. B. 1996. Antimicrobial defences in the wood of living trees. New Phytologist **130**: 203-233.

Petrini, O. & M. M. Dreyfuss. 1981. Endophytische Pilze in epiphytischen Araceae, Bromeliaceae und Orchidaceae. Sydowia **34**: 135-148.

Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, & T. M. Grooks. 1995. The future of biodiversity. Science **269**: 347-350.

Rayner, A. D. M. & L. Boddy. 1988. Fungal Decomposition of Wood. John Wiley and Sons, UK.

Rehner, S. A. & F.A. Uecker. 1994. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer phylogeny and host diversity in the coelomycete *Phomopsis*. Canadian Journal of Botany **72**: 1666-1674.

Rodrigues, K. F. 1994. The foliar fungal endophytes of the Amazonian palm *Euterpe oleracea*. Mycologia **86**: 376-385.

Ryals, J., S. Uknes, & E. Ward. 1994. Systemic acquired resistance. Plant Physiology **104**: 1109-1112.

Ryvarden, L. 1996. Biodiversity in polypore fungi. A comparison between tropical Africa and America. Revista de Biología Tropical **44**: 125-129.

Sánchez-Garduño, C., S. J. Wright, & C. Potvin. 1994. 99.96% of the buds produced by *Anacardium excelsum* are lost before becoming mature seeds. Pp. 70-71 *en* Forest Canopies: Ecology, Biodiversity and Conservation. Proceedings of a Conference. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota, FL, USA

Scheffer, R. P. & A. J. Ullstrup. 1965. A host-specific toxic metabolite from *Helminthosporium carbonum*. Phytopathology **55**: 1037-1038

Shearer, B. L. & J. T. Tippett. 1989. Jarrah dieback: the dynamics and management of *Phytophthora cinnamomi*

in the jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest of South - Western Australia. Research Bulletin No 3. Department of Conservation and Land Management, Como, Australia.

Shigo, A. L. 1984. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. Annual Review of Phytopathology **22**: 189-214.

Sinclair, J. B. & R. F. Cerkauskas. 1985. Latent infection vs. endophytic colonization by fungi. Pp. 3-29 *en* S. C. Redlin & L. M. Carris, editores. Endophytic Fungi in Grasses and Woody Plants. APS Press, USA.

Smith, M. L., J. N. Bruh, & J. B. Anderson. 1992. The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. Nature **356**: 428-431.

Tainter, F. H. & F. A. Baker. 1996. Principles of Forest Pathology. John Wiley and Sons, USA.

Travers, S.E., G. S. Gilbert, & E. F. Perry. 1998. The effect of rust infection on reproduction in a tropical tree (*Faramea occidentalis*). Biotropica **30**: 438-443.

Terborgh, J. 1986. Kestone plant resources in the tropical forest. Pp. 330-334 *en* M. E. Soulé, editor. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates, USA.

Ulloa, M. 1991. Diccionario ilustrado de micología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Ulloa, M. & T. Herrera. 1994. Etimología e Iconografía de Géneros de Hongos. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Vaartaja, O. 1962. The relationship of fungi to survival of shaded tree seedlings. Ecology **43**: 547-549.

Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. Evolutionary Theory **1**: 1-30.

Verwijst, T. 1993. Influence of the pathogen *Melampsora epitea* on intraspecific competition in a mixture of *Salix viminalis* clones. Journal of Vegetation Science **4**: 717-722.

Vitousek, P. M. & L. R. Walker. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, and ecosystem effects. Ecological Monographs **59**: 247-265.

Von Broembsen, S. L. & F.J. Kruger. 1985. *Phytophthora cinnamomi* associated with mortality of native vegetation in South Africa. Plant Disease **69**: 715-717.

Wangaard, F. F. & A. F. Muschler. 1952. Properties and uses of tropical woods, III. Tropical Woods **98**:1-190.

Wangaard, F. F., A. Koehler, & A. F. Muschler. 1954. Properties and uses of tropical woods, IV. Tropical Woods **99**:1-187.

Wangaard, F. F., W. L. Stern, & S. L. Goodrich. 1955. Properties and uses of tropical woods, V. Tropical Woods **103**:1-139.

Wellman, F. L. 1968. More diseases on crops in the tropics than in the temperate zone. Ceiba **14**: 17-28.

Wills, C., R. Condit, R.B. Foster, & S.P. Hubbell. 1997. Strong density- and diversity- related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. Proceedings of the National Academy of Sciences **94**: 1252-1257.

Wilson, D. & G. C. Carroll. 1997. Avoidance of high-endophyte space by gall-forming insects. Ecology **78**: 2153-2163.

Worrall, J. J. & T.C. Harrington. 1988. Etiology of canopy gaps in spruce-fir forests at Crawford Notch, New Hampshire. Canadian Journal of Forest Research **18**: 1463 -1469.

Young, N. D. 1996. QTL mapping and quantitative disease resistance in plants. Annual Review of Phytopathology **34**: 479-501.

19

Herbivorismo y las defensas de las plantas

John A. Barone
Phyllis D. Coley

Introducción

¿Alguna vez se han preguntado por qué nuestro planeta es verde? O, para decirlo de otra manera, ¿cómo es que los herbívoros no han acabado ya con todas las plantas que hay en la Tierra? Hairston, Smith y Slobodkin (1960) fueron los primeros en analizar esta pregunta y llegaron a dos conclusiones importantes. La primera señala que las plantas han desarrollado una formidable variedad de defensas contra la voracidad de los herbívoros y el ataque de los patógenos (en efecto, la mayor parte del tejido vegetal no es comestible para estos organismos); la segunda, apunta más bien hacia los organismos que depredan a los herbívoros y sugiere que es precisamente porque éstos reducen las poblaciones de herbívoros que las plantas se libran de sufrir un daño mayor. En el trópico es relativamente poca la investigación que se ha llevado a cabo sobre el papel que juegan estos depredadores en la interacción planta-herbívoro, y eso se verá reflejado en la presente revisión; sin embargo, consideramos que tanto los organismos que parasitan a los herbívoros como los que los depredan han jugado un papel fundamental no solo en la forma en que han evolucionado las defensas que presentan las plantas, sino en las relaciones que se establecen entre las plantas y los herbívoros que pueblan estos bosques. El mundo es verde, entonces, porque las plantas se defienden, pero también porque los herbívoros tienen enemigos naturales.

Este capítulo consta de siete secciones principales. En la primera se resumen los patrones de herbivorismo observados en diferentes regiones y hábitats (muchos de estos patrones deben, sin embargo, considerarse como tentativos). Seguidamente, se discute la importancia relativa de los diferentes grupos de herbívoros, importancia que se valora según el daño que ocasionan. En la tercera sección se ofrece una reseña de los diferentes

tipos de defensas vegetales que existen. Al respecto cabe mencionar que la definición de "defensa" que se ha utilizado es muy amplia, de modo que se incluyen distintas estrategias empleadas por las plantas para mitigar el daño causado por los herbívoros. La cantidad de recursos que invierte una planta en defenderse también es muy variable, y las explicaciones teóricas a este fenómeno se pueden encontrar en la sección cuarta. Además, como las defensas vegetales han evolucionado dentro de un contexto ecológico muy amplio, también se toman en cuenta los depredadores y los parásitos y se revisa su efecto en la interacción planta-herbívoro. En las dos últimas secciones se examina la influencia que ejercen los herbívoros en las comunidades de plantas, y el capítulo finaliza con un comentario que analiza la interacción entre plantas y herbívoros desde un ángulo práctico y conservacionista.

Advertimos que el término "herbivorismo" se emplea de una manera amplia, e incluye tanto el daño foliar que provocan los insectos y otros invertebrados como el que ocasionan los mamíferos y patógenos. Si bien en este capítulo los organismos fitopatogénicos se tratan de una manera somera (su relevancia se discute en detalle en el capítulo 18) consideramos importante mencionar que los ecologos que realizan estudios de herbivorismo deberían prestarles más atención. Algunas de las publicaciones que dan cuenta de la interacción entre plantas y herbívoros en los bosques tropicales son: Coley y Aide (1991), Marquis y Braker (1994) y Coley y Barone (1996). Rosenthal y Berenbaum (1991), Crawley (1983) y Strong *et al*. (1984) ofrecen revisiones más generales.

Patrones de herbivorismo

En los bosques tropicales es fácil caer en la trampa de pensar que los herbívoros y en general el herbivorismo son poco importantes, y es que la mayoría de las hojas se ve en buen estado. Esta ausencia de daño aparente, sin embargo, no hace sino subrayar una de las características más sobresalientes del herbivorismo de los bosques tropicales: que éste se concentra en las hojas jóvenes y que las mayoría de las veces estas hojas son consumidas en su totalidad. Así pues, aunque a simple vista sea difícil de apreciar, en los bosques tropicales el herbivorismo es, sin duda, un fenómeno digno de atención.

En la Tabla 19.1 se presenta una síntesis de las tasas de herbivorismo observadas en distintas regiones, en distintos tipos de bosque y dentro de un mismo bosque. Se ha estimado, por ejemplo, que el daño anual que experimentan los bosques templados en su área foliar total es de un 7.1% , contra un 11.1% observado en algunas especies "tolerantes a la sombra" en los bosques tropicales. Esa diferencia es estadísticamente significativa (Coley & Barone 1996) e indica que los bosques de las zonas templadas experimentan, en promedio, apenas el 63% del daño que sufren las especies tropicales tolerantes a la sombra.

TABLA 19.1 Tasas de herbivorismo en los bosques tropicales y templados. El % por día se refiere a las tasas diarias de herbivorismo, *n* indica el número de especies, *joven/total* es el porcentaje de herbivorismo total que ocurre cuando las hojas están jóvenes y expandiéndose, y *anual* es el porcentaje promedio por año, donde *N* es el número de estudios analizados. Los datos relativos a *joven/total* para los bosques templados representan el promedio de un solo tipo de bosque. Adaptado de Coley y Barone (1996).

Tipo de bosque	Hojas maduras % por día (n)	Hojas jóvenes % por día (n)	Joven/total % (n)	Anual % (N)
Bosque tropical húmedo				
Especies tolerantes a la sombra	0.03 (105)	0.71 (150)	68.3 (31)	11.1 (21)
Especies pioneras	0.18 (37)	0.65 (37)	47.3 (30)	48.0 (4)
Bosque tropical seco	0.07 (78)	0.15 (61)	28.7 (62)	14.2 (4)
Bosques templados			27.0	7.1 (13)

En los trópicos, la duración de la estación seca, así como su inclemencia, afectan en gran medida la fenología vegetal (ver capítulo 17). Por lo general las plantas que se encuentran en localidades con una estación seca prolongada pierden sus hojas durante la mayor parte de dicha estación; en cambio, las que se encuentran en los bosques más húmedos producen hojas todo el año y las conservan, también, durante todo el año. El herbivorismo también muestra variaciones a lo largo de ese gradiente de precipitación: las especies de bosque seco experimentan una tasa de daño más alta (14.2% año^{-1}) que las de los bosques más húmedos (especies tolerantes a la sombra) (11.1% año^{-1}) (Tabla 19.1). La "estrategia ecológica" que adopte un árbol también afecta el grado de herbivorismo. Por ejemplo, las especies de árboles pioneros experimentan cuatro veces más herbivorismo que las especies tolerantes a la sombra (Tabla 19.1).

En todos los tipos de bosque tropical las hojas jóvenes y en proceso de expansión sufren una tasa diaria porcentual de daño que es de 5 a 25 veces más alta que la que experimenta una hoja madura (Coley & Barone 1996). El período de expansión es sin duda corto y no suele sobrepasar los 30 días, pero en él suele concentrarse la mayor parte del daño que sufrirá una hoja en su vida. En cambio, el daño total que sufren las hojas jóvenes de los bosques latifoliados de las zonas templadas es mucho menor. Esa tasa de herbivorismo más elevada que se observa en las hojas jóvenes de los bosques tropicales induce a pensar que el proceso de selección natural las tiene que haber dotado de un mayor grado de "defensas anti-herbívoros" –mayor al menos que el que se podría esperar en las hojas de las zonas templadas o en las hojas maduras del mismo trópico–.

Los datos mencionados hasta ahora provienen de individuos que crecen en el sotobosque. El acceso al dosel solía ser difícil, pero gracias a la utilización de tecnologías novedosas ha mejorado notablemente (Lowman & Wittman 1996) y ahora se tienen más datos sobre el herbivorismo que tiene lugar en ese estrato del bosque (Tabla 19.2). Aunque todavía son pocas las comparaciones que se han realizado entre el herbivorismo del dosel y el del sotobosque, pareciera que este fenómeno es mucho más intenso en el sotobosque. En efecto, Lowman (1985), al estudiar tres especies de árboles en Australia observó que el daño era de 2 a 4.4 veces mayor en el sotobosque que en el dosel (Tabla 19.2). Algo similar, aunque menos evidente, se observó en Camerún (en un bosque lluvioso) (Basset *et al*. 1992) y en el norte de Australia en una especie de árbol (Basset 1991). Algunos trabajos realizados en Panamá también coinciden con ese patrón, aunque al parecer el daño causado solamente por agentes patógenos sí aparenta ser mayor entre las hojas del dosel (Gilbert 1995, Barone 1996).

Son varias las razones que podrían explicar un daño foliar menos pronunciado en el dosel que en el sotobosque. En primer lugar, el microclima del dosel es, además de más caliente, más ventoso, condiciones ambas que pueden dificultar la labor de los herbívoros (Lowman 1985). El tipo de defensas que contienen las hojas también puede ser diferente en uno y otro ambiente (Lowman & Box 1983). El número de hojas es igualmente importante: en el sotobosque hay menos hojas que en el dosel (por unidad de volumen), por lo que el daño resultante puede ser mayor (al concentrarse los herbívoros en un número de hojas menor) (Basset *et al*. 1992). Por último, la presión de los depredadores de herbívoros puede variar verticalmente en el bosque: la depredación que llevan a cabo los pájaros (Marquis & Whelan 1994) y las avispas puede ser mayor en el dosel, lo que contribuiría a reducir el herbivorismo en esa zona.

Problemas para medir el herbivorismo

Aunque pareciera que realmente existen diferencias en cuanto al daño foliar que presentan las distintas comunidades de plantas de un mismo bosque, los patrones de herbivorismo hasta ahora mencionados deben tomarse con cautela. En efecto, el herbivorismo se ha medido de diferentes maneras, razón por la cual no todos los resultados obtenidos son comparables. Uno de los puntos más debatidos es que muchos de los estudios (Tablas 19.1 y 19.2) se basan observaciones puntuales; es decir, el grado de

TABLA 19.2 Grado de herbivorismo en diferentes estratos del bosque tropical. El término "numerosas especies" indica que se observaron varias especies de árboles pero no se precisó su número. "% daño hoja" se refiere al área perdida en relación con una hoja intacta. Cuando los estudios tomaban en cuenta muchas especies se calculó un promedio. La posición de las hojas en el dosel aparece entre paréntesis: *ad*: parte alta del dosel superior; *bd*: parte baja del dosel superior; *d*: dosel superior; *sb*: sotobosque. Bajo la columna "método" se indica si el daño se estimó con base en un único muestreo (U) o si las hojas fueron marcadas y el daño se midió a lo largo de un período de tiempo (M).

Lugar	Árboles (especies)	% Daño hoja	Método	Autor
Queensland, Australia	*Argyrodendron actinophyllum*	10.4 (ad) 12.1 (bd)	U	Basset (1991)
Petit Saut, Guayana Francesa	8 especies	6.0 (ad)	U	Bongers *et al*. (1990)
Les Nourages, Guayana Francesa	numerosas especies	5.3 (ad)	U	Sterck *et al*. (1992)
Parque Nacional Bako, Sarawak	*Eugenia ochneocarpa* *Shorea* sp.	6.2 (d) 13.4 (d)	U	Cooke *et al*. (1984)
Isla de Barro Colorado, Panamá	numerosas especies	7.3 (d)	U	Leigh y Windsor (1982)
Bosque Experimental de Luquillo, Puerto Rico	5 especies	2.0 (bd)	U	Schowalter (1994)
San Blas, Panamá	23 especies	12.7 (ad)	U	Wint (1983)
Papúa Nueva Guinea	23 especies	13.7 (ad)	U	Wint (1983)
Papúa Nueva Guinea	7 especies	12.5 (ad)	U	Wint (1983)
Camerún	numerosas especies	2.4-5.6 (d); 10.4 (sb)	U	Basset *et al.* (1992)
New South Wales, Australia	*Doryphora sassafras* *Dendrocnide excelsa* *Toona australis*	13.0 (bd); 30.4 (sb) 21.1 (bd); 42.6 (sb) 1.8 (bd); 7.9 (sb)	M	Lowman (1985)
Isla de Barro Colorado, Panamá	*Alseis blackiana* *Quararibea asterolepis*	8.2 (bd); 12.7 (sb) 26.3 (bd); 27.2 (sb)	M	Barone (1996)

herbivorismo se cuantifica con base en una única colecta de hojas, método que *siempre* subestima el herbivorismo. ¿Por qué? Primero porque muchas veces los herbívoros devoran las hojas completamente y una sola observación no puede dar cuenta de ello. De hecho, se ha demostrado que la subestimación oscila entre un 38 y un 60% (Coley 1982, Lowman 1984, Filip *et al*. 1995). Segundo, la edad de la hoja no se toma en cuenta, y esto es una consideración importante, porque por lo general las hojas más viejas van a presentar más daño que las nuevas (obviamente, han estado expuestas por más tiempo). El efecto de la edad se vuelve particularmente crítico al comparar especies diferentes, pues el tiempo de retención de las hojas suele variar de una especie a otra. Así, muchas de las diferencias observadas en cuanto a herbivorismo podrían deberse simplemente a que la especie en cuestión tenía un número mayor de hojas viejas. Por esto, se recomienda marcar las hojas y medir el daño a lo largo del tiempo. Este método brindaría, más que una medición puntual, una *tasa* de herbivorismo (ver Recuadro 19.1).

Se debe reconocer, sin embargo, que aún con medidas de ese tipo es imposible registrar todas las consecuencias –fisiológicas o demográficas– que conlleva el herbivorismo. Las hojas que han sido heridas por un herbívoro podrían, por ejemplo, tornarse más susceptibles a las infecciones patogénicas (ver capítulo 18). Una

RECUADRO 19.1 Métodos para medir el herbivorismo

En términos generales, se han empleado diversas técnicas para medir el herbivorismo, aunque la meta suele ser la misma: determinar el porcentaje de área foliar que una planta pierde como consecuencia del herbivorismo. Entre los métodos más utilizados tenemos: (1) colocar una cuadrícula transparente sobre la hoja y contar los cuadros que muestran área foliar dañada y los que muestran área foliar intacta (Aide 1993); (2) trazar, en un papel, el contorno de la hoja y el daño observado (Marquis 1992); (3) recolectar las hojas y con ayuda de un aparato electrónico medir tanto el área dañada como la totalidad de la hoja (para esto último se cubre con cinta adhesiva el área dañada); (4) fotografiar la hoja y posteriormente medir el área dañada. Además, muchos estudios han calculado el herbivorismo simplemente como un porcentaje del área foliar perdida, siguiendo categorías como: 0% daño, 1-10%, 11-25%, 26-50%, 50-90% y >90%. Este último método es, obviamente, el más rápido, pero requiere práctica para ser consecuente en todas las mediciones y puede complicarse si se está estudiando más de una especie. Es más, como por lo general las hojas muestran poco o ningún daño, o son devoradas casi en su totalidad, conviene asegurarse de que las categorías que se han escogido reflejen adecuadamente esta situación.

Cualquiera que sea el método escogido, es importante tomar en cuenta los siguientes aspectos. Es común que los medidores electrónicos no detecten el daño foliar causado por los insectos no perforadores, como las orugas (éstas raspan la superficie) o los "mineros" foliares, que son insectos que cavan túneles en las hojas. Más importante aún, las medidas puntuales *invariablemente* subestiman el herbivorismo a que ha estado sujeto una planta, y esto por dos razones: primero, porque las hojas que han sido completamente devoradas no son tomadas en cuenta, y segundo, porque por lo general no se conoce la edad de las hojas y las hojas viejas, al haber estado expuestas por más tiempo a los herbívoros, estarán sin duda mucho más dañadas. El problema de la edad cobra especial relevancia al comparar especies distintas porque no todas conservan sus hojas por el mismo período de tiempo, y algunas de las diferencias observadas en cuanto a herbivorismo podrían deberse simplemente a la edad de las hojas de la especie que está siendo analizada.

Por estas razones, se recomienda, primero, marcar las hojas, cosa que generalmente se hace tan pronto empieza a salir la hoja de la yema, y segundo, medir el daño luego de un período de tiempo determinado, por ejemplo después de que la hoja se ha extendido totalmente y está completamente madura, o bien, 6 ó 12 meses más tarde. Datos como estos permiten no solo calcular la tasa de daño causado por los herbívoros (cantidad de área perdida por unidad de tiempo), sino obtener una visión más exacta del daño, porque, además de que tomar en cuenta las hojas que han sido completamente devoradas, evita las comparaciones entre hojas de edades distintas.

Un método sencillo para marcar las hojas es utilizar alambres con aislante plástico de diferentes colores, como los cables telefónicos (p. ej., Coley 1983a,b; Aide 1993). Además, más que marcar la hoja que se va a medir, se recomienda enrollar el alambre alrededor del pecíolo de una hoja vecina madura, y registrar luego el número de hojas o de cicatrices foliares que se encuentren entre la "hoja meta" y la hoja que tiene el alambre. Al colocar el alambre en otra hoja se evita dañar la hoja que se quiere medir y a la vez se reduce la posibilidad de inhibir accidentalmente el movimiento de los herbívoros.

hoja nueva que ha sido dañada podría reducir su crecimiento, y esto la haría menos valiosa para la planta (este efecto solo se podría estimar comparando la hoja dañada con una hoja vecina sana). Y, finalmente, es probable que una planta se deshaga más rápidamente de las hojas dañadas (sea que estén infectadas o que hayan perdido valor). Aunque algunas de estas consecuencias son difíciles de cuantificar, es necesario que los investigadores les presten más atención.

Los herbívoros

Si bien en los bosques tropicales el daño causado por lo herbívoros es considerable, no todos los herbívoros son igualmente importantes. En esta sección se reseña brevemente la importancia relativa de los diferentes grupos de herbívoros y se discute el daño que ocasionan.

Insectos herbívoros

En los bosques tropicales, una vez que las plantas han alcanzado el tamaño juvenil (cuando tienen más de 1 m de alto pero menos de 10 cm diámetro a la altura del pecho), los herbívoros más dañinos son los insectos, incluso en los bosques donde abundan los mamíferos. En la Isla de Barro Colorado, en Panamá, sin contar a las hormigas cortadoras de hojas (de ellas se hablará

más adelante), los insectos "masticadores" ocasionan aproximadamente un 72% del herbivorismo anual observado, aun cuando la densidad de mamíferos folívoros arbóreos es relativamente alta (Leigh 1999). En el Parque Nacional Manú, en Perú, la densidad de mamíferos arbóreos es menor que en la Isla de Barro Colorado (de hecho, allí consumen una sexta parte de lo que consumen los mamíferos de Barro Colorado) por lo que el herbivorismo que ocasionan los insectos podría ser aún mayor (Leigh 1999). En los bosques tropicales, entonces, los insectos podrían consumir anualmente cerca de un 75% del área foliar total de la comunidad (Coley & Barone 1996). Es probable, también que la presión selectiva más fuerte que reciben los árboles para desarrollar defensas anti-herbívoras provenga de los insectos (Cork & Folley 1991, Coley & Barone 1996).

Cuando se realiza un estudio de herbivorismo no siempre es posible dar con el responsable del daño que muestran las hojas, especialmente si éstas han sido devoradas en su totalidad. Sin embargo, en un estudio reciente Barone (1998a) identificó la causa del daño foliar que mostraban las plántulas de nueve especies arbóreas en un bosque neotropical. Al promediar el daño entre todas las especies, este autor llegó a la conclusión de que los insectos herbívoros habían provocado el 66% del daño que mostraban las hojas jóvenes, mientras que los patógenos foliares ocasionaron el 34% (aunque se observaba una variación considerable entre diferentes especies de árboles). El daño provocado por insectos se podía atribuir en su mayoría a especies que se alimentaban de una o de unas pocas plantas hospederas.

Insectos chupadores

La mayoría de los estudios de herbivorismo han centrado su atención en las perforaciones que dejan los herbívoros en las plantas; sin embargo, muchos insectos, en particular los "chupadores" (por ejemplo los pertenecientes al Orden Homóptera), no dejan ninguna evidencia del daño causado, situación que dificulta una evaluación adecuada de su impacto en las plantas. Y es que los Homóptera son de una abundancia extraordinaria en los bosques tropicales. En Puerto Rico, por ejemplo, representan del 5 al 36% de todos los insectos capturados en muestreos de barrido con malla, y del 12 al 48% de todas las especies capturadas también de ese modo (Allan *et al*. 1973). En Granada, en un estudio similar, los Homóptera constituyeron el 69% de los individuos colectados, las orugas el 1.3% y los Orthóptera el 6.4% (Tanaka & Tanaka 1982). Es más, a pesar de que por lo general son pequeños, estos insectos podrían, en relación con su peso, consumir más tejido vegetal que los insectos masticadores (Schowalter & Crossley 1988). Por todas estas razones, es factible pensar que los insectos chupadores son más dañinos para las plantas que los insectos masticadores (Leigh 1999), pero este tema aún requiere mucho estudio.

Mamíferos herbívoros

Los mamíferos figuran entre los principales responsables del daño que sufren las plántulas de los bosques tropicales (p. ej., De Steven & Putz 1984, Sork 1987, Terborgh & Wright 1994). Muchos estudios han demostrado que si se excluyera a los mamíferos, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de muchas especies mejoraría notablemente, aunque la diversidad de especies de la comunidad podría disminuir. Tal vez el mejor ejemplo lo proporcionan Dirzo y Miranda (1991), quienes compararon dos bosques lluviosos en México, uno con mamíferos herbívoros grandes y otro sin ellos. La densidad de plántulas en el bosque desprovisto de mamíferos era más del doble que la observada en el bosque con mamíferos grandes, pero la diversidad era mucho menor (un tercio de la observada en el bosque con mamíferos), señal clara de la influencia que ejerce la herbivoría (en este caso, al prevenir que las especies más competitivas desplacen a las menos competitivas) en el mantenimiento de la diversidad y la estructura de las comunidades de plantas del sotobosque (ver también el Recuadro 16.4).

No obstante, cuando se trata de plantas de mayor tamaño pareciera que la influencia de los mamíferos herbívoros grandes pierde importancia. En comparación con las praderas y las sabanas, los bosques tropicales tienen una densidad relativa de mamíferos mucho más baja y, además, muchos de ellos viven exclusivamente

en las copas de los árboles (Leigh 1999). Ahora bien, a diferencia de las praderas, en los trópicos las hojas suelen ser difíciles de alcanzar: por general se concentran en los árboles altos y en el extremo de sus ramas delgadas. Hay que recordar que los animales pequeños no sólo necesitan más energía por gramo de masa corporal, sino que tienen una digestión poco eficiente (Cork & Foley 1991) por lo que difícilmente un animal que pese menos de 1 kg podrá obtener energía suficiente a partir de una dieta tan poco nutritiva como lo es una dieta compuesta únicamente de hojas. De manera que los mamíferos arbóreos que se especializan en hojas no pueden ser ni demasiado grandes, (y así poder alcanzar las hojas en las copas), ni demasiado pequeños, por los límites fisiológicos que representa una alimentación basada exclusivamente en el consumo de hojas. Estas dos limitantes podrían, entonces, ser la causa del número relativamente bajo de mamíferos herbívoros arbóreos que se observa en los bosques tropicales, y explicarían, además, por qué la mayoría de los mamíferos "herbívoros" también come semillas y frutos.

Hormigas cortadoras

No cabe duda de que los invertebrados herbívoros más impresionantes de los bosques neotropicales, y los que más han atraído la atención de los ecólogos son las hormigas cortadoras de hojas –hormigas que se encuentran confinadas a 12 géneros en la tribu Attini de la subfamilia Myrmicinae–. Las hormigas cortadoras de hojas utilizan trocitos de vegetación para cultivar un hongo simbiótico que, además de constituir la única fuente de alimento para las larvas de las hormigas, forma parte importante de la dieta de las obreras (Stradling 1991). Solo dos géneros de hormigas cortadoras, *Acromyrmex* (24 especies) y *Atta* (14 especies) forman colonias de gran tamaño y cortan hojas frescas (Stradling 1991). Ambos se encuentran restringidos al continente americano (Cherret 1986a) y ambos, también, presentan la mayor diversidad de especies en las áreas subtropicales de América del Sur (Fowler & Claver 1991).

La característica más llamativa de las hormigas cortadoras de hojas es su dieta tan amplia (o para ser más exactos, la dieta tan amplia del hongo simbiótico que crece sobre las hojas que ellas colectan). En realidad esta situación no debería sorprendernos porque si una colonia se alimentara únicamente de unas pocas especies de plantas, muy pronto diezmaría los recursos de que dispone. En los bosques secos de Guanacaste, en Costa Rica, por ejemplo, Rockwood (1976) observó que las colonias de *Atta colombica* acarreaban hojas del 49% al 77% del total de especies de plantas situadas dentro de su área de forrajeo, y Cherret (1968) encontró que una sola colonia de *Atta cephalotes* atacaba el 50% del total de especies de plantas situadas dentro de su área de forrajeo. Este ataque, sin embargo, no es indiscriminado. A pesar de su amplia dieta, Rockwood (1976) demostró que *A. colombica* concentraba sus esfuerzos en obtener las hojas maduras de un 31% de las especies potencialmente utilizables, mientras *A. cephalotes* se centraba en un 22% de las especies. Aún así, estas cifras indican una dieta muy variada para cualquier insecto herbívoro.

Para evaluar la importancia de las hormigas cortadoras en los bosques tropicales (como herbívoras), habría que tomar en consideración no solo el daño que ocasiona una colonia, sino el número de colonias presentes. Lamentablemente, lograr un estimado fiable de la cantidad de material que puede colectar una colonia es difícil, en parte por diferencias estacionales y en parte porque la mayoría de los estudios realizados han sido de corto plazo (Fowler *et al*. 1990). Wirth *et al*. (1997), por ejemplo, midieron la cantidad de material vegetal colectado por diversas colonias de *A. colombica* en la Isla de Barro Colorado y encontraron que en el transcurso de un año una colonia grande podía colectar cerca de 3 855 m^2 de área foliar, o sea, unos 10.3 m^2 $día^{-1}$. Al mismo tiempo, observaron que una colonia más pequeña consumía apenas 1 707 m^2 de área foliar.

El número de colonias de hormigas cortadoras también parece variar de un bosque a otro. Por ejemplo, en los bosques de tierra firme cercanos a Manaos, Brasil, Vasconcelos (1988) encontró 0.38 colonias de *Atta* por hectárea, mientras que en Costa Rica, a lo largo de un gradiente de bosque seco a bosque húmedo perennifolio,

Rockwood (1973) observó entre 0 y 2.5 colonias por hectárea. Las causas de esta variación no son claras, pero en el estudio de Rockwood parecía haber un menor número de colonias en el bosque seco que en el bosque húmedo. Por otra parte, existen indicios de que la tasa de renovación de la colonia puede variar según el tipo de suelo, lo que podría influir en el número de colonias (Perfecto & Vandermeer 1993).

Esta variabilidad en el tamaño de las colonias y en su número (densidad) dificulta la obtención de cálculos confiables sobre el daño que ocasionan las hormigas cortadoras. Leigh y Windsor (1982) estiman que en la Isla de Barro Colorado, una hectárea de bosque produce anualmente 6.5 toneladas de hojarasca en peso seco y que una colonia de hormigas cortadoras consume cerca de 0.3 toneladas por hectárea, o sea, un 4.6%, cifra que está muy por debajo del daño que ocasionan en este sitio otros insectos masticadores (Aide 1988; pero consultar también a Cherret 1986b). Aún así, es evidente que en algunos sitios las hormigas cortadoras de hojas son los herbívoros más destructivos y que su impacto es inmenso en todos los aspectos relacionados con la ecología de las plantas, pudiendo alterar desde la cantidad de luz disponible hasta el reciclamiento de nutrientes. El hecho de que no se les encuentre en algunos bosques, especialmente en aquellos estructuralmente primarios, sugiere que su impacto es a veces heterogéneo e impredecible.

Las defensas de las plantas en los bosques tropicales

El daño que les provocan los herbívoros y los patógenos a las plantas de los bosques tropicales ha obligado a estas últimas a desarrollar defensas cada vez más eficaces. En efecto, las plantas tropicales poseen no sólo defensas más diversas, sino que realizan una mayor inversión metabólica en defensas que las especies de las zonas templadas (Coley & Aide 1991). Y si las tasas de herbivorismo son más elevadas en los trópicos, no es por falta de defensas de parte de las plantas, es sencillamente porque la presión de los herbívoros es mucho más intensa. En esta sección se esbozan algunos de los principales tipos de defensas que las plantas tropicales han desarrollado para protegerse de los herbívoros y se examina su costo metabólico y su eficacia (la Tabla 19.3 presenta un resumen de las defensas más importantes y de su funcionamiento).

Metabolitos secundarios

Quizás las defensas más fascinantes que presentan las plantas son los metabolitos (o compuestos) secundarios, es decir, las defensas químicas (Rosenthal & Berenbaum 1991). En un principio a estos compuestos se les llamó "metabolitos secundarios" porque se pensó que eran productos de desecho (en contraposición a los compuestos involucrados en el metabolismo primario de la planta: fotosíntesis y respiración) pero ahora se reconoce que las plantas los sintetizan para defenderse de sus enemigos naturales. Los taninos y los terpenos son dos tipos de defensas químicas muy utilizados y muy eficaces contra los herbívoros y los patógenos. Por lo general, se presentan en concentraciones altas (representan de un 5 a un 20% del peso seco de las hojas), señal, por una parte, de que la planta invierte una gran cantidad de energía en su producción, y por otra, de que cumplen un papel relevante contra el herbivorismo (Crankshaw & Langenheim 1981, Coley 1983a). Los alcaloides constituyen otro grupo importante de metabolitos secundarios –la cafeína y la nicotina figuran entre los más conocidos– y su función principal es atacar el sistema nervioso de los herbívoros (Harborne 1988, Hartman 1991). Los alcaloides son más comunes en las plantas de hábitats con altas concentraciones de nitrógeno, o bien, en aquellas que tienen bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno (ver capítulo 18).

Otros compuestos secundarios son los compuestos químicos vegetales que "imitan" las hormonas de los insectos e interfieren con su crecimiento y desarrollo (Harborne 1988, Bowers 1991). Otras plantas producen aminoácidos tóxicos (Rosenthal 1991) y otras llegan incluso a producir compuestos que contienen cianuro (Harborne 1988, Seigler 1991). La diversidad de compuestos químicos y

TABLA 19.3 Resumen de los tipos de defensa empleados por las plantas y su modo de operar.

Tipo de defensa	Forma de actuar
Defensas químicas	
Cualitativas	Las defensas cualitativas resultan tóxicas para los herbívoros a bajas concentraciones. La planta contrarresta el ataque de los herbívoros haciendo que sus hojas sean menos apetecibles e incluso mortales
Cuantitativas	Las defensas cuantitativas frenan el ataque de los herbívoros haciendo que la hoja sea más difícil de digerir y retardando el crecimiento del herbívoro. Un herbívoro que crece más despacio tiene más probabilidades de ser depredado.
Defensas físicas	Las defensas físicas, como los tricomas y las espinas, pueden actuar como obstáculos directos, haciendo que ciertas partes de la planta queden fuera del alcance de los herbívoros. Las hojas duras son difíciles de comer y tienen un valor nutritivo menor.
Valor nutritivo	Los herbívoros crecen mejor si se alimentan de hojas con un alto contenido de agua y nutrientes. Las hojas con bajo valor nutritivo podrían no ser una fuente apropiada de alimento.
Expansión rápida de las hojas nuevas	Las hojas nuevas, al expandirse rápidamente, reducen el tiempo que estarían expuestas a los herbívoros antes de alcanzar su tamaño final y volverse más duras.
Verdecer tardío	En la penumbra del sotobosque las plantas pueden reducir el costo metabólico de sufrir herbivorismo privando a la hoja en expansión de la maquinaria fotosintética y esperando hasta que madure y alcance su tamaño final.
Época de producción de hojas	En los bosques estacionales, algunas plantas producen hojas durante la estación seca, época en que los herbívoros escasean. De esa forma evitan que sus hojas jóvenes sean descubiertas y dañadas.
Producción sincrónica de hojas	Las plantas producen sus hojas en forma simultánea para "saciar" a los herbívoros y para asegurarse de que por lo menos algunas de las hojas nuevas saldrán intactas de su ataque.

su rango de acción constituyen un verdadero desafío para la imaginación y ofrecen posibilidades de estudio infinitas.

Cuando los datos permiten realizar una comparación latitudinal entre los diferentes tipos de defensas químicas se observa que las especies del trópico contienen una mayor concentración y una mayor diversidad de compuestos secundarios que las especies de los bosques templados (Figura 19.1). En efecto, un estudio sobre la distribución y el efecto de los alcaloides mostró que éstos eran más comunes –y más tóxicos– en los trópicos (Levin 1976, Levin & York 1978; sin embargo consultar también a McCoy 1978 y Levin 1978). Cerca de un 35% de las especies tropicales contenían alcaloides, frente a un 16% de las especies de los bosques templados. Además, algunos estudios han demostrado que las hojas maduras de los bosques tropicales presentan una concentración de taninos casi tres veces mayor que las de la zona templada (Becker 1981, Coley & Aide 1991, Turner 1995).

Aunque en los bosques tropicales las hojas maduras invierten bastante en metabolitos secundarios, son las hojas jóvenes las que más dependen de las defensas químicas (Coley & Kursar 1996), debido, precisamente, a que son más tiernas y nutritivas. Por eso, las hojas jóvenes de los árboles tropicales contienen casi el doble de compuestos fenólicos simples y de taninos condensados que las hojas maduras (Coley & Aide 1991). Muestran, además, una mayor concentración de terpenos (Crankshaw & Langenheim 1981, Langenheim *et al*. 1986) y de alcaloides. Una defensa química particularmente obvia en las hojas jóvenes es la antocianina, el pigmento responsable del color rojo. La antocianina posee una acción fungicida que protege a las hojas jóvenes de los patógenos (Coley & Aide 1989). Para comprender mejor la interacción ecológica que tiene lugar entre herbívoros y plantas tropicales, es preciso, sin duda, dirigir la atención a las hojas jóvenes.

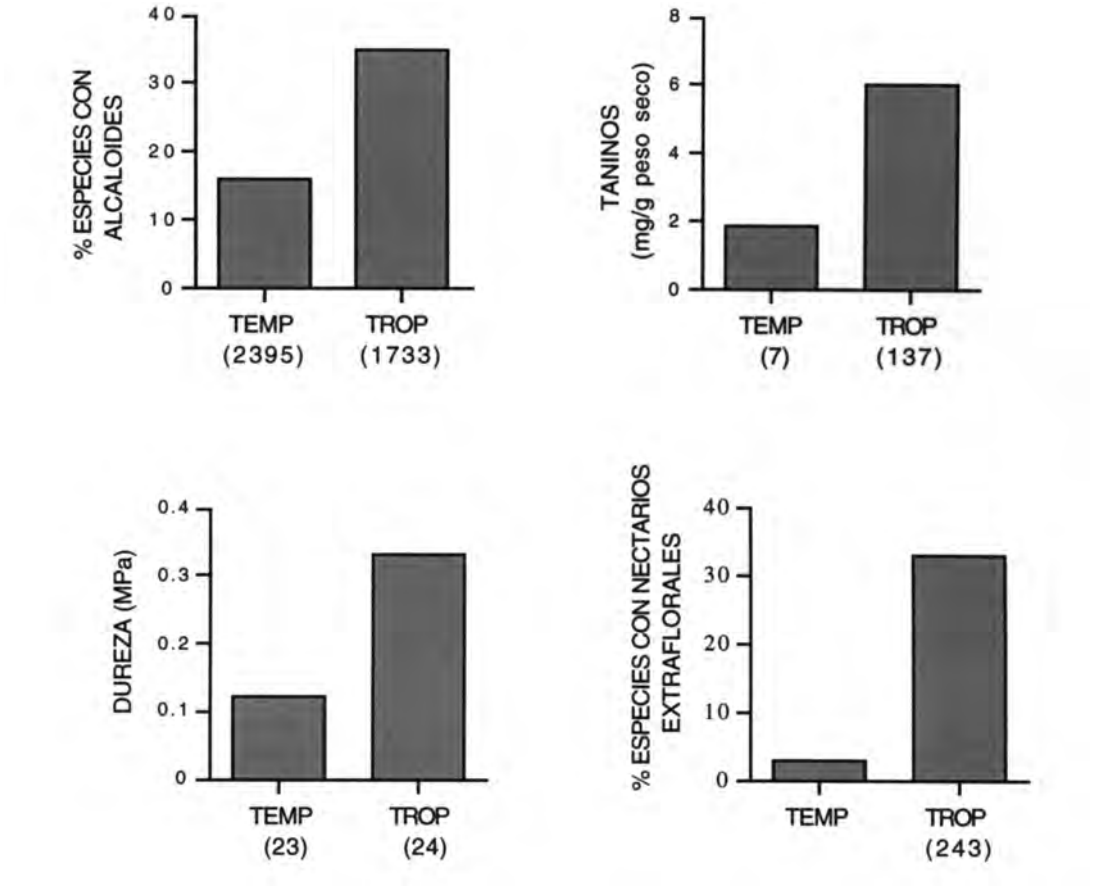


FIGURA 19.1 Nivel de defensas vegetales. Comparación latitudinal: a) porcentaje de especies con alcaloides; b) concentración de taninos condensados en hojas maduras extraídos con BuOh/HCl; c) dureza de las hojas maduras medida como la fuerza necesaria para perforar una hoja (en MegaPascales); d) porcentaje de especies con nectarios extraflorales en las hojas jóvenes. Entre paréntesis aparece el número de especies de las que se tenía información. Los datos son de Coley y Aide (1991).

Defensas físicas

Además de las defensas químicas, las plantas han desarrollado una gran variedad de defensas físicas. Las espinas, particularmente comunes en los bosques secos, constituyen una defensa eficaz contra los mamíferos herbívoros (Grubb 1992). Los vellos en las hojas también representan una barrera protectora contra los invertebrados herbívoros, sobre todo cuando éstos se encuentran en su estadio larval. Algunos vellos obstaculizan la llegada del insecto al tejido foliar, otros tienen forma de garfio y pueden destrozar, por ejemplo, los delicados tejidos de una oruga, y otros están coronados con glándulas que contienen productos químicos.

Sin embargo, es probable que la defensa física más eficaz que posea una hoja sea su dureza, y la dureza viene dada por el contenido de fibra y lignina en las paredes celulares. En efecto, las hojas duras suponen dos grandes retos para los herbívoros. Primero, si el herbívoro se encuentra en un estadio temprano, le será prácticamente imposible cortar y masticar esas hojas. Segundo, la fibra y la lignina no se pueden digerir, de manera que un herbívoro que se alimente de estas hojas dejará de percibir una porción significativa del contenido total de nutrientes del alimento ingerido. Aunque la dureza de las hojas no es una defensa tan fascinante como las defensas químicas, su eficacia es innegable y es una opción muy generalizada en el trópico. De hecho, las hojas maduras de los bosques tropicales son, en promedio, tres veces más duras que las de las zonas templadas (Fig. 19.1). Por otra parte,

dentro de una misma comunidad de bosque es posible observar una correlación negativa muy marcada entre la dureza de la hoja y la tasa de herbivorismo (Coley 1983a). Efectivamente, las hojas de los árboles pioneros tienen la mitad de la dureza que las hojas de las especies tolerantes a la sombra y el herbivorismo que presentan es hasta 25 veces más alto (Coley & Aide 1991).

Más dramática aún es la diferencia que, en cuanto a dureza, se observa entre las hojas jóvenes y las hojas maduras de los bosques tropicales. Y es que mientras el proceso de desarrollo y expansión de la hoja no haya terminado, las paredes celulares se ven físicamente imposibilitadas para volverse duras. La falta de dureza es quizás la principal responsable de la alta tasa de herbivorismo a que están sometidas las hojas jóvenes. Sin embargo, apenas una hoja deja de crecer, comienza a endurecerse y en tan solo unos días la tasa de herbivorismo puede descender hasta en un orden de magnitud (Coley & Kursar 1996). Pareciera, entonces, que el proceso de selección natural ha actuado para que las hojas endurezcan pronto y rápido.

Calidad nutritiva

La calidad nutritiva de una hoja puede tener una gran influencia en el crecimiento y en la sobrevivencia de los herbívoros. Algunos estudios experimentales en los que se ha manipulado la calidad del alimento muestran que los herbívoros prefieren una dieta rica en agua y nutrientes (Stamp & Casey 1993). En el campo también se observa una correlación importante entre la calidad nutricional de las hojas y el daño a que están sujetas (Coley 1983a). Una hoja joven y en pleno crecimiento carece de fibra por lo que su contenido de agua y nitrógeno suele ser mayor que el de una hoja madura; esta situación, repetimos, contribuye a su alta tasa de herbivorismo (Coley & Kursar 1996). Al mismo tiempo, los herbívoros que se alimentan de las hojas más nutritivas muestran una tasa de crecimiento más rápida que los que no lo hacen y pasan al estadio de pupa mucho más pronto. Para los herbívoros un desarrollo acelerado puede ser ventajoso pues significa acortar el período larval, etapa en que son más vulnerables a la depredación (Benrey & Denno 1997).

Expansión foliar rápida

En vista de que las hojas jóvenes son las que reciben más daño, las plantas pueden reducir el herbivorismo haciendo que sus hojas se expandan con gran celeridad (de esa forma, los herbívoros que se especializan en hojas jóvenes tendrán dificultades para encontrarlas). En promedio, las hojas duplican su tamaño cada 5 días, pero algunas lo hacen en menos de un día y otras en más de 15 (Coley & Kursar 1996). Al estudiar las hojas del árbol del sotobosque, *Pentagonia* (Rubiaceae), Ernest (1989), observó que las que se expandían más aceleradamente sufrían la mitad del daño (por herbivorismo) que las que se expandían más lentamente (aunque parte de esta diferencia podría obedecer a diferencias ambientales). En la Isla de Barro Colorado, Aide y Londoño (1989) observaron que la rápida expansión de las hojas nuevas de *Gustavia superba* (Lethycidaceae) obligaba a una especie de polilla a poner sus huevos en tres días (las orugas debían completar su desarrollo antes de que las hojas maduraran). Ambos estudios sugieren que al producir hojas que maduren rápidamente, las plantas podrían escapar de algunos herbívoros y reducir el daño a que están sometidas.

Verdecer tardío

En los bosques tropicales las hojas nuevas de muchas especies de plantas son blancas, rosadas o rojas. Y esto ocurre porque con frecuencia la producción de clorofila se retrasa hasta que las hojas hayan alcanzado su tamaño final (Baker & Hardwick 1973, Baker *et al*. 1975, Coley & Kursar 1996). Esta alteración en el desarrollo de la hoja, conocido como "verdecer tardío", implica que el proceso fotosintético de las hojas será muy limitado hasta que éstas no alcancen la madurez y por lo tanto contribuirán muy poco a su propio crecimiento. En un estudio realizado con 250 especies de árboles tropicales se encontró que un 33% del total de especies estudiadas y un 61% de las familias presentaban verdecer tardío. Se trata, entonces de un fenómeno bastante común (Coley & Kursar 1996).

Kursar y Coley (1992) señalan que el verdecer tardío les permite a las plantas

tropicales reducir al mínimo la pérdida de recursos provocada por herbívoros. Cuando una planta pierde una hoja verde y en expansión, pierde, además de los compuestos estructurales de la hoja, las proteínas y los lípidos asociados a la fotosíntesis. Las plantas que presentan verdecer tardío, en cambio, en caso de ser atacadas por un herbívoro, pierden tan sólo los componentes estructurales de la hoja nueva. Así pues, el beneficio del verdecer tardío consiste en que, al reducir la planta su inversión metabólica en la hoja nueva, reduce también el impacto del herbivorismo (independientemente de su intensidad) sobre esa hoja. Sin embargo, el costo para la planta es que, sin la maquinaria fotosintética, la hoja nueva no puede contribuir a su propio crecimiento y todos los nutrientes y materiales necesarios para su expansión deben ser transportados a ella desde otras partes de la planta. En ambientes de mucha luminosidad, como los claros del bosque, el costo que una planta con verdecer tardío debe pagar podría ser muy alto (ya que está desperdiciando la alta cantidad de luz que utilizaría para la fotosíntesis) y en el sotobosque, donde el nivel de luz es bajo (ver capítulo 6), el beneficio de la fotosíntesis adicional proveniente de las hojas jóvenes podría ser muy pequeño. De este modo, el verdecer tardío debería ser poco frecuente en especies pioneras, pero común en especies tolerantes a la sombra. Esta predicción, formulada por Kursar y Coley (1992), surgió luego de evaluar 175 especies de plantas en el bosque de la Isla de Barro Colorado: de 52 especies pioneras sólo un 7% mostraba verdecer tardío, mientras que de 97 especies tolerantes a la sombra un 82% lo presentaba. Por tanto, si la luz es poca y el herbivorismo es alto, los beneficios sobrepasan los costos y se favorece el verdecer tardío.

En los bosques tropicales también se da una correlación negativa entre la tasa de expansión de las hojas y el verdecer tardío, de manera que las hojas nuevas y en proceso de expansión rápida muestran un menor contenido de clorofila (Coley & Kursar 1996). Coley y Kursar ofrecen dos explicaciones para esta correlación negativa. Primero, por las restricciones fisiológicas que esto supone, las hojas que se encuentran en proceso de expansión acelerada sencillamente no pueden crecer rápido y construir, al mismo tiempo, su maquinaria fotosintética. Los recursos necesarios para lograr que una hoja se expanda en forma rápida podrían utilizarse, en forma alterna, para que la hoja se torne verde, pero no existen suficientes recursos para hacer las dos cosas a la vez. La segunda razón es que las especies cuyas hojas crecen lentamente no obtienen ningún beneficio del verdecer tardío. Como la hoja se está expandiendo lentamente no existe ningún impedimento fisiológico para producir el aparato fotosintético. El beneficio está en que estas hojas pueden aportar carbohidratos (provenientes de la fotosíntesis) para su propia construcción. Estas dos razones podrían ayudar a explicar la relación observada entre expansión foliar rápida y verdecer tardío.

El verdecer tardío no debe considerarse como un tipo de "defensa" peculiar en el contexto de los otros tipos ya discutidos: se trata más bien de una estrategia que las plantas utilizan para reducir el costo metabólico que les acarrea el herbivorismo, no un arma para impedir el herbivorismo como tal. En efecto, por la restricción fisiológica que al parecer se da entre expansión rápida y entrada de recursos a la hoja, las especies con verdecer tardío tampoco invierten mucho en metabolitos secundarios y, por consiguiente, sufren un considerable daño de parte de los herbívoros. Por ejemplo, en un estudio realizado en el Danum Valley, en Malasia, Coley y Kursar (1996) encontraron una correlación positiva entre la tasa de expansión foliar y el daño causado por los herbívoros. Las plantas cuyas hojas crecían a una tasa de 20% de su tamaño al día sufrían cerca del doble del daño que aquellas que crecían un 10% al día. Así pues, el verdecer tardío no reduce la cantidad de herbivorismo pero minimiza el costo de una eventual pérdida de área foliar.

Fenología y herbivorismo

En los bosques tropicales también es posible que las plantas alteren sus patrones temporales de producción de hojas a fin de reducir el herbivorismo a que están sujetas. Esto se puede lograr de dos maneras: trasladando la producción

de hojas a una época del año en que los herbívoros escaseen (por ejemplo, durante la época seca) o produciendo una enorme cantidad de hojas nuevas en forma sincrónica para intentar, con esta abundancia, saciar a los herbívoros (Feeny 1976, McKey 1979, Lieberman & Lieberman 1984, Aide 1988). Los patrones fenológicos que se "disparan" en respuesta a una determinada interacción biótica (herbivorismo, polinización) y no ante una señal de tipo ambiental se denominan "mecanismos últimos" (ver capítulo 17).

En los bosques tropicales estacionales la abundancia de herbívoros decae durante la estación seca (Wolda 1978) y en consecuencia, en esa época el herbivorismo debería disminuir y las plantas que producen sus hojas en ese momento deberían mostrar una pérdida menor por herviborismo. En efecto, al analizar los cambios que provocaba el herbivorismo en los árboles del dosel de dos bosques secos situados al sur de la India, Murali y Sukumar (1993) encontraron que los árboles que producían hojas nuevas durante la estación seca sufrían menos daño que los que retoñaban en la estación lluviosa. De manera similar, en la Isla de Barro Colorado, Aide (1988) notó que a nivel de la comunidad de plantas el herbivorismo era menor en la estación seca que en la estación lluviosa. Patrones como éste se han observado también en África (Lieberman & Lieberman 1984). Aide (1992), por su parte, decidió constatar si el daño que normalmente sufren las hojas nuevas del arbusto neotropical *Hybanthus prunifolius* (Violaceae) se reducía al producir las hojas en la estación seca. Este arbusto generalmente produce las hojas durante la estación seca, pero los individuos fueron manipulados para que pospusieran su producción hasta la estación lluviosa. El resultado fue que las hojas sufrieron hasta tres veces más daño por hebivorismo que las hojas de las plantas no manipuladas.

Estudios como estos sugieren que en los bosques tropicales estacionales las plantas podrían evitar el herbivorismo produciendo sus hojas en la estación seca. No se puede, sin embargo, afirmar contundentemente que las plantas producen las hojas en esa época tan solo para escapar del herbivorismo. Factores abióticos como la disponibilidad de agua y de luz ("mecanismos próximos"; capítulo 17) también son importantes para determinar el momento de producción de hojas (p. ej., Van Schaik *et al*. 1993, Borchert 1994). En los bosques secos, por ejemplo, la falta de agua podría ser un obstáculo para que las plantas produjeran sus hojas durante la estación seca, excepto en aquellos individuos con raíces profundas o que se encuentran a lo largo de un riachuelo (Reich 1995). En los bosques estacionales más lluviosos, en cambio, la disponibilidad de luz podría ser el factor limitante (por la nubosidad que conlleva la estación lluviosa) y las plantas podrían producir las hojas durante la estación seca básicamente para aprovechar el alto nivel de radiación solar (Van Schaik *et al*. 1993, Wright & Van Schaik 1994). Si la hipótesis de la restricción por luz es correcta, la presión selectiva que ejercen los herbívoros en la determinación del momento de producción de hojas podría jugar un papel secundario. En todo caso, es necesario realizar más estudios de este tipo en diferentes tipos de bosque para entender la importancia relativa de los mecanismos próximos y los mecanismos últimos en la producción de hojas.

La segunda estrategia fenológica que las plantas pueden emplear para reducir el daño a las hojas nuevas es lograr que los individuos de una misma especie produzcan todas sus hojas en forma sincrónica. En efecto, al estudiar una serie de especies que producían sus hojas en forma sincrónica, Aide (1993) observó, en la Isla de Barro Colorado, que los individuos cuyas hojas brotaban fuera de los "meses pico" de producción de hojas sufrían una tasa de herbivorismo mucho más alta que el resto. En Ghana otro estudio mostró que las especies sincrónicas parecían sufrir menos daño en sus hojas (por insectos) que las especies con producción asincrónica (Lieberman & Lieberman 1984). Pareciera entonces que, por lo menos en los bosques estacionales, las plantas de una determinada especie pueden reducir el nivel de daño haciendo que todas sus hojas broten al mismo tiempo. Aunque las señales fisiológicas empleadas por las plantas para coordinar la

producción de hojas no están del todo claras, es probable que incluyan cambios en la disponibilidad de agua y de luz (Barone 1998b), aunque otros factores, como los descensos en la temperatura, también pueden ser importantes (Longman & Jenik 1987).

Diferentes hipótesis sobre las defensas de las plantas

El grado de herbivorismo de que son objeto las plantas varía considerablemente de región a región y de planta a planta dentro de una misma comunidad boscosa. En la Isla de Barro Colorado, por ejemplo, Coley (1980) midió el herbivorismo que experimentaban las plántulas de 27 especies y encontró que las hojas maduras de las especies tolerantes a la sombra sufrían, en promedio, un daño menor que las hojas maduras de las especies pioneras. Pero, ¿por qué algunas plantas sufren menos herbivorismo que otras? Una razón es, precisamente, que algunas plantas invierten más recursos en armarse de defensas contra los herbívoros.

Tres son las principales hipótesis que se han propuesto para explicar por qué las plantas muestran diversos grados de defensas químicas y consiguientemente diversos grados de herbivorismo (en la Tabla 19.4 se presenta un resumen de las primeras dos hipótesis). La primera hipótesis, la hipótesis de la "notoriedad" de las plantas fue sugerida por Feeny (1976) y Rhoades y Cates (1976), quienes adujeron que la cantidad de recursos que una planta invierte en defenderse dependerá de su "notoriedad", es decir, de qué tan obvia resulte esa planta para los herbívoros. Las especies más "visibles" (notorias) son o las más comunes o las más longevas: los herbívoros descubrirán con más facilidad a un árbol grande o a una especie abundante que a una pequeña hierba o a una especie poco abundante. Ahora bien, como los herbívoros detectan con más facilidad a las plantas notorias (lo que con el tiempo conduciría a una especialización del herbívoro por dicha planta) esta hipótesis considera que estas plantas deberían invertir más recursos en defenderse que las plantas menos longevas o menos abundantes. Además, considera que las defensas que emplea una planta "visible" deberían ser diferentes a las que emplea una planta "poco visible". Las plantas "visibles", que de seguro serán descubiertas fácilmente por los herbívoros, deberían invertir, dice esta hipótesis, en compuestos que reduzcan la digestibilidad del material vegetal (p. ej., taninos, compuestos fenólicos, lignina), haciéndolo menos nutritivo y menos apetitoso. Tales compuestos son además, muy eficaces, pero con un costo metabólico de producción muy alto. A este tipo de defensas se les denomina "cuantitativas", porque su efecto se relaciona con la cantidad de material que consume el herbívoro. Las especies "poco visibles", en cambio, tienen más probabilidades de escapar a los herbívoros especialistas. En ellas, el herbivorismo se vería reducido simplemente por su baja notoriedad, pero además, son plantas que dependen, más bien, de defensas químicas particularmente tóxicas contra los herbívoros. A este tipo de defensas se les denomina "defensas cualitativas" y tienen un

TABLA 19.4 Hipótesis de la "notoriedad" de las plantas e hipótesis de la "disponibilidad de recursos": comparación de algunos aspectos. "Visible" y " poco visible" son términos contrastantes relativos al grado de abundancia de una especie y se utilizan en la hipótesis de la "notoriedad". Crecimiento rápido y crecimiento lento son términos utilizados en la hipótesis de la "disponibilidad de recursos".

Característica	Visible	Poco Visible	Crecimiento rápido	Crecimiento lento
Tasas de herbivorismo	Altas	Bajas	Altas	Bajas
Inversión en defensas	Alta	Baja	Baja	Alta
Tipo de defensa química	Cuantitativa	Cualitativa	Cualitativa	Cuantitativa
Herbívoros	Especialistas	Generalistas	—	—

costo de producción menor que el de las defensas cuantitativas. Futuyma (1976) encontró evidencia que respaldaba esta predicción, por lo menos para la zona templada. En efecto, al estudiar una serie de plantas observó que los alcaloides tóxicos eran más abundantes en especies herbáceas "poco visibles" que en especies leñosas "muy visibles" (más longevas).

Estas predicciones, sin embargo, no parecen cumplirse en los trópicos, particularmente al comparar el grado de herbivorismo que presentan las especies pioneras y el que presentan las especies tolerantes a la sombra. Restringidas a crecer y a reproducirse en claros, las plantas pioneras son, por definición, poco comunes en los bosques primarios (tiende a haber pocos claros por unidad de área). Además, sus hojas suelen tener una vida relativamente corta. Las especies pioneras, entonces, son "menos visibles" que la mayoría de las especies tolerantes a la sombra, especies que además tienen hojas longevas. Si la hipótesis de la "notoriedad" es correcta, los herbívoros deberían tener más trabajo para descubrir a las especies pioneras y éstas deberían, por lo tanto, presentar un grado de herbivorismo relativamente errático en el tiempo. Pero este no parece ser el caso. En efecto, al comparar el daño que presentaban las hojas de la especie pionera *Cecropia insignis* (Cecropiaceae) con el que experimentaba la especie tolerante a la sombra *Trichilia cipo* (Meliaceae), Coley (1983b) notó que el grado de daño sufrido por ambas especies era igualmente heterogéneo en el tiempo, señal de que las especies pioneras no necesariamente son las que escapan más fácilmente a los herbívoros. Esta observación contradice, entonces, el postulado de la "notoriedad" de las plantas.

Otro modelo que intenta explicar la variabilidad que se observa tanto en la inversión metabólica que realiza una planta en defensas químicas como en el tipo de defensas que utiliza es la "hipótesis de la disponibilidad de recursos" (Coley *et al*. 1985). Esta hipótesis propone que el costo metabólico de las defensas producidas por la planta así como los beneficios relativos que de ellas se deriven están determinados por la disponibilidad de recursos que ofrezca el hábitat (p. ej., luz y nutrientes). Las especies pioneras, por ejemplo, que crecen donde la luz solar es abundante, desarrollan una serie de características tendientes a aprovechar, precisamente, esa elevada disponibilidad de recursos. Una tasa fotosintética elevada y una tasa de crecimiento también elevada son algunas de esas características (ver capítulo 10). El crecimiento rápido implica, sin embargo, una vida más corta para las hojas (en parte porque la tasa fotosintética tiende a decaer conforme envejece la hoja); de ahí que, para aprovechar al máximo el proceso de fotosíntesis, las plantas pioneras muestren una tendencia a sustituir sus hojas con gran celeridad.

Las plantas que crecen en ambientes más precarios, por ejemplo en la penumbra del sotobosque o en suelos poco fértiles, como los suelos de arenas blancas (caatinga) de la cuenca del Amazonas (ver capítulo 9), presentan una tasa de crecimiento y de fotosíntesis foliar más baja (ya sea debido al bajo nivel de luz o de nutrientes). Para una planta de crecimiento lento inherente, la producción de una hoja nueva representa una inversión metabólica relativamente mayor que para una especie de crecimiento rápido. Igualmente difícil le resulta a una planta que crece en un ambiente de escasos recursos la sustitución de una hoja, porque al desprenderse la hoja se pierden muchos de los nutrientes contenidos en ella (aunque puede ocurrir translocación; ver capítulo 8). Así pues, para aprovechar al máximo los beneficios de cada hoja producida, las plantas de estos hábitats suelen tener hojas más longevas y su sustitución es más lenta.

La hipótesis de la disponibilidad de recursos postula, entonces, que la tasa de crecimiento lento inherente a las plantas que viven en ambientes de escasos recursos conduciría a una mayor inversión en defensas foliares, y esto por tres razones (Fig. 19.2). Primero, como los recursos son difíciles de obtener, sustituir una hoja que ha sido comida por un hervíboro es difícil. Las plantas, entonces, deben invertir más en defender lo que tienen. Segundo, cualquier daño que reciba una hoja cobra mayores proporciones para una planta de crecimiento lento que para una planta de

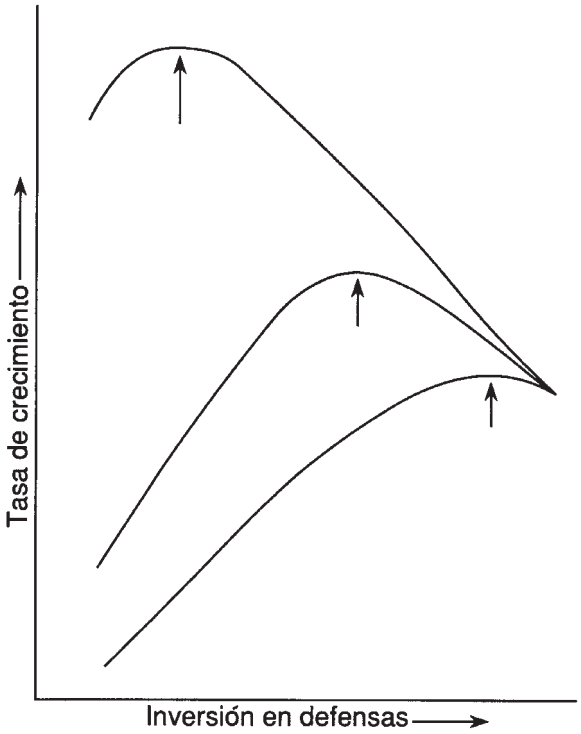


FIGURA 19.2 Relación hipotética entre inversión en defensas y tasas de crecimiento. Cada curva representa una especie diferente y las flechas indican la inversión metabólica que una planta debe realizar en defensas según su tasa de crecimiento inherente. Cada curva refleja la adaptación de una especie vegetal a un hábitat particular. Las especies de crecimiento lento (la curva más baja) deberían invertir más en defensas; las especies de crecimiento rápido deberían invertir menos. Si las tres especies invirtieran menos en defensas (siguiendo las curvas hacia la izquierda), las tasas de crecimiento declinarían en virtud de un herbivorismo más acentuado; si invirtieran más en defensas (siguiendo las curvas hacia la derecha) las tasas de crecimiento declinarían en virtud del balance que se establece entre crecimiento e inversión en defensas. Adaptado de Coley *et al*. (1985). Para encontrar evidencia empírica sobre esta "hipótesis de la disponibilidad de recursos", consultar Coley (1987).

crecimiento rápido, porque, como dijimos anteriormente, la sustitución de una hoja resulta mucho más difícil. Y tercero, para las plantas de crecimiento rápido, una mayor inversión en defensas foliares implica una reducción en el crecimiento y las consecuencias de esto son mucho más graves que para una especie de crecimiento lento. Por ejemplo, si la inversión en defensas químicas implica una reducción de un 10% en la tasa de crecimiento (porque los recursos que se están destinando a defensas podrían haberse destinado al crecimiento), el resultado será una planta de crecimiento rápido considerablemente pequeña, mientras que la planta de crecimiento lento será tan solo un poco más pequeña. Esta diferencia en el costo de la inversión metabólica debería, repetimos, conducir a las plantas de crecimiento lento a realizar una mayor inversión en defensas foliares.

Esta hipótesis considera también que el tipo de defensas varía de un hábitat a otro. Así, las plantas que crecen de una manera más lenta tienen su mejor defensa en la alta concentración de lignina y fibra presente en sus hojas, y en el hecho de que estos compuestos tienen una baja tasa de recambio metabólico (para que la planta no tenga que reponerlas rápidamente). En cambio, las plantas de crecimiento rápido deben recurrir a un arsenal muy variado de defensas químicas, las que, si bien son muy eficaces (su efecto se hace sentir a concentraciones bajas), se degradan muy rápido y deben ser sustituidas constantemente. La planta puede, no obstante, reabsorber más rápidamente esos compuestos cuando la hoja se ha desprendido.

Pero estas predicciones no siempre se cumplen. En Singapur, por ejemplo, Turner (1995) observó que las plantas de un sitio fértil contenían más compuestos fenólicos que las plantas de un sitio menos fértil, y además, que las plantas de ambos sitios mostraba el mismo nivel de taninos condensados (la hipótesis de la disponibilidad de recursos predeciría una mayor cantidad de defensas en las plantas del sitio menos fértil). Aún así, la ausencia de un patrón fijo podría deberse a que esta hipótesis pronostica, a un nivel muy general, la posible inversión que una planta realizaría en defenderse, así como el tipo de defensas a que recurriría. De manera que las plantas del sitio menos fértil bien podrían emplear una estrategia diferente para defenderse. Ambas hipótesis, la de la "notoriedad de las plantas" y la de la "disponibilidad de recursos" fueron cuestionadas por Grubb (1992) quien argumentó que era poco realista suponer que las plantas iban a variar su nivel de defensas

a partir de la variación observada en un único factor ya fuera este "notoriedad" o "disponibilidad de recursos". En su lugar, él propuso la hipótesis de la "escasez-accesibilidad", la cual señala que son varios los factores que deben tomarse en consideración: productividad del hábitat, accesibilidad de los herbívoros a las plantas, proporción del paisaje que se encuentra cubierto por una determinada especie vegetal, arquitectura de la especie, patrón fenológico –especialmente en relación con otras plantas del mismo hábitat–, valor nutritivo de la planta –en relación con el de las plantas vecinas–, y finalmente, el tipo de herbívoros presentes en el hábitat en cuestión.

Obviamente, con tantos factores que considerar, la hipótesis de Grubb es mucho más difícil de aplicar y de comprobar experimentalmente que las otras dos hipótesis. Aún así, Grubb (1992) evaluó su hipótesis analizando la distribución de las espinas y los garfios observada en diferentes especies de plantas en varias regiones del planeta. Grubb sostenía que todos los factores enumerados anteriormente influían en esa distribución; por ejemplo, las plantas que crecen a partir de un meristemo único (como las bromelias y muchas palmas) tienen más probabilidades de tener espinas en sus hojas y troncos, pues el menor daño al meristemo podría provocarle la muerte a la planta. La arquitectura de la planta (determinada en parte por el número y la posición de las yemas de crecimiento apical, y en parte por la orientación de las ramas con respecto al tronco) puede, entonces, jugar un papel importante en la defensa de la planta. Como segundo ejemplo, Grubb señala un estudio realizado con las especies perennifolias del género *Ilex*. De acuerdo con este autor, en los bosques caducifolios de la zona templada, algunas especies perennifolias del género *Ilex* se defienden de los herbívoros gracias a sus hojas espinosas –estas especies son las únicas que conservan sus hojas durante el invierno–; sin embargo, en climas más cálidos, donde muchas otras especies del bosque también son perennifolias *Ilex* carece de espinas. Grubb sugiere que cuando las hojas de las especies perennifolias constituyen un recurso escaso pero valioso, la selección favorece el desarrollo de espinas para defenderlas, como ocurre con *Ilex*.

Si bien aún es necesario realizar más pruebas sobre la hipótesis de la "escasez-accesibilidad", es preciso señalar que tanto la hipótesis de la notoriedad de la planta como la de la disponibilidad de recursos se propusieron para explicar las variaciones asociadas a la defensa de *las hojas* y no necesariamente se aplican a la presencia de espinas u otras estructuras. Además, algunos de los factores enunciados por Grubb podrían estar correlacionados entre sí, lo que dificultaría el análisis independiente de cada uno de sus efectos. Por ejemplo, con frecuencia se observa una correlación positiva entre la productividad del ambiente y la diversidad de las plantas (Richerson & Lum 1980, Currie & Paquin 1987, Phillips *et al*. 1994, pero ver Rosenzweig 1995). Esto implica que, por lo general, en los sitios más productivos habrá más especies de plantas por unidad de área, pero al mismo tiempo menos individuos de una misma especie por unidad de área. Por esta razón, será muy difícil discernir qué responde al efecto de la productividad y qué al de la densidad relativa de una especie. De la misma manera, la productividad y la estacionalidad presentan una correlación negativa (la mayor productividad normalmente ocurre en los hábitats menos estacionales). Así, al efectuar una comparación entre paisajes diferentes, será muy difícil discernir cuál de los factores enunciados por Grubb es el que está influyendo en el tipo de inversión (química, física) realizada por una planta para defenderse.

Para resumir, lo que una planta invierte en defensas, sobre todo en defensas químicas, varía de un hábitat a otro e incluso dentro de un mismo hábitat. La hipótesis de la notoriedad propone que esa inversión refleja lo abundante que es una planta, según la estación del año y el área en cuestión. La hipótesis de la disponibilidad de recursos postula que las defensas de la planta están determinadas, en gran parte, por la disponibilidad de nutrientes, agua y luz, y que el nivel de inversión será mayor donde los recursos sean más limitantes. Y la hipótesis de la

"escasez-accesibilidad" sugiere que, luego de observar toda una serie de factores, el nivel de defensas de una planta debería, en general, aumentar en la medida en que los tejidos vegetales, en un paisaje particular, sean más obvios para el herbívoro potencial y en la medida también en que esos tejidos sean más valiosos para la planta. Indudablemente es necesario realizar pruebas más categóricas para poder discernir mejor entre estas tres hipótesis.

El tercer nivel trófico

Como es de todos conocido que las plantas del trópico tienen una gran cantidad de defensas físicas y químicas, se le ha prestado poca atención al papel que cumple el tercer nivel trófico –depredadores y parasitoides– en la regulación del número de herbívoros. Sin embargo, pareciera que el objetivo de muchas de las defensas de las plantas no es otra cosa que aumentar la vulnerabilidad de los herbívoros a los depredadores y parasitoides. Las plantas pueden atraer a estos "enemigos" de dos formas: activamente, o haciendo que el período larval de los herbívoros se prolongue –aumentando, con ello, su vulnerabilidad–.

Nectarios extraflorales

Las hojas nuevas de muchas especies tropicales constituyen una verdadera recompensa alimenticia para las hormigas y se ha demostrado que las hormigas pueden reducir el herbivorismo comiéndose o llevándose los huevecillos y las larvas (de los herbívoros) que se encuentran en las hojas (Bentley 1977). Dos ejemplos clásicos nos los brindan los géneros *Cecropia* y *Acacia*, donde las plantas les otorgan "casa y comida" a las hormigas a cambio de la defensa que éstas les proporcionan (Janzen 1966, Schupp 1986). Sin embargo, las hojas jóvenes de muchas otras especies también tienen nectarios extraflorales que son visitados con regularidad por hormigas oportunistas (Schupp & Feener 1991, Koptur 1992). Los nectarios extraflorales son más comunes en las especies tropicales que en las zonas templadas (Fig. 19.1), probablemente porque la presión de los herbívoros sobre las hojas jóvenes del trópico es mucho mayor y porque ahí las hormigas son más abundantes y diversas (Coley & Aide 1991). Por otra parte, en el trópico los nectarios extraflorales son más comunes en las especies pioneras que en las especies tolerantes a la sombra (Schupp & Feener 1991), lo cual podría deberse al bajo costo metabólico que representa producir néctar en un ambiente de mucha luz y a que las especies pioneras tienen una tasa de producción de hojas nuevas relativamente alta (McKey 1984).

Las hormigas no son el único grupo que se siente atraído por los nectarios extraflorales. Pemberton y Lee (1996), por ejemplo, señalaron que las orugas de la especie generalista *Lymantria dispar* sufren un mayor parasitismo –causado por avispas parasitoides– cuando se encuentran en plantas con nectarios que cuando se encuentran en plantas que no los tienen. Los adultos parasitoides suelen alimentarse en los nectarios, de manera que es posible que las plantas los utilicen para atraer hormigas y parasitoides y de esa forma reducir el herbivorismo.

Domacios

Muchas especies vegetales presentan domacios, es decir, cámaras especializadas situadas en el pecíolo de las hojas y que supuestamente sirven para albergar ácaros (O'Dowd & Willson 1989). Al contrario de lo que ocurre con las hormigas, el papel defensivo de los ácaros no ha sido bien estudiado; sin embargo, se ha sugerido que estos organismos podrían reducir el daño causado por los patógenos, al alimentarse de las esporas de los hongos y de las bacterias que caen en las hojas (Walter & O'Dowd 1992).

Los depredadores y las defensas de las hojas maduras

Los nectarios extraflorales y los domacios atraen a los posibles depredadores de los herbívoros a las hojas, pero otros atributos de la planta, como los taninos, la dureza o el bajo valor nutritivo de las hojas, se apoyan más bien en los depredadores para mejorar su eficacia defensiva.

Estos atributos tienden a disminuir la tasa de crecimiento de las larvas de los herbívoros y a aumentar los requerimientos alimenticios necesarios para alcanzar el estadio de pupa (Coley & Kursar, en imprenta). Aunque a primera vista una defensa que implique que un herbívoro coma más podría parecer contradictoria, lo cierto es que un período de alimentación más prolongado aumenta la vulnerabilidad del herbívoro; es decir, lo hace más susceptible de ser depredado o parasitado (Price *et al*. 1980, Coley & Kursar, en imprenta). Más de la mitad del daño que una oruga le causa a una planta tiene lugar durante su último estadio larval. En otras palabras, si las orugas fueran depredadas antes de alcanzar esa última etapa, el herbivorismo se reduciría notablemente. Varios estudios experimentales realizados en las zonas templadas han analizado la relación entre la tasa de crecimiento de las larvas y su riesgo de caer presas de un enemigo natural. Los resultados muestran que, en términos generales, el parasitismo, o la depredación, son mayores cuando las larvas exhiben un crecimiento más lento (Coley & Kursar, en imprenta). Benrey y Denno (1997), por su parte, al observar una serie de orugas que se alimentaban de una sola especie vegetal, notaron que los individuos que crecían más lentamente eran los que sufrían la tasa de parasitismo más elevada; sin embargo, al comparar diferentes especies de plantas no encontraron ningún indicio de que el crecimiento lento aumentara la tasa de parasitismo. La ausencia del efecto previsto podría deberse a características inherentes a cada especie, por ejemplo, a la arquitectura, lo cual incidiría en la facilidad con que las orugas son descubiertas por los parasitoides (Benrey & Denno 1997).

En el trópico también se ha recopilado evidencia de que los depredadores y los parasitoides cumplen un papel importante en el control de la población herbívora. En un bosque montano en Puerto Rico, Dial y Roughgarden (1995) excluyeron del dosel a todas las lagartijas del género *Anolis* y el resultado fue un aumento en la densidad de artrópodos grandes y un incremento en la frecuencia con que las hojas eran dañadas. Si bien aún es necesario llevar a cabo más estudios similares para evaluar el impacto de los depredadores y los parasitoides de los herbívoros, pareciera que el tercer nivel trófico es mucho más importante en combatir el herbivorismo de lo que hasta ahora se había pensado.

Impacto ecológico de los herbívoros

Efectos del herbivorismo en la aptitud genética de las plantas

Es evidente que en los bosques tropicales un gran número de especies vegetales sufre una considerable cantidad de herbivorismo, pero ¿hasta qué punto influyen los herbívoros en el crecimiento, la supervivencia, la reproducción y, en última instancia, la aptitud genética las plantas? ¿Cuán importante es el efecto del herbivorismo en un sitio como el sotobosque donde la luz parece ser el factor que más pesa en el crecimiento y la reproducción?

Con el fin de analizar la relación entre el herbivorismo y la aptitud genética de las plantas, Marquis (1984), en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, despojó a una serie de arbustos de las especie *Piper arieianum* (Piperaceae) de hasta un 50% de su área foliar total. Dos años después, las plantas que habían perdido hasta un 30% de su área foliar mostraban una merma de por lo menos un 50% en el crecimiento de sus tallos. El efecto en la producción de semillas fue igualmente impresionante: las plantas cuya área foliar había sufrido una reducción de por lo menos un 30% produjeron aproximadamente la mitad de las semillas que las plantas que servían de control. En un segundo estudio, Marquis (1992) quiso analizar si la distribución del daño afectaba igualmente la aptitud genética de la planta, y para ello, removió sólo el 10% del área foliar de la planta, pero concentró el daño en una misma rama en un grupo de plantas y en otras, el daño se distribuyó entre varias ramas (en ambos grupos, la defoliación tuvo lugar tres meses antes de la floración). Cuando el daño se concentraba en una sola rama, las plantas crecieron menos y

su producción de semillas se redujo también notablemente (en un 40%). Por lo tanto, la distribución del daño, aun cuando éste sea de una magnitud pequeña, puede influir en su impacto relativo. Este experimento sugiere que los herbívoros poco móviles y que suelen atacar las hojas de una misma rama (como muchas especies de orugas) podrían tener un efecto mucho mayor que otros grupos de herbívoros, como los escarabajos, que tienden a distribuir su daño de una manera mucho más uniforme a través de la copa de la planta.

Sagers y Coley (1995), también en Barro Colorado, estudiaron el efecto del herbivorismo en el crecimiento y en la reproducción del arbusto *Psychotria horizontalis* (Rubiaceae). Para ello, protegieron a algunos de los arbustos con una malla y a otros los dejaron en condiciones naturales (expuestos). Veinte meses después, los individuos protegidos mostraban una tasa de crecimiento 10 veces mayor que la de los individuos que habían permanecido expuestos y su área foliar era 5.5 veces mayor. Además, 22% de los individuos protegidos floreció, mientras que ninguno de los individuos expuestos lo hizo. Aunque el estudio de Sagers y Coley no prueba que el herbivorismo tenga un efecto directo en la sobrevivencia de las plantas, sí es posible que éste influya indirectamente en su tasa de mortalidad (por lo menos en la de los arbustos). En efecto, al reducir el crecimiento o el tamaño de las plantas, el herbivorismo puede volverlas más vulnerables a otros factores que podrían ser letales en un bosque (las plantas podrían, por ejemplo, ser presa de los patógenos o morir aplastadas por una rama desprendida) (p. ej., Clark & Clark 1991).

En contraste con los estudios anteriores, evaluar experimentalmente el efecto del herbivorismo en la reproducción de un árbol adulto es, desde el punto de vista logístico, bastante difícil. Los pocos datos que se tienen sobre especies arbóreas del dosel provienen de observaciones realizadas luego de alguna "explosión demográfica natural", por ejemplo de larvas de lepidópteros, las cuales pueden consumir cantidades impresionantes de tejido foliar. En la Isla de Barro Colorado, Wong *et al.* (1990) observaron que los individuos adultos del árbol del dosel *Quararibea asterolepis* (Bombacaceae) que sufrieron el mayor grado de defoliación por parte de las larvas de *Eulepidotis* (Noctuidae) produjeron mucho menos flores y mucho menos frutos que los individuos que presentaron una defoliación menos severa. Todos los trabajos mencionados sugieren que los herbívoros pueden tener un impacto considerable en la aptitud genética de las plantas, pues contribuyen a reducir la floración o la producción de semillas.

Efectos del herbivorismo en las poblaciones de plantas y en la diversidad de las comunidades

El herbivorismo no sólo influye en el crecimiento y en el éxito reproductivo de las plantas; también puede afectar la forma en que una población o una comunidad vegetal cambia a través del tiempo y el espacio. El modelo de Janzen y Connell (Janzen 1970, Connell 1971) propone una hipótesis que reconoce la influencia de los enemigos naturales de los árboles (depredadores de semillas, herbívoros y patógenos) en la dinámica de las poblaciones y en la diversidad arbórea de los bosques tropicales. El modelo aduce que la mortalidad de las semillas y de las plantas juveniles es mayor cuando éstas se encuentran junto a árboles adultos de su misma especie y que este patrón de mortalidad va en detrimento de una abundancia desmedida por parte de las especies más competitivas. De esa forma, se hace factible la posibilidad de que en los bosques tropicales coexista –espacialmente hablando– un alto número de especies de árboles (Fig. 19.3).

Del mismo modo que las interacciones entre plantas y patógenos son en parte responsables del patrón propuesto por Janzen y Connell (descrito en detalle en el capítulo 18), es probable, también, que las interacciones entre plantas y herbívoros cumplan un papel relevante en la tasa de mortalidad (sumamente alta) y de crecimiento (sumamente reducido) que se observa entre las plántulas más próximas a los adultos de su misma especie. En un estudio realizado en el

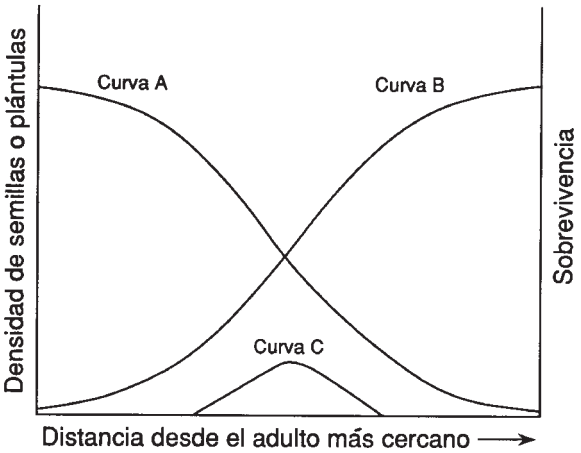


FIGURA 19.3 El modelo de Janzen y Connell como una posible explicación del mantenimiento de la diversidad de árboles en los bosques tropicales. La Curva **A** representa la cohorte de semillas o de plántulas producida por un árbol adulto. La Curva **B** es la curva de sobrevivencia y muestra cómo la sobrevivencia de las semillas y de las plántulas aumenta conforme aumenta la distancia del adulto coespecífico más cercano. La Curva **C** es la curva de reclutamiento y señala que la probabilidad de reclutamiento debería alcanzar su máximo a distancias intermedias, o sea, en aquellos sitios en donde todavía hay bastantes semillas o plántulas pero donde también existe cierta probabilidad de sobrevivencia. Este patrón de reclutamiento se reflejaría en un "espaciamiento" de los árboles adultos de cualquier especie del bosque. De acuerdo con Janzen y Connell, es posible que los árboles adultos actúen como un "reservorio" de enemigos naturales (patógenos, herbívoros), los cuales podrían atacar a las semillas y plántulas que se encuentran más cercanas al árbol progenitor. En otros capítulos se hace referencia al patrón espacial sugerido por Janzen y Connell, no desde el punto de vista del herbivorismo *per se*, sino desde la perspectiva de los patógenos (capítulo 18) y los depredadores de semillas (capítulos 15 y 16). Adaptado de Janzen (1970).

bosque de la Isla de Barro Colorado, Barone (1996) notó en 3 de 6 especies de árboles, que las plántulas que se encontraban a unos 10 m del adulto coespecífico más cercano sufrían un mayor herbivorismo en sus hojas jóvenes que las plántulas que se encontraban más alejadas. También en Barro Colorado, pero analizando individuos un poco más grandes, Condit *et al*. (1992) observaron que, en 15 de 80 especies leñosas, la probabilidad de que un individuo pasara de una clase de tamaño mayor disminuía conforme se reducía su distancia a un adulto de la misma especie. La depredación de semillas que realizan algunos invertebrados también puede generar el patrón propuesto por el modelo de Janzen y Connell, y, de hecho, la evidencia obtenida señala que muchas especies del bosque neotropical responden al patrón propuesto por ese modelo (revisado en Coley & Barone 1996). Este modelo también se discute en los capítulos 15, 16 y 18.

Aplicaciones prácticas del herbivorismo

Los herbívoros y los cultivos tropicales

Los insectos herbívoros son los principales responsables del daño que experimentan los cultivos tanto en el trópico como en la zona templada. Uno de los factores que más influye en ese daño es la gran variedad de herbívoros que pueden atacar a un mismo cultivo. A su vez, la diversidad de herbívoros que ataca a una planta depende, en gran medida, de la extensión del área cultivada. Por ejemplo, el número de especies herbívoras que ataca al cacao (*Theobroma cacao*, Sterculiaceae) se correlaciona positivamente con el área dedicada a su cultivo. Esto significa que cuanto más extensa sea la plantación, más diverso será el grupo de herbívoros a los que servirá de hospedera (Strong 1974a). Dicha aseveración es válida tanto en las regiones en las que el cacao es una planta autóctona (Centroamérica y Suramérica) como donde no lo es. Una relación similar se ha observado en la caña de azúcar (Strong *et al*. 1977) y en algunos árboles de Gran Bretaña (Strong 1974b).

Por otra parte, el tiempo de cultivo no constituye un factor importante en la determinación del número de especies de herbívoros que colonizará a la plantación (Strong 1974a). De hecho, algunas especies introducidas nunca son colonizadas por insectos herbívoros, incluso después de un largo período de tiempo (Strong *et al*. 1984). Tal es el caso de los cactus

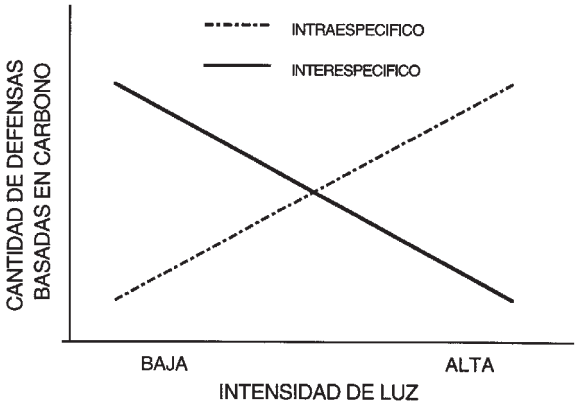


FIGURA 19.4 Variaciones intra-específicas e inter-específicas de las defensas basadas en carbono. Dada una especie, y en virtud de una mayor luminosidad, se observa que las plantas invierten el exceso de carbono fijado durante la fotosíntesis en la producción de defensas. Dada una serie de especies diferentes, se verá que las plantas que se encuentran en los hábitats más iluminados crecerán más rápidamente e invertirán menos en defensas, incluso en defensas basadas en carbono. Para más detalles ver Recuadro 19.2.

Opuntia, introducidos en África del Sur y de los *Eucalyptus*, introducidos en California (Strong *et al*. 1984). La aparente "suerte" de estas plantas obedece a que pertenecen a familias que en forma natural estarían ausentes de estas regiones y por eso no existe ningún grupo de insectos herbívoros "pre-adaptados" a colonizarlas (Strong *et al*. 1984). Otra razón podría ser que normalmente a estas especies no se les cultiva en rodales monoespecíficos (lo que aumentaría la probabilidad del herbívoro de encontrar al hospedero), a diferencia de lo que ocurre con cultivos como la caña de azúcar.

El herbivorismo puede reducirse en los cultivos tropicales de dos maneras, sin tener que recurrir a demasiados plaguicidas. La primera es estimulando la siembra de cultivos diversos o mixtos, práctica que reduciría las posibilidades de que un cultivo llegara a dominar en un área dada y disminuiría, por tanto, la carga total esperada de especies herbívoras (ver p. ej., Brown & Ewel 1987 para un ejemplo en agroecosistemas). La otra opción sería utilizar cultivos que no tuvieran ninguna relación cercana con las especies autóctonas, pero este método es menos factible de realizar (la selección de una determinada especie depende, en gran medida, de factores económicos y de preferencias locales).

Prospección biológica

La destrucción de los bosques tropicales y la fragmentación a que se ven expuestos son un hecho innegable (capítulo 22). Por ello, y con el fin de preservar aquellos bosques que aún permanecen intactos, a los ecólogos se les exige, cada vez más, que busquen nuevas formas de demostrar el valor económico de estos ambientes. A continuación planteamos una visión que surge del estudio de las múltiples relaciones obervadas entre plantas y herbívoros: la prospección biológica.

Los curanderos tradicionales conocen de sobra las propiedades medicinales de las plantas (Schultes *et al*. 1990). Cerca de un 25% de los medicamentos que se recetan en la actualidad tienen su origen en las defensas químicas de las plantas. Otro 25% se inspira en ellas. La aspirina, por ejemplo, un tipo de defensa muy común en las plantas de la familia Salicaceae, fue descubierta por los aborígenes de Norteamérica. Muchos alcaloides vegetales, como la novocaína y la morfina, juegan un papel fundamental en la medicina por sus propiedades anestésicas. Otros dos alcaloides vegetales, la vincristina y la vinblastina, se emplean para tratar la leucemia y otros tipos de cáncer (Don *et al*. 1990).

Ahora bien, la prospección biológica podría constituirse en una herramienta de conservación muy valiosa, pues reúne dos características importantes: su respeto por el ambiente de los sitios que investiga y la posibilidad de convertirse en una actividad muy rentable (Balick *et al*. 1996). Para realizar los ensayos farmacéuticos y agrícolas preliminares se requiere relativamente poco material vegetal. Una vez descubierto un compuesto promisorio, empiezan los intentos por sintetizarlo o por crear un compuesto análogo más activo. Si su síntesis resulta imposible, una opción es establecer plantaciones, para prevenir, así, la explotación excesiva –como ocurrió con la "uña de gato" (*Uncaria tomentosa*) en la

RECUADRO 19.2 Las defensas químicas: diferencias intra-específicas y diferencias inter-específicas

La variedad de métodos que emplean las plantas para defenderse de los herbívoros es asombrosa. Obviamente existen diferencias entre las distintas especies –en cuanto al tipo de defensa que utilizan y en cuando a la cantidad de recursos que invierten en defenderse–, pero, dentro de una misma especie, también se observan diferencias. Esos dos tipos de variación –interespecífica e intraespecífica– son especialmente importantes al considerar qué tanto influye la disponibilidad de luz solar en el bosque en la inversión que una planta realiza en defensas químicas.

Algunas plantas se han adaptado a hábitats de poca luminosidad: crecen lentamente e invierten una gran cantidad de recursos en defensas químicas foliares. Por lo general, este tipo de plantas sufre poco daño por herbivorismo (al menos las hojas maduras). Las especies pioneras, en cambio, se han adaptado a ambientes de mucha luminosidad y crecen muy rápidamente. En consecuencia, invierten poco en defensas químicas y suelen sufrir una tasa de herbivorismo relativamente alta. Vemos, entonces, que al efectuar una comparación interespecífica, se hace evidente una correlación negativa entre los requerimientos lumínicos de la especie y la inversión que realiza en defensas químicas (Fig. 19.4).

Ahora bien, la disponibilidad de luz solar también produce variaciones en cuanto a las defensas que presentan los individuos de una misma especie. La "hipótesis del balance entre el nitrógeno y el carbono" (Bryant *et al.* 1983) señala que cuando las plantas tienen más recursos de los necesarios, ese exceso se utiliza para construir más defensas químicas. Así, para una especie dada, los individuos que se encuentren en ambientes de mucha luminosidad mostrarán una tasa fotosintética muy elevada y un exceso de carbono (en forma de azúcares o almidones), el cual podrá ser utilizado para construir más defensas basadas en carbono, como los taninos y los terpenos. La hipótesis del balance entre el nitrógeno y el carbono también postula que las defensas que contienen nitrógeno, como los alcaloides, deberían ser relativamente más frecuentes en plantas que crecen en la sombra, porque en esas circunstancias el nitrógeno es relativamente menos limitante que el carbono. Aún es necesario, sin embargo, realizar más pruebas para confirmar esta predicción. Entonces, en los individuos de una misma especie las defensas utilizadas estarán determinadas la proporción de carbono y nitrógeno presentes en las hojas, proporción que cambia en repuesta a la disponibilidad de luz.

Es importante recordar que las diferencias entre los niveles de defensas entre especies son el resultado de la evolución, es decir, reflejan el esfuerzo de la especie por adaptarse durante miles de años a su hábitat particular. Las diferencias en los niveles de defensas entre individuos de una misma especie, o los cambios que éstos niveles muestren en respuesta a variaciones en la luz, no son necesariamente adaptativos, sino el resultado de un cambio en la proporción de carbono y nitrógeno presente en las hojas. No habría por qué esperar que las respuestas fenotípicas y las respuestas evolutivas fueran similares, y de hecho la evidencia indica lo contrario.

Amazonia–. Por lo general una buena parte del proceso (o todo el proceso) se realiza en colaboración con una compañía farmacéutica o química, la cual le va pagando al "país fuente" (país en que se colectó la planta) conforme el compuesto avanza en su desarrollo. Si el compuesto resulta ser un producto "mercadeable", un porcentaje de las regalías va a parar al "país fuente". Tal porcentaje se paga aun cuando el producto original sólo haya servido de modelo para desarrollar un compuesto similar. El aporte que la bioprospección le puede hacer a la conservación depende de las ganancias que a corto y a largo plazo reciba el "país fuente". A corto plazo, la participación de las poblaciones locales en todas las etapas del proceso de descubrimiento de un medicamento ayudaría a crear empleos, a desarrollar nuevas destrezas y a construir infraestructura, todo a condición de que el bosque se conserve intacto. A largo plazo, si se obtienen regalías, este dinero podría utilizarse directamente para apoyar los esfuerzos en pro de la conservación.

Desgraciadamente, son pocas las posibilidades de que una planta contenga un producto químico de alto valor económico. Por cada medicamento que llega al mercado, generalmente se han probado más de 10 000 extractos. ¿Cómo lograr un mayor éxito en esta empresa? No cabe duda de que un conocimiento ecológico bien fundamentado ayudaría a seleccionar de una manera más eficiente la plantas que tengan más probabilidades de contener compuestos químicos útiles (Capson *et al*. 1996). Por ejemplo, como ya se discutió en este capítulo, las hojas maduras se defienden con taninos y hojas duras, dos características poco

interesantes para las compañías farmacéuticas y químicas, y, sin embargo, la mayoría de quienes realizan prospección biológica se concentra en las hojas maduras de las plantas, sencillamente porque son más fáciles de colectar. Las hojas jóvenes, por su parte, tienen una mayor concentración de defensas químicas y una mayor diversidad de compuestos, incluso algunos que no se encuentran en las hojas maduras. Resulta mucho más racional, entonces, pensar que las hojas jóvenes podrían contener más compuestos de utilidad para la sociedad y lo lógico sería que los esfuerzos de prospección biológica que se realizan en el trópico se concentraran en ellas.

Pautas para investigaciones futuras

Prácticamente todos los aspectos que se relacionan con la interacción entre las plantas y herbívoros tropicales necesitan estudiarse con mayor detenimiento. Son, sin duda, muchas las preguntas que todavía permanecen sin respuesta. El efecto del herbivorismo en la aptitud genética de las plantas, por ejemplo, se ha estudiado sobre todo en arbustos, pero ¿qué pasa con los árboles grandes?, ¿cómo los afecta el tipo de daño que reciben y especialmente el momento en que éste ocurre? Sabemos que los herbívoros masticadores causan un enorme daño en las plantas, pero ¿qué hay de los insectos chupadores?, ¿cuánto daño causan y qué tanto varían sus efectos de un hábitat a otro? Los patógenos y los herbívoros también son responsables de una buena parte del daño que exhiben las plantas tropicales, pero ¿hasta qué punto el daño causado por los herbívoros propicia las infecciones patogénicas y hasta qué punto las infecciones patogénicas propician el daño que causa un insecto? Existe acuerdo en que las plantas presentan distintos patrones de inversión metabólica en defensas antiherbívoras, pero ¿cuál hipótesis explica mejor esos patrones? Muchas plantas tropicales presentan domacios, pero ¿de qué manera influyen los ácaros que viven en ellos en el grado de herbivorismo y en las infecciones patogénicas que sufre una planta? Y con respecto al herbivorismo que afecta a las raíces de las plantas tropicales, ¿qué tanto ocurre y quién lo ocasiona? Mucho estudios de herbivorismo se han llevado a cabo en bosques relativamente intactos, pero ¿cómo se comporta el herbivorismo en un bosque fragmentado? (ver p. e.j., Benítez-Malvido *et al*. 1999). Finalmente, ¿qué papel juegan las defensas de las plantas y los propios depredadores en la regulación del herbivorismo? y ¿qué diferencias se observan al respecto no solo entre especies distintas sino entre distintos tipos de bosque?

Literatura citada

Aide, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. Nature **336**: 574-575.

Aide, T. M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. Biotropica **24**: 532-537.

Aide, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. Ecology **74**: 455-466.

Aide, T. M. & E. C. Londoño. 1989. The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore. Oikos **55**: 66-70.

Allan, J. D., L. W. Barnthouse, R. A. Prestbye, & D. R. Strong. 1973. On foliage arthropod communities of Puerto Rican second growth vegetation. Ecology **54**: 628-632.

Baker, N. R. & K. Hardwick. 1973. Biochemical and physiological aspects of leaf development in cacao (*Theobroma cacao*) I. Development of chlorophyll and photosynthetic activity. New Phytologist **72**: 1315-1324.

Baker, N. R., K. Hardwick, & P. Jones. 1975. Biochemical and physiological aspects of leaf development in cacao (*Theobroma cacao*). II. Development of chloroplast ultrastructure and carotenoids. New Phytologist **75**: 513-518.

Balick, M. J., E. Elisbetsky, & S. A. Laird. 1996. Medicinal Resources of the Tropical Forest. Columbia University Press, USA.

Barone, J. A. 1996. Herbivory and tropical tree diversity: a test of the Janzen-Connell Model. Ph.D. Dissertation, University of Utah, USA.

Barone, J. A. 1998a. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. Journal of Animal Ecology **67**: 400-409.

Barone, J. A. 1998b. Effects of light availability and rainfall on leaf production in a moist tropical forest in central Panama. Journal of Tropical Ecology **14**: 309-321.

Basset, Y. 1991. Spatial distribution of herbivory, mines and galls within an Australian rain forest tree. Biotropica **23**: 271-281.

Basset, Y., H-P, Aberlenc, & G. Delvare. 1992. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest in Cameroon. Ecological Entomology **17**:310-318.

Becker, P. 1981. Potential physical and chemical defenses of *Shorea* seedling leaves against insects. Malayasian Forester **23**:346-356.

Benítez-Malvido, J., G. García-Guzmán, & I. D. Kossmann-Ferraz. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. Biological Conservation **91**: 143-150.

Benrey, B. & R. F. Denno. 1997. The slow-growth high-mortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly. Ecology **78**: 987-999.

Bentley, B. 1977. Extra-floral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Annual Review of Ecology and Sytematics **8**: 407-427.

Bongers, F., P. J. van der Meer, R. A. A. Oldeman, B. Schalk, & F. J. Sterck. 1990. Levels of herbivory in a tropical rainforest canopy in French Guyana. Pp. 166-177 *en* F. Halle & P. Blanc, editores. Biologie d'une canopee de foret equatoriale. OPRDC, Paris, France.

Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology **75**: 1437-1449.

Bowers, W. S. 1991. Insect hormones and antihormones in plants. Pp. 431-456 *en* G. A. Rosenthal & M. R. Berenbaum, editores. Herbivores: their interactions with secondary metabolites. Volume 1. Academic Press, USA.

Brown, B. J. & J. J. Ewel. 1987. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. Ecology **68**: 108-116.

Bryant, J. P., F. S. Chapin III, & D. R. Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. Oikos **40**: 357-368.

Capson, T. L., P. D. Coley, & T. A. Kursar. 1996. A new paradigm for drug discovery in tropical forests. Nature Biotechnology **14**: 1200-1201.

Cherrett, J. M. 1968. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. Journal of Animal Ecology **37**: 387-403.

Cherrett, J. M. 1986a. History of the leaf-cutting ant problem. Pp. 10-17 *en* C. S. Lofgren & R. K. Vander Meer, editores. Fire Ants and Leaf-cutting Ants: Biology and Management. Westview Press, USA.

Cherrett, J. M. 1986b. Leaf-cutting ants: Their ecological role, diversity and zoogeography. Pp. 473-486 *en* H. Lieth & M. J. A. Weger, editores. Tropical Rain Forest Ecosystems, Ecosystems of the World 14B. Elsevier, The Netherlands.

Clark, D. B. & D. A. Clark. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. Journal of Ecology **79**: 447-457.

Coley, P. D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. Nature **284**: 545-546.

Coley, P. D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. Pp. 123-132 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Coley, P. D. 1983a. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs **53**: 209-233.

Coley, P. D. 1983b. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. Ecology **64**: 426-433.

Coley, P. D. 1987. Interspecific variation in plant antiherbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. New Phytologist **106**: 251-263.

Coley, P. D. & T. M. Aide. 1989. Red coloration of tropical young leaves: a possible anti-fungal defense? Journal of Tropical Ecology **5**: 293-300.

Coley, P. D. & T. M. Aide. 1991. A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. Pp. 25-49 *en* P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, & W. W. Benson, editores. Ecology of Plant-Animal Interactions: Tropical and Temperate Perspectives. John Wiley and Sons, USA.

Coley, P. D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Anuual Review of Ecology and Systematics **27**: 305-335.

Coley, P. D., & T. A. Kursar. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs. Pp. 305-336 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, USA.

Coley, P. D. & T. A. Kursar. En imprenta. Herbivory, plant defenses and natural enemies in tropical forests. *en* A. L. Anaya, R. Cruz-Ortega, & F. J. Espinosa-Garcia, editores. Interacciones Químicas entre organismos: Aspectos Básicos y Perspectivas de Aplicación.

Coley, P. D., J. P. Bryant, & F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. Science **230**: 895-899.

Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. American Naturalist **140**: 261-286.

Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-312 *en* P. J. den Boer, & G.R. Gradwell, editores. Dynamics of Populations, Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations,

Oosterbeek. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.

Cooke, F. P., J. P. Brown, & S. Mole. 1984. Herbivory, foliar enzyme inhibitors, nitrogen and leaf structure of young and mature leaves in a tropical forest. Biotropica **16**: 257-263.

Cork, S. J., & W. J. Foley. 1991. Digestive and metabolic strategies of arboreal mammalian folivores in relation to chemical defenses in temperate and tropical forests. Pp. 133-166 *en* R. T. Palo & C. T. Robbins, editores. Plant Defenses Against Mammalian Herbivory. CRC. Press, USA.

Crankshaw, D. R., & J. H. Langenheim. 1981. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. Biochemical Systematics and Ecology **9**: 115-124.

Crawley, M. J. 1983. Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions. University of California Press, USA.

Currie, D. J. & V. Paquin. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. Nature **329**: 326-327.

De Steven, D. & F.E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree *Dipteryx panamensis*, in Panama. Oikos **43**: 207-216.

Dial, R. & J. Roughgarden. 1995. Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: direct and indirect effects. Ecology **76**: 1821-1834.

Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of possible consequences of contemporary defaunation. Pp. 273-287 *en* P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, & W. W. Benson, editores. Ecology of Plant-Animal Interactions: Tropical and Temperate Perspectives. John Wiley & Sons, USA.

Don, G., A. Brossi, & M. Suffness. 1990. Alkaloids. Anti-tumor Bisindole Alkaloids from *Catharanthus roseus*. Academic Press, USA.

Ernest, K. A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. Biotropica **21**: 194-199.

Feeny, P. P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Pp. 1-40 *en* J. Wallace & R. L. Mansell, editores. Biochemical Interactions Between Plants and Insects. Recent Advances in Phytochemistry. **10**. Plenum Press, USA.

Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass, & J. Sarukhan. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. Biotropica **27**: 78-86.

Fowler, H. G., L. C. Forti, & L. F. T. di Romagnano. 1990. Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. Pp. 241-258 *en* R. van der Meer, K. Jaffe & A. Cedeño, editores. Applied Myrmecology, A World Perspective. Westview Press, USA.

Fowler, H. G. & S. Claver. 1991. Leaf-cutter ant assemblies: effects of latitude, vegeation and behavior. Pp. 51-59 *en* C. R. Huxley & D. F. Cutler, editores. Ant-Plant Interactions. Oxford University Press, UK.

Futuyma, D. J. 1976. Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. American Naturalist **110**: 285-292.

Gilbert, G.S. 1995. Rainforest plant diseases: the canopy understory connection. Selbyana **16**: 75-77.

Grubb, P. J. 1992. A positive distrust of simplicity - lessons from plant defences and from competition among plants and animals. Journal of Ecology **80**: 585-610.

Hairston, N. G. Jr., F. E. Smith, & L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. American Naturalist **94**: 421-425.

Harborne, J. B. 1988. Introduction to Ecological Biochemistry. Academic Press, UK.

Hartman, T. 1991. Alkaloids. Pp. 79-123 *en* G. A. Rosenthal & M. R. Berenbaum, editores. Herbivores: their interactions with secondary metabolites. Volume 1. Second edition. Academic Press, USA.

Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution **20**: 249-275.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist **104**: 501-528.

Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Pp. 81-129 *en* E. Bernays, editor. Insect-Plant Interactions IV. CRC Press, USA.

Kursar, T. A., & P. D. Coley. 1992. Delayed greening in tropical leaves: An anti-herbivore defense? Biotropica **24**: 256-262.

Langenheim, J. H., C. A. Macedo, M. K. Ross, & W. H. Stubblebine. 1986. Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. Biochemical Systematics and Ecology **14**: 51-59.

Leigh, E.G., Jr. 1999. Tropical Forest Ecology: A View from Barro Colorado Island. Oxford University Press, USA.

Leigh, E. G., Jr., & D. M. Windsor. 1982. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. Pp. 179-190 *en* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Levin, D. A. 1976. Alkaloid-bearing plants: An ecogeographic perspective. American Naturalist **110**: 261-284.

Levin, D. A. 1978. Alkaloids and geography. American Naturalist **112**: 1133-1134.

Levin, D. A., & B. M. York. 1978. The toxicity of plant alkaloids: An ecogeographic perspective. Biochemical Systematics and Ecology **6**: 61-76.

Lieberman, D. & M. Lieberman. 1984. Causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. Biotropica **16**: 193-201.

Longman, K. A. & J. Jenik. 1987. Tropical forest and its environment. Longman Scientific, USA.

Lowman, M. D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought? Biotropica **16**: 264-268.

Lowman, M. D. 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species. Australian Journal of Ecology **10**: 7-24.

Lowman, M. D. & J. D. Box. 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. Australian Journal of Ecology **8**: 17-25.

Lowman, M. D. & P. K. Wittman. 1996. Forest canopies: methods, hypotheses, and future directions. Annual Review Ecology and Systematics **27**: 55-81.

Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. Science **226**: 537-539.

Marquis, R. J. 1992. A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae). Ecology **73**: 143-152.

Marquis, R. J., & H. E. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. Pp. 261-281 *en* L. A. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn, editores. La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest. The University of Chicago Press, USA.

Marquis, R. J. & C. J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. Ecology **75**: 2007-2014.

McCoy, J. W. 1978. Comments on the geographic distribution of alkaloids in angiosperms. American Naturalist **112**: 1126-1133.

McKey, D. D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. Pp. 55-133 *en* G. A. Rosenthal & D. H. Janzen, editores. Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, USA.

McKey, D. D. 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. Biotropica **16**: 81-99.

Murali, K.S. & R. Sukumar. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. Oecologia **94**: 114-119.

O'Dowd, D.J. & M. F. Willson. 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. Biological Journal of the Linnean Society **37**: 191-236.

Pemberton, R. W. & J-H. Lee. 1996. Influence of extrafloral nectaries on parasitism of an insect herbivore. American Journal of Botany **83**: 1187-1194.

Perfecto, I. & J. Vandermeer. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. Biotropica **25**: 316-321.

Phillips, O.L., P. Hall, A.H. Gentry, S.A. Sawyer, & R. Vasquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. Proceedings of the National Academy of Sciences **91**: 2805-2809.

Price, P.W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPheron, J. N. Thompson, & A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 41-65.

Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. Canadian Journal of Botany **73**: 164-165.

Rhoades, D. F. & R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Pp. 168-213 *en* J. Wallace & R. L. Mansell, editores. Biochemical Interactions Between Plants and Insects. Recent Advances in Phytochemistry 10. Plenum Press, USA.

Richerson, P. J. & K-L. Lum. 1980. Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. American Naturalist **116**: 504-536.

Rockwood, L. L. 1973. Distribution, density, and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. Journal of Animal Ecology **42**:803-817.

Rockwood, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). Ecology **57**:48-61.

Rosenthal, G. A. 1991. Nonprotein amino acids as protective allelochemicals. Pp. 1-34 *en* G. A. Rosenthal & M. R. Berenbaum, editors. Herbivores: their interactions with secondary metabolites. Volume 1. Second edition. Academic Press, USA.

Rosenthal, G. A. & M. R. Berenbaum. 1991. Herbivores: their interactions with secondary metabolites. Volume 1. Academic Press, USA.

Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, UK.

Sagers, C. L. & P. D. Coley. 1995. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. Ecology **76**: 1835-1843.

Schowalter, T. S. 1994. Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following Hurricane Hugo. Biotropica **26**: 312-319.

Schowalter, T.S., & D. A. Crossley, Jr. 1988. Canopy arthropods and their response to forest disturbance. Pp. 207-218 *en* T. W. Swank & D. A. Crossley, Jr., editores. Forest Hydrology and Ecology at Coweeta. Springer-Verlag, USA.

Schultes, R. E. & R. F. Faffauf. 1990. The Healing Forest: Medicinal and Toxic Plants of Northwest Amazonia. Dioscorides Press, USA.

Schupp, E. W. 1986. *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. Oecologia **70**: 319-385.

Schupp, E.W. & D. H. Feener, Jr. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. Pp 175-197 *en* C. R. Huxley & D. R. Cutler, editores. Ant-Plant Interactions. Oxford University Press, UK.

Seigler, D. S. 1991. Cyanide and cyanogenic glycosides. Pp. 35-78 *en* G. A. Rosenthal, & M. R. Berenbaum, editores. Herbivores: their interactions with secondary metabolites. Volume 1. Second edition. Academic Press, USA.

Sork, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology **68**: 1341-1350.

Stamp, N. E., & T. M. Casey, editores. 1993. Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging. Chapman and Hall, USA.

Sterck, F., P. van der Meer, & F. Bongers. 1992. Herbivory in two rain forest canopies in French Guyana. Biotropica **24**:97-99.

Stradling, D. J. 1991. An introduction to the fungus-growing ants, Attini. Pp. 15-18 *en* C. R. Huxley & D. F. Cutler, editores. Ant-Plant Interactions. Oxford University Press, UK.

Strong, D. R. 1974a. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pests of cacao. Science **185**: 1064-1066.

Strong, D. R. 1974b. Nonasymptotic species richness models and the insects of British trees. Proceedings of the National Academy of Sciences **73**: 2766-2769.

Strong, D. R., E. D. McCoy, & J. R. Rey. 1977. Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane. Ecology **58**:167-175.

Strong, D. R., J. H. Lawton, & R. Southwood. 1984. Insects on Plants: Communtiy Patterns and Mechanisms. Harvard University Press, USA.

Tanaka, L. K. & S. K. Tanaka. 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. Biotropica **14**: 114-123.

Terborgh, J. & S.J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on seedling recruitment and survivorship in two neotropical forests. Ecology **75**: 1829-1833.

Turner, I. M. 1995. Foliar defences and habitat adversity of three woody plant communities in Singapore. Functional Ecology **9**: 279-284.

Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, & S. J. Wright. 1993. Phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics **24**: 353-377.

Vasconcelos, H. L. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in 'terra firme' rain forest of central Amazonia: density, species composition and preliminary results on effects of forest fragmentation. Acta Amazonica **18**:309-315.

Walter, D.E., & D. J. O'Dowd. 1992. Leaves with domatia have more mites. Ecology **73**: 1514-1518.

Wint, G. R. E. 1983. Leaf damage in tropical rain forest canopies. Pp. 229-239 *en* S. L. Sutton, T. C. Whitmore & A. C. Chadwick, editores. Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific, UK.

Wirth, R., W. Beyschlag, R. J. Ryel, & B. Holldobler. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rainforest in Panama. Journal of Tropical Ecology **13**: 741-757.

Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food abundance of tropical insects. Journal of Animal Ecology **47**: 369-381.

Wong, M., S. J. Wright, S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1990. The spatial pattern and reproductive consequences of outbreak defoliation in *Quararibea asterolepis*, a tropical tree. Journal of Ecology **78**: 579-588.

Wright, S. J. & C. P. Van Schaik. 1994. Light and phenology of tropical trees. American Naturalist **143**:192-199.

20

Ecología de la polinización

Carolina Murcia

Introducción

La polinización es el primero de una serie de procesos que conducen a la reproducción sexual de las plantas superiores. En sentido estricto, el término polinización se refiere a la transferencia de polen desde un órgano sexual masculino a uno femenino, ya sea en plantas angiospermas (plantas con flores) o en plantas gimnospermas (plantas que producen conos). El campo de la "ecología de la polinización", sin embargo, abarca todos los procesos ecológicos que intervienen en la reproducción de una planta, desde la producción de flores hasta la fecundación de los óvulos.

El objetivo de este capítulo es presentar una introducción a la ecología de la polinización, particularmente la de las plantas angiospermas de los bosques húmedos y lluviosos neotropicales. Lamentablemente, en relación con otros ecosistemas es poco lo que se sabe sobre la ecología de la polinización de estos bosques. Muchos aspectos no se han estudiado o se han estudiado en un único sitio, de manera que se desconoce cuán generalizables son sus resultados. Debido a estos vacíos de conocimiento, no es posible construir este capítulo exclusivamente a partir de los datos obtenidos en estos bosques. De hacerlo, se correría el riesgo de presentar una visión incompleta, que dejaría por fuera aspectos importantes tanto sobre la reproducción de la planta como sobre su interacción con los polinizadores. Por consiguiente, algunas secciones girarán necesariamente alrededor de información generada en otros ecosistemas.

El capítulo está enfocado desde dos puntos de vista: el de las plantas y el de los polinizadores. De esa forma se quiere ilustrar cómo los intereses de ambos grupos moldean la interacción planta-polinizador. La diversidad de organismos involucrados y de estrategias exhibidas hacen de la biología de la polinizacion un campo muy vasto. Desafortunadamente, algunos aspectos o

formas de interacción son poco conocidos. La extensión de cada uno de los temas tratados refleja, en buena parte, el grado de conocimiento adquirido. Se presentará, en primer lugar, una visión general del campo de la ecología de la polinización y de su desarrollo histórico. Seguidamente, se describirán los fundamentos de la biología reproductiva de las plantas y la forma en que éstas interactúan con los polinizadores a través de "recompensas". Por último, se analizarán las implicaciones ecológicas y evolutivas, a nivel de individuos, de poblaciones y de comunidades, de la interacción entre polinizadores y plantas.

Ecología de la polinización: Vistazo histórico

El desarrollo formal de la ecología de la polinización tiene escasamente tres décadas, a pesar de que desde épocas tempranas existen referencias pictóricas y escritas sobre la fecundación de las plantas. Un altorrelieve del palacio de Assurnasirpal II en la antigua Mesopotamia (siglo IX A.C.) muestra unas figuras humanas y antropomórficas manipulando y polinizando las flores de una palma de dátil, una de las primeras plantas en ser domesticadas (Buchmann & Nabhan 1996). Dicha referencia sugiere que, varios siglos antes de Cristo, la humanidad ya manejaba algunos conceptos de polinización y entrecruzamiento. Y en realidad, no es de sorprender que las culturas agrícolas hubieran desarrollado algún grado de sofisticación en sus observaciones sobre la fertilización de las plantas, pues su subsistencia dependía de la productividad de las cosechas.

La literatura científica sobre el tema tuvo su origen en la Europa del siglo XVIII con numerosos artículos sobre la biología reproductiva de plantas. Muchos de ellos reflejan el interés que mostraban los horticultores por las distintas estrategias reproductivas de las plantas, tanto ornamentales como con potencial agrícola. Durante esta época se reconoció la importancia de los insectos en la polinización y la necesidad de entrecruzamiento para la reproducción de algunas plantas (Faegri & van der Pijl 1971). Sin embargo, los trabajos que probablemente tuvieron el mayor impacto en el desarrollo inicial de la teoría de la ecología de la polinización son dos libros escritos por Darwin (1877, 1888). De particular importancia fue el énfasis que este autor puso en el concepto de entrecruzamiento, que, aunque ya había sido descubierto y discutido por Christian Konrad Sprengel a finales del siglo XVIII (Faegri & van der Pijl 1971), fue analizado por Darwin en un contexto evolutivo. En efecto, para Darwin, el concepto de fecundación cruzada era tan importante que lo incluyó en el título original de dos de sus libros. Otra de sus contribuciones fue la de incorporar a los animales en un tema que hasta el momento se había centrado exclusivamente en plantas. Además, desarrolló métodos experimentales para probar hipótesis concernientes a la polinización de orquídeas y de otra gran variedad de especies, principalmente ornamentales. En estos experimentos se practicaba el entrecruzamiento manual de individuos y la exclusión de polinizadores (cubriendo la flores con bolsas), dos métodos frecuentemente utilizados hasta la fecha.

En la primera mitad del siglo XX, el tema de la reproducción de las plantas y su interacción con los polinizadores entró en receso. Sin embargo, a mediados de la década de los sesenta resurgió el interés en la ecología de la polinización y pronto ésta se consolidó como disciplina. Dicho interés lo despertó la publicación, en 1971, del libro de Faegri y van der Pijl, una obra que rápidamente se convirtió en un clásico. Faegri y van der Pijl (1971) acuñaron el concepto de "síndrome de polinización", según el cual hay una correspondencia estricta entre la forma y el color de una flor y el animal que la poliniza. Este concepto influyó marcadamente en el desarrollo de este campo de estudio y encontró eco en las primeras observaciones sobre polinización de plantas tropicales, observaciones que reforzaron la noción de "ultra especialización" y "coevolución" entre plantas y polinizadores. Esta concepción, sin embargo, comenzó a decaer desde principios de la década de 1980 conforme se acumulaba información sobre las interacciones planta-polinizador y se descubría

que las interacciones ultra-especializadas constituían la excepción a la regla, especialmente en los trópicos.

Los estudios más recientes se han centrado en las interacciones que tienen lugar entre grupos de especies de plantas y grupos de especies de polinizadores (Feinsinger 1987a) o en las consecuencias ecológicas y evolutivas de la interacción entre una planta y sus polinizadores, así como en la evolución de los sistemas reproductivos (Bawa & Beach 1981, Wyatt 1983). En la década de 1990, la atención se dirigió, además, al impacto de la actividad humana sobre las interacciones entre plantas y polinizadores (Jennersten 1988, Murcia 1993, Rathcke & Jules 1993, Aizen & Feinsinger 1994a,b; Buchmann & Nabham 1996). Igualmente (y como se detalla en el capítulo 13), la disponibilidad de técnicas moleculares ha permitido explorar aspectos antes puramente restringidos a plantas herbáceas de zona templada, como el flujo genético y el grado de entrecruzamiento en árboles tropicales (Murawski & Hamrick 1991, Boshier *et al*. 1995, Chase *et al*. 1996, Stacy *et al*. 1996).

Sistemas reproductivos de las plantas

El proceso de polinización en las angiospermas es único entre los seres vivos porque implica una doble fecundación. La secuencia de eventos es la misma para la mayoría de las especies, salvo algunas excepciones que presentan variaciones en algunos de los pasos (Richards 1986) (Recuadro 20.1). Sin embargo, las plantas angiospermas exhiben una gama de sistemas reproductivos que no tiene paralelo entre los animales. En ellas, el sistema reproductivo está determinado por dos parámetros: la forma de expresión sexual y el grado de auto-incompatibilidad. La expresión sexual se refiere a la presencia (o ausencia) de órganos femeninos y masculinos funcionales en la misma flor y/o en el mismo individuo.

En las angiospermas, la gran mayoría de los individuos produce flores femeninas y flores masculinas, o bien, flores hermafroditas (con anteras y pistilo funcionales) (Richards 1986, p. 4), lo que les confiere la capacidad de reproducirse tanto a través de su función femenina (semillas) como de su función masculina (polen). En el extremo opuesto del espectro se ubican las plantas dioicas, cuyos individuos producen o flores masculinas o flores femeninas, de modo que cada individuo se reproduce solamente a través de una función. Sin embargo, se ha observado por lo menos un caso, el de *Ocotea tenera* (Lauraceae), árbol presente en los bosques nublados de Costa Rica, donde la expresión sexual muestra gran plasticidad: los individuos pueden cambiar de macho a hembra entre un año y otro (Wheelwright & Bruneau 1992). Entre estos dos extremos se observa un amplio continuo de grados de función femenina y función masculina (Tabla 20.1). El estudio de

RECUADRO 20.1 El proceso de polinización: de las anteras al ovario

El polen se produce en las anteras a partir de las células madre y en el momento de su liberación contiene dos células haploides: una es la célula vegetativa y la otra es la célula germinativa. Los granos de polen pueden llegar a la superficie estigmática de la flor por simple contacto directo entre anteras y estigma, o pueden ser transportados por diversos vectores hasta el estigma de otras flores. Una vez que el grano de polen hace contacto con el estigma suceden varios cambios (Fig. 20.1): primero, el grano se hidrata y cambia gradualmente de forma. Luego, la célula vegetativa crece y envía una proyección hacia el exterior del grano de polen a través de unos poros en la superficie. Esta proyección se denomina “tubo polínico” y el proceso mediante el cual el tubo polínico emerge se denomina “germinación del grano de polen”. El tubo polínico crece y penetra el estilo hasta llegar al ovario y al óvulo. Este proceso es termo-dependiente y puede demorar entre 12 y 48 horas. Mientras tanto, el núcleo germinativo que quedó dentro del grano se duplica y desciende por el tubo polínico para efectuar la doble fertilización. O sea, uno de los núcleos masculinos fecunda el núcleo haploide del óvulo y da lugar al embrión; el otro núcleo masculino fecunda el núcleo del endospermo del óvulo (de carga diploide) y da lugar al endospermo o tejido que alimentará al embrión en la semilla (Richards 1986).

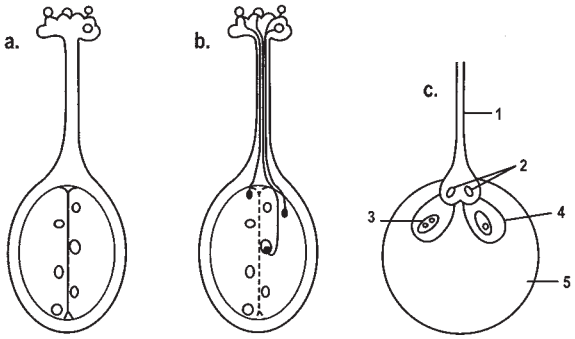


FIGURA 20.1 Doble fertilización en angiospermas. Las diferentes etapas se ilustran a partir de un corte esquemático del gineceo: (a) llegada de polen al estigma; (b) crecimiento de tubos polínicos a través del estilo; (c) detalle del óvulo que muestra la doble fecundación. 1. Tubo polínico. 2. Células espermáticas (de la división del núcleo germinativo). 3. Núcleo del endospermo. 4. Núcleo haploide del óvulo. 5. Saco del embrión (modificado de Richards 1986).

la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas en el contexto de las interacciones con los polinizadores es un campo nuevo y apasionante que ha generado una gran cantidad de publicaciones que ameritan por sí solas otro capítulo (ver Wyatt 1983 y Thomson & Brunet 1990 para una revisión del tema).

En contraste con los bosques húmedos del sureste de Asia, donde la dioicía ha alcanzado probablemente su mayor expresión (Thomas & LaFrankie 1993), en los bosques húmedos neotropicales, en general, las plantas monoicas y hermafroditas son un poco más de cinco veces más abundantes que las dioicas (Bawa & Opler 1975). Esta relación se ha observado tanto en los bosques de niebla en los Andes de Venezuela (Sobrevila & Arroyo 1982), como en los bosques secos de México (Bullock 1985), de Costa Rica (Opler & Bawa 1978) y de Venezuela (Ruiz Zapata & Arroyo 1978; Tabla 20.1).

La presencia de flores hermafroditas o de flores masculinas y femeninas en un mismo individuo no implica necesariamente que la planta sea capaz de autofecundarse, pues existen barreras que impiden o reducen la endogamia. Estas barreras pueden manifestarse como un desfase espacial (herkogamia) o temporal (dicogamia) de la expresión de los dos sexos en la planta o en la flor, o bien, como una auto-incompatibilidad. La auto-incompatibilidad es la incapacidad de una planta para producir cigotos por auto-polinización y se puede manifestar en cualquier fase del proceso de polinización, desde la germinación del grano de polen hasta la fecundación del óvulo (Richards 1986). El resultado final es que los óvulos de una planta no pueden ser fertilizados por polen de ese mismo individuo. Los mecanismos genéticos de la auto-incompatibilidad son varios y están descritos en detalle en otras publicaciones (Kress 1984, Richards 1986, Clark & Kao 1994).

Aunque existen pocos estudios que exploren la distribución de los sistemas reproductivos y la incidencia de la auto-incompatibilidad a nivel de comunidad en los bosques tropicales, los resultados señalan, sistemáticamente, una preponderancia de la auto-incompatibilidad. Por ejemplo, de un 75 a un 80 % de los árboles del bosque lluvioso de la Estación Biológica La Selva (Costa Rica) son auto-incompatibles (Bawa 1979, Kress & Beach 1994). Esta tendencia es muy similar a la observada en un bosque semi-caducifolio de Costa Rica (79.4%) (Bawa 1974), en uno caducifolio en México (76%) (Bullock 1985) y en uno caducifolio en Venezuela (77.17%) (Ruiz Zapata & Kalin Arroyo 1978). En algunos bosques montanos de Venezuela y Jamaica, la proporción de especies auto-incompatibles es un poco más baja (Sobrevila & Arroyo 1982, Tanner 1982), pero se desconoce si ese patrón es generalizable a todos los bosques de montaña neotropical.

Mientras que el sistema reproductivo es una característica relativamente constante a nivel de población, la auto-incompatibilidad puede ser variable y expresarse de manera gradual. En algunas especies la auto-incompatibilidad es parcial, es decir, unos individuos son auto-incompatibles mientras que otros son auto-compatibles. Esta variación puede manifestarse dentro de una misma población (Bawa 1974) o entre poblaciones distintas (Sobrevila *et al*. 1983). También puede ser facultativa, o sea, la auto-incompatibilidad puede manifestarse en un mismo individuo pero sólo en circunstancias

TABLA 20.1 Expresión sexual en varias comunidades boscosas neotropicales. Los símbolos entre corchetes representan el sexo expresado por las flores del individuo, [♂♀] significa que ambos sexos están presentes en una misma flor. La última columna presenta el número de individuos en una población que son productores de semilla. *N* es el número total de individuos adultos en la población y *M* es la proporción de individuos adultos que producen solo flores masculinas.

Sistema reproductivo	Sexo de cada individuo en la población	Incidencia entre todas las angiospermas (%)[1]	Estación Biológica La Selva, Costa Rica[2] (372 especies)	Chamela, México[3] (708 especies)	Miranda, Venezuela[4] (22 especies)	No. individuos productores de semilla
Monoico	[♂] y [♀]	3	12.4	13.0		N
Hermafrodita	[♂♀]	72	70.2*	70.2	63.6	N
Ginomonoico	[♂♀] y [♀]	3		1.6		N
Andromonoico	[♂♀] y [♂]	§		2.0	13.6	N
Polígamo-monoico	[♂♀] y [♀] y [♂]	§		0.3		N
Polígamo-dioico	[♂♀] ó [♀] ó [♂]	§				N(1-M)
Ginodioico	[♂♀] ó [♀]	7	0.6	4.5	N	
Androdioico	[♂♀] ó [♂]	§		0.1		N (1-M)
Dioico	[♂] ó [♀]	4	17.4	12.3	18.2	N (1-M) aprox. 1/2N

[1]Richards (1986). § Estos cuatro sistemas suman 9%. [2] Kress y Beach (1994), * incluye 19 (5%) especies distílicas. [3]Bullock (1985) [4]Ruiz-Zapata & Arroyo (1978).

especiales. Por ejemplo, *Besleria solanoides*, planta herbácea de bosque nublado en los Andes Colombianos es auto-incompatible siempre y cuando el número de granos de polen propio sea inferior a 100. Si este umbral es superado, la barrera de incompatibilidad cae y los tubos polínicos avanzan hasta la base del ovario (C. Murcia, datos no publicados).

Tipos de interacción entre planta y animal

Tipos de vectores de polen

El polen puede ser transportado de las anteras al estigma por medios abióticos o bióticos. La polinización abiótica tiene lugar por la acción del viento (anemófila) o del agua (hidrófila) en plantas usualmente monoicas (con flores unisexuadas dispuestas en inflorescencias exclusivamente masculinas o femeninas). Las inflorescencias masculinas son largas y péndulas (amentos) y producen grandes cantidades de granos de polen que quedan expuestos al viento cuando maduran las anteras. Estas especies presentan altas densidades poblacionales y todos los individuos de una población se reproducen en la misma época del año y liberan el polen sincronizadamente en un corto período de tiempo. Como resultado, el aire se satura del polen de esa especie y todas las superficies (incluyendo los estigmas de las flores femeninas) se cubren de polen. Este sistema de polinización es primitivo y dominante entre las gimnospermas. Entre las angiospermas ha aparecido en los órdenes Fagales, Urticales (algunas especies de Urticaceae), Ciperales (cortaderas y papiros), Juncales (juncos y eneas) y Poales (gramíneas) (Faegri & van der Pijl 1971). En los bosques húmedos tropicales este tipo de polinización es poco frecuente, pues la densidad de la vegetación y la alta humedad del aire no favorecen el

transporte de polen por viento. En el neotrópico húmedo, las pocas especies que tienen polinización anemófila se encuentran sobre todo en la familia Moraceae (Whitehead 1969) y en las especies de *Quercus* y *Alnus*, habitantes de las montañas. En los bosques caducifolios neotropicales, por el contrario, este tipo de polinización es algo más común (Bullock 1994) debido a que el viento puede pasar más libremente a través del bosque debido a la caída de las hojas durante la estación seca.

En la polinización por agua las flores están parcial o totalmente sumergidas y el grano de polen se desplaza, o bien, sumergido e impulsado por corrientes de agua, o por la superficie, impulsado por las corrientes que genera la tensión superficial. Las plantas polinizadas por agua se encuentran en su mayoría en ecosistemas muy distintos a los bosques húmedos neotropicales y por lo tanto no serán discutidas en más detalle.

Prácticamente de un 98 a un 99% de las plantas de los bosques húmedos tropicales son polinizadas por animales (Bawa 1990). Igualmente alta es la diversidad de organismos que transportan polen de una flor a otra. En términos del número de especies que polinizan, los vectores más importantes son, en orden decreciente, abejas y abejorros, aves, escarabajos, polillas, murciélagos y mariposas (Bawa *et al*. 1985, Ramírez 1989, Kress & Beach 1994). Pero, en el neotrópico, las plantas también pueden ser polinizadas por moscas (Ervik & Feil 1997), avispas (Anstett *et al*. 1997) y muchos otros insectos, además de algunos vertebrados como primates (Janson *et al*. 1981), marsupiales (Steiner 1981, Carthew & Goldingay 1997), ratones (Lumer 1980) y lagartijas (Sáez & Traveset 1995, Traveset & Sáez 1997). En el neotrópico, la importancia relativa de los polinizadores varía según el estrato del bosque y de un ecosistema a otro (Bawa *et al*. 1985, Ramírez 1989, Kress & Beach 1994), así como de un lugar a otro (Momose *et al*. 1998) (Tabla 20.2).

La gran diversidad de formas, tamaños y colores de las flores polinizadas por animales refleja la gran diversidad de interacciones planta-polinizador que pueden existir. Existe un cierto grado de correspondencia entre la forma y el color de una flor y el tipo de animal que la visita

TABLA 20.2 Importancia relativa de los sistemas de polinización en tres comunidades boscosas tropicales. Los valores corresponden al porcentaje del total del número de especies examinadas para cada sitio. Los valores entre paréntesis son el número de especies para cada caso.

Tipo de polinizador	Estación Biológica La Selva, Costa Rica		Lambir, Malasia[3]
	Dosel [1]	Sotobosque [2]	
Murciélagos/ mamíferos	3.8 (2)	3.6 (8)	1.9 (5)
Colibríes/aves	1.9 (1)	17.7 (39)	7.0 (19)
Abejas medianas y grandes	44.2 (23)	21.8 (48)	44.0 (119)
Abejas pequeñas	7.7 (4)	16.8 (37)	6.3 (17)
Escarabajos		15.5 (34)	20.7 (56)
Mariposas	1.9 (1)	4.5 (10)	2.2 (6)
Polillas	13.5 (7)	7.3 (16)	1.1 (3)
Avispas	3.8 (2)	1.8 (4)	
Otros insectos	23.1 (12)	7.7 (17)	13.7 (37)
Viento		3.2 (7)	
Otros			3.0 (8)
TOTAL	100 (52)	100 (220)	99.9 (270)

[1] Bawa *et al*. (1985). [2] Kress y Beach (1994). [3] Momose *et al*. (1998).

y poliniza (Momose *et al*. 1998), o síndrome de polinización. Con base en un conjunto de características florales que atraen un grupo específico de polinizadores, Faegri y van der Pijl (1971) definieron siete síndromes de polinización. Por ejemplo, el síndrome de la ornitofilia está representado por flores tubulares rojas, naranjas o amarillas que son polinizadas por aves, y el síndrome de la melitofilia corresponde a flores con forma de tazón, de campana o de bandera, de colores morado, amarillo o blanco que son polinizadas por abejas y abejorros (Wyatt 1983).

Estas generalizaciones, sin embargo, no implican necesariamente que las interacciones sean específicas entre pares de especies, ni pueden, de ninguna manera, reemplazar a las observaciones directas para hacer inferencias sobre el tipo de polinizador de una planta (ver, por ejemplo Momose *et al*. 1998). Aunque hay especies de plantas que son visitadas y polinizadas por una sola especie, o un solo tipo de polinizador, la gran mayoría puede ser visitada y polinizada por una gran variedad de animales de uno o varios grupos taxonómicos (p. ej., Spears 1983, Herrera 1987, Murcia 1990, Gribel & Hay 1993, Momose *et al*. 1998). Por lo tanto, los síndromes de polinización son útiles únicamente como una guía general del tipo de interacción. Su uso es poco productivo pues ignora aspectos tan importantes como el robo de néctar y su efecto evolutivo sobre las plantas, o las implicaciones ecológicas y evolutivas que tiene para una planta la polinización por distintos tipos de polinizadores (Feinsinger 1987a). Además, distrae la atención de los conceptos modernos unificadores de la ecología de la polinización que, como se verá más adelante, son independientes de los grupos taxonómicos (Feinsinger 1987a).

Especificidad en la interacción

Por el hecho de afectar directa o indirectamente la reproducción de una especie, los polinizadores ejercen presiones de selección sobre la evolución de las plantas angiospermas (Paige & Whitham 1985) y viceversa. Sin embargo, los casos de coevolución o de "evolución recíproca" se han documentado sólo en una fracción minoritaria de las interacciones planta-polinizador. Dicha situación obedece a que, en la mayoría de los casos, las interacciones no tienen lugar entre pares de especies que interactúan en forma exclusiva, sino entre grupos diversos de especies de plantas y de animales (Feinsinger 1983a). Por ejemplo, en el bosque de la Estación Biológica La Selva, nueve especies de platanillos (*Heliconia* spp.) son polinizadas por nueve especies de colibríes, pero cada especie de planta es visitada por más de una especie de colibrí y cada especie de colibrí visita más de una especie de planta (Stiles 1975). Ambos grupos presentan morfologías relativamente especializadas: las plantas presentan corolas largas y tubulares y néctar abundante y concentrado; las aves, picos largos y curvados. Sin embargo, es evidente que estas morfologías especializadas no son el resultado de la interacción entre pares particulares de especies.

Incluso en casos aparentemente extremos, como en la interacción entre colibríes de pico de hoz (*Eutoxeres aquila*) y plantas del género *Centropogon* (Stein 1992), intervienen otras especies de colibríes de pico corto que visitan las flores de manera regular y contactan las partes reproductivas de la flor. El creciente número de estudios que revelan la participación de más de un tipo de polinizador ha forzado el cambio de una visión co-evolucionista y de interacciones específicas entre especies (sugerido por el concepto de síndromes de polinización y reforzado por la difusión de casos extremos de especificidad) hacia una visión en la cual la coevolución puede ocurrir, pero de manera difusa (Feinsinger 1983a, Schemske 1983a).

La "coevolución difusa" es el cambio que generan recíprocamente dos grupos de especies que interactúan regularmente. Debido a que cada grupo está compuesto por varias especies, que pueden o no pertenecer a grupos taxonómicos diferentes, las presiones de selección que generan sobre el otro grupo pueden ser incongruentes en intensidad y dirección. En el caso particular de las plantas y sus polinizadores, la incongruencia en las presiones de selección que ejercen los polinizadores sobre las plantas está determinada

por su diversidad morfológica y por su eficiencia relativa como polinizadores (Schemske & Horvitz 1984, Murcia 1990). Recíprocamente, las presiones de selección de las plantas sobre los polinizadores están determinadas por la diversidad morfológica de las flores, sus patrones de oferta de recompensas y sus abundancias relativas, tal como se verá más adelante.

Las interacciones planta-polinizador son, por lo general, de corta duración, y están determinadas por la longitud de la estación de floración. La densidad relativa de flores y de polinizadores puede variar en una misma estación, así como entre una estación de floración y otra. El efecto neto recíproco de plantas y polinizadores dependerá de la duración y constancia de esa interacción en el tiempo y en el espacio (Feinsinger 1983a, Herrera 1988). Si entre una población de plantas y un polinizador particularmente dominante hay constancia en el tiempo y en el espacio, es posible que se manifieste una adaptación entre tal población y el polinizador particular (Grant & Grant 1965, Waser & Price 1983, Paige & Whitham 1985). Sin embargo, las fuerzas de selección que operan en un momento dado podrían ser contrarrestadas por presiones de selección opuestas, generadas por un grupo distinto de polinizadores con los que se interactúe en otro momento.

Los estudios que documentan algún grado de coevolución entre las plantas y sus polinizadores son muy pocos y han estado históricamente restringidos a la zona templada (Grant & Grant 1965, Waddington 1979a, Paige & Whitham 1985). En el neotrópico se han documentado algunos casos de interacciones muy específicas, tales como la interacción entre los higuerones (*Ficus* spp.) y las avispas agaónidas (Recuadro 13.3). También existen casos en los que las morfologías extremadamente modificadas, tanto de las flores como de sus visitantes, sugieren la existencia de procesos coevolutivos (Stiles 1975, McDade 1992, Stein 1992). Sin embargo, el grado de especificidad en las interacciones entre estas especies muy modificadas está basado solamente en correlaciones morfológicas entre la forma de la corola y la anatomía del polinizador (o de los polinizadores). Probablemente, en la mayoría de los casos donde se supone que ha existido un proceso coevolutivo, este haya tenido lugar entre grupos de especies de plantas y de polinizadores, y no entre pares de especies planta-polinizador (Feinsinger 1983a).

La especificidad en la interacción planta-polinizador tiene tres aspectos a favor. En primer lugar, se optimiza la inversión de la planta en néctar o en polen, pues estos son consumidos únicamente por los polinizadores más eficientes (ver siguiente sección). Segundo, se asegura de que a los estigmas sólo llega polen de otros individuos de la misma especie. Por último, se maximiza el retorno energético para el polinizador, pues éste aumenta su eficiencia para extraer el recurso, asimilar los nutrientes y manejar cualquier sustancia tóxica que esté presente en el néctar o en el polen.

Las relaciones que fuerzan el establecimiento de una interacción específica entre una especie de planta y una de polinizador no necesariamente incrementan la aptitud genética de ambas; más bien puede suceder lo contrario si alguna de las dos especies desaparece o su abundancia se torna errática en el tiempo (Bond 1994, Feinsinger 1983a). Por lo tanto, evolutivamente sería ventajoso para plantas y polinizadores mantener un grado intermedio de especialización; es decir, uno que optimice la eficiencia de la polinización, pero que a la vez permita mantener las opciones abiertas con varios polinizadores o fuentes de recursos simultáneos (p. ej., Eguiarte *et al*. 1987).

Polinizadores eficientes - cantidad y calidad

Los animales que visitan una planta difieren entre sí en su forma de interactuar con la flor y con la planta. El concepto del "polinizador más eficiente" (Stebbins 1970) subraya la distinción que existe entre los visitantes florales con respecto a su eficacia como polinizadores. Un polinizador eficiente es aquel que, de manera sistemática, transfiere al estigma suficiente polen compatible para la fertilización de los óvulos. Sin embargo, entre los mismos polinizadores eficientes existen distintos grados de eficiencia (Spears 1983). Este concepto tiene importantes implicaciones para la evolución de las plantas, puesto que define las posibles fuerzas de

selección que estarían actuando sobre características tales como: producción de néctar (cantidad y concentración), forma, tamaño y color de las flores, sistema reproductivo y número de flores. El grado de eficiencia de un polinizador depende de varios factores, los que a su vez determinan la cantidad y la calidad del polen que se deposita en los estigmas (Stone 1996):

1. La cantidad de polen que transporta el animal.
2. La constancia de las visitas. Algunos organismos visitan las flores de una especie sólo ocasionalmente o de forma errática, de modo que el polen que retiran de una flor rara vez llega a otra coespecífica o se mezcla con el de otras especies.
3. El momento en que ocurren las visitas con respecto al momento en que las anteras han hecho dehiscencia y el estigma está receptivo y con respecto a las visitas de otros polinizadores.
4. La distancia promedio de vuelo entre flores y entre individuos.

La cantidad de polen que transporta un vector depende de su tamaño y del grado de contacto que haya tenido con las partes reproductivas de la flor. La cantidad de polen depositado en el estigma tiene consecuencias a corto y a largo plazo. A corto plazo, la cantidad de polen incide sobre el número de óvulos fecundados. Teóricamente, las plantas necesitan como mínimo un grano de polen compatible para fecundar cada óvulo en el ovario. Sin embargo, en la práctica se ha encontrado que aunque es posible producir una semilla por cada grano de polen (Feinsinger *et al*. 1988b), en algunas especies una proporción alta de las flores requiere una relación polen:óvulo superior a 1 para producir semillas (Murcia 1990). Por ejemplo, las flores de *Pavonia dasipetala* necesitan como mínimo 10 granos de polen para asegurar la fecundación de los cinco óvulos (McDade & Davidar 1984). La especie *Passiflora vitifolia* (enredadera de los bosques húmedos de Centro América) requiere más de 450 granos de polen para fecundar 200-350 óvulos (Snow 1982). Este "exceso" de polen no es inocuo. A largo plazo puede tener un efecto positivo, pues favorece la competencia gametofítica y esto podría resultar en una progenie más vigorosa (Stephenson 1983, Mulcahy & Mulcahy 1987); sin embargo, si la carga es excesiva los efectos podrían ser negativos (Young & Young 1992).

La "calidad" de la carga de polen depositado en el estigma depende de la presencia de polen de otras especies, presencia que puede tener un efecto deletéreo sobre la germinación del polen (Thomson *et al*. 1981) y de las características genéticas del polen coespecífico; es decir, depende del grado de congruencia genética entre las plantas donantes y la receptora (Stone 1996, Waser 1983). Y es que el éxito de la polinización depende del grado de proximidad genética entre las plantas. Un cruce entre plantas con mucha afinidad genética puede resultar en la no fecundación de los óvulos (auto-incompatibilidad) o en una fertilidad o supervivencia bajas en la progenie (depresión por endogamia) (Schemske 1983b). Por otra parte, un cruce entre plantas de muy baja afinidad genética puede resultar en una fecundidad o supervivencia bajas en la progenie (depresión por exogamia) (Levin 1984, Schemske & Lande 1985, Waser & Price 1989). Los cruces óptimos son aquellos donde el grado de afinidad genética es intermedia (Bertin 1982, Waddington 1983b, Schemske & Pautler 1984, Waser & Price 1989). Se supone que el grado de afinidad genética estará correlacionado con la distancia entre dos individuos, debido a que el flujo de genes a través del polen y las semillas es restringido en el espacio. Por lo tanto, la forma en que los polinizadores y dispersores de semilla se mueven en el espacio (p. ej., distancia promedio de vuelo) puede afectar el grado de afinidad genética (Schmitt 1980; ver una discusión en el capítulo 13).

Parásitos y comensales – relaciones no mutualísticas

La interacción entre plantas y animales implica costos y beneficios para ambas partes. El espectro de posibilidades es un continuo que va desde situaciones de beneficio mutuo hasta situaciones asimétricas donde uno se beneficia, pero el otro no. La relación de costo-beneficio entre la planta y el animal puede ilustrarse como un par de ejes

que se cruzan (Fig. 20.2). En el cuadrante I, donde hay un beneficio real para la planta y el visitante, se encuentran las interacciones más eficaces entre plantas y polinizadores.

En el cuadrante II se encuentran aquellos casos en los que los visitantes obtienen algún tipo de beneficio de las flores, a un costo para las plantas, pero no actúan como vectores de polen. Estos animales son considerados parásitos de la interacción. El parasitismo ha recibido muy poca atención de parte de los investigadores, a pesar de las implicaciones para el éxito reproductivo de las plantas (Inouye 1980, 1981).

El impacto del parasitismo puede afectar de manera directa o indirecta el potencial reproductivo de la planta. El robo de polen tiene efectos directos pues se reduce la cantidad disponible para polinización (Eguiarte *et al*. 1987, Martínez del Río & Bullock 1990). También puede haber impactos directos causados por el daño físico a las anteras y al estigma asociados con la extracción del polen y la manipulación de las flores (McDade & Kinsman 1980, Roubik 1989, p. 158). Los principales ladrones de polen son las abejas (Roubik 1989, p. 154) y los abejorros (Eguiarte *et al*. 1987), aunque algunas aves como las loras y las cotorras y algunos paserinos también consumen las anteras de las flores.

El robo de néctar afecta negativamente la reproducción de las plantas porque puede reducir el número de visitas de los polinizadores (pero ver Arizmendi *et al*. 1996 para una excepción). Esta reducción puede ser el resultado de: (a) interacciones agresivas entre ladrones y polinizadores (Roubik 1982); (b) reducción en el atractivo de las flores por el deterioro físico de la flor; por ejemplo, los ladrones de néctar pueden dañar hasta el 80% de las flores del árbol emergente *Dipteryx panamensis* (Perry & Starret 1980); o (c) reducción del atractivo de la flor por una reducción en la cantidad de néctar (McDade & Kinsman 1980, Wyatt 1980, Roubik *et al*. 1985). También se ha documentado un efecto negativo sobre las tasas de secreción de néctar o su concentración después del robo (McDade & Kinsman 1980, Corbert & Willmer 1981, Arizmendi *et al*. 1996).

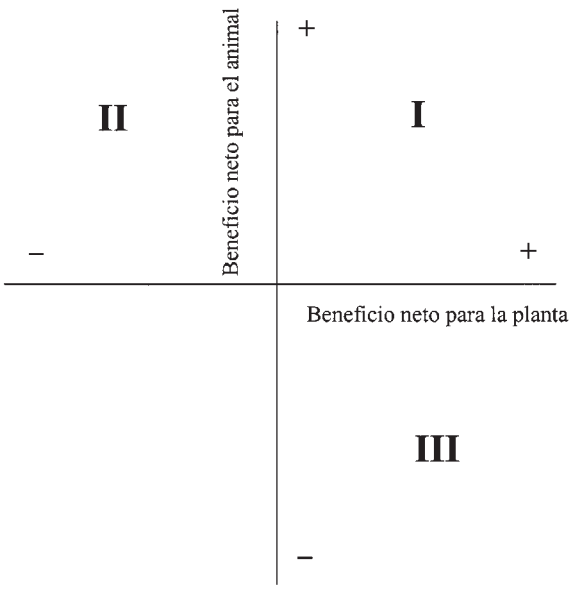


FIGURA 20.2 Espectro de posibles interacciones entre plantas y animales dentro de un esquema de costos y beneficios. (Ver texto para explicación).

El robo de néctar tiene diversas manifestaciones. La mayoría de los ladrones extraen el néctar a través de agujeros que perforan en la base de la corola, con lo cual obtienen acceso directo a la cámara de néctar (Inouye 1980, 1981; McDade & Kinsman 1980, Kattan 1987, Roubik *et al*. 1985, Arizmendi *et al*. 1996). Las abejas de los géneros *Xylocopa* y *Trigona*, utilizan las mandíbulas para perforar la corola (Roubik 1989, p.154-160, Roubik *et al*. 1985). Entre las aves, los mieleros (*Diglossa* spp., Thraupinae: Aves) presentan adaptaciones morfológicas en el pico, las cuales facilitan su tarea (Colwell *et al*. 1974, Arizmendi *et al*. 1996, pero ver Stiles *et al*. 1992). Aquellas que carecen de estructuras especializadas para el robo de néctar utilizan los agujeros ya perforados por los ladrones primarios (Inouye 1980, 1981; Roubik *et al*. 1985). Otras especies ladronas de néctar, como las hormigas (Haber *et al*. 1981) y los ácaros (Colwell 1995), entran por el extremo distal de la corola y llegan a la cámara de néctar sin necesidad de perforar o dañar los pétalos. Los ácaros asociados a las flores visitadas por los colibríes en el neotrópico eran antiguamente considerados comensales del sistema por su diminuto tamaño, el cual permitía

suponer que su consumo de néctar era muy bajo. Sin embargo, se ha encontrado que son capaces de consumir un porcentaje sustancial del néctar producido por la flor; p. ej., en *Hamelia patens*, estos ácaros consumen en promedio un 40 % del néctar producido en ausencia de los colibríes (Colwell 1995).

En el cuadrante III de la Figura 20.2 figuran los casos de polinización por engaño, en los que las flores atraen al polinizador a través de una oferta ficticia de un recurso sexual o alimentario (Dafni 1984). El visitante incurre en costos de energía y tiempo generados por el viaje hasta la flor y las actividades en ella, pero no obtiene ningún beneficio. Tal es el caso de algunas especies de las familias Aristolochiaceae, Asclepiadaceae, Cactaceae y Rafflesiaceae (Beaman *et al*. 1988, Proctor *et al*. 1996) en los cuales la flor tiene aspecto y olor de carne en descomposición. El insecto (usualmente un díptero) es atraído por la aparente oferta de alimento o por las posibilidades de oviposición. Al caminar sobre la flor, tal como lo haría sobre un cadáver, su cuerpo contacta anteras y estigmas, y efectúa la polinización. Más recientemente se ha descubierto un caso en la familia Lowiaceae (orden Zingiberales), en Malasia, en el cual la flor emana olor a materia fecal y el polinizador es un escarabajo coprófago (Sakai & Inoue 1999). A este cuadrante también pertenecen los casos de engaño en los cuales las flores no ofrecen ningún recurso pero son visitadas de todos modos. Los polinizadores visitan estas flores porque se asemejan a las flores de la misma especie o de otras especies que sí producen algún recurso, o porque son individuos ingenuos que están buscando alimento de forma oportunista y aún no asocian esa morfología con la ausencia de recompensa (Bierzychudek 1981a, Ågren & Schemske 1991, Sabat & Ackerman 1996). En otros casos, el engaño es de carácter sexual (Steiner *et al*. 1994). El insecto es atraído por lo que aparenta ser una hembra disponible para copular. Esta hembra, sin embargo, no es más que una flor muy modificada. Al "copular", el insecto entra en contacto con las partes reproductivas de la flor y en el proceso hay transferencia de polen (Proctor *et al*. 1996 ofrecen varios ejemplos de estos casos).

Finalmente, hay una serie de casos donde la relación es de comensalismo, es decir, algunos organismos se benefician de la planta, con poco o ningún costo para ella. Este es el caso de los organismos que consumen no sólo los restos del néctar, sino el polen que queda en las flores luego de que ha pasado la mayor actividad de polinización (Janzen 1977, Ree 1997). Estos casos rara vez son documentados, porque al parecer no tienen ninguna consecuencia para las plantas, pero definitivamente representan un beneficio para algunos animales.

Recompensas florales: oferta y demanda

Cuando los eventos de polinización son el resultado de las actividades de alimentación, los animales buscan principalmente dos productos florales de alto contenido energético: néctar y polen. El balance entre los costos que supone para la planta la producción de néctar y polen, la disponibilidad del recurso, las demandas energéticas del animal y los costos de extracción del recurso, inciden directamente sobre la estrategia reproductiva de las plantas y la estrategia de búsqueda de alimento del animal.

Néctar

El néctar está compuesto principalmente por azúcares, y en menor proporción por aminoácidos y rastros de otras sustancias (Dafni 1992, p.133). Entre los azúcares predominan tres: sacarosa (disacárido) y glucosa y fructosa (monosacáridos o hexosas), las cuales están presentes en el 85% de las 765 especies de plantas tropicales y templadas examinadas (Baker & Baker 1982). Estos tres tipos de azúcar se encuentran en proporciones que varían de una especie a otra (Baker et al. 1998). Con base en estas proporciones, el néctar se puede caracterizar como dominado por sacarosa, rico en sacarosa, rico en hexosa y dominado por hexosa (Baker & Baker 1982). Estas categorías conllevan importantes implicaciones ecológicas, pues la proporción de los dos tipos de azúcares en el néctar determina el tipo de visitantes que recibe la planta (Baker & Baker 1982, 1983). Todos los grupos de polinizadores exhiben algún

grado de preferencia por una determinada proporción de monosacáridos y disacáridos. Entre las aves, por ejemplo, los colibríes consumen néctar alto en sacarosa, mientras que los paserinos prefieren néctar rico en hexosas (Baker & Baker 1982, Stiles & Freeman 1993, Baker *et al*. 1998). Los murciélagos neotropicales, a diferencia de los murciélagos paleotropicales (Freeman *et al*. 1991), prefieren néctar alto en hexosas (Baker *et al*. 1998). Entre las abejas, el patrón es menos claro y está basado principalmente en las preferencias de las abejas mieleras (*Apis mellifera*) y de unas pocas especies silvestres de la zona templada (Baker & Baker 1983). Este patrón sugiere que aquéllas con una proboscis larga prefieren néctar rico en sacarosa, mientras que las abejas pequeñas y de proboscis corta muestran una mayor variación en cuanto a sus preferencias y se inclinan más por néctar rico en hexosas (Roubik 1989, p. 33). Por su parte, las mariposas y las polillas se inclinan más por un néctar rico o dominado por sacarosa (Baker & Baker 1983). Estas preferencias pueden obedecer a factores fisiológicos. Entre las aves paserinas, por ejemplo, una intolerancia fisiológica a los disacáridos (a nivel del intestino) es la que determina su preferencia por el néctar rico en monosacáridos (Martínez del Río & Karasov 1990). En contraste, los colibríes toleran ambos tipos de azúcares, de modo que la preferencia puede obedecer a factores conductuales (Martínez del Río 1990).

El segundo grupo más importante de sustancias presentes en el néctar es el de los aminoácidos (Baker *et al*. 1978). Los aminoácidos esenciales están presentes en todas las especies, pero tienden a estar asociados con ciertas características como tipo de flor, tipo de polinizador y ubicación espacial de la flor en la planta (Baker & Baker 1982, Dafni & Kevan 1994). Algunos aminoácidos son más comunes que otros. Por ejemplo, cinco de los aminoácidos esenciales se encontraron en más del 80% de las plantas muestreadas por Baker y Baker (1982). Los demás aparecen en el 30-75% de las especies.

Además de los azúcares y los aminoácidos, el néctar contiene rastros de otras sustancias nutritivas como lípidos, proteínas y ácidos orgánicos, así como sustancias no nutritivas como alcaloides y fenoles (Baker & Baker 1982). Un muestreo de 850 especies de plantas colectadas en Costa Rica y en Norte América encontró una mayor incidencia de estas sustancias entre las especies tropicales (Baker & Baker 1982). Al parecer, la función de las sustancias no nutritivas es la de repeler a los posibles ladrones de néctar.

La producción de néctar puede ser costosa para la planta (Pyke 1991). En *Asclepias syriaca*, por ejemplo, durante la época de floración, entre un 4 y un 37% del carbono fijado diariamente por la fotosíntesis puede ser secretado en el néctar. A lo largo de la vida, esto corresponde al 0.7-2.8% del total de este carbono (Southwick 1984). En la alfalfa, la producción de néctar consume 60% más energía que la producción de semilla (Southwick 1984). El costo de producción de néctar varía dependiendo del volumen y la concentración, pero no se ha estimado para plantas tropicales.

Por lo general, el contenido energético del néctar (kilojulios/mililitro) se estima a partir de la concentración de azúcar, medida indirectamente con un refractómetro (Dafni 1992, p.137-142, Kearns & Inouye 1993, p.168-171). Los solutos cambian el ángulo en el que se propaga la luz cuando ésta atraviesa una solución. El refractómetro mide el cambio en el ángulo de propagación. Esta medida supone que toda la refracción del néctar es causada por los azúcares, lo cual no es cierto pues los aminoácidos y lípidos presentes también refractan la luz. La distorsión que causan las otras sustancias puede llegar al 13% (Inouye *et al*. 1980). Sin embargo, se acepta este error por la facilidad de obtener una medida de contenido energético de forma rápida y simple.

Las plantas producen néctar con concentraciones que varían entre un 10 y un 80 % (Heinrich 1975). La concentración del néctar varía con la hora del día (Roubik & Buchmann 1984) y la edad de la flor (Snow & Grove 1995) y como resultado de otros factores externos tales como evaporación, por exposición al sol y dilución, por lluvia, o por condensación dentro de la corola. En términos generales, la concentración del néctar se puede correlacionar con el tipo de visitante. Mientras que las plantas polinizadas por

murciélagos, aves y mariposas producen un néctar diluido (15-25 %), aquéllas polinizadas por abejas producen un néctar más concentrado (~50%; Heinrich 1975). Incluso entre flores polinizadas por el mismo tipo de polinizador existen algunas diferencias. Entre las plantas polinizadas por colibríes, aquellas con corolas largas, típicamente polinizadas por colibríes de pico largo, producen néctar más concentrado (30-40 %) que aquellas con corolas cortas y polinizadas por colibríes de pico corto (~15-25%; Bolten & Feinsinger 1976, Feinsinger & Colwell 1978, Feinsinger *et al*. 1982).

La cantidad de néctar que producen las flores varía significativamente entre una flor y otra, entre un individuo y otro y entre una especie y otra. En Costa Rica, en un estudio realizado con 587 especies de bosque y sabana, Opler (1983) encontró una correlación positiva entre el volumen de néctar producido y el tamaño de la flor (expresado en masa). También encontró una relación entre el tipo de polinizador y el volumen de néctar producido. Por ejemplo, las plantas polinizadas por murciélagos y polillas producían en promedio más néctar que aquellas polinizadas por colibríes. En este estudio, no se encontró ninguna diferencia entre las plantas polinizadas por colibríes y las polinizadas por abejas grandes, pero estos dos grupos producían más néctar que aquéllas polinizadas por abejas pequeñas y mariposas. Vale la pena mencionar, sin embargo, que la muestra de Opler no contenía ninguna especie de platanillo (*Heliconia* spp.) u otras especies con flores de corola larga, como algunas de las familias Campanulaceae, Gesneriaceae y Acanthaceae, que normalmente producen grandes cantidades de néctar concentrado (Stiles 1975, Feinsinger 1978, Feinsinger *et al*. 1986). Por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva, las flores de nueve especies de *Heliconia* producen, en promedio, entre 65 y 115 microlitros de néctar por día (Stiles 1975). Estos valores exceden sustancialmente los valores de secreción de néctar encontrados por Opler para las plantas polinizadas por colibríes en los bosques más secos de Costa Rica (0.5-56 microlitros por dia).

Los animales nectarívoros se caracterizan por tener tasas metabólicas muy altas (Lasiewski 1963, Lasiewski *et al*. 1967, Heinrich 1975, Montgomerie & Gass 1981, Helversen & Reyer 1984, Tiebout 1992, 1993) y por lo tanto, su demanda energética es muy grande y requieren alimentos de alto contenido calórico y de gran digestibilidad. El néctar cumple con todas estas características; sin embargo, también está constituido en gran parte por agua, elemento que le añade peso y volumen. Dado que la mayoría de los nectarívoros obtiene su alimento al vuelo, el agua del néctar puede constituirse en un lastre que aumenta los costos de desplazamiento y de búsqueda para el animal (Diamond *et al*. 1986). Por lo tanto, se esperaría que los nectarívoros prefieran néctar con la mayor concentración de azúcares posible (Hainsworth & Wolf 1976). Sin embargo, un aumento en la concentración del néctar significa un aumento en su viscosidad. Puesto que la mayoría de los nectarívoros extraen el néctar por capilaridad o por tensión superficial, un aumento en la viscosidad por encima de un umbral determinado disminuye la velocidad de extracción (Hainsworth 1973, Kingsolver & Daniel 1979, 1983; Montgomerie 1984, Harder 1986, Boggs 1988). Tal dificultad acarrea un costo de tiempo y energía para el nectarívoro. De manera que la concentración ideal de néctar para cada tipo de nectarívoro dependería de su demanda energética y de la dificultad para extraer el néctar (Montgomerie 1984, Montgomerie *et al*. 1984, Harder 1986, Boggs 1988).

Polen

El segundo atractivo más importante para las angiospermas y sus polinizadores es el polen. Aunque la principal función del polen es la fecundación de los óvulos, en muchas especies que no producen néctar, también actúa como atractivo para los polinizadores (Mori & Orchard 1980). El valor energético del polen reside principalmente en su contenido de proteína y aminoácidos, cuya concentración varía entre 7 y 65 %, dependiendo de la cantidad de otras sustancias como agua, almidones y lípidos (Roubik 1989, p. 37-41).

El consumo de polen implica dos tipos de costos para la planta: a) el costo reproductivo del polen que es consumido y que por lo tanto no está disponible para polinización, y b) el costo

energético de producir ese polen. El costo reproductivo podría ser compensado por la producción de "un exceso" de polen. Ese polen podría estar disponible de acuerdo con distintas estrategias: (i) más polen por antera; (ii) más anteras por flor; (iii) flores exclusivamente masculinas en individuos hermafroditas (andromonoicía); y (iv) flores con anteras que producen polen infértil.

La oferta de polen como atractivo se ha documentado en algunos casos donde las plantas producen dos tipos de polen claramente diferenciables. Tal es el caso de *Saurauia* (Actinidaceae), un género de arbolitos de bosque nublado, cuyas plantas son aparentemente androdioicas (ver definición en la Tabla 20.1); sin embargo, en aquellos individuos con flores hermafroditas, el polen no es viable y la planta es funcionalmente femenina. La inviabilidad del polen sugiere que su función es principalmente la de atraer a las abejas hembras que visitan a las flores (Cane 1993). Esta dioicía críptica ocurre también en otras especies de la familia (Corbet *et al*. 1988). *Dieffenbachia* (Araceae), tiene una estrategia similar. Se trata de una planta monoica de bosques húmedos neotropicales que produce flores femeninas y masculinas en una misma inflorescencia. Las flores femeninas tienen estaminodios (anteras infértiles) de alto contenido proteico (Young 1986), los cuales son consumidos por escarabajos de los géneros *Cyclocephala* y *Erioscelis* (Young 1986, 1988a).

En los árboles de la familia Lecythidaceae la estrategia es ligeramente distinta. En *Lecythis pisonis* y *Couroupita guianensis*, dos árboles amazónicos, todas las flores son hermafroditas y cuentan con dos juegos de anteras. Las anteras que rodean el gineceo producen polen viable, mientras el segundo juego, localizado en una estructura opuesta al gineceo, produce polen que no germina y que, en el caso particular de *C. guianensis*, tiene una morfología distinta (Mori & Orchard 1980). Al parecer este polen estéril actúa exclusivamente como recompensa en el sistema. Otras especies pertenecientes a los géneros *Tibouchina* (Melastomataceae) y *Cassia* (Fabaceae) también cuentan con dos juegos de anteras que producen polen con las dos funciones mencionadas (Proctor *et al*. 1996, p. 294). Los ejemplos descritos anteriormente representan casos especiales. En la mayoría de las plantas, sin embargo, existe un sólo juego (verticilo) de anteras con polen fértil en cada flor y es casi imposible determinar hasta qué punto estas plantas están produciendo polen "en exceso" como atractivo.

Debido a su alto valor energético, el polen es un importante recurso alimenticio para una gran variedad de organismos, tales como ácaros, abejas y abejorros, escarabajos, mariposas y algunos vertebrados (geckos, aves y mamíferos). Sin embargo, son las abejas y los abejorros el grupo de consumidores de polen más numeroso y por lo tanto son los polinizadores más frecuentes para un grupo importante de plantas. Un segundo grupo importante de consumidores de polen (fértil o estéril) que actúa como polinizador lo constituyen los escarabajos que visitan las plantas de las familias Annonaceae, Araceae, Cyclanthaceae, Lauraceae, Myristicaceae y Arecaceae (Bernhard *et al*. 1984, Gottsberger 1989, Young 1986,1988a; Andrade *et al*. 1996, Bernal & Ervick 1996). El aparente predominio de los insectos como consumidores de polen podría, sin embargo, ser el resultado de la dificultad con que tropiezan los intentos por observar el consumo de polen entre los vertebrados.

Otras recompensas

Las plantas del género *Xanthosoma* (herbáceas de los bosques húmedos tropicales de México hasta Brasil, de la familia Araceae), ofrecen como recompensa unas flores estériles que son consumidas por escarabajos del género *Cyclocephala* (Melolonthidae: Dynastinae; Moron 1997). En estas plantas, las flores femeninas y las estériles están encerradas en una cámara formada por la parte inferior de la espata. Los escarabajos entran en la cámara atraídos por este alimento y mientras lo consumen caminan sobre las flores femeninas; en el proceso, el polen que traían adherido a su cuerpo se adhiere a los estigmas. Unos días después y luego de consumir el alimento, los escarabajos salen de la cámara y forzosamente deben caminar sobre las flores masculinas, cuyas anteras ya han madurado para

este momento. Los escarabajos abandonan la inflorescencia con una capa de polen adherida a sus patas y abdomen, y salen en busca de otras inflorescencias (Moron 1997).

En un selecto grupo de plantas, las visitas de los polinizadores no son motivadas por una necesidad alimentaria y son más bien de carácter reproductivo. En estos casos la interacción planta-polinizador es de gran complejidad y especificidad (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991, Patt *et al*. 1995, Anstett *et al*. 1997). Algunos insectos visitan la flor en busca de aceites, ceras o esencias que utilizan luego en la construcción de sus nidos o en la producción de feromonas (Dressler 1982, Roubik 1989, p. 53-55). En otros casos, las inflorescencias ofrecen un lugar de encuentro para machos y hembras (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991, Listabarth 1996) o un lugar para ovipositar (Listabarth 1996). El caso más extremo lo representan los higuerones (*Ficus*) y las avispas de la subfamilia Agaoninae los cuales llevan a cabo todo su ciclo reproductivo dentro de los siconos (Anstett *et al*. 1997). En los casos en los cuales el animal usa las flores o las inflorescencias como lugar de oviposición, el costo para la planta es un menor número de óvulos con potencial de fecundación.

Plantas y polinizadores: ¿quién manda a quién?

Aunque la interacción entre una planta y un polinizador es, en la mayoría de los casos, de "beneficio mutuo", la relación no podría describirse como de "mutuo acuerdo". Más bien, es un sistema en el cual los intereses de la planta y el polinizador entran en conflicto y donde se balancean los costos y beneficios para ambos. La polinización tiene un alto costo para la planta. La producción y el mantenimiento de las estructuras florales y la producción de recompensas (polen, néctar y otros) consumen un porcentaje significativo de recursos que podrían destinarse a la reproducción. Para los visitantes el costo de desplazarse buscando alimento y de extraerlo una vez que lo encuentran, implica una inversión significativa de tiempo y energía. Por lo tanto, para cada una de las partes es ventajoso obtener el mayor beneficio posible (polinización o recompensa) con la menor inversión de energía. De acuerdo con esta premisa, debería ser ventajoso para la planta lograr el mayor número de visitas del polinizador más eficiente al menor costo energético o reproductivo posible, es decir, con la menor inversión de néctar o polen y de estructuras florales no reproductivas. Para los polinizadores, sería más ventajoso obtener la mayor cantidad de recurso floral con el menor número de visitas. Estos conflictos abren la puerta para que cada una de las partes "manipule" a la otra en su propio beneficio (Feinsinger 1983a), pues el potencial reproductivo de las plantas y la supervivencia o el potencial reproductivo del animal están en juego.

El comportamiento del polinizador tiene consecuencias ecológicas y evolutivas para las plantas a todos lo niveles. A nivel individual, los patrones de alimentación del polinizador generan patrones de deposición de polen y éstos, a su vez, determinan el grado de polinización y autogamia de las plantas. A nivel de la población, los patrones de movimiento de los polinizadores generan diversos patrones de flujo genético y de endogamia/exogamia. A nivel de la comunidad, las distintas estrategias de alimentación de los polinizadores pueden generar procesos de interferencia o de facilitación entre plantas de distintas especies que comparten un espacio físico y un mismo conjunto de polinizadores.

Las plantas, por su parte, no son los entes pasivos de la interacción, sino que tienen la capacidad de manipular a los nectarívoros a través de la oferta de recursos. A nivel individual, pueden producir patrones espaciales de néctar que incrementen el número de visitas de los nectarívoros (ver más adelante). A nivel poblacional, algunas estrategias de mimetismo intra-específico pueden obligar a los nectarívoros a visitar un mayor número de flores por volumen de néctar secretado. A nivel de comunidades, el mimetismo interespecífico también genera un mayor número de visitas por una reducida inversión de "atractivos". Las siguientes tres secciones amplían los conflictos que se presentan entre las plantas y los polinizadores a nivel de individuos, poblaciones y comunidades.

Interacciones a nivel de individuo

Estrategias de búsqueda de alimento de los animales: patrones y consecuencias para las plantas

Los polinizadores están sujetos a una toma de decisiones permanente acerca del tiempo y la energía que deben dedicar a la búsqueda de alimento. Estas decisiones se basan en la percepción de la calidad de la recompensa que obtienen y son evaluadas y modificadas constantemente. De acuerdo con la teoría de la optimización (Krebs & McCleery 1984), la cual está basada en un análisis de costos-beneficios, el comportamiento de un animal enfrentado a diversas situaciones de variación en la calidad del recurso así como en su distribución espacial y temporal, debe dirigirse a maximizar el beneficio por unidad de costo. Dada la factibilidad de cuantificar la dispersión espacial y temporal del recurso néctar, ha sido posible evaluar el comportamiento de los nectarívoros en esos términos. Este tipo de aproximación se ha usado en colibríes (George 1980, Gass & Montgomerie 1981, Montgomerie *et al*. 1984, Vaughton 1990) y abejas (Morse 1978, 1980; Hartling & Plowright 1979, Waddington 1979b, 1980,1983a; Waddington & Heinrich 1979, 1981; Waddington & Holden 1979, Zimmerman 1979, 1981; Best & Bierzychudek 1982, Harder 1986, Roubik 1989), así como en mieleros africanos (Nectariniidae; Gill & Wolf 1975, Gill 1988) y hawaianos (Drepanidinae: Fringillidae; Carpenter & MacMillen 1975b) y en murciélagos glosofáginos (Howell & Hartl 1980, Lemke 1984). La mayoría del trabajo experimental por medio del cual se han probado las hipótesis de comportamiento óptimo se han realizado con colibríes y abejas de la zona templada (pero ver Murcia 1987b y Tiebout 1992, 1993 para casos en el neotrópico). Los animales que consumen polen u otros de los atractivos producidos por las flores no han sido estudiados. Por lo tanto, las discusiones que siguen, basadas en este marco conceptual, estarán sesgadas hacia los nectarívoros.

La teoría de optimización supone que la disponibilidad del recurso alimenticio es variable en el tiempo y el espacio y que el animal no tiene forma de conocer previamente su disponibilidad. Por lo tanto, en su búsqueda, un animal encontrará áreas donde la recompensa es alta y áreas donde la recompensa es baja o nula (Pleasants & Zimmerman 1979). Basado en su experiencia previa, a corto y a mediano plazo, el individuo tomará decisiones sobre (a) el tipo de alimento; (b) el tipo de parche donde se alimentará; (c) el tiempo que permanecerá en el parche; y (d) la distancia que habrá de recorrer cada vez que se agote el recurso (Pyke 1984, Feinsinger 1987a).

De acuerdo con esta teoría, un comportamiento óptimo debe apuntar hacia la obtención de un promedio de energía alto. La teoría considera, además, el grado de predecibilidad del recurso, por lo tanto un comportamiento óptimo debe apuntar hacia una varianza baja (= alta predecibilidad) (Pyke 1984). Alrededor de este óptimo se definieron dos tipos básicos de estrategias: (a) de alto riesgo (promedio alto pero varianza alta), la cual sería más apropiada para individuos cuyo presupuesto energético arroja un balance negativo; y (b) de bajo riesgo (promedio bajo, pero baja varianza), la cual sería utilizada por individuos cuyo presupuesto energético tiene un balance positivo (Caraco 1980, Pyke 1984).

La mayoría de los estudios que describen las estrategias de búsqueda de alimento de los colibríes se han llevado a cabo en los bosques húmedos montanos (Colwell *et al.* 1974, Feinsinger 1976, 1977, Feinsinger *et al.* 1986, 1987, 1988a, 1991; Wolf *et al*. 1976, Feinsinger & Colwell 1978) y de tierras bajas de Costa Rica (Stiles & Wolf 1970, Stiles 1975). En menor grado, y con mucho menos detalle, se ha descrito el comportamiento de los colibríes en otros sistemas neotropicales, por ejemplo, en los bosques sucesionales de Trinidad y Tobago (Feinsinger & Swarm 1982, Feinsinger *et al.* 1985, Linhart *et al.* 1987a), en los bosques secos de Costa Rica (Schemske 1980), en los bosques húmedos de tierras bajas de Panamá (McDade 1983), México (Toledo 1975), Colombia (Cotton

1998) y Brasil (Snow & Snow 1986) y en los bosques nublados y en los páramos de Colombia (Snow & Snow 1980, Murcia 1987a).

Los colibríes tropicales exhiben cinco estrategias básicas de búsqueda de alimento, algunas de las cuales están asociadas a su morfología (Feinsinger & Colwell 1978). (a) Colibríes territoriales: especies que establecen y defienden territorios en parches de alta densidad de flores. Esta estrategia exige poca inversión de tiempo en la búsqueda de alimento, pero una inversión grande de energía en la defensa del territorio. Por lo general son animales de pico corto, carga del disco alar alta y muy agresivos (Wolf 1969, 1975; Stiles & Wolf 1970, Wolf & Hainsworth 1971, Boyden 1978). (b) Ruteros de alta recompensa ("high reward trapliners"): especies que obtienen su alimento de flores que visitan siguiendo una ruta más o menos regular. Los ruteros de alta recompensa visitan flores que están muy dispersas en el bosque y que producen volúmenes grandes de néctar concentrado. Esta estrategia la siguen colibríes de pico largo (> 2 cm) que puede ser recto o curvo y que se alimentan por lo general de flores de corola larga. En los bosques de tierras bajas, estos colibríes pertenecen al género *Phaethornis* y se les conoce también como "colibríes ermitaños" (Stiles 1975, Feinsinger 1983b, Snow & Snow 1986, Gill 1988, Cotton 1998). En Colombia, en los bosques de montaña, esta estrategia la siguen principalmente los colibríes de pico recto que pertenecen a los géneros *Coeligena* y *Doryfera*, y dos ermitaños, *Phaethornis guy* y *P. syrmatophorous*, que están presentes en los bosques nublados hasta unos 1 800 m de elevación (Snow & Snow 1980, Murcia 1987a). En los bosques nublados de Monteverde, Costa Rica, se encuentran *Phaethornis*, *Campylopterus*, *Heliodoxa* y *Doryfera* (Feinsinger & Colwell 1978, Feinsinger *et al*. 1986). (c) Ruteros de baja recompensa ("low reward trapliners"): son especies que visitan flores dispersas en el bosque. A diferencia del grupo anterior, las flores de las que se alimentan producen néctar en volúmenes pequeños y de concentración de azúcares relativamente baja (~15 %, Feinsinger & Chaplin 1975). Esta estrategia la adoptan colibríes de pico corto y recto, que pueden tener carga de disco alar alta o baja (Feinsinger 1987a). (d) Los "ladrones de territorios" son especies de tamaño moderado, pico mediano y recto que roban con impunidad en los territorios que defienden otras especies más pequeñas. Esta estrategia la adoptan colibríes como *Anthracothorax* y *Florisuga* en las tierras bajas (Stiles & Wolf 1970, Feinsinger *et al*. 1982), y *Lafresnaya* y ocasionalmente *Boissoneaua* en los Andes colombianos (Snow & Snow 1980, Murcia 1987a). (e) Generalistas: son colibríes de pico corto que se alimentan de flores que aparecen en bajas densidades y que, cuando les es posible, roban de los territorios o actúan como ruteros.

Los murciélagos difieren de los colibríes en que su comportamiento es gregario durante la búsqueda de alimento (Howell 1979). Esta estrategia es posible en árboles con floraciones masivas y producción copiosa de néctar, puesto que permite que un número considerable de estos pequeños mamíferos se alimente simultáneamente. Además, puede ser ventajosa para los murciélagos, pues así evitan aquellas áreas de los árboles en donde se están alimentando otros individuos y en las que no habrá néctar disponible después de su visita.

La mayoría de las abejas son sociales y el individuo no consume en el sitio el alimento que obtiene, sino que lo lleva periódicamente a la colmena. Estas dos características definen sus estrategias de búsqueda de alimento y las diferencia de las de otros polinizadores. Entre las abejas hay dos estrategias generales de forrajeo: solitario o en grupos (Roubik 1989, p. 110-112). El forrajeo de individuos solitarios ocurre entre especies no coloniales o entre los "exploradores" ("scouts") de la colonia. El comportamiento en ese caso puede ser oportunista y obedecería a patrones generales de búsqueda en los que el animal se guía por claves visuales para detectar la fuente de alimento, muestrearla y evaluarla. En algunas especies se ha observado un patrón de "forrajeo de ruteros", término ("traplining") acuñado por Janzen (1971). Indicios de este comportamiento se han observado en abejas euglosinas (Janzen 1971) y en abejas de algunas

especies del género *Xylocopa* (Frankie *et al*. 1983). Sin embargo, es posible que el comportamiento no coincida necesariamente con el ideal propuesto por Janzen. En efecto, en un estudio realizado en un bosque de Panamá, se observó que individuos marcados de *Euglossa imperialis* y *Exaerete smaragdina* visitaban sistemáticamente las mismas plantas de *Calathea latifolia* (Maranthaceae) día tras día, pero no mostraban una misma secuencia de visitas, ni en un día, ni de un día para otro. Tampoco se observó un patrón espacial de forrajeo que sugiriera una ruta fija (Ackerman *et al*. 1982).

Entre las abejas sociales se puede manifestar un comportamiento de forrajeo agresivo, el cual tiene lugar cuando un número grande de individuos de la misma colmena se establece en un parche de flores y debe asegurar su uso exclusivo, bien sea de forma agresiva o por exclusión competitiva de otras especies (Frankie *et al*. 1976, Nagamitsu & Inoue 1997). Este comportamiento reduce los costos por individuo generados por la defensa y asegura la exclusividad del uso del recurso para el grupo. Este comportamiento ha sido documentado para *Trigona* en árboles de *Eugenia* cerca de Manaos (Amazonas brasileño) (Roubik 1989, p. 110) y en varias especies de *Centris* en las copas de *Andira inermis* (Leguminosae) en los bosques secos de Costa Rica (Frankie *et al*. 1976).

El comportamiento de los polinizadores tiene implicaciones importantes para la planta y, a su vez, el despliegue floral de una planta afecta el comportamiento de los animales. La oferta concentrada de néctar que proporcionan algunas especies de plantas con floraciones abundantes favorece el establecimiento de territorios, bien sea de colibríes o de grupos de abejas. Pero, la defensa de un territorio tiene implicaciones energéticas para el animal. Por una parte, reduce los costos de tiempo y de energía que genera la búsqueda de alimento. Por otra, genera costos asociados con la defensa del territorio. Entre un 0.4 y un 5.1 % de la energía total de tres especies de colibríes en el Cerro de la Muerte, en Costa Rica, se destina a defender el territorio (Wolf *et al*. 1976). El comportamiento territorial es facultativo y los animales tienen una gran plasticidad para asumirlo o dejarlo según sea el balance costo-beneficio. Existen varios análisis teóricos y empíricos sobre las circunstancias en las que es ventajoso defender un territorio. En general, los estudios empíricos han corroborado las predicciones de los modelos (Stiles & Wolf 1970, Wolf & Hainsworth 1971, Carpenter & MacMillen 1975a, Lyon *et al*. 1977, Boyden 1978, Copenhaver & Ewald 1980, Frost & Frost 1980, Gass & Lertzman 1980, Hixon *et al*. 1983, Gass & Sutherland 1985).

Para la planta, el establecimiento de un territorio también tiene ventajas y desventajas. La ventaja es que aumenta la frecuencia de visitas a las flores y la constancia del polinizador. Sin embargo, el movimiento de polen se restringe espacialmente y la mayoría es depositado en las flores del mismo individuo. Como consecuencia, se reduce el flujo de genes entre individuos y aumenta el grado de endogamia. Si la planta es autocompatible, el establecimiento de un territorio asegura un mínimo de polinización aunque ésta sea principalmente autogámica. En cambio, si la planta es auto-incompatible y el territorio alberga a un solo individuo, este comportamiento puede provocar una reducción general de la fecundidad. En estos casos, la mayoría de las polinizaciones exógamas son llevadas a cabo por aquellos polinizadores foráneos que logran irrumpir en el territorio, aunque sea brevemente. Las flores ubicadas en la periferia del territorio, donde es menos intensa la defensa, tienden a recibir las visitas de los intrusos. El papel de los intrusos no puede ser menospreciado. En poco menos de 12 horas de observación (3 días) una especie de colibrí, *Amazilia tzacatl*, en plena defensa de su territorio –unos arbustos de *Isertia hankeana* (Rubiaceae)– rechazó 599 visitas de otros colibríes y 236 visitas de abejas grandes (Boyden 1978). La frecuencia con la que ocurren las persecuciones aumenta con la densidad del territorio (Stiles & Wolf 1970). En algunos casos, sin embargo, la frecuencia de las intrusiones puede ser baja (Wolf & Hainsworth 1971).

En aquellas plantas que producen unas pocas flores a la vez no existe la posibilidad de que se establezcan territorios. Los animales que se

alimentan de estas especies invierten una proporción sustancial de su tiempo y energía en la búsqueda de alimento. Debido a la movilidad de los animales, cuantificar este gasto es difícil. Para la planta, el costo de esta estrategia es una baja frecuencia de visitas, pero esto se compensa con el bajo costo del despliegue floral y con una menor probabilidad de auto-polinización.

Estrategias de despliegue floral

La interacción entre una planta y sus polinizadores empieza cuando el polinizador es atraído a la flor. Los animales tienen la capacidad de asociar ciertas claves sensoriales (visuales u olfativas) con la disponibilidad de un recurso (Waser 1983). Las flores emiten aromas o tienen estructuras llamativas que anuncian, a larga distancia, la disponibilidad de polen o néctar. Cuanto más llamativa sea la señal, mayor es la probabilidad de que la planta sea detectada a distancia por un animal en búsqueda del recurso. Por ejemplo, algunos árboles tropicales presentan floraciones masivas que los hacen visibles a kilómetros de distancia (Frankie *et al*. 1974, Frankie 1975).

El despliegue floral, por lo tanto, determina, en primera instancia, la probabilidad de que un polinizador visite una flor. A mayor número de flores, mayor es el número de visitas a la planta (Whelan & Goldingay 1989, Rodríguez-R *et al*. 1992, Robertson & Macnair 1995, Brody & Mitchell 1997). Por lo tanto, se esperaría que las plantas estuvieran sujetas a presiones de selección en favor de un mayor número de flores. Sin embargo, existen dos factores en contra de una mayor producción de flores. Por una parte, la producción de flores conlleva un costo energético para la planta (Cunningham 1997), de modo que debe existir un límite fisiológico para el número de flores que se pueden producir. Por otra, un incremento en el número de flores no necesariamente se traduce en un mayor número de visitas por flor (Whelan & Goldingay 1989, Rodríguez-R *et al*. 1992, Robertson & Macnair 1995, Sabat & Ackerman 1996, Brody & Mitchell 1997), ni en una mayor producción de frutos.

En las especies hermafroditas no todas la flores de una planta producen fruto (Stephenson 1979, Bierzychudek 1981b, Sutherland & Delph 1984, Horvitz & Schemske 1988, Ree 1997). Este patrón es evidente aun en plantas involucradas en interacciones muy específicas como en el caso de los higuerones (Bronstein 1988). Se han propuesto varias hipótesis no necesariamente excluyentes para explicar este patrón (ver Sutherland 1986 para una revisión detallada). Una de las hipótesis que ha recibido mayor atención entre los investigadores es la hipótesis de la limitación de la polinización, o sea, la planta produce tantas flores como le es posible, dependiendo de la cantidad de recursos maternos disponibles para la reproducción, pero la polinización no es suficiente para fecundar todos los óvulos y desarrollar todos los ovarios. Varios experimentos en los que se ha incrementado de manera artificial la polinización (suplementando manualmente con polen compatible) han resultado en una mayor frecuencia de produción de frutos (Bierzychudek 1981b, Campbell 1987, Hainsworth *et al*. 1985, Horvitz & Schemske 1988, Zimmerman & Pike 1988, Goldingay & Whelan 1990, Stone 1995; pero ver McDade & Davidar 1984 y Young & Young 1992, para una revisión del tema). Estos experimentos apoyan empíricamente esta hipótesis. Sin embargo, se deben interpretar con cuidado puesto que las plantas pueden ajustar el número de frutos producidos de acuerdo con el nivel de polinización, bien sea a costa de la inversión reproductiva futura de la planta o de la inversión en otras áreas de la planta donde no se hizo la suplementación. Por lo tanto, este tipo de experimentos deberá contar con controles estrictos para evitar estas fuentes de error (Janzen 1977, McDade & Davidar 1984, Horvitz & Schemske 1988, Copland & Whelan 1989).

Una hipótesis alternativa propone que el exceso de flores le permite a la planta seleccionar, entre los ovarios en desarrollo, aquellos que producirían la mayor cantidad de semillas o la progenie de mejor calidad. El alto nivel de polinización y/o de aborto selectivo de frutos, observados en algunas especies, apoyan esta hipótesis (Bawa & Webb 1984, Snow & Roubik 1987, Bronstein 1988).

Estrategias de oferta de néctar

El alto costo de la producción del néctar podría constituirse en una presión de selección en favor de aquellas estrategias que maximicen el número de visitas eficaces con la mínima inversión de energía por parte de la planta (Pyke 1981). La planta podría "manipular" al polinizador a través de sus estrategias de secreción de néctar de acuerdo con los siguientes parámetros:

Calidad y cantidad del néctar

Es ventajoso para la planta ofrecer una recompensa por flor y/o por individuo que sea suficientemente atractiva para el polinizador de manera que garantice su interés en la planta individual y en las plantas de esa misma especie. Sin embargo, una oferta abundante de néctar debe ser balanceada por los costos de producción y por las presiones generadas por ladrones de néctar y polinizadores poco eficaces (Bolten & Feinsinger 1976). Además, una oferta excesiva puede saciar al polinizador en una sola flor y hacer que éste se detenga a digerir el néctar o regrese a su colmena o nido. Los animales por lo general aprovechan los períodos de descanso para acicalarse y en esta actividad se retiran el polen de las áreas del cuerpo que entrarían en contacto con flores visitadas en el futuro. Esto reduce la capacidad de dispersión de polen de la planta.

Aunque hay diferencias sustanciales entre especies en la cantidad y concentración de néctar que producen las flores, normalmente la producción de néctar por flor es inferior al volumen que requieren los polinizadores para saciarse. En un estudio con nueve colibríes tropicales, se estimó que el tamaño de sus buches es de 0.4-1.4 mililitros dependiendo del tamaño del animal (Hainsworth & Wolf 1972). Once especies de plantas de bosque seco, en las que se midió la máxima producción de néctar, tuvieron tasas de secreción entre 0.5 y 56 microlitros por día (Opler 1983). Es decir, que se requieren aproximadamente 1 600 flores llenas de *Hamelia patens* (la planta con menor secreción entre las observadas), o 32 flores de *Quassia amara* (la planta con mayor secreción) para llenar el buche de un colibrí de unos seis gramos de peso corporal. Estos estimados arrojan valores similares si se utilizan los datos de producción de néctar obtenidos por Feinsinger *et al*. (1986): 3.8-30.5 microlitros/día, (4 especies). Aun en el caso extremo de *Combretum farinosum* (Combretaceae), una liana de bosques húmedos, con una altísima producción de néctar, se requiere el néctar disponible, en forma natural, en 12 o 15 flores para llenar el buche de las dos especies de colibríes que la visitan (Schemske 1980). El resultado neto es que el animal se ve obligado a visitar varias flores seguidas para obtener la ración necesaria. Algunas especies tienen la capacidad de reabsorber el néctar cuando este se acumula excesivamente entre visitas (Nicolson 1995).

Varianza intra-individual en la producción de néctar

En un número grande de flores, la producción de néctar, por pequeño que sea el volumen de cada flor, puede ser sumamente onerosa para la planta. Entre las plantas visitadas por colibríes se ha encontrado una alta varianza intra-individual en la producción de néctar. Este patrón de distribución del néctar se ha llamado "bonanza-vacío" ("bonanza-blank") (Feinsinger 1978) y se ha propuesto como un mecanismo que favorece una tasa alta de visitación mientras que mantiene los costos de producción de néctar bajos. Este patrón sería el resultado de una o más estrategias de secreción de néctar, a saber: (i) unas flores producen néctar y otras no (Bell 1986, Feinsinger 1983b); (ii) todas las flores producen una cantidad igual de néctar, pero por un tiempo limitado (inferior a la vida de la flor) y de forma asincrónica, de modo que en un momento dado sólo una fracción de las flores secreta néctar; (iii) todas las flores secretan néctar todo el tiempo, pero mientras una producen grandes cantidades, otras producen muy poco (Corbert & Willmer 1981, Feinsinger 1983b, Opler 1983); (iv) en especies cuyas flores duran más de un día, la producción de néctar varía con la edad (Brink & deWet 1980, Schemske 1980, McDade 1986) y en un momento dado puede haber flores de varias edades. Esta varianza intra-individual en la

disponibilidad de néctar obliga al polinizador a visitar unas cuantas flores de más en cada recorrido para alcanzar el volumen necesario para saciarse. La estrategia funciona siempre y cuando el volumen de néctar promedio por flor sea suficiente para compensar en el animal los costos incurridos en la búsqueda del alimento. De otro modo, el animal puede ignorar a la planta.

Vale la pena aclarar que este patrón de bonanza-vacío ha sido documentado en unos pocos casos en los que se ha medido directamente la producción de néctar (Feinsinger 1978). En cualquier caso, debe diferenciarse del patrón de disponibilidad de néctar generado por las actividades de alimentación de los polinizadores, en las que, en un momento dado, las flores que han sido visitadas más recientemente tiene menos néctar que las que no lo han sido (Pleasants & Zimmerman 1983).

Interacciones a nivel de la población

Factores que afectan el flujo genético

En su búsqueda de alimento, los polinizadores transportan polen entre flores de distintos individuos. El movimiento de polen genera un flujo genético a nivel de la población. Asociado al concepto de flujo genético está el concepto de "vecindario genético". El vecindario genético es el área de una población dentro de la que el apareamiento es aleatorio (Levin & Kerster 1974). El tamaño del vecindario se puede expresar en unidades de área o en número de individuos (Richards 1986, p.175-180, Parra *et al*. 1993). Varios de los factores que determinan el flujo genético están a su vez determinados por las características de la planta y de los polinizadores, y por características externas.

Sistema reproductivo

La estructura de la población y el grado de exogamia dependen del sistema reproductivo y del grado de auto-incompatibilidad (Tabla 20.1) (Levin & Kerster 1971). Hipotéticamente, cualquier sistema reproductivo que promueva la exogamia debería aumentar el tamaño del vecindario (Levin & Kerster 1971). Se esperaría entonces que la heterostilia y la dioicía aumentaran el tamaño del vecindario porque el número de plantas que pueden donar polen para una determinada planta se reduce en una fracción dependiendo de la proporción de sexos o de morfos. Por ejemplo, en una especie dioica o en una especie distílica, y dada una relación de sexos/morfos 1:1, sólo la mitad de los individuos podrían aportar polen a cualquier planta femenina o del morfo opuesto. En el caso de la tristilia, y asumiendo una relación de morfos 1:1:1, sólo dos tercios de la población podrían aportar polen compatible para una determinada planta. Según Levin y Kerster (1971) el tamaño del vecindario aumentaría con estos dos sistemas reproductivos siempre y cuando la proporción de sexos o morfos sea cercana a 1:1. Sin embargo, la suposición de la relación de sexos 1:1, no puede hacerse a la ligera. Por ejemplo, en un tercio de los casos reportados para 55 especies dioicas de árboles del bosque tropical, se ha observado una relación significativamente distinta de 1:1 (Thomas & LaFrankie 1993).

Distribución espacial de las flores y las plantas

El comportamiento de alimentación de abejas y colibríes depende de la densidad del recurso. Los cambios en la densidad del recurso, por lo tanto, tienen el potencial de afectar el flujo genético. Sin embargo, el efecto no es lineal ni directamente proporcional (Fig. 20.3). Cuando la densidad de flores es alta, los animales tienden a establecer territorios o a concentrar sus movimientos en un área pequeña. Este comportamiento restringe el flujo de polen a las flores de un mismo parche o de un sólo individuo. Ocasionalmente, debido a la actividad de los intrusos, llega polen ya sea a los individuos o parches más cercanos y a algunos otros un poco más distantes. En la medida en que aumenta la distancia promedio entre flores cambia la estrategia de alimentación y se favorecen los animales ruteros u oportunistas. A

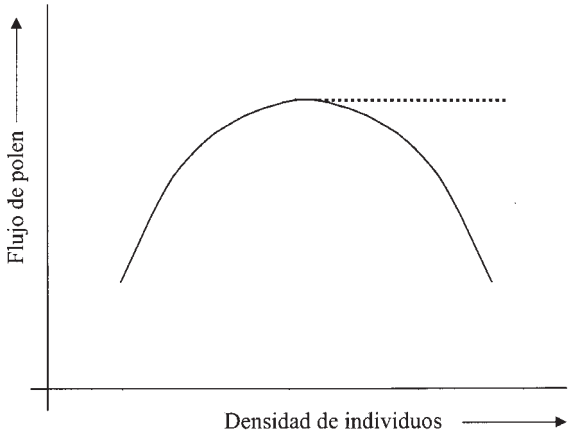


FIGURA 20.3 Flujo de polen, expresado en términos de la distancia entre la planta donante y la planta receptora, y generado por un polinizador generalista (línea continua) o por uno especialista (línea punteada) en función de la densidad de individuos en flor.

partir de este punto, a mayor grado de dispersión, mayor será el tamaño del vecindario. Sin embargo, existe un límite determinado por el grado de especificidad de la interacción entre la planta y el polinizador. A medida que aumentan las distancias entre los individuos de una especie, aumentan las probabilidades de que, entre una planta y otra, el polinizador se detenga a visitar flores de otra especie y pierda parte del polen en el proceso. Cuanto menor sea la especificidad de la relación, mayores serán las probabilidades de un desvío en el camino. Debido a la dificultad de seguir con detalle a un polinizador, no existen muchos estudios empíricos que pongan a prueba estos modelos. En el mejor de los casos se han descrito patrones de polinización en función de la distancia entre plantas. Uno de estos estudios ha encontrado que en plantas del género *Viola*, en la zona templada, el éxito de la polinización disminuye con la distancia promedio entre individuos (Beattie 1976).

La distribución espacial de las flores depende de la estrategia de floración de los individuos (Bawa 1983), del grado de sincronización entre ellos (Bawa 1983) y de la distribución espacial de los individuos (Sabat & Ackerman 1996). El máximo grado de densidad se produce en especies con floraciones masivas y sincrónicas ("big bang", *sensu* Gentry 1976) y cuyos individuos tienen una dispersión espacial agrupada. El extremo opuesto lo representan aquellas especies con baja densidad, pocas flores por individuo y baja sincronización en la floración. Dado que el comportamiento de búsqueda de los animales responde primordialmente a la dispersión de la recompensa, la que no necesariamente se correlaciona con el número de flores, su percepción dependerá del grado de disponibilidad de polen o de néctar (Zimmerman 1982). La dispersión espacial del recurso es generada, en primera instancia, por la dispersión espacial de las flores, pero también influyen la abundancia y la calidad de las recompensas que éstas producen. Entre las plantas polinizadas por colibríes, por ejemplo, existen especies que producen muchas flores de manera agrupada en el espacio, pero cada una de ellas produce poco néctar de baja concentración. En contraste, otras especies producen pocas flores por individuo, pero cada una de ellas produce néctar abundante y concentrado (Feinsinger *et al*. 1986, Stiles & Freeman 1993). Desde el punto de vista de un colibrí, ambas estrategias podrían generar la misma dispersión espacial de néctar. La distribución espacial del recurso generada por las plantas es subsecuentemente modificada por la actividad de los visitantes florales (polinizadores y parásitos) (Pleasants & Zimmerman 1979, 1983) y por la presencia de especies de plantas que mimetizan a las productoras pero que no ofrecen ningún recurso (Dafni 1984).

Patrones de vuelo de los polinizadores

El patrón de distancias recorridas por los polinizadores tiene una distribución típicamente leptocúrtica (Fig. 20.4); es decir, la gran mayoría de los vuelos entre plantas tienen lugar entre distancias muy cortas (usualmente a la planta vecina más cercana) y un menor número de vuelos tiene lugar entre distancias más largas, por lo que la frecuencia disminuye drásticamente con la distancia (Levin & Kerster 1974, Beattie 1976, Waddington 1981, Waser 1982, Parra *et al*. 1993, Young 1998b). Debido a sus características morfológicas y fisiológicas, los polinizadores difieren en las distancias de vuelo y, por lo tanto,

distintos tipos de polinizador generan vecindarios de distinto tamaño (Schmitt 1980, Waser 1982, Young 1988b, Ree 1997). Por ejemplo, en *Dieffenbachia longispatha*, dos especies de escarabajos polinizadores contribuyeron un 68 % y un 20 % del estimado del vecindario, respectivamente, mientras que un tercero contribuyó sólo el 12 % restante (Young 1988b).

Las distancias de vuelo, sin embargo, no necesariamente se homologan a flujo genético, debido a que las especies polinizadoras varían en su capacidad de cargar polen (Schmitt 1980). Dos polinizadores con el mismo patrón de distancias de vuelo pueden generar distintos patrones de flujo de polen si uno de ellos acarrea más polen que el otro (Spears 1983, Stone 1996) y si el polen de una planta llega a un mayor número de individuos coespecíficos ("pollen carry-over") (Waser & Price 1984, Thomson & Plowright 1980, Rasmussen & Brodsgaard 1992, Stone 1996). Por lo tanto, aunque las distancias de vuelo dan una indicación del tamaño del vecindario, es necesario medir directamente el flujo genético.

Medidas de flujo genético – tamaño del vecindario

Los estudios que han cuantificado o estimado el flujo genético por dispersión de polen en los trópicos son todavía muy pocos. En México se estimó de forma indirecta el flujo de polen de *Echeverria gibbiflora*, una planta suculenta, usando dos parámetros: (a) la distancia de vuelo de los polinizadores y (b) la distancia a la que se dispersó un polvo fluorescente con el que se marcaron las anteras (Parra *et al*. 1993). De acuerdo con la distancia de vuelo de los polinizadores, la distancia promedio de dispersión de polen sería de 72.2 cm, suponiendo que no hay transporte de polen más allá de la primera flor visitada (sin "pollen carryover"). El estimado a partir del polvo fluorescente arrojó una distancia media ligeramente mayor a los 92.1 cm. El vecindario genético, por lo tanto, se estimó en unos 17 m^2, o 19-21 individuos, según el método utilizado. El estimado de Parra y colaboradores está dentro del rango de tamaños

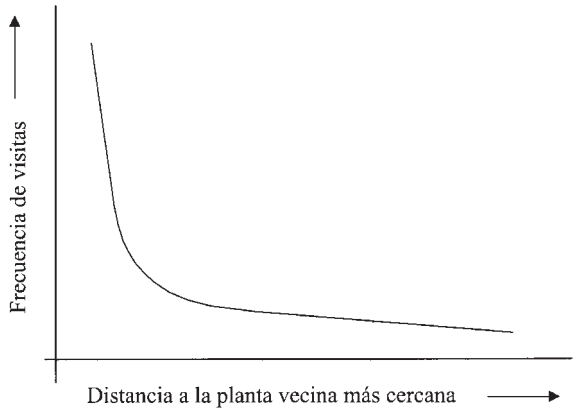


FIGURA 20.4 Distribución típica de la distancia de vuelo de los polinizadores, ya sea entre flores de un mismo individuo o entre distintos individuos en flor (Levin & Kerster 1974, Beattie 1976, Waddington 1981, Waser 1982, Young 1988b, Parra *et al*. 1993).

de vecindario para plantas herbáceas en la zona templada (0.7-572 m^2 ó 8-6154 individuos) (Richards 1986, p. 179).

En cambio, en una población de *Dieffenbachia longispatha* en la Estación Biológica La Selva, los vecindarios estimados con base en distancias de vuelo y tasas de captura y recaptura de los polinizadores son de 9-18 hectáreas, según el año (Young 1988b). La gran diferencia entre los valores reportados para *D. longispatha* y los conocidos para otras herbáceas incluyendo *Echeverria gibbiflora*, se debe a la baja densidad poblacional de *Dieffenbachia* en el sotobosque (Young 1988b). Richards (1986) señala que los tamaños de vecindario basados en distancias de vuelo deben ser interpretados con sumo cuidado, pues las medidas en las que se basan son muy puntuales y extremadamente variables espacial y temporalmente, tal y como lo demostró Young (1988b).

Recientemente se ha medido de manera directa e integral el flujo genético en árboles del bosque neotropical utilizando técnicas moleculares (Boshier *et al*. 1995, Chase *et al*. 1996, Stacy *et al*. 1996; ver Recuadro 13.1). Uno de estos estudios se realizó con 28 individuos de *Pithecellobium elegans*, un árbol de dosel de bosques de tierras bajas en Costa Rica que es polinizado por polillas de la familia Sphyngidae

(Chase *et al*. 1996). Los árboles se encontraban separados por una distancia promedio de 27 m. Este estudio arrojó una distancia promedio de flujo genético de 142 m, con un máximo observado de 350 m. Los autores de este estudio estiman que el promedio encontrado es un valor subestimado pues la mayoría de las semillas habían sido fecundadas por individuos que estaban fuera del área de estudio. En contraste con los patrones de flujo de polen inferidos a partir de las distancia de vuelo de los polinizadores, los eventos de fecundación en *P. elegans* no tuvieron lugar entre vecinos más cercanos.

En contraste, en una población costarricense de *Cordia alliodora*, un árbol de bosques húmedos y semicaducifolios de Centro América y Sur América, que es polinizado por polillas pequeñas y posiblemente por abejas, se observó que la mayoría del polen que produjo semilla se originó a menos de 75 metros de los árboles madre. Sin embargo, una proporción baja pero sustancial recorrió distancias de por lo menos 280 metros (Boshier *et al*. 1995). *Calophyllum longifolium*, *Spondias mombin* y *Turpinia occidentalis*, tres especies de árboles de bosques húmedos de Centro América y el norte de Suramérica, polinizadas por insectos, mostraron resultados variados (Stacy *et al*. 1996). El 62 % de las semillas de *C. longifolium* se produjo por polen dispersado por lo menos 210 m. En contraste, el 90 % de las semillas de *S. mombin* y entre el 63 y el 100 % de las semillas de *T. occidentalis* fueron fecundadas por polen del vecino más cercano. En las tres especies, sin embargo, se detectó presencia de polen proveniente de por lo menos 300 metros de distancia. Parte de las diferencias entre especies se puede atribuir al efecto de la distribución espacial de los adultos sobre los patrones de dispersión de polen, con un mayor flujo de polen entre individuos más dispersos y un menor flujo de polen entre los más agregados (Stacy *et al*. 1996). Los vecindarios estimados para la poblaciones estudiadas de *C. longifolium*, *S. mombin* y *T. occidentalis* fueron de 60, 40 y 40 ha respectivamente (Stacy *et al*. 1996).

Los estudios anteriores indican que las semillas de los árboles tropicales son, en su mayoría, fecundadas por individuos que se encuentran relativamente cerca, y que una proporción menor, pero importante, es producto del flujo de polen proveniente de distancias grandes (explicado en detalle en el capítulo 13). Además, los resultados coinciden con observaciones realizadas en la zona templada con plantas herbáceas, las cuales indican que el flujo de polen depende en buena parte de la distribución espacial de las plantas, y podría, además, estar fuertemente afectado por el comportamiento de los polinizadores más eficaces. Vale la pena aclarar que, debido a que las densidades efectivas de las plantas (sólo se consideran aquellas en flor) y las características de los polinizadores varían de una estación a otra, el tamaño de los vecindarios también varía. Por lo tanto, los estimados deben usarse únicamente como valores guía (ver la Tabla 13.2 para otros estimados en varias especies de árboles neotropicales).

Interacciones a nivel de comunidades

Interacciones entre animales

En los trópicos las interacciones planta-polinizador son sumamente dinámicas pues dependen de un recurso cambiante e impredecible. A medida que las plantas florecen y dejan de florecer, la disponibilidad de flores cambia en el tiempo y en el espacio. A este cambio constante, los polinizadores responden ajustando sus dietas, sus estrategias de búsqueda de alimento y su distribución espacial (Feinsinger 1976). En consecuencia, los animales pueden verse temporalmente limitados por recursos y esto puede generar una intensa competencia intra específica e interespecífica (Feinsinger 1976, Feinsinger *et al*. 1985).

Las decisiones que toman los individuos con respecto al tipo de recurso que utilizan están determinadas por la disponibilidad relativa del recurso, su retorno energético, la capacidad del animal de obtenerlo y las interacciones con otros individuos de su especie y de otras especies. Así, algunos individuos tienden a ser más especialistas en su dieta que otros. En conjunto, las decisiones alimentarias de los individuos definen el patrón de uso del recurso por parte de

la especie (Feinsinger & Poole 1981). Entre los colibríes tropicales existe un cierto grado de partición de los recursos de acuerdo con la estrategia de forrajeo que utilizan las distintas especies y el grado de correspondencia en la morfología de flores y animales (Feinsinger & Colwell 1978). Sin embargo, dentro de cada grupo, y aun entre grupos, existe un alto grado de superposición en la dieta de las especies (Feinsinger 1976, 1978; Snow & Snow 1980, 1986; Feinsinger *et al*. 1985, 1988a; Murcia 1987a, Cotton 1998). Existe también superposición en dietas entre colibríes y otros grupos de nectarívoros como abejas y mariposas.

Entre los himenópteros existen distintos grados de especificidad en la dieta (Roubik 1989) y se observan desde especies involucradas en relaciones sumamente específicas, pasando por especies que establecen asociaciones con grupos o familias particulares de plantas, hasta especies que traen a la colmena polen de una gran diversidad específica (Roubik 1989). Los pocos estudios realizados sobre las dietas de himenópteros en los trópicos indican un alto potencial de competencia interespecífica. En Guayana Francesa, por ejemplo, las abejas mieleras (*Apis mellifera*) y dos especies de abejas meliponinas nativas muestran hasta un 50 % de superposición en la dieta (Roubik 1983). En Panamá y Brasil también se ha observado un alto grado de superposición entre especies (Roubik 1989, p. 152). Y en Costa Rica, hasta 13 especies de abejas coinciden en *Dipteryx panamensis*, un árbol emergente (Perry & Starret 1980).

Entre las especies que comparten el mismo tipo de planta puede haber un cierto grado de partición del recurso debido a desfases temporales y espaciales en su utilización. En *Ipomoea batatas*, por ejemplo, las abejas más grandes visitan las flores en la mañana y hacia el final del día, cuando el néctar es más abundante, mientras que las pequeñas visitan las flores hacia el medio día cuando hay menos néctar y la temperatura ambiental es más alta (Real 1981).

Interacciones entre plantas

La baja especificidad en la dieta de los animales implica que los animales visitan plantas de distintas especies de forma indiscriminada. En el bosque nublado de Monteverde, en Costa Rica, es posible encontrar, en el plumaje de un colibrí, granos de polen de 16 especies de plantas, aunque la mayoría de los individuos carga entre 1 y 6 especies en promedio (Feinsinger *et al*. 1987). En Costa Rica, trece de las 19 especies de abejas que visitan *Dipteryx panamenesis* llevan granos de polen que pertenecen a entre dos y seis especies de plantas (Perry & Starret 1980). Como resultado, pueden generarse distintos tipos de interacciones entre las plantas mediadas por polinizadores comunes, lo cual tendría implicaciones sobre la estructura de la comunidad (Feinsinger 1987b). Por una parte, puede generarse competencia entre las plantas por los servicios de los polinizadores (Feinsinger 1978, Zimmerman 1980), o interferencia, por la transferencia de polen a los estigmas de plantas heteroespecíficas (Feinsinger & Tiebout 1991, Murcia & Feinsinger 1996). Por otra parte, existe el potencial de facilitación entre especies que atraen conjuntamente polinizadores a un área.

Competencia interespecífica por polinizadores

La reproducción de algunas plantas tropicales está limitada por la disponibilidad de polen (Haber & Frankie 1982, Koptur 1984, Feinsinger *et al*. 1986, Horvitz & Schemske 1988, Zimmerman & Aide 1989). Este fenómeno no es exclusivo de los trópicos (Zimmerman 1980, Bierzychudek 1981b, Morse & Fritz 1983, Whelan & Goldingay 1986, Campbell 1987, Zimmerman & Pike 1988, Copland & Whelan 1989, Goldingay & Whelan 1990, Young & Young 1992, Niesenbaum 1993, Ganger 1997) y podría obedecer a la competencia que se establece entre las especies de plantas por los polinizadores. De ser así, se esperaría que entre las plantas se favorecieran aquellas estrategias que minimizaran tal competencia. Algunas de la estrategias que se han propuesto son las siguientes:

Desplazamiento de fenologías. Stiles (1975) observó que la distribución temporal de los picos de floración de las especies de plantas polinizadas por colibríes en el bosque de la Estación Biológica La Selva era más regular de

lo que se esperaría si los picos de floración estuvieran definidos aleatoriamente. El autor concluyó que esta dispersión temporal era el resultado de presiones de selección que minimizaban la competencia interespecífica. Esta conclusión fue cuestionada posteriormente pues había desacuerdo en cuanto al modelo nulo utilizado para probar la hipótesis (Poole & Rathcke 1979, ver también respuesta de Stiles adjunta). Estudios descriptivos y pruebas contra diversos modelos nulos han indicado que la distribución de los picos de floración no es aleatoria en el tiempo (Hilty 1980, Wheelwright 1985, Armbruster 1986, pero ver Murray *et al*. 1987). Debido a que las pruebas han resultado muy sensibles al tipo de modelo nulo utilizado (Armbruster 1986) y a que existen pocos estudios de largo plazo que muestren patrones en la floración de las especies año tras año (ver capítulo 17) no se ha llegado a un consenso sobre el verdadero papel que juega la competencia por polinizadores en la evolución de la fenología floral de las plantas.

Además de influir en el tiempo de floración, la competencia por polinizadores podría influir en la forma de la curva de floración de las especies. Un análisis sobre la forma de las curvas de floración de 57 especies subalpinas (Thomson 1980) mostró que las curvas de producción de flores a lo largo de la estación de floración no tienen una distribución normal (como se suele ilustrar), sino que tienen un cierto sesgo en una u otra dirección. El 74 % de las plantas muestran un sesgo en favor de una floración más sincrónica entre individuos al principio de la floración. Para explicar este patrón, Thomson (1980) propuso que sería más favorable para las plantas una mayor sincronización al principio de la floración pues esto permitiría una rápida fijación de una imagen de búsqueda entre los polinizadores. Se desconoce si este patrón ocurre también en los trópicos.

Desplazamiento en morfologías. Un animal que visita indiscriminadamente flores de distintas especies puede transferir el polen de una especie al estigma de otra. Esta transferencia de polen interespecífico puede acarrear consecuencias negativas para ambas especies de planta (Waser 1978, Waser & Fugate 1986, Feinsinger & Tiebout 1991, Murcia & Feinsinger 1996). Para la planta donante, el efecto es negativo porque pierde parte de su polen en superficies de especies ajenas y por lo tanto se reduce su éxito reproductivo masculino (Murcia & Feinsinger 1996). Para la planta receptora el efecto es negativo porque los granos de polen ajenos a la especie pueden interferir física o químicamente con la germinación del polen coespecífico, y reducir así el éxito reproductivo femenino de la planta (Waser 1978, Waser & Fugate 1986).

La arquitectura de la flor estaría relacionada con el punto del cuerpo del animal en el que se deposita el polen, y del cual lo recoge el estigma (Ramírez 1989, Murcia & Feinsinger 1996). Supuestamente, las especies que depositan polen en las mismas partes de un animal experimentarían una mayor competencia por interferencia. Presumiblemente, los efectos negativos de la transferencia interespecífica de polen constituirían presiones de selección en favor de un desplazamiento morfológico de las estructuras reproductivas entre plantas que florecen simultáneamente y que comparten polinizadores. Esta hipótesis denominada "hipótesis de la arquitectura sexual" por Murcia y Feinsinger (1996) ha sido central para generar teorías sobre la evolución de las flores y de las interacciones con sus polinizadores (Stebbins 1970, Levin 1978). Sin embargo, en el bosque montano de Monteverde, Costa Rica, aquellas plantas que experimentan mayor superposición en sus floraciones no necesariamente exhiben baja superposición en morfología (Murray *et al*. 1987). Para analizar los mecanismos que podrían estar involucrados en la transferencia interespecífica de polen se realizó un estudio experimental con seis especies de plantas de bosque nublado polinizadas por una misma especie de colibrí. Este estudio indicó que el grado de transferencia interespecífica de polen no está asociado con el grado de similitud de la morfología sexual de las flores (Murcia & Feinsinger 1996). Aparentemente, otras estructuras florales, como la corola, juegan un papel tan importante en la interferencia entre especies como las partes reproductivas (Murcia & Feinsinger 1996). Este estudio encontró además un efecto significativo en la reducción de

la función masculina de las flores, pero no encontró evidencias de reducción de la función femenina por ocupación del área estigmática por polen foráneo.

Facilitación entre especies

La floración simultánea de dos especies no necesariamente representa un impacto negativo para ambas (Feinsinger 1987b). Para aquellas especies que normalmente producen pocas flores o que se encuentran al principio o al final de su estación de floración, el despliegue floral es limitado y los animales en busca de alimento podrían pasar de largo sin advertir la presencia de la planta. La presencia de flores de otras especies podría tener un efecto positivo, porque los polinizadores podrían verse atraídos a un parche por el conjunto de flores de distintas especies. Este efecto positivo estaría balanceado por cualquier efecto negativo de la transferencia interespecífica de polen. Todas las pruebas empíricas de esta hipótesis han estado restringidas a la zona templada (Laverty 1992).

Interacciones entre plantas y animales

Las interacciones entre las plantas y sus polinizadores son por demás dinámicas en el tiempo y heterogéneas en el espacio. Una especie de planta puede experimentar en un momento dado y simultáneamente competencia intraespecífica y competencia interespecífica por polinizadores, facilitación por la presencia de algunas especies de plantas en el vecindario inmediato, presiones de selección direccionales u opuestas, ejercidas por una o varias especies de polinizador sobre la oferta del recurso, forma, tamaño y color de la flor y el despliegue floral. Más tarde en la estación de floración, todas estas variables pueden cambiar, variando la intensidad y dirección de los efectos y las fuerzas selectivas. Los estudios sobre las interacciones entre plantas y colibríes en un bosque nublado de Costa Rica han demostrado su increíble complejidad (Feinsinger 1976, 1978, Feinsinger *et al*. 1986, 1987, 1988a,b; 1991; Feinsinger & Colwell 1978, Linhart *et al*. 1987a,b; Murray *et al*. 1987, Feinsinger & Tiebout 1991, Murcia & Feinsinger 1996). Esta complejidad no es exclusiva de este lugar, pero hacen falta estudios detallados y a largo plazo para determinar hasta dónde esta percepción de las interacciones entre las comunidades de plantas y sus polinizadores es representativa de otros bosques neotropicales.

Impacto de las actividades humanas en la polinización

Las interacciones entre plantas y polinizadores son vulnerables a las actividades productivas de los humanos. Las actividades que reducen la cobertura, aíslan o alteran un hábitat, así como aquéllas que atacan a un grupo específico de organismos (p. ej., fumigaciones aéreas o talas selectivas) inciden, de manera directa, sobre las probabilidades de persistencia de las especies y, de manera indirecta, sobre las especies con las que interactúan (ver capítulo 22). En el caso específico de las interacciones planta-polinizador, los efectos de tales actividades pueden manifestarse a través de sus efectos sobre las plantas, los polinizadores o ambos.

La fragmentación puede tener un efecto negativo sobre el sistema al generar cambios en la abundancia y en la composición de los polinizadores, en la abundancia y en la composición de la oferta floral, y en la estructura reproductiva de las poblaciones de plantas (Murcia 1996, Rathcke & Jules 1993). En el bosque amazónico del área de Manaos (Brasil) y en el Chaco Serrano de Argentina se han detectado cambios en la abundancia y en la composición de las comunidades de abejas como consecuencia de la fragmentación (Aizen & Feinsinger 1994a,b). Estos cambios tienen efectos negativos sobre aquellas plantas que se encuentran en los fragmentos más pequeños y pueden manifestarse de una manera drástica, por ejemplo una reducción en el número de tubos polínicos o en la producción de semillas (Aizen & Feinsinger 1994a,b), o de una manera sutil, a través de la composición genética del polen que acarrean los distintos tipos de polinizadores.

Los cambios en la abundancia y en la composición de la oferta floral podrían afectar de una manera más grave a las especies que mantienen interacciones específicas (p. ej., las interacciones entre las avispas agaónidas y las especies de *Ficus*) (Bronstein 1988, Bronstein *et al*. 1990) que a las que mantienen interacciones laxas con varias especies de plantas o polinizadores. Sin embargo, existe la posibilidad de que en aquellos grupos de especies que mantienen interacciones poco específicas también haya efectos, que aunque parezcan sutiles son importantes (Murcia 1996). La fragmentación también puede afectar la distribución espacial de individuos que son sexualmente compatibles, lo que reduciría su potencial de polinización. Estos efectos pueden ser mas drásticos en aquellas especies obligatoriamente exógamas (Murcia 1996). Por ejemplo, si por cuestiones aleatorias en un fragmento quedaran aislados individuos de un solo morfo o sexo, sus probabilidades de recibir polen del morfo o sexo opuesto serían muy bajas o incluso nulas (Murcia 1996). Los efectos más graves recaerían sobre los árboles del dosel y del subdosel, puesto que las poblaciones de individuos reproductivos son poco densas en relación con las de arbustos y herbáceas. La exposición al hábitat (matriz) que rodea los fragmentos también puede afectar negativamente a plantas y animales. Los insecticidas que se aplican en las cosechas aledañas a los fragmentos de bosque, por ejemplo, pueden reducir las poblaciones de insectos en dichos lugares (Buchman & Nabham 1996). Aunque es posible que las interacciones planta-polinizador sean resistentes al efecto de las perturbaciones humanas –debido a que muy pocas son de alta especificidad– es indispensable identificar cuáles tipos de perturbación son más impactantes y cuáles grupos de plantas y polinizadores son más vulnerables a esos impactos con el fin de mitigarlos.

Líneas futuras de investigación

A pesar de los numerosos artículos que describen sistemas reproductivos e interacciones peculiares entre plantas y polinizadores tropicales, el desarrollo del campo de la ecología de la polinización en el neotrópico está en su infancia. A lo largo de este capítulo se ha hecho evidente el sinnúmero de vacíos en nuestro conocimiento. Llenar estos vacíos requiere algo más que interés y entusiasmo. Con excepción de los estudios de flujo de polen, que requieren técnicas moleculares costosas, la mayoría de los estudios de polinización se pueden realizar con técnicas sencillas y baratas. Existen dos fuentes de información excelentes sobre técnicas de polinización que detallan las técnicas y sus variaciones, discuten el contexto teórico de las preguntas que se pueden responder con esas técnicas, e indican los proveedores de los suministros necesarios (Kearns & Inouye 1983, Dafni 1992). A continuación se propone una serie de líneas de trabajo que requieren más investigación y que permitirían un desarrollo conceptual mas sofisticado del tema. Algunas de ellas ya habían sido presentadas por Feinsinger (1987a), pero vale la pena volverlas a presentar aquí. Tal como lo refleja la longitud de este capítulo el tema es suficientemente amplio y con injerencia en muchos aspectos de la biología para acomodar a todos los gustos.

1. Algunos grupos importantes de polinizadores han recibido poca o ninguna atención; por ejemplo, polillas, murciélagos, colibríes de tierras bajas, abejorros y abejas del dosel. Es necesario determinar cuáles son sus requerimientos como visitantes florales, las características del recurso (densidad espacial y variación espacial y temporal), sus respuestas a los cambios temporales y espaciales en la oferta de recompensas florales y su papel como dispersores de polen.
2. Es necesario ahondar en nuestro conocimiento sobre aquellos grupos en los cuales se ha trabajado algo más, pero de los cuales se sabe poco. La mayor parte de los estudios neotropicales en este campo se ha concentrado en Costa Rica y con menor intensidad en México, y esporádicamente en Venezuela, Colombia y Brasil.
3. Poco se conoce sobre los sistemas reproductivos de las plantas, especialmente aquellos detalles que no son

obvios a partir de la morfología floral. Es importante, además, determinar cuáles factores modulan o limitan los niveles de polinización. Excepto por un puñado de especies, se desconoce realmente cuál es el grado de auto-incompatibilidad y si esta es facultativa o no, o cuáles son los requerimientos mínimos de polen para la producción de fruto.

4. Aunque los sistemas de polinización son redundantes, es decir, varias especies de polinizadores visitan la misma especie de planta, se desconoce cuáles son las implicaciones a corto (cantidad) y largo plazo (calidad del polen) para la planta en la interacción con las distintas especies.

5. A nivel de comunidades, poco se conoce sobre los ritmos a corto (mensuales o anuales) o largo plazo (supra-anuales) de la oferta de recursos y de la dinámica de los polinizadores.

6. Efectos de las actividades humanas sobre distintos grupos de polinizadores y plantas y sobre sus interacciones. Se han realizado algunos estudios sobre flujo genético sobre árboles en hábitats alterados, y existen algunos estudios sobre efectos de fragmentación (ver capítulo 13) pero se desconoce qué tan generalizados son los efectos en distintos tipos de ecosistemas y con diversos patrones espaciales de perturbación. Igualmente, es necesario determinar el efecto que tienen las actividades que ocurren en la matriz no boscosa sobre la supervivencia y el comportamiento de los polinizadores y su interacción con las plantas. Por ejemplo, la oferta de néctar generada por especies que florecen masivamente y que pueden atraer a los polinizadores de los fragmentos de bosque aledaño (café, heliconias).

Literatura citada

Ackerman, J. D., M. R. Mesler, K. L. Lu, & A. M. Montalvo. 1982. Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera:Apidae): vagabonds or trapliners? Biotropica **14**: 241-248.

Ågren, J. & D. W. Schemske. 1991. Pollination by deceit in a neotropical monoecious herb, *Begonia involucrata*. Biotropica **23**: 235-241.

Aizen, M. A. & P. Feinsinger. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. Ecology **75**: 330-351.

Aizen, M. A. & P. Feinsinger. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". Ecological Applications **4**: 378-392.

Andrade, B. M., A. T. Oliveira-Filho, & A. Soares. 1996. Pollination and breeding system of *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae) in south-eastern Brazil. Journal of Tropical Ecology **12**: 313-320.

Anstett, M. C., M. Hossaert-McKey, & F. Kjellberg. 1997. Figs and fig pollinators: Evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. Trends in Ecology and Evolution **12**: 94-99.

Arizmendi, M. C., C. A. Domínguez, & R. Dirzo. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. Functional Ecology **10**: 119-127.

Armbruster, W. S. 1986. Reproductive interactions between sympatric *Dalechampia* species: are natural assemblages "random"or organized? Ecology **67**: 522-533.

Baker, H. G. & I. Baker. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. Pp. 131-171 *en* M. H. Nitecki, editor. Biochemical aspects of evolutionary biology. The University of Chicago Press, USA..

Baker, H. G. & I. Baker. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. Pp. 117-141 *en* C. E. Jones & R. J. Little, editores. Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold, USA.

Baker, H. G., P. A. Opler, & I. Baker. 1978. A comparison of the amino acid complements of floral and extrafloral nectars. Botanical Gazzette **139**: 322-332.

Baker, H. G., I. Baker, & S. A. Hodges. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and the subtropics. Biotropica **30**: 559-586.

Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution **28**: 85-92.

Bawa, K. S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. New Zealand Journal of Botany **17**: 521-524.

Bawa, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. Pp. 394-410 *en* C. E. Jones & R. J. Little, editores. Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand Reinhold, USA.

Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of Ecology and Systematics **21**: 399-422.

Bawa, K. S. & J. H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Gardens **68**: 254-274.

Bawa, K. S. & P. A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest trees. Evolution **29**: 167-179.

Bawa, K. S. & C. J. Webb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. American Journal of Botany **71**: 736-751.

Bawa, K. S., D. R. Perry, & J. H. Beach. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. American Journal of Botany **72**: 331-345.

Beaman, R. S., P. J. Decker, & J. H. Beaman. 1988. Pollination of Rafflesia (Rafflesiaceae). American Journal of Botany **75**: 1148-1162.

Beattie, A. J. 1976. Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. Oecologia **25**: 291-300.

Bell, G. 1986. The evolution of empty flowers. Journal of Theoretical Biology **118**: 253-258.

Bernal, R. & F. Ervick. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to staphylinid beetles. Biotropica **28**: 682-696.

Bernhardt, P., J. Kenrick, & R. B. Kox. 1984. Pollination biology and the breeding system of *Acacia retinoides* (Leguminosae: Mimosoideae). Annals of the Missouri Botanical Garden **71**: 17-29.

Bertin, R. I. 1982. Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*; Bignoniaceae). American Journal of Botany **69**: 122-134.

Best, L. S. & P. Bierzychudek. 1982. Pollinator foraging on foxglove (*Digitalis purpurea*): a test of a new model. Evolution **36**: 70-79.

Bierzychudek, P. 1981a. *Asclepias*, *Lantana*, and *Epidendrum*: a floral mimicry complex? Biotropica **13**: 54-58.

Bierzychudek, P. 1981b. Pollinator limitation of plant reproductive effort. American Naturalist **117**: 838-840.

Boggs, C. L. 1988. Rates of nectar feeding in butterflies: effects of sex, size, age, and nectar concentration. Functional Ecology **2**: 289-295.

Bolten, A. B. & P. Feinsinger. 1976. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? Biotropica **10**: 307-309.

Bond, W. J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. Philosophical Transactions of the Royal Society of London **344**: 83-90.

Boshier, D. H., M. R. Chase, & K. S. Bawa. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 3. Gene flow, neighborhood, and population substructure. American Journal of Botany **82**: 484-490.

Boyden, T. C. 1978. Territorial defense against hummingbirds and insects by tropical hummingbirds. Condor **80**: 216-221.

Brink, D. & J. M. J. deWet. 1980. Interpopulation variation in nectar production in *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). Oecologia **47**: 160-163.

Brody, A. K. & R. J. Mitchell. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and predispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis agregatta*. Oecologia **110**: 86-93.

Bronstein, J. L. 1988. Limits to fruit production in a monoecious fig: consequences of an obligate mutualism. Ecology **69**: 207-214.

Bronstein, J. L., P.-H. Gouyon, C. Gliddon, F. Kjellberg, & G. Michaloud. 1990. The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study. Ecology **71**: 2145-2156.

Buchmann, S. L. & G. P. Nabhan. 1996. The Forgotten Pollinators. Island Press, USA.

Bullock, S. H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. Biotropica **26**: 172-179.

Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica **17**: 287-301.

Campbell, D. R. 1987. Interpopulational variation in fruit production: The role of the pollination-limitation in the Olympic mountains. American Journal of Botany **74**: 269-273.

Cane, J. H. 1993. Reproductive role of sterile pollen in *Saurauia* (Actinidaceae), a cryptically dioecious Neotropical tree. Biotropica **25**: 493-495.

Caraco, T. 1980. On foraging time allocation in a stochastic environment. Ecology **61**: 119-128..

Carpenter, F. L. & R. E. MacMillen. 1975a. Threshold model of feeding territoriality: A test with an Hawaiian honeycreeper.Technical Report. U.S. IBP Island Ecosystems Integrated Research Program.

Carpenter, F. L. & R. E. MacMillen. 1975b. Pollination energetics and foraging strategies in a Metrosideros-honeycreeper association.Technical Report. U.S. IBP Island Ecosystems Integrated Research Program.

Carthew, S. M. & R. L. Goldingay. 1997. Non-flying mammals as pollinators. Trends in Ecology and Evolution **12**: 104-108.

Chase, M. R., C. Moller, R. Kesseli, & K. S. Bawa. 1996. Distant gene flow in tropical trees. Nature **383**: 398-399.

Clark, A. G. & T.-H. Kao. 1994. Self-incompatibility: Theoretical concepts and evolution. Pp. 220-242 *en* E.

G. Williams, A. E. Clarke, & R. B. Knox, editores. Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.

Colwell, R. K., B. J. Betts, P. Bunnell, F. L. Carpenter, & P. Feinsinger. 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. The Condor **76**: 447-484.

Colwell, R. K. 1995. Effects of nectar consumption by the hummingbird flower mite *Proctolaelaps kirmsei* on nectar availability in *Hamelia patens*. Biotropica **27**: 206-217.

Copenhaver, C. & P. W. Ewald. 1980. Cost of territory establishment in hummingbirds. Oecologia **46**: 155-160.

Copland, B. J. & R. J. Whelan. 1989. Seasonal variation in flowering intensity and polination limitation of fruit set in four co-occurring Banksia species. Journal of Ecology **77**: 509-523.

Corbert, S. A. & P. G. Willmer. 1981. The nectar of *Justicia* and *Columnea*: Composition and concentration in a humid tropical climate. Oecologia **51**: 412-418.

Corbet, S. A., H. Chapman, & N. Saville. 1988. Vibratory pollen collection and flower form: bumble-bees on *Actinidia*, *Symphytum*, *Borago* and *Polygonatum*. Functional Ecology **2**: 147-155.

Cotton, P. A. 1998. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. Ibis **140**: 512-521.

Cunningham, S. A. 1997. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. Oecologia **111**: 36-44.

Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. Annual Review of Ecology and Systematics **15**: 259-278.

Dafni, A. 1992. Pollination Ecology: A practical approach.Oxford University Press, UK.

Dafni, A. & P. G. Kevan. 1994. An hypothesis on complementary amino acids in nectar. Evolutionary Theory **10**: 259-260.

Darwin, C. 1877. The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. Edición facsímil 1984. The University of Chicago Press, USA

Darwin, C. 1888. The different forms of flowers on plants of the same species. Edición facsímil 1986. The University of Chicago Press, USA.

Diamond, J. M., W. H. Karasov, D. Phan, & F. L. Carpenter. 1986. Digestive physiology is a determinant of foraging bout frequency in hummingbirds. Nature **320**: 62-63.

Dressler, R. L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). Annual Review of Ecology and Systematics **13**: 373-394.

Eguiarte, L., C. Martinez del Rio, & H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. Biotropica **19**: 74-82.

Ervik, F. & J. P. Feil. 1997. Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. Biotropica **29**: 309-317.

Faegri, K. & L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, UK.

Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. Ecological Monographs **46**: 257-291.

Feinsinger, P. 1977. Notes on the hummingbirds of Monteverde, Cordillera de Tilarán, Costa Rica. Wilson Bulletin **89**: 159-163.

Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. Ecological Monographs **48**: 269-287.

Feinsinger, P. 1983a. Coevolution and pollination. Pp. 282-311 *en* D. Futuyma & M. Slatkin, editores. Coevolution. Sinauer Associates, USA.

Feinsinger, P. 1983b. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit humingbirds. Biotropica **15**: 48-52.

Feinsinger, P. 1987a. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. Revista Chilena de Historia Natural **60**:285-319.

Feinsinger, P. 1987b. Effects of plant species on each other's pollination: Is community structure influenced. Trends in Ecology and Evolution **2**: 123-126.

Feinsinger, P. & S. B. Chaplin. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. American Naturalist **109**: 217-224.

Feinsinger, P. & R. K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. American Zoologist **18**: 779-795.

Feinsinger, P. & R. W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. Ecology **62**: 27-32.

Feinsinger, P. & L. A. Swarm. 1982. "Ecologial release," seasonal variation in food supply, and the hummingbird *Amazilia tobaci* on Trinidad and Tobago. Ecology **63**: 1574-1587.

Feinsinger, P. & H. M. Tiebout III. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: Laboratory experiments on a mechanism. Ecology **72**: 1946-1952.

Feinsinger, P., J. A. Wolfe, & L. A. Swarm. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. Ecology **63**: 494-506.

Feinsinger, P., L. A. Swarm, & J. A. Wolfe. 1985. Nectar - feeding birds on Trinidad and Tobago: comparison of

diverse and depauperate guilds. Ecological Monographs **55**: 1-28.

Feinsinger, P., K. G. Murray, S. Kinsman, & W. H. Busby. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. Ecology **67**: 449-464.

Feinsinger, P., J. H. Beach, Y. B. Linhart, W. H. Busby, & K. G. Murray. 1987. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. Ecology **68**: 1294-1305.

Feinsinger, P., H. M. Tiebout III, & B. E. Young. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? field experiments. Ecology **72**: 1953-1963.

Feinsinger, P., W. H. Busby, K. G. Murray, J. H. Beach, W. Z. Pounds & Y. B. Linhart. 1988a. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. American Naturalist **131**: 33-57.

Feinsinger, P., W. H. Busby & H. M. Tiebout III. 1988b. Effects of indiscriminate foraging by tropical hummingbirds on pollination and plant reproductive success: experiments with two tropical treelets (Rubiaceae). Oecologia **76**: 471-474.

Frankie, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. Pp. 192-209 *en* Gilbert, L. E. & P. H. Raven, Editores. Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, USA.

Frankie, G. W.; H. G. Baker, & P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology **62**: 881-919.

Frankie, G. W., P. A. Opler, & K. S. Bawa. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. Journal of Ecology **64**: 1-9.

Frankie, G. W., W. A. Haber, P. A. Opler, & K. S. Bawa. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. Pp. 411-447 *en* C. E. Jones & R. J. Little, editores. Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold, USA.

Freeman, C. E., R. D. Worthington, & M. S. Jackson. 1991. Floral nectar sugar compositions of some south and south east Asian species. Biotropica **23**: 568-574.

Frost, S. K. & P. G. H. Frost. 1980. Territoriality and changes in resource use by sunbirds at *Leonotis leonurus* (Labiatae). Oecologia **45**: 109-116.

Ganger, M. T. 1997. The influence of pollen addition and ramet isolation on current sexual reproduction in a clonal herb. Oecologia **110**: 231-236.

Gass, C. L. & K. P. Lertzman. 1980. Capricious mountain weather: a driving variable in hummingbird territorial dynamics. Canadian Journal of Zoology **58**: 1964-1968.

Gass, C. L. & R. D. Montgomerie. 1981. Hummingbird foraging behavior: decision-making and energy regulation. Pp. 159-199 *en* A. C. Kamil & T. D. Sargent, editores. Foraging behavior: Ecological, Ethological and Psychological Approaches. Garland STPM Press, USA.

Gass, C. L. & G. D. Sutherland. 1985. Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetics profitability and learning. Canadian Journal of Zoology **63**: 2125-2133.

Gentry, A. H. 1976. Bignoniaceae of southern Central America: distribution and ecological specificity. Biotropica **8**: 117-131.

George, M. W. 1980. Hummingbird foraging behavior at *Malvaviscus arboreus* var. *drummondii*. The Auk **97**: 790-794.

Gill, F. B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: Competition for an undefended, renewable resource. Ecology **69**: 1933-1942.

Gill, F. B. & L. L. Wolf. 1975. Foraging strategies and energetics of east african sunbirds at mistletoe flowers. American Naturalist **109**: 491-510.

Goldingay, R. L. & R. J. Whelan. 1990. Breeding system and tests for pollen-limitation in two species of *Banksia*. Australian Journal of Botany **38**: 63-71.

Gottsberger, G. 1989. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* species (Annonaceae) in Brazil. Plant Systematics and Evolution **167**:165-187.

Gottsberger, G. & I. Silberbauer-Gottsberger. 1991. Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastinae) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). Biotropica **23**: 23-28.

Grant, V. & K. A. Grant. 1965. Flower pollination in the phlox family. Columbia University Press, USA.

Gribel, R. & J. D. Hay. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. Journal of Tropical Ecology **9**: 199-211.

Haber, W. A. & G. W. Frankie. 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican deciduous forest. Ecology **63**:1740-1750.

Haber, W. A., G. W. Frankie, H. G. Baker, I. Baker, & S. Koptur. 1981. Ants like flower nectar. Biotropica **13**: 211-214.

Hainsworth, F. R. 1973. On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding. Comparative Biochemistry and Physiology **46**: 65-78.

Hainsworth, F. R. & L. L. Wolf. 1972. Crop volumen, nectar concentration and hummingbird energetics. Comparative Biochemistry and Physiology **42A**: 359-366.

Hainsworth, F. R. & L. L. Wolf. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. Oecologia **25**: 101-113.

Hainsworth, F. R., L. L. Wolf, & T. Mercier. 1985. Pollen limitation in monocarpic species, *Ipomopsis aggregata*. Journal of Ecology **73**: 263-270.

Harder, L. D. 1986. Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling effciciency of bumblebees. Oecologia **69**: 309-315.

Hartling, L. K. & R. C. Plowright. 1979. Foraging by bumble bees on patches of artificial flowers: a laboratory study. Canadian Journal of Zoology **57**: 1866-1870.

Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. Annual Review of Ecology and Systematics **6**: 139-170.

Helversen, O. V. & H.-U. Reyer. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. Oecologia **63**: 178-184.

Herrera, C. M. 1987. Components of pollinator "quality": Comparative analysis of a diverse insect assemblage. Oikos **50**: 79-90.

Herrera, C. M. 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. Biological Journal of the Linnean Society **35**: 95-125.

Hilty, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. Biotropica **12**: 292-306.

Hixon, M. A., F. L. Carpenter, & D. C. Paton. 1983. Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. American Naturalist **122**: 366-391.

Horvitz, C. C. & D. W. Schemske. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. Ecology **69**: 200-206.

Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. American Naturalist **114**: 23-49.

Howell, D. J. & D. L. Hartl. 1980. Optimal foraging in glossophagine bats: when to give up. American Naturalist **115**: 696-704.

Inouye, D. W. 1980. The terminology of floral larceny. Ecology **61**: 1251-1253.

Inouye, D. W. 1981. The ecology of nectar robbing. Pp. 153-171 *en* T. S. Ellias & B. Bentley, editores. The Biology of Nectaries. Columbia University Press, USA.

Inouye, D. W., N. D. Favre, J. A. Lanum, D. M. Levine, J. B. Myers, F. C. Roberts, F. C. Tsao, & Y. Wang. 1980. The effects on nonsugar nectar constituents on nectar energy content. Ecology **61**: 992-996.

Janson, C. H., J. Terborgh, & L. H. Emmons. 1981. Non-flying mammals as pollinating agents in the Amazon forest. Biotropica **13**: 1-6.

Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. Science **171**: 203-205.

Janzen, D. H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. American Naturalist **111**:365-371

Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophilaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. Conservation Biology **2**: 359-366.

Kattan, G. H. 1987. Ecología y organización social del carpintero de los robles (*Melanerpes formicivorus*) en Colombia. Humboldtia **1**: 1-28.

Kearns, C. A. & D. W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. The University Press of Colorado, USA.

Kingsolver, J. G. & T. L. Daniel. 1979. On the mechanics and energetics of nectar feeding in butterflies. Journal of Theoretical Biology **76**: 167-179.

Kingsolver, J. G. & T. L. Daniel. 1983. Mechanical determinants of nectar feeding strategy in hummingbirds: energetics, tongue morphology, and licking behavior. Oecologia **60**: 214-226.

Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator lmitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosideae). Evolution **38**: 1130-1143.

Krebs, J. R. & R. H. McCleery. 1984. Optimization in behavioural ecology. Pp. 91-121 *en* J. R. Krebs & N. B. Davies, editores. Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sinauer Associates, USA.

Kress, W. J. 1984. Self-incompatibility in central american *Heliconia*. Evolution **37**: 735-744.

Kress, W. J. & J. H. Beach. 1994. Flowering plant reproductive systems. Pp. 161-182 *en* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenhide, & G. S. Hartshorn, editores. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, USA

Lasiewski, R. C. 1963. Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds. Physiological Zoology **36**: 122-140.

Lasiewski, R. C., W. W. Weathers, & M. H. Bernstein. 1967. Physiological responses of the giant hummingbird, *Patagona gigas*. Comparative Biochemistry and Physiology **23**: 797-813.

Laverty, T. M. 1992. Plant interactions for pollinator visits: A test of the magnet species effect. **89**: 502-508.

Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. Ecology **65**: 538-548.

Levin, D. A. 1978. The origin of isolating mechanisms in flowering plants. Evolutionary Biology **11**: 185-317.

Levin, D. A. 1984. Inbreeding depression and proximity-dependent crossing success in *Phlox drummondii*. Evolution **38**: 116-127.

Levin, D. A. & H. W. Kerster. 1971. Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods. American Naturalist **105**: 345-354.

Levin, D. A. & H. W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. Evolutionary Biology **7**: 139-220.

Linhart, Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. American Naturalist **107**: 511-523.

Linhart, Y. B., W. H. Busby, J. H. Beach, & P. Feinsinger. 1987a. Forager behavior, pollen dispersal, and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. Evolution **41**: 679-682.

Linhart, Y. B., P. Feinsinger, J. H. Beach, W. H. Busby, K. G. Murray, W. Z. Pounds, S. Kinsman, C. A. Guindon & M. Kooiman. 1987b. Disturbance and predictability of flowering patterns in bird-pollinated cloud forest plants. Ecology **68**: 1696-1710.

Listabarth, C. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollinationat the community level. Biotropica **28**: 69-81.

Lumer, C. 1980. *Blakea chlorantha* (Melastomataceae): a rodent pollinated plant in the neotropics. Botanical Society of America, Miscellaneous series, Publication **158**: 68.

Lyon, D. L., J. Crandall, & M. McKone. 1977. A test of the adaptiveness of interspecific territoriality in the blue-throated hummingbird. The Auk **94**: 448-454.

Martínez del Río, C. 1990. Sugar preferences in hummingbirds; the influence of subtle chemical differences on food choice. Condor **92**: 1022-1030.

Martínez del Río, C. & S. H. Bullock. 1990. Parasitismo floral por abejas sociales (Melliponinae: Apidae) en el árbol quiropterófilo *Crescentia alata* (Bignoniaceae). Boletín de la Sociedad Botánica de México **50**:69-76.

Martínez del Río, C. & W. H. Karasov. 1990. Digestion strategies in nectar- and fruit-eating birds and the sugar composition of plant rewards. American Naturalist **136**:618-637.

McDade, L. A. 1992. Pollinator relationships, biogeography, and phylogenetics. BioScience **42**: 21-26.

McDade, L. A. & P. Davidar. 1984. Determinants of fruit and seed set in *Pavonia dasypetala* (Malvaceae). Oecologia **64**: 61-67.

McDade, L. A. & S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. Evolution **34**: 944-958.

Momose, K., T. Yumoto, T. Nagamitsu, M. Kato, H. Nagamasu, S. Sakai, R. D. Harrison, T. Itioka, A. A. Hamid, & T. Inoue. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. American Journal of Botany **85**: 1477-1501.

Montgomerie, R. D. 1984. Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters. Oecologia **63**: 229-236.

Montgomerie, R. D. & C. L. Gass. 1981. Energy limitation of hummingbird populations in tropical and temperate communities. Oecologia **50**: 162-165.

Montgomerie, R. D., J. M. Eadie & L. D. Harder. 1984. What do foraging hummingbirds maximize? Oecologia **63**: 357-363.

Mori, S. A. & J. E. Orchard. 1980. Intrafloral pollen differentiation in the new world Lecythidaceae, subfamily lecythidoideae. Science **209**: 400-403.

Moron, M. A. 1997. Notas sobre *Cyclocephala* Latreille (Coleoptera: Melolonthidae, Dynastinae) asociadas con *Xanthosoma* Schott (Araceae) en Chiapas, México. Giornale Italiano di Entomologia **8**:399-407.

Morse, D. H. 1978. Size-related foraging differences of bumble bee workers. Ecological Entomology **3**: 189-192.

Morse, D. H. 1980. The effect of nectar abundance on foraging patterns of bumble bees. Ecological Entomology **5**: 53-59.

Morse, D. H. & R. S. Fritz. 1983. Contributions of diurnal and nocturnal insects to the pollination of common milweed (*Asclepias syriaca* L.) in a pollen-limited system. Oecologia **60**: 190-197.

Mulcahy, D. L. & G. B. Mulcahy. 1987. The effects of pollen competition. American Scientist **75**: 44-50.

Murawski, D. A. & J. L. Hamrick. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. Heredity **67**: 167-174.

Murcia, C. 1987a. Estructura y dinámica del gremio de colibríes (Aves: Trochilidae) en un bosque andino. Humboldtia **1**: 29-64.

Murcia, C. 1987b. Visitas a alimentadores vacíos en un colibrí territorial. Pp. 87-89 *en* H. Alvarez-L, G. Kattan & C. Murcia, editores. III Congreso de Ornitologia Neotropical. Cali, Colombia.

Murcia, C. 1990. Effect of floral morphology on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. Ecology **71**: 1098-1109.

Murcia, C. 1993. Edge effects on the pollination of tropical cloud forest plants. Ph. D. Dissertation. University of Florida, USA. .

Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. Pp. 19-36 *en* J. Schelhas & R. Greenberg, editores. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Murcia, C. & P. Feinsinger. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: Effects of floral architecture. Ecology **77**: 550-560.

Murray, K. G., P. Feinsinger, W. H. Busby, Y. B. Linhart, J. H. Beach, & S. Kinsman. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. Ecology **68**: 1283-1293.

Nagamitsu, T. & T. Inoue. 1997. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource

partitioning in an Asian tropical rainforest. Oecologia **110**: 432-439.

Nicolson, S. W. 1995. Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae). Funtional Ecology **9**: 584-588.

Niesenbaum, R. A. 1993. Light or pollen - seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. Journal of Ecology **81**: 315-323.

Opler, P. A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. Pp. 30-79 *en* B. Bentley & T. Elias, editores. The Biology of Nectaries. Columbia University Press, USA.

Opler, P. A. & K. S. Bawa. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. Evolution **32**: 812-821.

Paige, K. N. & T. G. Whitham. 1985. Individual and population shifts in flower color by Scarlet gilia: A mechanism for pollinator tracking. Science **227**: 315-317.

Parra, V., F. C. Vargas, & L. E. Eguiarte. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeverria gibbiflora* (Crassulaceae). American Journal of Botany **80**: 153-159.

Patt, J. M., J. C. French, C. Schal, J. Lech, & T. G. Hartman. 1995. The pollination biology of Tuckahoe, *Peltandra virginica* (Araceae). American Journal of Botany **82**: 1230-1240.

Perry, D. R. & A. Starret. 1980. The pollination ecolgy and blooming strategy of a neotropical emergent tree, *Dipteryx panamensis*. Biotropica **12**: 307-313.

Pleasants, J. M. & M. Zimmerman. 1979. Patchiness in the dispersion of nectar resources: Evidence of hot and cold spots. Oecologia **41**: 283-288.

Pleasants, J. M. & M. Zimmerman. 1983. The distribution of standing crop of nectar: What does it really tell us? Oecologia **57**: 412-414.

Poole, R. W. & B. J. Rathcke. 1979. Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologies. Science **203**: 470-471.

Proctor, M., P. Yeo, & A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, USA.

Pyke, G. H. 1981. Optimal nectar production in a hummingbird pollinated plant. Theoretical Population Biology **20**: 326-343.

Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics **15**: 523-573.

Pyke, G. H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar. Nature **350**: 58-59.

Ramirez, N. 1989. Biologia de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la alta Guayana Venezolana. Biotropica **21**: 319-330.

Rasmussen, I. R. & B. Brodsgaard. 1992. Gene flow inferred from seed dispersal and pollinator behaviour compared to DNA analysis of restriction site variation in a patchy population of *Lotus corniculatus*. Oecologia **89**: 277-283.

Rathcke, B. J. & E. S. Jules. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. Current Science **65**: 273-277.

Real, L. A. 1981. Nectar availability and bee-foraging on *Ipomoea* (Convolvulaceae). Biotropica **13**: 64-69.

Ree, R. H. 1997. Pollen flow, fecundity, and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). Biotropica **29**: 298-309.

Richards, A. J. 1986. Plant Breeding Systems. George Allen and Unwin, UK.

Robertson, A. W. & M. R. MacNair. 1995. The effects of floral display size on pollinator service to individual flowers of *Myosotis* and *Mimulus*. Oikos **72**: 106-114.

Rodríguez-R, J. A., E. J. Meléndez, & J. D. Ackerman. 1992. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effectve visitation frequency in *Comparella falcata* (Orchidaceae). American Journal of Botany **79**: 1009-1017.

Roubik, D. W. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. Ecology **63**: 354-360.

Roubik, D. W. 1983. Experimental community studies: Time-series tests of competition between african and neotropical bees. Ecology **64**: 971-978.

Roubik, D. W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, UK.

Roubik, D. W. & S. L. Buchmann. 1984. Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera:Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. Oecologia **61**:1-10.

Roubik, D. W., N. M. Holbrook, & G. Parra V. 1985. Roles of nectar robbers in reproduction of the tropical treelet *Quassia amara* (Simaroubaceae). Oecologia **66**: 161-167.

Ruiz Zapata, T. & M. T. Kalin Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica **10**: 221-230.

Sabat, A. M. & J. D. Ackerman. 1996. Fruit set in a deceptive orchid: the effect of flowering pheneology, display size, and local floral abundance. American Journal of Botany **83**: 1181-1186.

Sáez, E. & A. Traveset. 1995. Fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Baleartic Islands). Herpetological Review **26**: 121-123.

Sakai, S. & T. Inoue. 1999. A new pollination system: Dung-beetle pollination discovered in *Orchidantha inouei* (Lowiaceae, Zingiberales) in Sarawak, Malaysia. American Journal of Botany **86**: 56-61.

Schemske, D. W. 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. Biotropica **12**: 169-181.

Schemske, D. W. 1983a. Limits to specialization and co-evolution in plant-animal mutualisms. Pp. 67-109 *en* M. H. Nitecki, editor. Coevolution. The University of Chicago Press, USA.

Schemske, D. W. 1983b. Breeding system and habitat effects on fitness components in the three neotropical *Costus* (Zingiberaceae). Evolution **37**: 523-539.

Schemske, D. W. & C. Horvitz. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. Science **225**: 519-521.

Schemske, D. W. & L. P. Pautler. 1984. The effects of pollen composition on fitness components in a neotropical herb. Oecologia **62**: 31-36.

Schemske, D. W. & R. Lande. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. Evolution **39**: 41-52.

Schmitt, J. 1980. Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). Evolution **34**: 934-943.

Snow, A. A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. Oecologia **55**: 231-237.

Snow, A. A. & K. F. Grove. 1995. Protandry, a neuter phase, and unisexual umbels in a hermaphroditic, neotropical vine (*Bomarea acutifolia*, Alstroemeriaceae). American Journal of Botany **82**: 741-744.

Snow, A. A. & D. W. Roubik. 1987. Pollen deposition and removal by bees visiting two tree species in Panamá. Biotropica **19**: 57-63.

Snow, D. W. & B. K. Snow. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. Bulletin of the British Museum of Natural History **38**: 105-139.

Snow, D. W. & B. K. Snow. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, Southeastern Brazil. El Hornero **12**: 286-296.

Sobrevila, C. & M. T. K. Arroyo. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. Plant Systematics and Evolution **140**: 19-37.

Sobrevila, C., N. Ramírez, & N. X. de Enrech. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. Biotropica **15**: 161-169.

Southwick, E. E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. Ecology **65**: 1775-1779.

Spears, E. E., Jr. 1983. A direct measure of pollinator effectiveness. Oecologia **57**: 196-199.

Stacy, E. A., J. L. Hamrick, J. D. Nason, S. P. Hubbell, R. B. Foster & R. Condit 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. American Naturalist **148**: 275-298.

Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I. pollination mechanisms. Annual Review of Ecology and Systematics **12**:253-279.

Stein, B. A. 1992. Sicklebill hummingbirds, ants, and flowers. BioScience **42**: 27-33.

Steiner, K. E. 1981. Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. Annals of the Missouri Botanical Garden **68**: 505-513.

Steiner, K. E., V. B. Whitehead, & S. D. Johnson. 1994. Floral and pollinator divergence in two sexually deceptive South African orchids. American Journal of Botany **81**: 185-194.

Stephenson, A. G. 1983. Sexual selection in hermaphrodictic plants. Nature **305**: 765-766.

Stephenson, A. G. 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). Evolution **33**: 1200-1209.

Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. Ecology **56**: 285-301.

Stiles, F. G. & C. E. Freeman. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. Biotropica **25**: 191-205.

Stiles, F. G. & L. L. Wolf. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. The Auk **87**: 467-491.

Stiles, F. G., A. V. Ayala, & M. Girón. 1992. Polinización de las flores de *Brachyotum* (Melastomataceae) por dos especies de *Diglossa* (Emberizidae). Caldasia **17**: 47-54.

Stone, J. 1995. Pollen donation patterns in a tropical distylous shrub (*Psychotria suerrensis*; Rubiaceae). American Journal of Botany **82**: 1390-1398.

Stone, J. L. 1996. Components of pollination efectiveness in *Psychotria suerrensis*, a tropical distylous shrub. Oecologia **107**: 504-512.

Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratio in plants? Evolution **40**:117-128.

Sutherland, S. & L. F. Delph. 1984. On the importance of male-fitness in plants: patterns of fruit-set. Ecology **65**: 1093-1104.

Tanner, E. V. J. 1982. Species diversity and reproductive mechanisms in Jamaica trees. Biological Journal of the Linnean Society **18**:263-278.

Thomas, S. C. & J. V. LaFrankie. 1993. Sex, size, and interyear variation in flowering among dioecious trees in the malayan rain forest. Ecology **74**: 1529-1537.

Thomson, J. D. 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. Ecology **61**: 572-579.

Thomson, J. D. & J. Brunet. 1990. Hypotheses for the evolution of dioecy in seed plants. Trends in Ecology and Evolution **5**: 13-17.

Thomson, J. D. & R. C. Plowright. 1980. Pollen carryover, nectar rewards, and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. Oecologia **46**: 68-74.

Thomson, J. D., B. J. Andrews & R. C. Plowright. 1981. The effect of foreign pollen on ovule development in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae). New Phytologist **90**:777-783.

Tiebout III, H. M. 1992. Comparative energetics of divergent foraging modes: a doubly labelled water experiment on hummingbird competition. Animal Behaviour **44**: 895-906.

Tiebout III, H. M. 1993. Mechanisms of competition in tropical hummingbirds: metabolic costs for losers and winners. Ecology **74**: 405-418.

Toledo, V. M. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical humeda en México. Biotropica **7**: 63-70.

Traveset, A. & E. Sáez. 1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: Spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. Oecologia **111**: 241-248.

Vaughton, G. 1990. Seasonal variation in honeyeater foraging behaviour, inflorescence abundance and fruit set in *Banksia spinulosa* (Proteaceae). Australian Journal of Ecology **15**: 109-116.

Waddington, K. D. 1979a. Divergence in inflorescence height: an evolutionary response to pollinator fidelity. Oecologia **40**: 43-50.

Waddington, K. D. 1979b. Flight patterns of three species of sweet bees (Halictidae) foraging at *Convolvulus arvensis*. Journal of the Kansas Entomological Society **52**: 751-758.

Waddington, K. D. 1980. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. Oecologia **44**: 199-204.

Waddington, K. D. 1981. Factors influencing pollen flow in bumblebee-pollinated *Delphinium virescens*. Oikos **37**: 153-159.

Waddington, K. D. 1983a. Foraging behavior of pollinators. Pp. 213-239 *en* L. A. Real, editor. Pollination Biology. Academic Press, USA.

Waddington, K. D. 1983b. Pollen flow and optimal outcrossing distance. The American Naturalist **122**: 147-151.

Waddington, K. D. & B. Heinrich. 1979. The foraging movements of bumblebees on vertical "inflorescences": an experimental analysis. Journal of Comparative Physiology **134**: 113-117.

Waddington, K. D. & B. Heinrich. 1981. Patterns of movement and floral choice by foraging bees. Pp. 215-230 *en* A. Kamil & T. Sargent, editores. Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches. Garland STPM Press, USA.

Waddington, K. D. & L. R. Holden. 1979. Optimal foraging: on flower selection by bees. American Naturalist **114**: 179-196.

Waser, N. M. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. Oecologia **36**: 223-236.

Waser, N. M. 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. Oecologia **55**: 251-257.

Waser, N. M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. Pp. 241-285 *en* L. A. Real, editor. Pollination Biology. Academic Press, USA.

Waser, N. M. & M. L. Fugate. 1986. Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. Oecologia **70**: 573-577.

Waser, N. M. & M. V. Price. 1983. Pollinator behaviour and natural selection for flower colour in *Dephinium nelsonii*. Nature **302**: 422-424.

Waser, N. M. & M. V. Price. 1984. Experimental studies of pollen carryover: effects of floral variability in *Ipomopsis aggregata*. Oecologia **62**: 262-268.

Waser, N. M. & M. V. Price. 1989. Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata*: seed set and offspring fitness. Evolution **43**: 1097-1109.

Wheelwright, N. T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. Oikos **44**: 465-477.

Wheelwright, N. T. & A. Bruneau. 1992. Population sex ratios and spatial distribution of *Ocotea tenera* (Lauraceae) trees in a tropical forest. Journal of Ecology **80**: 425-432.

Whelan, R. J. & R. L. Goldingay. 1986. Do pollinators influence seed set in *Banksia paludosa* Sm. and *B. spinulosa* R. Br.? Australian Journal of Ecology **11**: 181-186.

Whelan, R. J. & R. L. Goldingay. 1989. Factors affecting fruit-set in *Telopea speciosissima* (Proteaceae): The importance of pollen limitation. Journal of Ecology **77**: 1123-113.4

Whitehead, D. R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. Evolution **23**: 28-35.

Wolf, L. L. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. The Auk **86**: 490-504.

Wolf, L. L. 1975. Female territoriality in the Purple-throated carib. The Auk **92**: 511-522.

Wolf, L. L. & F. R. Hainsworth. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. Ecology **52**: 980-988.

Wolf, L. L., F. G. Stiles, & F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. Journal of Animal Ecology **45**: 349-379.

Wyatt, R. 1980. The impact of nectar-robbing ants on the pollination system of *Asclepias curassavica*. Bulletin of the Torrey Botanical Club **107**: 24-28.

Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. Pp. 51-95 en L. A. Real, editor. Pollination Biology. Academic Press, USA.

Young, H. J. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). American Journal of Botany **73**: 932-944.

Young, H. J. 1988a. Differential importance of beetle species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). Ecology **69**: 832-844.

Young, H. J. 1988b. Neighborhood size in a beetle pollinated tropical aroid: effects of low density and asynchronous flowering. Oecologia **76**: 461-466.

Young, H. J. & T. P. Young. 1992. Alternative outcome of natural and experimental high pollen loads. Ecology **73**: 639-647.

Zimmerman, M. 1979. Optimal foraging: a case for random movement. Oecologia **43**: 261-267.

Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: Competition for pollinators. Ecology **61**: 497-501.

Zimmerman, M. 1981. Optimal foraging, plant density and the marginal value theorem. Oecologia **49**: 148-153.

Zimmerman, M. 1982. The effect of nectar production on neighborhood size. Oecologia **52**: 104-108.

Zimmerman, M. & G. H. Pike. 1988. Reproduction in *Polemonium*: Assessing the factors limiting seed set. American Naturalist **131**: 723-738.

Zimmermann, J. K. & T. M. Aide. 1989. Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. American Journal of Botany **76**: 67-73.

21

Frugivoría

Carla Restrepo

Introducción

Frugivoría, en sentido estricto, se refiere al hábito que tienen muchos organismos de alimentarse de frutos que presentan estructuras carnosas; en sentido amplio, se refiere a las causas que provocan ese hábito alimentario y a las consecuencias que de él se derivan, tanto para los organismos frugívoros como para las plantas que producen esos frutos. Por ejemplo, una consecuencia del consumo de frutos por parte de organismos vertebrados es la dispersión de semillas, proceso ecológico que incide en el éxito reproductivo de las plantas y, por tanto, en la estructura de las poblaciones y las comunidades vegetales (ver capítulos 15 y 16).

En contraste con el elevado número de trabajos que se han realizado en los bosques tropicales para explorar las causas y las consecuencias de la frugivoría en vertebrados, son pocos los estudios que han examinado la frugivoría en insectos. Esto es sorprendente, dado que en el trópico húmedo hasta un 50% de la producción de frutos es consumida por insectos (Foster 1996, Leigh 1996). Y si bien los insectos no diseminan ni las semillas ni los frutos de las plantas que consumen, sí interactúan con los diseminadores de semillas, y, pueden, por lo tanto, afectar no sólo el éxito reproductivo de las plantas, sino la disponibilidad de alimento de los vertebrados frugívoros (Janzen 1976, Manzur & Courtney 1984, Herrera 1984, Courtney & Manzur 1985, Jordano 1987, Sallabanks & Courtney 1992).

Este capítulo tiene tres propósitos: (1) presentar una visión general del tipo de preguntas que surgen al estudiar las interacciones entre las plantas y los frugívoros del bosque tropical; (2) establecer paralelos entre la frugivoría en vertebrados y la frugivoría en insectos; y (3) sugerir temas de investigación. El capítulo se centra básicamente en los bosques neotropicales; sin embargo, a falta de un mayor número de estudios en este ecosistema, algunos temas se

ilustrarán con ejemplos provenientes de la zona templada o de ecosistemas manejados.

Un poco de historia

Las plantas que producen frutas carnosas y los organismos que se alimentan de ellas han coexistido por largo tiempo. En efecto, ciertos fósiles provenientes del período Triásico muestran que las estructuras carnosas asociadas a las semillas de algunas gimnospermas (ordenes Coniferales, Cycadales, Genetales y Ginkoales) eran, al parecer, consumidas por insectos (Sporne 1965, Van der Pijl 1972, Regal 1977, Nishida & Hayashi 1996). La diversificación de las angiospermas en el período Cretáceo, y, con ella, la de las estructuras carnosas asociadas a las semillas, abrió una fuente ilimitada de alimento que desde entonces aprovechan bacterias, hongos, insectos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Van der Pijl 1972).

La evolución y la diversificación de los frutos con estructuras carnosas estuvo estrechamente ligada a la diseminación de las semillas, una vez que éstas quedaron confinadas al interior de los ovarios de las flores (la Tabla 21.1 presenta otras hipótesis). Algunos autores sugieren que la principal función de los frutos carnosos de las plantas es la de dotar de alimento a una gran diversidad de organismos a cambio de que sus semillas sean dispersadas (Regal 1977, Tiffney 1984). Otros consideran que la función principal de estas estructuras es la de proteger y nutrir a los óvulos, lo cual supone un costo metabólico adicional para la lograr la diseminación (Grant 1950, Stebbins 1976).

Las frutas como un recurso alimenticio

Un gran número de estudios sobre frugivoría se ha centrado en la búsqueda de patrones, tanto de las características morfológicas y nutritivas de las frutas (Van der Pijl 1972, Herrera 1981, Janson 1983, Wheelwright *et al*. 1984, Gautier-Hion *et al*. 1985, Wheelwright & Janson 1985, Herrera 1987, Debussche & Isenmann 1989, Willson & Whelan 1990), como de su abundancia (Howe & Estabrook 1977, Murray 1987). Estos estudios suponen que, a lo largo de su evolución, las plantas han desarrollado frutas que "premian" a aquellos organismos que diseminan sus semillas. El "premio" o "valor total de una fruta" se expresa como el resultado de dos componentes: un componente de diseño (proporción de material seco que puede obtenerse después de descontar los costos asociados al acarreo de semillas y cáscaras o "lastre") y un componente de nutrición (proporción de carbohidratos, proteínas, lípidos y minerales por peso seco de las estructuras carnosas) (Herrera 1981). En otras palabras, el valor total de una fruta representa la cantidad de nutrientes por peso seco que un organismo puede obtener después de procesar las estructuras carnosas, las semillas y las cáscaras.

Comparadas con otro tipo de alimento, las estructuras carnosas de los frutos son pobres en proteínas y lípidos, pero relativamente ricas en carbohidratos de tipo no estructural (Tabla 21.2). Al examinar los frutos de 910 especies (392 géneros, 94 familias) se observó que éstos podían separarse, en función de su tamaño, por el

TABLA 21.1 Funciones propuestas para las estructuras carnosas asociadas a los óvulos de las angiospermas.

Función	Mecanismo	Referencia
Polinización eficiente a través de germinación estigmática	Barrera	2, 3, 8, 11
Desarrollo rápido de las semillas	Barrera	10
Protección de óvulos contra factores bióticos	Barrera	6, 9, 10
Protección de óvulos contra factores abióticos	Barrera	5
Nutrición de los óvulos	Fotosíntesis	1, 4
Diseminación de semillas	Estructuras carnosas	7, 9

(1) Bazzaz et al. (1979), (2) Beach y Kress (1980), (3) Bernhardt y Thien (1987), (4) Blanke y Lenz (1989), (5) Coombe (1976), (6) Grant (1950), (7) Herrera (1989), (8) Mulcahy et al. (1992), (9) Regal (1977), (10) Stebbins (1976), (11) Taylor y Kirchner (1996)

TABLA 21.2 Valor nutritivo de diferentes estructuras de origen vegetal y animal (insectos).

	Estructuras carnosas	Semillas	Hojas jóvenes	Insectos
Peso seco	0.26 ± 0.45 [2] (206)	0.22 ± 0.78 [2] (9)		
Ganancia relativa de material seco (%)	13.9 ± 6.6 [2] (201)			
Contenido energético (kJ)	4.3 ± 6.5 [2] (100)			
Agua (%)	73.8 ± 15.4 [2] (322)		71.9 [3] (54.0-82.3)	63.7 [4] (56.8-70.4)
Lípidos (% peso seco)	0.13 ± 0.16 [2] (331)	0.24 ± 0.24 [1] (13)	0.32 [3] (0.07-0.06)	0.17 [4] (0.09-0.21)
Proteínas (% peso seco)	0.06 ± 0.05 [2] (372)	0.20 ± 0.1[1] (13)	0.18 [3] (0.08-0.36)	0.70 [4] (0.60-0.76)
Carbohidratos (% peso seco)	0.53 ± 0.27 [2] (298)	0.48 - 0.28[1] (13)	0.15 [3] (0.02-0.32)	0.15 [4] (0.05-0.20))
Minerales (% peso seco)	0.05 ± 0.04 [2] (144)		0.05 [3] (0.03-0.07)	0.09 [4] (0.03-0.19)
Fibra (% peso seco)	0.17 ± 0.12 0.09 [4] (114)			

1 Plantas cultivadas (Bewley & Black 1994), en paréntesis número de especies analizadas.

2 Plantas silvestres de los bosques de América tropical, África y Australasia (base de datos recopilada por P. Jordano), en paréntesis número de especies analizadas.

3 Plantas silvestres (recopilación por Jordano 1992), en paréntesis rango.

4 Insectos tropicales (recopilación por Jordano 1992), en paréntesis rango.

contenido de "energía" –en un extremo estaban las frutas ricas en carbohidratos no estructurales y en el otro las frutas ricas en lípidos y fibra–, y, por el grado de "suculencia" –en un extremo estaban las frutas ricas en fibra y en el otro las frutas ricas en agua– (Jordano 1995). Los patrones o "síndromes" que se observan en las características de las frutas no están necesariamente asociados a un grupo específico de vertebrados frugívoros, como originalmente se pensó (Van der Pijl 1972). Sin embargo, la presencia de diferentes niveles de carbohidratos, lípidos, proteínas y compuestos secundarios en las frutas carnosas sí afecta la escogencia de frutas de parte de los vertebrados frugívoros (Herrera 1982, Martínez del Río & Restrepo 1993, Stiles 1993, Baker *et al*. 1998).

Las plantas productoras de frutos carnosos también difieren de otros tipos de alimentos en algunos rasgos importantes. En comparación con otras "presas", los frutos carnosos son llamativos y se encuentran irregularmente distribuidos en el tiempo y en el espacio (Jordano 1992). Muchos trabajos realizados en el bosque neotropical han observado que la abundancia de frutas cambia no solo de un año a otro, sino a lo largo de un mismo año (Frankie *et al*. 1974, Koptur *et al*. 1988, Heideman 1989, Blake & Loiselle 1991, Lugo & Frangi 1993, Levey *et al*. 1994, Foster 1996; ver además Recuadro 17.1). Se ha sugerido que tal situación es un reflejo de las fluctuaciones en la precipitación y en la temperatura (George *et al*. 1990, Tutin & Fernández 1993, Chaikiattiyos *et al*. 1994, Seghieri *et al*. 1995; ver capítulo 17) y de la actividad misma de las poblaciones de frugívoros que diseminan las semillas (Croat 1974, Greenberg 1981, Zurovchak 1997). Por otra parte, se ha señalado que la abundancia de frutas

también varía en el espacio (Martin 1985, Levey 1988a,b; Walker & Neris 1993), situación que se ha atribuido a variaciones en la disponibilidad de luz y nutrientes, así como en la distribución de los polinizadores (Gentry & Emmons 1987, Stephenson 1992, Compton *et al*. 1994).

Frugivoría en vertebrados

Los vertebrados frugívoros, y en particular las aves y los mamíferos, han sido el foco de atención de los estudios de frugivoría que se han realizado en los bosques tropicales (Tabla 21.3). La diversidad de aves y mamíferos presente en estos ecosistemas, su papel preponderante como diseminadores de semillas y su contribución, en términos de la biomasa total de muchas comunidades boscosas, pueden explicar esta tendencia. Los vertebrados frugívoros difieren entre sí en cuanto a la proporción y el tipo de frutas que consumen, y esta variación se ha utilizado para clasificarlos en dos grandes grupos: especies que se alimentan preferentemente de frutas (especialistas) y especies que se alimentan esporádicamente de ellas (generalistas u oportunistas) (Snow 1971, Morton 1973). Esta clasificación se llevó aún más lejos con el fin de explicar el papel de estas especies en la diseminación de semillas: a los frugívoros "especialistas" se les postuló como diseminadores de "alta calidad" y a los frugívoros generalistas como diseminadores de "alta cantidad", y así surgió el paradigma para estudiar las interacciones plantas-frugívoros (McKey 1975, Howe & Estabrook 1977, Schupp 1993). La asociación entre la proporción y el tipo de frutas consumidas y la "calidad" o "cantidad" de la diseminación, sin embargo, es a veces difícil de corroborar (los Recuadros 15.3 y 15.4 ofrecen una discusión detallada de estos dos atributos).

Los vertebrados frugívoros también difieren entre sí en cuanto a las partes de la fruta que consumen (estructuras carnosas y semillas) y en cuanto a la forma en que las procesan. Algunos frugívoros se especializan en las estructuras carnosas, y para obtenerlas mastican las frutas con el aparato bucal o les arrancan pedazos ayudados por sus extremidades. Durante este proceso, los frugívoros pueden ingerir o no las semillas. Otras veces, los frutos son tragados enteros y procesados dentro del aparato digestivo. En ambos casos, las semillas y las cáscaras pueden ser defecadas o regurgitadas. Otros frugívoros se especializan en las semillas, y para obtenerlas mastican los frutos con el aparato bucal; de esa forma, reducen el tamaño de la fruta o el de las semillas. En el primer caso, las semillas se reducen posteriormente en el aparato digestivo; en el segundo, las semillas son trituradas con el aparato bucal. Por último, los frutos pueden ser tragados enteros, y ya dentro del aparato digestivo, las semillas pueden ser reducidas y digeridas, aunque se ha observado que algunas semillas logran pasar intactas a través del tracto digestivo. Algunos vertebrados almacenan semillas para consumirlas más adelante, pero muchas de ellas son olvidadas y logran germinar (ver Recuadro 16.1). Otros vertebrados frugívoros pueden incluso combinar varias de estas estrategias, dependiendo de las características de la fruta ingerida.

Interacciones entre las plantas y los vertebrados frugívoros: las plantas intentan atraerlos y los vertebrados diseminan las semillas

En general, los estudios que han evaluado las causas y las consecuencias de las interacciones entre las plantas productoras de frutas carnosas y los vertebrados frugívoros han supuesto que las características de ambos grupos de organismos han evolucionado para (1) atraer animales que se alimenten de la fruta sin dañar las semillas, y para (2) diseminar las semillas una vez que las estructuras carnosas han sido digeridas (Snow 1971, Van der Pijl 1972, McKey 1975, Howe & Smallwood 1982, Herrera 1985, Howe 1986, Howe 1993). Vista de esta forma, la relación entre las frutas y los vertebrados frugívoros es de mutualismo.

La distancia a la que son depositadas las semillas –en relación con la planta progenitora–

TABLA 21.3 Diversidad de vertebrados frugívoros en la región neotropical.

Clase	Orden	Familia	No. de géneros	Referencia
Pisces	Cypriniformes	Anostomidae	1	17,18
		Auchenipteridae	1	18
		Characidae	6	17, 18, 29
		Doradidae	3	18, 29
		Electrophoridae	1	17, 18
		Pimelodidae	5	17, 18
Amphibia	Anura	Hylidae	1	43
Reptilia	Squamata	Iguanidae	5	6, 8, 12, 27, 31
		Teiidae	1	42
	Testudinata	Emydidae	1	34
		Testudinidae	1	39
Aves	Columbiformes	Columbidae	6	7, 9, 10, 38, 47
	Coraciiformes	Momotidae	5	24, 25, 26, 32, 38, 46
	Cuculiformes	Cuculidae	2	38, 47
	Falconiformes	Accipitridae		30
		Cathartidae		30
	Galliformes	Cracidae	9	1, 14, 16, 23, 26, 38, 46
		Odontophoridae	3	38
	Gruiformes	Aramidae	?	30
	Passeriformes	Alaudidae	1	38
		Corvidae	5	9, 28, 32, 38, 47
		Cotingidae	12	11, 21, 23, 38, 46
		Emberizidae	76	1, 7, 9, 10, 20, 21, 28, 32, 38, 39, 47
		Fringillidae	2	
		Hirundinidae		30
		Icteridae	13	7, 9, 10, 21, 32, 38,
		Mimidae	1	30, 38
		Muscicapidae	6	1, 7, 9, 22, 24, 25, 32, 35, 38, 46
		Pipridae	10	15, 22, 38, 40, 47
		Ptilogonatidae	2	35, 46
		Troglodytidae	1	32
		Tyrannidae	28	9, 10, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 28, 32, 38, 47
		Vireonidae	4	7,9, 10, 22, 32, 38, 46
	Piciformes	Picidae	5	9, 10, 21, 22, 28, 32, 38, 47
		Ramphastidae	8	1, 7, 14, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 35, 38, 46
	Psittaciformes	Psittacidae	13	9, 21, 23, 28, 38,
	Steatornitiformes	Steatornithidae	1	38, 42
	Tinamiformes	Tinamidae	3	30, 38
	Trogoniformes	Trogonidae	2	1, 22, 23, 24, 25, 38, 26, 47
Mammalia	Artiodactyla	Cervidae	2	4
		Tayassuidae	1	4
	Carnivora	Felidae	?	30
		Mustelidae	1	23
		Procyonidae	4	7, 14, 23, 26

Clase	Orden	Familia	No. de géneros	Referencia
Mammalia	Chiroptera	Phillostomidae	4	2, 13, 19, 45,
	Edentata	Dasypodidae	1	30
	Marsupialia	Didelphidae	2	5, 7, 23, 33
	Perisodactyla	Tapiridae	1	3, 4
	Primates	Callithricidae	3	23, 41
		Cebidae	3	7, 14, 23, 26
	Rodentia	Dasyproctidae	2	14, 23
		Echimyidae	1	14
		Erethizonthidae		30
		Heteromyidae		30
		Muridae		30
		Sciuridae	1	7, 23, 37

(1) Ávila *et al.* (1996), (2) Bizerril y Raw (1997), (3) Bodmer (1990), (4) Bodmer (1991), (5) Charles-Dominique *et al.* (1981), (6) Christian *et al.* (1984), (7) Coates-Estrada y Estrada (1986), (8) Cortés-F. *et al.* (1994), (9) Cruz (1974), (10) Cruz (1981), (11) Erard *et al.* (1989), (12) Fialho (1990), (13) Fleming (1981), (14) Forget (1991), (15) Foster (1977), (16) Galetti *et al.* (1997), Gottsberger (1978), (18) Goulding (1980), (19) Hernández-Conrique *et al.* (1997), (20) Howe y Primack (1975), (21) Howe (1977), (22) Howe y Vande Kerckhove (1979), (23) Howe (1980), (24) Howe (1981), (25) Howe y Vande Kerckhove (1981), (26) Howe (1983), (27) Iverson (1985), (28) Kantak (1981), (29) Kubitzki y Ziburski (1994), (30) Levey *et al.* (1994), (31) Mandujano (1994), (32) McDiarmid *et al.* (1977), (33) Medellín (1994), (34) Moll y Jansen (1995), (35) Murray (1988), (37) Paschoal y Galetti (1995), (38) Restrepo *et al.* (1997), (39) Rick y Bowman (1961), (40) Rosselli (1989), (41) Rylands (1996), (42) Schall y Ressel (1990), (43) Silva *et al.* (1989), (44) Snow (1962), (45) Sosa y Soriano (1996), (46) Wheelwright *et al.* (1984).

determina en buena parte el beneficio que los frugívoros les ofrecen a las plantas (Fig. 21.1, ver además la Fig. 19.3). Así, la "sombra" o patrón espacial de deposición que producen los frugívoros puede ser utilizado para explicar (1) por qué y cómo las plantas atraen a los vertebrados frugívoros; y (2) por qué y cómo los vertebrados diseminan las semillas de las frutas consumidas. Los *porqués* se relacionan con el valor adaptativo de los distintos comportamientos, los *cómos*, con las causas próximas.

Por qué atraer a los vertebrados frugívoros

La "sombra" de deposición de semillas generada por la actividad de los vertebrados frugívoros alrededor de las plantas progenitoras varía entre individuos una misma especie y entre una especie y otra (p. ej., Fig. 15.2). Esta variación puede ser el resultado de la actividad directa de los vertebrados frugívoros o de la actividad indirecta de los insectos frugívoros sobre los frutos (Fig. 21.1; Janzen 1970, von Bigler & Delucchi 1981, Drew 1987, Oppenheimer 1996). En cualquier caso, la dispersión de semillas puede (1) influir en la tasa de germinación de las semillas; (2) resultar en el depósito de semillas en "sitios seguros" para la germinación y el establecimiento de las plántulas; (3) reducir la elevada mortandad de semillas y plántulas que puede suscitarse cerca de las plantas progenitoras (Fig. 19.3); (4) exponer a la progenie de un individuo a diferentes ambientes; y (5) aumentar el flujo genético (Howe & Smallwood 1982, Willson 1992, Venable & Brown 1993, Harper 1994; ver además capítulo 13).

Se ha sugerido que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los vertebrados puede influir en su tasa de germinación por medio de la remoción de las estructuras carnosas y el tratamiento físicoquímico de las semillas (Rick

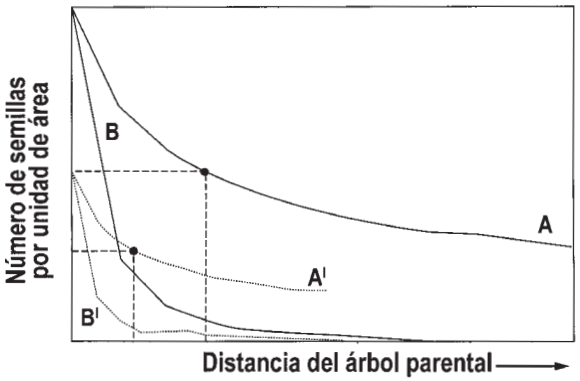


FIGURA 21.1 Tanto los vertebrados frugívoros como los insectos frugívoros pueden afectar el éxito reproductivo de las plantas. Los vertebrados frugívoros lo hacen a través de la dispersión de semillas, es decir, creando un patrón particular de deposición de semillas en el espacio (curvas **A** y **B**); los insectos frugívoros, por su parte, pueden reducir el número de semillas dispersadas (curvas **A'** y **B'**) e influir en el comportamiento de los vertebrados diseminadores de semillas. Se ha sugerido que una de las funciones de la dispersión de semillas es alejar a los propágulos de la planta progenitora, ya que cerca de ella la mortalidad es más elevada. Este fenómeno puede generar un pico en el reclutamiento a una distancia óptima de la planta progenitora, patrón conocido como el modelo de Janzen y Connell, cuya representación gráfica está en la Figura 19.3.

& Bowman 1961). Los resultados obtenidos hasta el momento, sin embargo, no son constantes y posiblemente son el reflejo de diferencias entre especies de plantas y especies de frugívoros (Izhaki & Safriel 1990, Barnea *et al*. 1991, Ellison *et al*. 1993).

La diseminación directa de semillas a "sitios seguros" se ha atribuido a especies de plantas con requerimientos de germinación y establecimiento muy especiales (Howe & Smallwood 1982). El sistema por excelencia para demostrar la diseminación directa de semillas a "sitios seguros" lo constituyen las plantas hemiparásitas de las familias Viscaceae y Loranthaceae (Reid 1989, Sargent 1995, Restrepo 1987, pero ver Davidar 1983). Estas plantas crecen exclusivamente sobre las ramas de varias especies de plantas hospederas y, por lo tanto, necesitan que sus semillas sean depositadas en esos sitios. Las aves que se alimentan de los frutos de las especies de hemiparásitas tienden a depositar las semillas directamente sobre las ramas del hospedero y una vez en estos sitios el establecimiento de las plántulas es rápido. Otro caso que ilustra la diseminación directa de semillas es presentado por Wenny y Levey (1998). Estos autores mostraron que, comparada con otras cuatro aves frugívoras, *Procnias tricarunculata* (Cotingidae) es la especie que más lejos de la planta progenitora deposita las semillas del árbol *Ocotea endresiana* (Lauraceae). En efecto, una gran proporción de las semillas de *Ocotea* es depositada debajo de las perchas de despliegue de los *Procnias*, justamente en los claros del dosel del bosque, sitios donde las semillas pueden evadir el ataque de los hongos.

Es así como el proceso de dispersión de semillas desde la planta progenitora puede influir en el grado de supervivencia de las semillas y las plántulas, ya sea modificando el grado de competencia intraespecífica entre plántulas o reduciendo el daño a que se ven sometidas las semillas por hongos, insectos y mamíferos después de su diseminación (modelo de Janzen y Connell) (Janzen 1970, Connell 1971; ver una descripción en la Fig. 19.3). Aunque en algunos casos se ha encontrado que la dispersión lejos de la planta progenitora aumenta la tasa de supervivencia de las semillas y las plántulas (Janzen *et al*. 1976, Davidar 1983, Franson & Willson 1983, Wright 1983, Clark & Clark 1984, Howe *et al*. 1985, Roberts & Heithaus 1986, Schupp 1988a), en otros casos no se ha encontrado ningún efecto (Janzen 1972, 1975; Condit *et al*. 1992, Terborgh *et al*. 1993, Burkey 1994, Chapman & Chapman 1996, Cintra 1997, Peres *et al*. 1997). Las discrepancias entre estos estudios bien pueden ser el reflejo de las características de cada especie de dispersor, las escalas espacio-temporales utilizadas en cada estudio y el grado de perturbación de los sitios en donde se han realizado los trabajos.

El ambiente al que es dispersada una semilla afecta, en cierta medida, las probabilidades de supervivencia de una planta. Al comparar, por ejemplo, las tasas de depredación y germinación de semillas, así como de crecimiento y herbivoría

(en plántulas) en condiciones de claro y de dosel cerrado, se ha observado que éstas pueden variar (Harrison 1987, Martínez-Ramos *et al*. 1988, Schupp 1988b, Schupp & Frost 1989, Denslow *et al*. 1990, Howe 1990, Molofsky & Fisher 1993) o no variar (Coley 1983a,b; Denslow *et al*. 1990, Aide & Zimmerman 1991, Samper 1992, Ellison *et al*. 1993, Molofsky & Fisher 1993, Wenny & Levey 1998). Otros estudios han evaluado el efecto de la microtopografía y de las perturbaciones a gran escala sobre estas mismas variables (Walker & Neris 1993, Nepstad *et al*. 1996, Clark *et al*. 1998) pero, al igual que en el caso anterior, los resultados no suelen ser consistentes.

Finalmente, y como se discute en el capítulo 13, la dispersión de semillas puede influir en la estructura genética de una población, ya sea modificando la tasa de reclutamiento dentro de la población o la tasa de colonización de nuevos hábitats. Luego de analizar la estructura genética de las poblaciones de 199 especies de plantas, Hamrick *et al*. (1992) y Nason *et al*. (1997) encontraron que las especies que presentaban el mayor grado de polimorfismo y variabilidad genética eran aquellas cuyos frutos y semillas eran diseminados por animales (ver además la Tabla 13.3).

Por qué alimentarse de frutas

Se ha probado que la frugivoría (o no frugivoría) se refleja en algunos aspectos del ciclo vital de los vertebrados. Por ejemplo, los polluelos de especies de aves que se alimentan exclusivamente de frutas presentan una tasa de crecimiento más lenta y un período de anidación más largo que los que se alimentan con una mezcla variable de frutas e insectos. Estos últimos, a su vez, presentan una tasa de crecimiento más lenta y un período de anidación más largo que aquéllos que se alimentan exclusivamente de insectos (Snow 1971, Morton 1973, Ricklefs 1976, O'Connor 1984). Esta variación en la tasa de crecimiento de los polluelos se utilizó para explicar la aparente rareza de una dieta totalmente frugívora, o sea, una dieta, en juveniles vertebrados, basada exclusivamente en la ingestión de frutas (Snow 1971, Morton 1973, White 1974). Sin embargo, algunas aves, como *Steatornis caripensis* y *Euphonia* spp., por ejemplo, se alimentan exclusivamente de frutas. Es más, en estas dos especies, el uso de cuevas o de nidos semiocultos, respectivamente, se ha interpretado como una adaptación para reducir el grado de depredación que podrían sufrir las especies de aves que presentan una tasa de crecimiento más lenta y un período de anidación más largo (Snow 1962, Morton 1973).

Otros estudios han subrayado el papel que puede tener una dieta frugívora en el mantenimiento y en la formación de reservas de grasas durante el período premigratorio, particularmente en aquellas especies que presentan movimientos de carácter regional o latitudinal (Bairlein & Gwinner 1994). Se ha observado, por ejemplo, que los individuos del pájaro *Sylvia borin* que se mantienen en cautiverio con insectos y frutas disminuyen el consumo de insectos y aumentan el de frutas durante el período premigratorio. Este aumento en el consumo de frutas se traduce, a su vez, en un aumento en el peso de los individuos, debido a la construcción de reservas de grasas (Bairlein & Gwinner 1994). Los movimientos de carácter regional que realizan muchas especies de aves frugívoras tropicales son más comunes de lo que se pensaba (Levey & Stiles 1992) y, aunque en términos generales se desconoce el papel que cumplen las frutas en este fenómeno, se ha observado que, por lo menos en el caso de *Steatornis caripensis*, los polluelos son alimentados exclusivamente con frutas ricas en lípidos. Esto les permite acumular una enorme reserva de grasa hacia el final del período de anidación (Snow 1962, Thomas *et al*. 1993). Después del período de reproducción, los juveniles y los adultos realizan migraciones de cientos de kilómetros (Bosque & Ramírez 1988, Roca 1994).

Cómo atraen las plantas a los vertebrados frugívoros

Las preferencias alimentarias de los vertebrados frugívoros varían dependiendo de los componentes nutritivo y de diseño de las frutas, así como de su color, su presentación y su

abundancia. Se podría afirmar que, para una planta, la manera más fácil de atraer a un vertebrado frugívoro, y al mismo tiempo mantenerlo a cierta distancia (para que no deposite todas las semillas debajo de la planta progenitora), es produciendo frutos con un bajo contenido proteico: la digestión de proteínas requiere de más tiempo que la de otros nutrientes (Tabla 21.2).

En general, las plantas producen frutos con un alto contenido de carbohidratos y lípidos, dos componentes nutritivos cuya metabolización genera, de una manera relativamente rápida, grandes cantidades de energía. Algunas familias de plantas producen frutas con una gran concentración de carbohidratos, mientras que otras producen frutas con una gran concentración de lípidos (Snow 1981, Jordano 1995). Se ha establecido que los vertebrados frugívoros muestran preferencias por uno u otro tipo de frutas y que además estas preferencias no se circunscriben a determinados grupos taxonómicos (Stiles 1993). Igualmente se ha mostrado que los vertebrados frugívoros muestran preferencias por las diferentes clases de carbohidratos y lípidos que se encuentran en las frutas, pero en este caso las preferencias sí parecen estar restringidas a ciertos grupos taxonómicos (Freeman & Worthington 1988, Martínez del Río & Restrepo 1993, Stiles 1993, Bairlein & Gwinner 1994, Baker *et al*. 1998). Por ejemplo, los primates parecen preferir frutas con un alto contenido de sacarosa, mientras que las aves prefieren frutas con un alto contenido de fructosa y glucosa. Las frutas, además de contener diversos nutrientes, presentan un arsenal de compuestos secundarios (Herrera 1982) con los cuales pueden atraer o repeler a los vertebrados frugívoros. Ciertos compuestos secundarios promueven la ingestión de grandes cantidades de frutas (debido a que el compuesto secundario mismo reduce la digestibilidad del alimento; ver capítulo 19) mientras que otros promueven el rechazo de la fruta. Otros compuestos no influyen sobre las preferencias de los vertebrados frugívoros (Izhaki & Safriel 1989, Bairlein 1996, Cipollini & Levey 1997).

La gran variación que se observa –en individuos de una misma especie y entre especies diferentes– en el diseño de las frutas y en el número de frutas que produce, constituye una prueba de que las plantas pueden usar estos dos rasgos para seleccionar aquellos frugívoros que generan una sombra de deposición de semillas "óptima" (lejos de la planta progenitora) (Howe & Estabrook 1977, Herrera 1981, Howe & Vande Kerckhove 1981, Jordano 1988, Murray *et al*. 1993, Wheelwright 1993). Por ejemplo, el número de semillas y su tamaño determinan el tiempo que necesita un animal para procesar los frutos, mientras que el número de frutos ingeridos determina el tiempo que necesita para procesar todos los frutos consumidos durante una ronda de alimentación. La producción de un gran número de frutas tiene la ventaja de atraer a un gran número de frugívoros; sin embargo, también tiene la desventaja de que puede atraer a muchas especies frugívoras que dañan las semillas o que no son buenas diseminadoras. Dada la diversidad de frutas y de regímenes de producción, no es sorprendente que los vertebrados frugívoros presenten, también, una gran diversidad de mecanismos para aprovechar este recurso. Estos mecanismos son de tipo morfológico, fisiológico y conductual, y han sido revisados recientemente por Jordano (1992), Levey *et al*. (1994) y Levey y Stiles (1992).

Frugivoría en insectos

A pesar de la ubicuidad de los insectos frugívoros en el bosque neotropical (Foster 1996) hasta el momento no se ha evaluado su importancia en estos ecosistemas naturales: los trabajos se han enfocado más bien hacia los ecosistemas manejados y hacia las especies que tienen algún valor económico (Bateman 1972, Hill 1983, Fletcher 1987, Aluja 1994). La diversidad de insectos frugívoros es, sin embargo, digna de destacar (Tabla 21.4). En efecto, por lo menos ocho órdenes de insectos (Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthopthera y Thysanoptera) presentan especies que se alimentan de las estructuras carnosas de los frutos, de las semillas o de ambas .

Las diferencias que se observan entre el estadio juvenil y el estadio adulto de los insectos

TABLA 21.4 Insectos frugívoros tropicales y subtropicales. En paréntesis se indica la etapa en la que el insecto tiene una dieta basada en frutas (J: juvenil, A: adulto). Las partes consumidas se señalan como C, estructuras carnosas y S, semillas.

Orden	Familia	Subfamilia/ género	Parte consumida	Referencia
Lepidoptera	Carposinidae (J)	Desconocido	C	2
	Tortricidae (J)	Criptophlebia	C	16
		Desconocido	C	30
	Gelechiidae (J)	Desconocido	C	30
	Lycaenidae (J)	Virachola	C,S	16
	Noctuidae (A)	Eudocima	C	25
		Othreis	C	16
	Noctuidae (J)	Spodoptera	C,S	9
		Heliothis	C,S	9, 16
	Nymphalidae (A)	Satyrinae	C	6
		Morphinae	C	6
		Charaxinae	C	6
		Nymphalinae	C	6
	Pyralidae (J)	Anonaepestis	C	16
		Boetarda	C,S	19
		Ephesia	C,S	16
		Nephopteryx	C,S	18
		Prophantis	C	16
		Virachola	C	16
		Desconocido	C	26
	Tortricidae (J)	Cydia	C,S	4
	Riodinidae (J)	Eurybia	C,S	17
	Desconocido (J)	Desconocido	C	32
Diptera	Agromyzidae (J)	Ophiomyia	C	30
	Cecidomyidae (J)	Desconocido	S	2
	Tephritidae (A/J)	Anastrepha	C,S	1, 3, 15, 21, 22
		Bactrocera	C	7, 8, 11, 12, 16, 31
		Ceratitis	C	16
		Dirioxa	C	7
		Pterandrus	C	28
	Desconocido (J)	Desconocido	C	27, 32
Hymenoptera	Agaonidae (J)		S	19, 20
	Eurytomidae (J)	Bephratelloides	S	24
		Desconocido	S	32
	Formicidae (A)	Desconocido	C	32
Hemiptera	Alylidae (A)	Hyalymenus	S	13
	Coreidae (A)	Amblypelta	C	16
		Leptoglossus	S	29
	Miridae (A)	Piasus	S	13
	Lygaeidae (A)	Desconocido	S	19
	Pentatomidae (A)	Nezara	C	16
		Sibaria	S	13
		Desconocido	S	23
Thysanoptera	Thripidae (A)	Scirtothrips	C	16
Homoptera	Pseudococcidae (A)	Planococcus	C	16

Orthoptera	Tettigoniidae (A)	Ischnomela	C	4
		Copiphora	C	4
Coleoptera	Anobiidae (J)	Dryophilodes	S	2
	Bruchidae (J)	Amblycercus	S	19
	Chrysomelidae (J)	Longitarsus	S	16
	Curculionidae (J)	Ceratopus	C,S	19
		Sternochetus	S	16
		Cleogonus	S	19
	Curculionidae (A)	Archarias	S	4
		Procholus	S	4
		Cyrinyx	S	13, 23
		Ambetes	S	23
	Scarabeidae (J)	Onthophagus	C,S	5
	Scolytidae (J)	Hypothenemus	S	14
	Desconocido (J)	Desconocido	S	32

(1) Aluja (1994), (2) Andersen y New (1987), (3) Celedonio-Hurtado *et al.* (1995), (4) Cunningham (1997), (5) Davis y Sutton (1997), (6) De Vries (1988), (7) Drew (1987), (8) Drew y Hooper (1983), (9) Eigenbrode y Trumble (1994), (10) Fitt (1981b), (11) Fitt (1986), (12) Fletcher (1987), (13) Greig (1993), (14) Gutierrez-Martínez y Ondarza (1996), (15) Hernández-Ortiz (1993), (16) Hill (1983), (17) Horvitz *et al.* (1987), (18) Ibrahim (1992), (19) Janzen (1979b), (20) Jordano (1983), (21) Malavasi *et al.* (1980), (22) Malo *et al.* (1987), (23) Marquis (1988), (24) Nadel y Peña (1991), (25) Sands y Broe (1991), (26) Schreiner (1991), (27) Valburg (1992a), (28) Waser (1977), (29) Wheeler y Miller (1985), Winter (1982), Wong *et al.* (1989), (32) C. Restrepo, datos sin publicar.

se reflejan, a su vez, en las partes de la fruta que consumen y en la forma en que lo hacen. Los insectos adultos, por ejemplo, consumen los jugos de las frutas maduras, las estructuras carnosas y las semillas. Los jugos los obtienen introduciendo estructuras especializadas en la fruta (Noctuidae y Thripidae, Hill 1983) o lamiendo su superficie (Nymphalidae y Tephritidae, Bateman 1972, DeVries 1988, Aluja 1994). La pulpa la obtienen cortando trozos con las mandíbulas (Formicidae y Tettigonidae, Mandujano 1994, Cunningham 1997). Los insectos que se alimentan de semillas también introducen estructuras especializadas, ya sea para mordisquear el tejido o para chupar los nutrientes, una vez que los tejidos han sido digeridos por sustancias inyectadas dentro de las semillas (Curculionidae y varias familias de Hemiptera) (Wheeler & Miller 1985, Greig 1993, Cunningham 1997). La movilidad les permite a los adultos utilizar otras fuentes alimenticias, tal y como ocurre con las moscas de la fruta (Wheeler & Miller 1985, Greig 1993, Hendrichs *et al*. 1993, Cunningham 1997).

Los insectos que se alimentan de frutas en las etapas juveniles generalmente completan su desarrollo dentro de las frutas o las semillas (las hembras ponen los huevos en estas estructuras). Durante su desarrollo, las larvas pueden desplazarse activamente (Tephritidae) (Bateman 1972) o permanecer relativamente inmóviles (Eurytomidae y Bruchidae) (Janzen 1976, Nadel & Peña 1991) cortando y mascando las estructuras carnosas maduras o el contenido de las semillas inmaduras. A diferencia de las anteriores, las larvas de Lepidoptera, no se hallan confinadas a ninguna estructura. Estas larvas eclosionan de huevos que han sido puestos sobre hojas o ramas, y al cabo de unos días se dirigen hacia las frutas (Zangheri *et al*. 1992). Algunas especies cubren las infrutescencias con hilos de seda, y una vez protegidas, cortan trozos de las frutas inmaduras, incluyendo las semillas (Hill 1983). Otras, abren un orificio a través de la pared de los frutos y una vez adentro, se desplazan activamente cortando y mascando las estructuras carnosas y las semillas. Los insectos frugívoros, al igual que los vertebrados frugívoros, afectan a las semillas de muchas maneras. La actividad de

estos dos grupos de organismos sobre las frutas se superpone a lo largo de un gradiente definido por el tipo de daño que causan a las semillas y a las estructuras carnosas.

El juego de las plantas y los insectos frugívoros: las plantas se protegen, los insectos buscan los medios para vencer esa protección

Los pocos estudios que han evaluado las causas y las consecuencias de la interacción entre las plantas productoras de frutos y los insectos frugívoros han supuesto que las características de estos dos grupos de organismos han evolucionado, por parte de las plantas, para defenderse de los frugívoros que dañan las semillas y las estructuras carnosas, y, por parte de los insectos, para evadir los mecanismos de defensa de las plantas (ver capítulo 19) y adquirir nutrientes sin tener que aportar ningún beneficio (Herrera 1982, pero ver Horvitz & Schmenske 1986 y Horvitz & Le Corff 1993, con relación a la diseminación por hormigas de semillas ariladas). Vista de esta forma, la relación entre los insectos frugívoros y las plantas productoras de frutas es de parasitismo.

La gravedad del daño que causa un insecto frugívoro puede medirse de acuerdo con su impacto sobre los embriones contenidos en las semillas. En un extremo están los insectos que dejan las semillas intactas, pues sólo se alimentan de las estructuras carnosas; en el otro, están los insectos que reducen la cantidad de endospermo y los cotiledones de las semillas, o que incluso destruyen los embriones. Esta variación en la actividad de los insectos frugívoros puede utilizarse para establecer grupos de características, tanto en las plantas como en los insectos frugívoros, que permitan explicar (1) por qué y cómo se protegen las plantas contra los insectos frugívoros y (2) por qué y cómo muchos insectos evaden los mecanismos de defensa de las plantas para alimentarse de las frutas. Al igual que en la sección anterior los *porqués* se relacionan con el valor adaptativo de estos comportamientos y los *cómos* con los mecanismos próximos.

Por qué protegerse de los insectos frugívoros

Los insectos frugívoros pueden afectar el patrón espacial de deposición de semillas de dos maneras: de una manera directa, reduciendo el número de frutos con embriones y semillas sanas, y, de una manera indirecta, influyendo en el comportamiento de los vertebrados frugívoros (Fig. 21.1). En la mayoría de los trabajos en los que se ha estimado el impacto de los insectos sobre la producción de frutos simplemente se ha reportado el porcentaje de frutos con señas visibles del daño, pero no se ha especificado el tipo de daño (Tabla 21.5). En dos experimentos que se llevaron a cabo en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, se observó que los insectos provocaban una reducción sustancial en el número de semillas sanas de *Calyptrogyne ghiesbreghtiana*, especie de palma de sotobosque. Esta especie produce frutos con una sola semilla, y los racimos que no fueron protegidos contra los insectos perdieron el 60% de los frutos (Cunningham 1997). El daño que sufrieron las frutas durante las primeras semanas de desarrollo lo ocasionaron varias especies de la familia Curculionidae; el daño a la pulpa en la fruta madura lo causaron algunas especies de la familia Tettigonidae.

En la misma localidad, cinco especies de arbustos del género *Piper* perdieron entre un 9 y un 87% de las semillas: los responsables fueron varios Hemiptera que se alimentaron de la única semilla contenida en los frutos todavía inmaduros (Greig 1993). La variación en el porcentaje de daño se atribuyó a las diferencias que presentaban las cinco especies de arbustos en cuanto al número y el tamaño de semillas por amento: las especies que producían muchas semillas de tamaño pequeño presentaron un menor porcentaje de semillas dañadas que las especies que producían pocas semillas pero de tamaño grande (Greig 1993). Las especies más afectadas por los insectos frugívoros fueron, entonces, las que produjeron amentos con pocas frutas.

TABLA 21.5 Especies de plantas para las cuales se ha estimado el porcentaje de frutos dañados por insectos. (a) Experimento en donde se excluyeron los insectos, (b) frutos colectados de una manera aleatoria en el campo, tipo de daño no especificado, (c) frutos colectados de una manera aleatoria en el campo, porcentaje de semillas dañadas por fruto; (d) frutos colectados de una manera aleatoria en el campo, las larvas se alimentan de las estructuras carnosas; (e) frutos colectados de una manera aleatoria en el campo, las semillas y los frutos presentaban orificios de salida.

Especie	Familia	Tipo de Fruta	Insecto	Porcentaje de frutas con daño	Referencia
Calyptrogyne ghiesbreghtiana	Arecaceae	Drupa	Varios	60[a]	1
Gaiadendron punctatum	Loranthaceae	Drupa	Desconocido	32[b]	4
Miconia sp.	Melastomataceae	Baya	Desconocido	10[b]	4
Ficus spp.	Moraceae	Sicono	Hymenoptera	44-61[c]	6,7, 8
Ardisia compressa	Myrsinaceae	Drupa	Diptera	24[d]	9
Piper spp.	Piperaceae	Drupa	Varios	9-87[a]	3
Hesperomeles obovata	Rosaceae		Desconocido	20[b]	4
Hirtella sp.	Rosaceae		Desconocido	53[b]	4
Gonzalagunia rosea	Rubiaceae		Diptera	15[d]	9
Psychotria gracilis	Rubiaceae	Baya	Diptera	40-76[e]	12
Achras zapota	Sapotaceae		Lepidoptera	95[b]	5
Acnistus arborescens	Solanaceae		Diptera	20[d]	10
Neea ampifolia	Solanaceae	Baya	Diptera	49[d]	9
Lysianthes synanthera	Solanaceae	Baya	Diptera	31[d]	9
Solanum cordovense	Solanaceae	Baya	Diptera	23[d]	9
Cestrum racemosum	Solanaceae	Baya	Diptera	25[d]	9
Solanum mauritianum	Solanaceae	Baya	Diptera	100[b]	2
Lantana spp.	Verbenaceae	Drupa	Diptera	2[b]	11

(1) Cunningham (1997), (2) Drew y Hooper (1983), (3) Greig (1993), (4) Herrera (1986), (5) Ibrahim (1992), (6) Janzen (1976), (7) Janzen (1979a), (8) Janzen (1979b), (9) Valburg (1992a), (10) Valburg (1992b), (11) Winter (1982), (12) C. Restrepo, datos sin publicar.

Los insectos frugívoros pueden afectar el patrón espacial de deposición de semillas de una manera indirecta, pues inciden en el comportamiento de los diseminadores de semillas (Fig. 21.1). En efecto, en una serie de experimentos llevados a cabo en condiciones de laboratorio en Monteverde, Costa Rica, se observó que el pájaro *Chlorospingus ophtalmicus* variaba el consumo de frutos con larvas dependiendo de la clase de frutos que se le ofrecía (Valburg 1992a). Prefería, por ejemplo, los frutos maduros de *Cestrum racemosum*, *Gonzalagunia rosea* y *Ardisia compressa* con larvas, pero prefería los frutos maduros de *Neea amplifolia* y *Lysianthes synanthera* sin larvas. La presencia de larvas en los frutos maduros de *Solanum cordovense* no afectó la escogencia.

En otros dos estudios, Redford *et al*. (1984) y Oppenheimer (1996) encontraron que varias especies de primates (*Callithrix*, *Cercocebus*, *Cebus*) eran capaces de distinguir, y seleccionar, las frutas que contenían larvas de insectos. Lo contrario ocurre con *Brotogeris jugularis*, un periquito que aparentemente selecciona las semillas de *Ficus* que no contienen larvas de avispas agaónidas (Janzen 1981). En Australia, Drew (1987) encontró que la incidencia de frutos con larvas de *Dacus cacuminatus* (Diptera: Tephritidae) era mayor en una localidad en donde la paloma *Macropygia phasianella*, el mayor consumidor de estos frutos, estaba ausente.

En otro ejemplo realizado en condiciones de laboratorio, el pájaro *Chlorospingus ophtalmicus* prefirió los frutos maduros de *Acnistus arborescens* con larvas de insectos, pero las especies de murciélagos, *Carollia brevicauda* y *Sturnira ludovici*, mostraron el patrón contrario (Valburg 1992b, Engriser 1995). Los resultados de todos estos estudios muestran que los insectos pueden influir en la escogencia de frutos por

parte los vertebrados frugívoros, escogencia que variará dependiendo de si los insectos hacen a las frutas más, o menos, atractivas.

Por qué alimentarse de frutas

A diferencia de los vertebrados frugívoros, los insectos –por presentar un ciclo de vida muy corto y una mayor facilidad de ser manipulados experimentalmente– ofrecen grandes posibilidades para investigar la evolución de las diferentes estrategias ecológicas que pueden surgir de una dieta basada en el consumo de frutas. Sin embargo, son pocos los trabajos que se han realizado al respecto. *Anastrepha serpentina* (Tephritidae), por ejemplo, es una mosca de la fruta que está estrechamente relacionada con los frutos de la familia Sapotaceae. Las hembras adultas se alimentan del jugo de las frutas, ponen sus huevos en ellas y las larvas completan su desarrollo alimentándose de sus estructuras carnosas (Aluja 1994). Jacome *et al*. (1995) observaron que la longevidad y la fecundidad de las hembras adultas se veían claramente afectadas por la dieta que seguían (Fig. 21.2). Así, las hembras que se alimentaban de las frutas abiertas de *Manilkara zapota* eran muy longevas, y las que se alimentaban de una solución de sacarosa con proteínas ovipositaban a una edad muy temprana. Este experimento muestra que los cambios en la dieta pueden afectar diferentes componentes de la estrategia de vida de un organismo.

Cómo protegerse de los insectos frugívoros

Es frecuente observar que la presencia de insectos provoca el aborto selectivo de semillas o incluso de frutas enteras, especialmente de aquéllas inmaduras (Stephenson 1981). Este es, quizás, el mecanismo más costoso, desde el punto de vista energético, que una planta puede emplear para protegerse de un insecto frugívoro. Dadas las complejas interacciones que se establecen entre el embrión, el endospermo y las estructuras carnosas de las frutas (Recuadro 21.1), es probable que las plantas utilicen este mecanismo únicamente si el embrión se ve seriamente afectado por la actividad de los insectos.

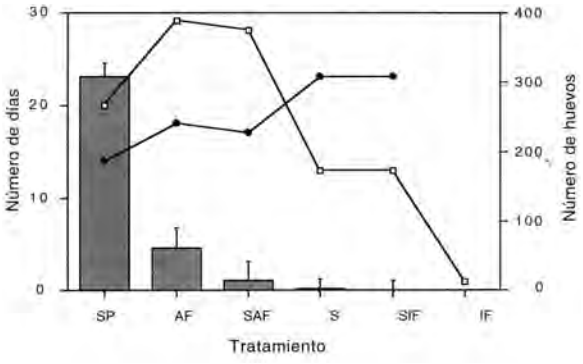
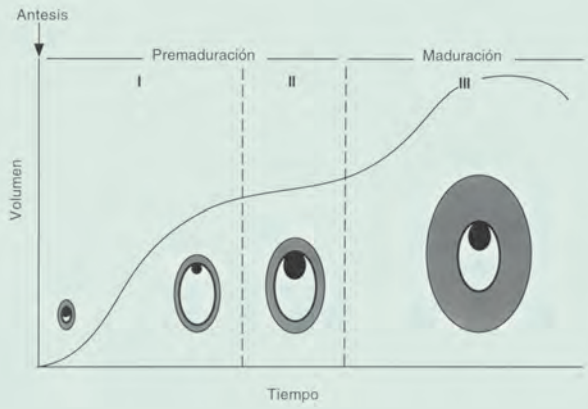


FIGURA 21.2 El tipo de dieta incide, de manera notoria, en los diferentes componentes del ciclo vital de los insectos. En este experimento, a los adultos de la mosca de la fruta *Anastrepha serpentina* (Tephritidae) se les suministró alguna de las siguientes dietas (tratamientos): sacarosa y proteínas (SP), frutos abiertos de *Manilkara zapota* (AF), sacarosa y frutos abiertos de *M. zapota* (SAF), sacarosa (S), sacarosa y frutos cerrados de *M. zapota* (SIF) o frutos cerrados de *M. zapota* (IF). La altura de las barras representa el número promedio de huevos que produjeron las moscas hembras; los cuadros blancos representan la longevidad de las moscas (medida como el número de días transcurridos hasta alcanzar una mortalidad del 25%), y la edad (número de días) a la que las hembras ovipositaron por primera vez está representada por los círculos en negro. Los datos fueron tomados de Jacome *et al*. (1995).

Además del aborto de semillas y frutas, las plantas poseen un rico arsenal físico y químico de defensas para protegerse de los insectos (Herrera 1982). El conocimiento que se tiene de los requerimientos nutricionales y energéticos de los insectos (ver revisión en Slansky & Rodríguez 1987) permite elucidar los posibles mecanismos que utilizan las plantas para protegerse de los insectos frugívoros. Existe evidencia de que las plantas pueden protegerse modificando el componente mecánico, nutritivo y de diseño de los frutos o semillas (Herrera 1982). El componente mecánico se relaciona con la presencia de espinas, pelos, protuberancias, cáscaras y cubiertas duras o gruesas. Las larvas de *Spodoptera exigua* (Noctuidae) se alimentan de los frutos inmaduros de *Lycopersicum* spp. (Solanaceae; Juvik & Stevens 1982, Eigenbrode & Trumble 1994). La especie cultivada *L. esculentum* presenta cutículas menos duras que

RECUADRO 21.1 Frutos carnosos: características de su desarrollo

Durante su desarrollo, los frutos carnosos experimentan cambios fisiológicos, morfológicos y químicos (Hulme 1970, Hulme 1971, Rhodes 1980, Monselise 1986, Brady 1987, Ho 1988). Cada etapa está regulada por estructuras anatómicas específicas, las cuales inhiben o promueven la actividad de otras estructuras anatómicas. La etapa de premaduración del fruto (I y II) está regulada por las semillas (endospermo y embrión), la etapa de maduración (III) por las estructuras carnosas asociadas a las semillas. En la primera etapa, y como consecuencia de una rápida división celular, el fruto experimenta un primer impulso de crecimiento. Las semillas controlan el tránsito de compuestos de carbono (producto de la fotosíntesis) e inhiben su consumo por parte de las estructuras carnosas. Hacia el final de esta etapa las semillas alcanzan su tamaño máximo. En la segunda etapa, el fruto cambia muy poco de tamaño: el embrión y el endospermo se diferencian y el endocarpo se endurece. En la tercera etapa, el fruto experimenta un segundo impulso de crecimiento, como consecuencia de la expansión de las células presentes en las estructuras carnosas, y alcanza su tamaño máximo. Las semillas, por su parte, alcanzan la madurez. Durante esta etapa la dureza y la concentración de clorofila, y de compuestos secundarios y de proteínas, disminuye, mientras que la concentración de azúcares, lípidos, agua, compuestos volátiles (incluyendo etileno), pH y pigmentos diferentes a la clorofila aumenta. Al iniciarse la tercera etapa, la tasa de respiración del fruto es muy alta, pero disminuye a medida que el fruto comienza su senescencia. Durante la premaduración del fruto, las semillas cumplen dos funciones importantes: evitan el aborto del fruto (por medio de la producción de auxinas) y dirigen los asimilados de carbono fotosintético hacia las estructuras carnosas (por medio de la producción de giberelinas y citoquininas). Si durante las etapas I y II, las semillas sufren algún daño, el desarrollo el fruto se vería seriamente comprometido (Stephenson 1981). (En la figura adjunta, el embrión se muestra en color negro, la semilla en blanco y las estructuras carnosas en gris.)



L. pimpinellifolium. En un experimento se encontró que muchas de las larvas de *S. exigua* que fueron criadas con frutos de *L. pimpinellifolium* fueron incapaces de penetrar los frutos con sus mandíbulas y como resultado murieron de inanición (Juvik & Stevens 1982, Eigenbrode & Trumble 1994).

El tamaño de las frutas y las semillas puede influir en el comportamiento de los insectos frugívoros. En Hawaii, por ejemplo, las hembras de *Cryptophlebia* (Tortricidae) ponen sus huevos sobre los frutos de *Macadamia integrifolia*, pero depositan más huevos en los frutos que tienen un diámetro mayor a los 20 mm (Jones 1994). Esto sugiere que las hembras prefieren frutos de un cierto tamaño. En la Estación Biológica La Selva, varios curculiónidos consumen las semillas de la palma *Calyptrogyne ghiesbreghtiana*, pero, de acuerdo con Cunningham (1997), se observa una mayor incidencia de daño en los frutos que tienen un diámetro promedio de 4.8 mm (no en frutos más grandes o más pequeños). *Rhagoletis pomonella* (Tephritidae) pone sus huevos en los frutos de varias especies de la familia Rosaceae (*Malus* sp. y *Prunus* sp.). Buscando algún patrón de oviposición, Prokopy (1977) colocó esferas rojas de varios tamaños entre las copas de estas dos especies de árboles, y observó que las hembras de *R. pomonella* visitaron con más frecuencia las esferas de 7.5 cm de diámetro que las de otros

tamaños. El uso de otros frutos artificiales apoya estos resultados (Prokopy & Bush 1973). En algunos bosques secos de Costa Rica, se ha observado que las semillas de muchas especies de Leguminosae son consumidas por escarabajos "brúchidos" (Coleoptera) (Janzen 1969). También se ha observado que esto no lo hacen de una manera indiscriminada: en un estudio comparativo que incluyó 36 especies de leguminosas, se observó que los "brúchidos" se inclinaban por las especies que producían pocas semillas pero de tamaño grande, y dejaban de lado las especies que producían muchas semillas pero de tamaño pequeño. Ejemplos como estos sugieren que el componente de diseño puede afectar el comportamiento de los insectos frugívoros (dadas sus preferencias por frutos o semillas de cierto tamaño).

Las plantas también pueden proteger sus frutos por intermedio del componente químico. En efecto, la proporción y el tipo de los nutrientes, así como la presencia de compuestos secundarios, pueden afectar de manera negativa a los diferentes componentes del ciclo vital de los insectos frugívoros. Posiblemente el mecanismo más eficaz al que pueden recurrir las plantas es la producción de frutos con una baja concentración de proteínas. *Ceratitis capitata* y *Anastrepha serpentina* (Tephritidae), por ejemplo, vieron su producción de huevos seriamente afectada cuando se les suministró una dieta carente de proteínas (Alves & Zucoloto 1992, Jacome *et al*. 1995). En otro experimento se encontró que las larvas de *Spodoptera exigua* (Noctuidae) se inclinaban por aquellas variedades de *Lycopersicum* spp. (Solanaceae) que tenían una baja concentración del glicoalcaloide α-tomatina (Eigenbrode & Trumble 1994).

La abundancia (o escasez) de frutas en un momento dado tiene, también, el potencial de afectar la actividad de los insectos frugívoros. Y es que las plantas pueden hacer sus frutos más difíciles, o más fáciles, de encontrar. Dos estudios realizados en el bosque de la Isla de Barro Colorado, en Panamá, ilustran estas dos estrategias. *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae) es un arbolito del sotobosque que exhibe un solo período de fructificación. Los frutos dehiscentes son producidos en un período de 15 semanas y la producción alcanza su máximo justo en la mitad de ese período. De Steven (1981) observó que el número de semillas consumidas por la polilla *Laysperesia* sp. (Olethreutidae: Lepidoptera) era menor al inicio del período de fructificación que en las etapas siguientes. Al parecer, entonces, las plantas que logran madurar sus frutos temprano pueden "escapar" de los insectos. *Hybanthus prunifolius* (Violaceae) es otro arbusto del sotobosque que exhibe un solo período de fructificación; pero, a diferencia de la especie anterior, la producción de frutos está limitada a un período de 4 semanas. Con fines experimentales, Augspurger (1981) creó una población de individuos que produjo frutos a lo largo de un período de tiempo más largo ("población asincrónica") y observó que el porcentaje y el número absoluto de semillas consumidos por una polilla (Cosmoptericidae) y una mosca (*Silba*: Lonchaeidae) era mucho mayor en las poblaciones asincrónicas que en las poblaciones sincrónicas. En este caso la producción de un gran número de frutos en sincronía sació a los insectos frugívoros y, en consecuencia, un mayor número de semillas logró "escapar" del ataque de los insectos (Janzen 1969, Janzen 1971, Augspurger 1981). Greig (1993) empleó un argumento similar para explicar la diferencia en el número de frutos dañados por insectos en varias especies de arbustos del género *Piper* en la Estación Biológica La Selva.

Cómo alimentarse de frutas

Los insectos frugívoros poseen una gran variedad de mecanismos para alimentarse de frutas (para aquellos insectos que se alimentan de semillas ver Johnson & Kistler 1987, Slansky & Panizzi 1987) y posiblemente para defenderse de los vertebrados frugívoros. Estos mecanismos son de tipo morfológico, fisiológico y conductual.

Las frutas son relativamente pobres en lípidos y muy pobres en proteínas. Sin embargo, estos compuestos son esenciales para que los insectos adultos alcancen su estado reproductivo y produzcan huevos y feromonas. Las moscas de la fruta han solucionado este problema de varias

formas. Por ejemplo, los adultos de *Rhagoletis* y *Anastrepha* obtienen proteínas ingiriendo miel de áfidos, exudados de la superficie de las hojas y jugos de las heces de las aves (Bateman 1972, Fletcher 1987, Hendrichs *et al*. 1993, Aluja 1994). Los adultos de *Ceratitis* y *Anastrepha*, además de usar los lípidos que sintetizaron durante su etapa juvenil, pueden sintetizarlos *de novo* a partir de carbohidratos (Jacome *et al*. 1995, Warburg & Yuval 1996).

Por otro lado, las larvas de las moscas de la fruta necesitan consumir ciertas proteínas esenciales para crecer y completar su desarrollo. Tales proteínas las obtienen por medio de bacterias endosimbióticas, las cuales son transferidas a los huevos cuando éstos están aún dentro de las hembras (Bateman 1972, Fletcher 1987, Aluja 1994). En algunas especies de moscas, entre ellas *Bactrocera oleae*, esta asociación parece ser obligatoria (Hagen 1966). Con el fin de establecer el papel de estas bacterias en el crecimiento de las larvas de *Bactrocera jarvisi*, Fitt y O'Brien (1985) colocaron huevos esterilizados, y huevos sin esterilizar, en medios de cultivo con *Enterobacter*, y sin *Enterobacter*. En un medio ácido (pH = 4.5), la inoculación con bacterias no afectó el crecimiento de larvas provenientes de huevos esterilizados. En un medio neutro (pH = 7.0), sin embargo, la inoculación con bacterias afectó el crecimiento de larvas provenientes de huevos esterilizados. Estas larvas alcanzaron unos 15 g de peso, mientras que las del medio no inoculado y provenientes de huevos esterilizados alcanzaron unos 3 g de peso. Estos resultados señalan la importancia de *Enterobacter* para el desarrollo de esta mosca de la fruta.

La presencia de compuestos secundarios en las frutas y en las semillas es notable, aunque la concentración de estas sustancias disminuye durante el período de maduración de las estructuras carnosas (Juvik & Stevens 1982, Monselise 1986) (Recuadro 21.1). Las moscas de la fruta parecen haber reducido de dos maneras el costo metabólico que supone ingerir un compuesto secundario: (1) alimentándose únicamente de frutos maduros y (2) utilizando las bacterias endosimbióticas para desdoblar esas sustancias (Fletcher 1987). Otros insectos frugívoros se alimentan de estructuras carnosas y semillas inmaduras, y es muy probable que posean algún mecanismo complejo para metabolizar a los compuestos secundarios (Bloem *et al*. 1989, Aldrich *et al*. 1990).

Como ya se mencionó, la abundancia de frutas es variable en el tiempo. Los insectos frugívoros, sin embargo, presentan una gran diversidad de comportamientos que les permiten enfrentar los períodos de escasez de fruta. Uno de estos comportamientos consiste en acercarse a una variedad de frutas muy amplia. Algunas especies están asociadas a una sola planta o a una sola familia de plantas, mientras que otras están asociadas a muchas plantas distribuidas en varias familias (Fitt 1981a, Fitt 1986, Aluja 1994). De hecho, aquellas especies que usan una amplia gama de plantas tienen múltiples posturas de huevos a lo largo del año, mientras que aquellas que usan pocas especies (o una sola especie) tienen una sola postura al año (Fletcher 1987, Nadel & Peña 1991).

Los insectos frugívoros presentan un patrón de movimiento muy variado, condición que responde, posiblemente, a las fluctuaciones en la abundancia y en la diversidad de las frutas que consumen. Por ejemplo, *Bactrocera opiliae* se reproduce una sola vez al año y esto lo hace durante la fructificación de la única planta que ella utiliza para este fin (la fructificación dura unas pocas semanas) (Fitt 1981a). Cuando no se está en época de fructificación, los adultos de *B. opiliae* se agrupan debajo de las hojas y permanecen quietos, en diapausa facultativa, hasta el siguiente período de producción de frutos (Fitt 1981b). Un segundo grupo de insectos frugívoros presenta movimientos locales y se desplazan ya sea verticalmente dentro del bosque o de manera horizontal entre áreas que difieren en cuanto al tipo y la abundancia de frutas que presentan (DeVries 1988, Hedstrom & González 1987, Wong *et al*. 1989, Vargas *et al*. 1990, Tan & Serit 1994, Celedonio-Hurtado *et al*. 1995). Un tercer grupo de insectos frugívoros se desplaza a través de áreas más grandes, a lo largo de un gradiente altitudinal (Drew & Hooper 1983, Malo *et al*. 1987) o latitudinal (Sands *et al*. 1991).

Un insecto que se alimenta de estructuras carnosas y de semillas tiene que evadir, además de los mecanismos de defensa de las frutas, los vertebrados frugívoros que las consumen. Para los insectos adultos esto no es un problema, ya que generalmente tienen una alta movilidad. Los menos móviles pueden incorporar los compuestos secundarios presentes en las semillas dentro de sus tejidos, volviéndose tóxicos para los depredadores (Aldrich *et al*. 1990). Las larvas, por su parte, pueden evadir a los vertebrados frugívoros de varias maneras. Por un lado, pueden completar su desarrollo y salir de los frutos antes de que éstos se vuelvan atractivos para los diseminadores. Esto es lo que hacen las moscas de la fruta (Tephritidae): abren un orificio de salida en los frutos maduros y se dejan caer al suelo, en donde se entierran y empupan (Bateman 1972, Fletcher 1987, Aluja 1994). En el bosque montano de Monteverde, en Costa Rica, se ha observado que una mosca no identificada completa su desarrollo en las semillas de *Psychotria gracilis*: los huevos son puestos en las semillas de frutos inmaduros y una vez que las larvas se transforman en adultos abren un orificio a través de la semilla y el pericarpio y dejan atrás una semilla hueca. Las frutas que han albergado a las larvas maduran normalmente, y cambian de color verde a rojo. La presencia de un mayor número de semillas huecas en los frutos maduros sugiere que las moscas adultas emergen antes de que los frutos hayan alcanzado ese estado (C. Restrepo, *datos no publicados*). Una situación similar ocurre con una avispa (Eurytomidae) que se desarrolla en las semillas de *Palicourea gibbosa* en las montañas de Colombia.

Los insectos también pueden alimentarse de las frutas y evadir a los vertebrados frugívoros haciendo que los frutos se vuelvan menos atractivos para estos últimos. Los productos de excreción de los insectos, así como los de las bacterias y hongos que colonizan los túneles excavados por las larvas en las estructuras carnosas, pueden cambiar el sabor de los frutos y hacerlos desagradables para los vertebrados (Janzen 1977, Manzur & Courtney 1984, Courtney & Manzur 1985, Herrera 1989, Sallabanks & Courtney 1992).

Atraer y proteger: un dilema para las plantas y los frutos carnosos

Las plantas que producen frutas carnosas y los vertebrados e invertebrados frugívoros pueden interactuar de múltiples formas. De ahí, en parte, la dificultad para obtener respuestas claras a los *porqués* y *cómos*, que operan en los sistemas frutas-vertebrados frugívoros. Del mismo modo, la falta de conocimiento sobre la forma en que se integran los procesos que ocurren a nivel de individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas ha resultado en una enorme colección de trabajos que si bien revelan aspectos fascinantes sobre la historia natural de diversos sistemas, tienen poco poder predictivo (Levey & Benkman 1999). Por un lado, pareciera que existen muchas similitudes entre los insectos y los vertebrados frugívoros con relación al *porqué* alimentarse de frutas y *cómo* hacerlo, situación que sugiere dos cosas: que algunas características de las plantas han evolucionado independientemente de la función de dispersión de sus semillas, y, que la "carrera evolutiva" entre las frutas, los insectos y los vertebrados frugívoros ha sido intensa. Por otro lado, la actividad de los dos grupos de frugívoros examinados en este capítulo genera un espectro de daños a las frutas y a las semillas que parece superponerse: en un extremo se encuentran los frugívoros que dejan las semillas intactas –y que en muchos casos las transportan lejos de la planta progenitora– y, en el otro, los frugívoros que destruyen las semillas. Esto indica que el patrón espacial de deposición de semillas alrededor de las plantas progenitoras es el resultado de la actividad combinada de los insectos y los vertebrados frugívoros.

Son varios los tópicos que merecen ser estudiados o revaluados con el fin de entender mejor las causas y las consecuencias de las interacciones entre las frutas y los frugívoros.

1. En los ecosistemas tropicales la diversidad de frutas carnosas es asombrosa y aunque se han realizado numerosos esfuerzos por caracterizar este recurso, quizás convenga

ahora examinarlo desde el punto de vista de los insectos frugívoros.

2. La presencia de compuestos secundarios parece ser muy común en las frutas; sin embargo, su distribución no está clara, sus funciones no se conocen a ciencia cierta y no se sabe, tampoco, cómo los procesan los frugívoros. A la luz de los numerosos programas que se han puesto en marcha para buscar nuevos compuestos activos (ver capítulo 19), esta sería una especialidad de investigación con un gran potencial para dilucidar las interacciones ecológicas que tienen lugar entre los compuestos secundarios y los frugívoros.

3. A pesar de que las especies de insectos frugívoros son muy numerosas, no existen estudios que cuantifiquen su diversidad en los ecosistemas boscosos tropicales. Esta información ayudaría a entender no sólo el impacto que pueden tener los insectos frugívoros sobre las plantas, sino también sobre los vertebrados que se alimentan de ellos.

4. Es poco lo que se sabe sobre las repercusiones que la acción combinada de los insectos y los vertebrados frugívoros tiene sobre los patrones espaciales de deposición de semillas. El balance que se logre entre diseminación y daño podría ser, en parte, responsable de la diversidad de plantas que se observa en los bosques neotropicales, tal y como se discute en el capítulo 16.

Frugivoría aplicada

El estudio de las interacciones entre las plantas productoras de frutos con estructuras carnosas y los organismos que se alimentan de ellas ha tenido, y seguirá teniendo, una gran aplicación. A continuación se presenta una lista de las áreas que se han beneficiado con el estudio de las interacciones frutas-frugívoros:

1. Los estudios que buscan controlar la presencia de insectos frugívoros en los cultivos de frutas han generado no sólo una vasta literatura, sino la mejor información de que se dispone hasta el momento sobre la interacción entre los insectos frugívoros y las frutas. Una buena parte de esos trabajos se ha orientado a tratar de entender los mecanismos que utilizan los insectos para seleccionar las frutas (cómo alimentarse de frutas), y a evaluar las consecuencias de una dieta frugívora sobre los distintos componentes del ciclo vital de los insectos (por qué alimentarse de frutas). La información generada ha permitido desarrollar sistemas de control que van desde el diseño de trampas, hasta el diseño de ecosistemas manejados. De igual modo, ha permitido seleccionar variedades de frutas resistentes a la actividad de los insectos frugívoros. El control de los vertebrados frugívoros también ha recibido alguna atención.

2. El estudio de los insectos frugívoros ha resultado de gran utilidad en el manejo de malezas y plantas introducidas. En este caso, lo que se busca es la proliferación de aquellos insectos que se especializan en las frutas o en las semillas de esas plantas, con el fin de modificar el patrón espacial de deposición de semillas (para reducir, así, la fertilidad de las plantas).

3. El estudio de los mecanismos que controlan la producción de frutos ha encontrado ciertamente aplicación en la horticultura. No solo se ha logrado aumentar la productividad de muchas especies frutales, sino que se han podido seleccionar variedades de plantas dirigidas a solventar ciertas necesidades humanas.

4. Los estudios de frugivoría han encontrado aplicación en la restauración de áreas degradadas (p. ej., Cardoso da Silva *et al*. 1996; ver capítulo 23) y comienzan a ser útiles para guiar el manejo de bosques maderables (p. ej., Guariguata & Pinard 1998).

5. Al diseñar un área protegida, los estudios de frugivoría son particularmente importantes para garantizar tanto la supervivencia de aquellos frugívoros que

presentan movimientos de carácter local, regional o continental, como el mantenimiento de muchas especies de plantas que dependen de ellos para la dispersión de sus semillas (ver p. ej., Guindon 1996).

Literatura citada

Aide, T. M. & J. K. Zimmerman. 1991. Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana. Ecology **71**:1412-1421.

Aldrich, J. R., S. P. Carroll, W. R. Lusby, M. J. Thompson, J. P. Kochansky, & R. M. Waters. 1990. Sapindaceae, cyanolipids, and bugs. Journal of Chemical Ecology **16**:199-210.

Aluja, M. 1994. Bionomic and management of *Anastrepha*. Annual Review of Entomology **39**: 155-178.

Alves, J. & F. S. Zucoloto. 1992. Nutritional value and selection of different diets by adult *Ceratitis capitata* flies (Diptera, Tephritidae). Journal of Insect Physiology **38**: 485-491.

Andersen, A. N. & T. R. New. 1987. Insect inhabitants of fruits of *Eucalyptus*, *Leptospermum*, and *Casuarina* in southeastern Australia. Australian Journal of Zoology **35**:327-336.

Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollination and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). Ecology **62**: 775-788.

Avila, M. L., V. H. Hernández, & E. Velarde. 1996. The diet of the Resplendent Quetzal (*Pharomachrus mocinno*, Trogonidae) in a Mexican cloud forest. Biotropica **28**:720-727.

Bairlein, F. 1996. Fruit-eating in birds and its nutritional consequences. Comparative Biochemistry and Physiology **113**:215-224.

Bairlein, F. & E. Gwinner. 1994. Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. Annual Review of Nutrition **14**:187-215.

Baker, H. G., I. Baker, & S. A. Hodges. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. Biotropica **30**: 559-586.

Barnea, A., Y. Yom-Tov, & J. Friedman. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? Functional Ecology **5**: 394-402.

Bateman, M. A. 1972. The ecology of fruit flies. Annual Review of Entomology **17**: 493-518.

Bazzaz, F. A., R. W. Carlson, & J. L. Harper. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. Nature **279**: 554-555.

Beach, J. H. & W. J. Kress. 1980. Sporophyte versus gametophyte: a note on the origin of self-incompatibility in flowering plants. Systematic Botany **5**:1-5.

Bernhardt, P. & L. B. Thien. 1987. Self-isolation and insect pollination in the primitive angiosperms: new evaluations of older hypotheses. Plant Systematics and Evolution **156**:159-176.

Bewley, J. D. & M. Black. 1994. Seeds: Physiology of Development and Germination. Plenum Press, USA.

Bizerril, M. X. A. & A. Raw. 1997. Feeding specialization of two species of bats and the fruit-quality of *Piper arboreum* in a Central Brazilian gallery forest. Revista de Biología Tropical **45**: 913-918.

Blake, J. G. & B. A. Loiselle. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. The Auk **108**:114-130.

Blanke, M. M. & F. Lenz. 1989. Fruit photosynthesis. Plant, Cell and Environment **12**:31-46.

Bloem, K. A., K. C. Kelley, & S. S. Duffey. 1989. Differential effect of tomatine and its alleviation by cholesterol on larval growth and efficiency of food utilization in *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. Journal of Chemical Ecology **15**:387-398.

Bodmer, R. E. 1990. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). Journal of Zoology **222**: 121-128.

Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. Biotropica **23**: 255-261.

Bosque, C. & R. Ramírez. 1988. Post-breeding migration of oilbirds. The Willson Bulletin **100**:675-677.

Brady, C. J. 1987. Fruit ripening. Annual Review of Plant Physiology **38**: 179-204.

Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: A test of the Janzen-Connell model. Oecologia **97**: 533-540.

Cardoso da Silva, J. M., C. Uhl, & K. G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. Conservation Biology **10**: 491-503.

Celedonio-Hurtado, H., M. Aluja, & P. Liedo. 1995. Adult population fluctuations of *Anastrepha* species (Diptera: Tephritidae) in tropical orchard habitats of Chiapas, Mexico. Environmental Entomology **24**: 861-869.

Chaikiattiyos, S., C. M. Menzel, & T. S. Rasmussen. 1994. Floral induction in tropical fruit trees: Effects of temperature and water supply. Journal of Horticultural Science **69**: 397-415.

Chapman, C. A. & L. J. Chapman. 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. Journal of Tropical Ecology **12**: 491-504.

Charles-Dominique, P., M. Atraementowicz, M. Charles-Dominique, H. Gerard, A. Hladik, C. M. Hladik, & M.

F. Prevost. 1981. Les mammiferes frugivores arboricoles nocturnes d´une foret guyanaise inter-relations plantes-animaux. Revue d´Ecologie (La Terre et La Vie) **35**:341-435.

Christian, K. A., C. R. Tracy, & W. P. Porter. 1984. Diet, digestion, and food preferences of Galapagos land iguanas. Herpetologica **40**: 205-212.

Cintra, R. 1997. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology **13**:641-658.

Cipollini, M. L. & D. J. Levey. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: Adaptive hypotheses and implications for seed dispersers. American Naturalist **150**: 346-372.

Clark, D. A. & D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rainforest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. American Naturalist **124**: 769-788.

Clark, D. B., D. A. Clark, & J. M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a Neotropical rain forest. Journal of Ecology **86**: 101-112.

Coates-Estrada, R. & A. Estrada. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Journal of Tropical Ecology **4**: 349-357.

Coley, P. D. 1983a. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. Ecology **64**: 426-433.

Coley, P. D. 1983b. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs **53**: 209-233.

Compton, S. G., S. J. Ross, & I. W. R. Thornton. 1994. Pollinator limitation of fig tree reproduction on the island of Anak Krakatau (Indonesia). Biotropica **26**: 180-186.

Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a Neotropical forest. American Naturalist **140**:261-286.

Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-310 *en* P. J. DeBoer & G. R. Gradwell, editores. Dynamics of Populations. Center of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.

Coombe, B. G. 1976. The development of fleshy fruits. Annual Review of Plant Physiology **27**:507-528.

Cortes-F., J. E., J. Vasconcellos-N., M. A. Garcia, & A. L. T. de Souza. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). Biotropica **26**:295-301.

Courtney, S. P. & M. I. Manzur. 1985. Fruiting and fitness in *Crataegus monogyna*: The effects of frugivores and seed predators. Oikos **44**:398-406.

Croat, T. B. 1974. A case for selection for delayed fruit maturation in *Spondias* (Anacardiaceae). Biotropica **6**:135-137.

Cruz, A. 1974. Feeding assemblages of Jamaican birds. The Condor **76**:102-119.

Cruz, A. 1981. Bird activity and seed dispersal of a montane forest tree (*Dunalia arborescens*) in Jamaica. Biotropica (Supplement) **13**: 34-44.

Cunningham, S. A. 1997. Predator control of seed production by a rain forest understory palm. Oikos **79**: 282-290.

Davidar, P. 1983. Birds and neotropical mistletoes: Effects on seedling recruitment. Oecologia **60**: 271-273.

Davis, A. J. & S. L. Sutton. 1997. A dung beetle that feeds on fig: Implications for the measurement of species rarity. Journal of Tropical Ecology **13**: 759-766.

Debussche, M. & P. Isenmann. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. Oikos **56**: 327-338.

Denslow, J. S., J. C. Schulz, P. M. Vitousek, & B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. Ecology **71**:165-179.

De Steven, D. 1981. Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*, Euphorbiaceae). Biotropica **13**: 146-150.

DeVries, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. Journal of Research on the Lepidoptera **26**: 98-108.

Drew, R. A. I. 1987. Reduction in fruit fly (Tephritidae: Dacinae) populations in their endemic rainforest habitat by frugivorous vertebrates. Australian Journal of Zoology **35**: 283-288.

Drew, R. A. I. & G. H. S. Hooper. 1983. Population studies of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in south-east Queensland. Oecologia **56**: 153-159.

Eigenbrode, S. D. & J. T. Trumble. 1994. Fruit-based tolerance to damage by beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in tomato. Environmental Entomology **23**: 937-942.

Ellison, A. M., J. S. Denslow, B. A. Loiselle, & D. Brenes. 1993. Seed and seedling ecology of Neotropical Melastomataceae. Ecology **74**: 1733-1749.

Engriser, E. M. 1995. The effect of insect larvae infestation on fruit choice in Phyllostomid fruit bats: an experimental study. Biotropica **27**: 523-525.

Erard, C., M. Théry, & D. Sabatier. 1989. Régime alimentaire de *Rupicola rupicola* (Cotingidae) en Guyane Française: Relations avec la frugivorie et la zoochorie. Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie) **44**: 47-74.

Fialho, R. F. 1990. Seed dispersal by a lizard and a tree frog: Effect of dispersal on seed survivorship. Biotropica **22**: 423-424.

Fitt, G. F. 1986. The roles of adult and larval specialisations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* in cultivated fruits (Diptera: Tephritidae). Oecologia **69**:101-109.

Fitt, G. P. 1981a. The ecology of northern Australian Dacinae (Diptera: Tephritidae). I. Host phenology and utilization of *Opilia amentaceae* Roxb. (Opiliaceae) by *Dacus* (*Bactrocera*) *opiliae* Drew and Hardy, with notes on some other species. Australian Journal of Zoology **29**: 691-705.

Fitt, G. P. 1981b. The ecology of northern Australian Dacinae. II. Seasonal fluctuations in trap catches of *Dacus opiliae* Drew & Hardy and *D. tenuifascia* and their relationship to host phenology and climatic factors. Australian Journal of Zoology **29**: 885-894.

Fitt, G. P. & R. W. O'Brien. 1985. Bacteria associated with four species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) and their role in the nutrition of the larvae. Oecologia **67**: 447-454.

Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. Oecologia **51**: 42-46.

Fletcher, B. S. 1987. The biology of Dacine fruit flies. Annual Review of Entomology **32**:115-144.

Forget, P.-M. 1991. Comparative recruitment patterns of two non-pioneer canopy tree species in French Guiana. Oecologia **85**: 434-439.

Foster, M. S. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous birds and its fruit source. Ecology **58**: 73-85.

Foster, R. B. 1996. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-212 *en* E. G. Leigh, A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, USA.

Frankie, G. W., H. G. Baker, & P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology **62**: 881-919.

Franson, S. E. & M. S. Willson. 1983. Seed predation and patterns of fruit production in *Asclepias syriaca* L. Oecologia **59**:370-376.

Freeman, C. E. & R. D. Worthington. 1988. Is there a difference in the sugar composition of cultivated sweet fruits of tropical/subtropical and temperate origins? Biotropica **21**: 219-222.

Galetti, M., P. Martuscelli, F. Olmos, & A. Aleixo. 1997. Ecology and conservation of the Jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic forest of Brazil. Biological Conservation **82**: 31-39.

Gautier-Hion, A., J. M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J. P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Hecketsweiler, C. Roussilhon, & J. M. Thiollay. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dipsersal in a tropical forest vertebrate community. Oecologia **65**: 324-337.

Gentry, A. H. & L. H. Emmons. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of understory neotropical forests. Biotropica **19**:216-227.

George, A. P., R. J. Nissen, & C. Howitt. 1990. Effects of environmental variables and cropping on leaf conductance of custard apple (*Annona cherimola* x *Annona squamosa*) 'African Pride'. Scientia Horticulturae **45**:137-147.

Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaita, Amazonia. Biotropica **10**: 170-183.

Goulding, M. 1980. The Fishes and the Forest: Explorations in Amazonian Natural History. University of California Press, USA.

Grant, V. 1950. The protection of the ovules in flowering plants. Evolution **4**: 179-201.

Greenberg, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. Biotropica **13**: 215-223.

Greig, N. 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. Oecologia **93**: 412-420.

Guariguata, M. R. & M. A. Pinard. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. Forest Ecology and Management **112**: 87-99.

Guindon, C. F. 1996. The importance of forest fragments to the maintenance of regional biodiversity in Costa Rica. Pp. 168-186 *en* J. Schelhas & R.Greenberg, editores. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Gutiérrez-Martínez, A. & R. N. Ondarza. 1996. Kairomone effect of extracts from *Coffea canephora* over *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). Environmental Entomology **25**:96-100.

Hagen, K. S. 1966. Dependence of the Olive Fly, *Dacus oleae*, larvae on symbiosis with *Pseudomonas savastanoi* for the utilization of olive. Nature **209**:423-424.

Hamrick, J. L., M. J. W. Godt, & S. L. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. New Forests **6**: 95-124.

Harper, J. L. 1994. Population Biology of Plants. Academic Press, UK.

Harrison, S. 1987. Treefall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical shrub. Oecologia **72**: 65-68.

Hedstrom, I. & I. Gonzalez. 1987. Vertical distribution of guava fruit flies, *Anastrepha striata* Schiner (Diptera, Tephritidae), in Costa Rican lowland guava orchards: implications for monitoring attempts. Tropical Pest Management **33**: 287-289.

Heideman, P. D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. Journal of Ecology **77**: 1059-1079.

Hendrichs, J., C. R. Lauzon, S. S. Cooley, & R. J. Prokopy. 1993. Contribution of natural food sources to adult

longevity and fecundity of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America **86**: 250-264.

Hernández-Conrique, D., L. I. Iñiguez-Davalos, & J. F. Storz. 1997. Selective feeding by Phyllostomid fruit bats in a subtropical montane cloud forest. Biotropica **29**: 376-379.

Hernández-Ortiz, V. 1993. Taxonomy, distribution, and natural host plants of *Anastrepha*. Pp. 31-34 *en* M. Aluja & P. Liedo, editores. Fruit flies. Biology and Management. Springer-Verlag, USA.

Herrera, C. M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. Oikos **36**: 51-58.

Herrera, C. M. 1982. Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. American Naturalist **120**: 218-241.

Herrera, C. M. 1984. Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. Oikos **42**: 203-210.

Herrera, C. M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oikos **44**: 132-141.

Herrera, C. M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should. Pp. 5-18 *en* A. Estrada & T. H. Fleming, editores. Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, The Netherlands.

Herrera, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: A study of fruit characteristics. Ecological Monographs **57**: 305-331.

Herrera, C. M. 1989. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: Supporting evidence from a Costa Rican dry forest. Oikos **54**: 185-188.

Hill, D. S. 1983. Agricultural insect pests of the tropics and their control. Cambridge University Press, UK.

Ho, L. C. 1988. Metabolism and compartmentalization of important sugars in sink organs in relation to sink strength. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **39**: 355-378.

Horvitz, C. C. & J. Le Corff. 1993. Spatial scale and dispersion pattern of ant- and bird-dispersed herbs in two tropical lowland rain forests. Vegetatio **107/108**: 351-362.

Horvitz, C. C. & D. W. Schemnske. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: Variation in removal rates and dispersal distance. Biotropica **18**: 319-323.

Horvitz, C. C., C. Turnbull, & D. J. Harvey. 1987. The biology of the immature stages of *Eurybia elvina* (Lepidoptera: Riodinidae), a myrmecophilus metalmark butterfly. Annals of the Entomological Society of America **80**: 513-519.

Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology **58**: 539-550.

Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. Ecology **61**: 944-959.

Howe, H. F. 1981. Dispersal of a neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds. The Auk **98**: 88-98.

Howe, H. F. 1983. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system. Pp. 211-227 *en* S. L. Sutton, T. C. Whitmore, & C. Chadwick, editores. Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, UK.

Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-189 *en* D. R. Murray, editor. Seed Dispersal. Academic Press, USA.

Howe, H. F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: Effects of herbivory and canopy closure. Journal of Tropical Ecology **6**:259-180.

Howe, H. F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: Where does the paradigm stand? Vegetatio **107/108**: 3-13.

Howe, H. F. & G. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. American Naturalist **111**: 817-832.

Howe, H. F. & R. B. Primack. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). Biotropica **7**:278-283.

Howe, H. F., E. W. Schupp, & L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). Ecology **66**: 781-791.

Howe, H. F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics **13**: 201-228.

Howe, H. F. & G. A. Vande Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal by birds of a tropical tree. Ecology **60**: 180-189.

Howe, H. F. & G. A. Vande Kerckhove. 1981. Removal of nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. Ecology **62**: 1093-1106.

Hulme, A. C., editor. 1970. The Biochemistry of Fruits and their Products. Vol. I. Academic Press, UK.

Hulme, A. C., editor. 1971. The Biochemistry of Fruits and their Products. Vol. II. Academic Press, UK.

Ibrahim, A. G. 1992. The bionomics of lepidopterous pests of *Achras sapota* (*Manilkara zapota*). Acta Horticulturae **296**:177-179.

Iverson, J. B. 1985. Lizards as seed dispersers. Journal of Herpetology **19**: 292-293.

Izhaki, I. & U. N. Safriel. 1989. Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibiliy. Oikos **54**: 23-32.

Izhaki, I. & U. N. Safriel. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. Journal of Ecology **78**:56-65.

Jacome, I., M. Aluja, P. Liedo, & D. Nestel. 1995. The influence of adult diet and age on lipid reserves in the tropical fruit fly *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). Journal of Insect Physiology **41**:1079-1086.

Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. Science **219**: 187-189.

Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution **23**: 1-27.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist **104**: 501-528.

Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics **2**:465-492.

Janzen, D. H. 1972. Association of a rainforest palm and seed-eating beetles in Puerto Rico. Ecology **53**: 258-261.

Janzen, D. H. 1975. Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. Pp. 154-186 *en* P. W. Price, editor. Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites. Plenum Press, USA.

Janzen, D. H. 1976. Two patterns of pre-dispersal seed predation by insects on Central American deciduous forest trees. Pp.179-188 *en* J. Burley & B. T. Styles, editores. Tropical Trees: Variation, breeding, and conservation. Academic Press, USA.

Janzen, D. H. 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meet spoils. American Naturalist **111**: 691-713.

Janzen, D. H. 1979a. How many babies do figs pay for babies. Biotropica **11**: 48-50.

Janzen, D. H. 1979b. How to be a fig. Annual Review orf Ecology and Systematics **10**: 13-51.

Janzen, D. H. 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an orange-chinned parakeet (*Brotogeris jugularis*). The Auk **98**:841-844.

Janzen, D. H., G. A. Miller, J. Hackforth-Jones, C. M. Pond, K. Hooper, & D. P. Janos. 1976. Two Costa Rica bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). Ecology **57**: 1068-1075.

Johnson, X. & X. Kistler. 1987. Nutritional Ecology of Bruchid Beetles. Pp. 259-282 *en* F. Slansky & J. G. Rodriquez, editores. Nutritional Ecology of Insects, Mites, and Spiders. John Wiley and Sons, USA.

Jones, V. P. 1994. Oviposition patterns of koa seedworm and litchi fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae) on macadamia and litchi in Hawaii. Journal of Economic Entomology **87**: 1278-1284.

Jordano, P. 1983. Fig seed predation and dispersal by birds. Biotropica **15**: 38-41.

Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: Effects of fruit variation, crop size, and insect damage. Ecology **68**: 1711-1723.

Jordano, P. 1988. Diet, fruit choice, and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. Ardea **76**: 193-209.

Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 105-156 *en* M. Fenner, editor. Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. C. A. B. International, UK.

Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: A comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. American Naturalist **145**:163-191.

Juvik, J. A. & M. A. Stevens. 1982. Physiological mechanisms of host-plant resistance in the genus *Lycopersicon* to *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*, two insect pests of the cultivated tomato. Journal of the American Society of Horticultural Science **107**: 1065-1069.

Kantak, G. E. 1981. Temporal feeding patterns of some tropical frugivores. Condor **83**: 185-187.

Koptur, S., W. A. Haber, G. W. Frankie, & H. G. Baker. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **4**: 323-346.

Kubitzki, K. & A. Ziburski. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. Biotropica **26**: 30-43.

Leigh, E. G. 1996. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. Pp. 111-122 *en* E. G. Leigh, A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, USA.

Levey, D. J. 1988a. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. Ecological Monographs **58**: 251-269.

Levey, D. J. 1988b. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. Ecology **69**: 1076-1089.

Levey, D. J. & F. G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: Resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. American Naturalist **140**: 447-476.

Levey, D. J., T. C. Moermond, & J. S. Denslow. 1994. Frugivory: An overview. Pp. 282-294 *en* L. A. Mcdade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn, editores. La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago Press, USA.

Levey, D. J. & C. W. Benkman. 1999. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. Trends in Ecology and Evolution **14**: 41-43.

Lugo, A. E. & J. L. Frangi. 1993. Fruit-fall in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Biotropica **25**: 73-84.

Malavasi, A., J. S. Morgante, & R. A. Zucchi. 1980. Biologia de "Moscas-das-frutas" (Diptera, Tephritidae). I. Lista de Hospedeiros e ocurrencia. Revista Brasileira de Biologia **40**: 9-16.

Malo, E., P. S. Baker, & J. Valenzuela. 1987. The abundance of species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) in the cofee producing area of coastal Chiapas, southern Mexico. Folia Entomologica Mexicana **73** :125-140.

Mandujano, S. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. Revista de Biología Tropical **42**:107-114.

Manzur, M. I. & S. P. Courtney. 1984. Influence of insect damage in fruits of hawthorn on bird foraging and seed dispersal. Oikos **43**: 265-270.

Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arieianum*: Causes and consequences. Ecology **69**: 1552-1565.

Martin, T. E. 1985. Selection of second-growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: An effect of fruit size and plant density. Journal of Tropical Ecology **1**: 157-170.

Martínez del Río, C. & C. Restrepo. 1993. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. Vegetatio **107/108**: 205-216.

Martínez-Ramos, M., J. Sarukhán, & D. Piñero. 1988. The demography of trees in the context of forest gap dynamics: The case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. Pp. 293-313 *en* D. J. Davy, M. J. Hutchings, & A. R. Watkinson, editores. Plant Population Ecology. Blackwell Scientific Publications, UK.

McDiarmid, R. W., R. E. Ricklefs, & M. S. Foster. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. Biotropica **9**: 9-25.

McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Pp. 159-191 *en* L. E. Gilbert & P. H. Raven, editores. Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, USA.

Medellín, R. A. 1994. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of opossums in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. Biotropica **21**:400-407.

Moll, D. & K. P. Jansen. 1995. Evidence for a role in seed dispersal by two tropical herbivorous turtles. Biotropica **27**:121-127.

Molofsky, J. & B. L. Fisher. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. Ecology **74**: 261-265.

Monselise, S. P., editor. 1986. Handbook of Fruit Set and Development. CRC Press, USA.

Morton, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. American Naturalist **107**: 8-22.

Mulcahy, D. L., G. B. Mulcahy, & K. B. Searcy. 1992. Evolutionary genetics of pollen competition. Pp. 25-36 *en* R. Wyatt, editor. Ecology and Evolution of Plant Reproduction. Chapman and Hall, USA.

Murray, K. G. 1987. Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. American Naturalist **129**: 18-31.

Murray, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. Ecological Monographs **58**: 271-298.

Murray, K. G., K. Winnett-Murray, E. A. Cromie, M. Minor, & E. Meyers. 1993. The influence of seed packing and fruit color on feeding preferences of American robins. Vegetatio **107/108**: 217-226.

Nadel, H. & J. E. Peña. 1991. Seasonal oviposition and emergence activity of *Bephratelloides cubensis* (Hymenoptera: Eurytomidae), a pest of *Annona* species in Florida. Environmental Entomology **20**:1053-1057.

Nason, J. D., P. R. Aldrich, & J. L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. Pp. 304-320 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. The University of Chicago Press, USA.

Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, & J. M. C. DaSilva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pature and mature forest of eastern Amazonia. Oikos **76**: 25-39.

Nishida, H. & N. Hayashi. 1996. Cretaceous coleopteran larva fed on a female fructification of extinct gymnosperm. Journal of Plant Research **109**: 327-330.

O´Connor, R. J. 1984. The Growth and Development of Birds. John Wiley and Sons, UK.

Oppenheimer, J. R. 1996. *Cebus capucinus*: Home range, population dynamics, and interspecific relationships. Pp. 253-272 *en* E. G. Leigh, A. S. Rand, & D. M. Windsor, editors. The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes. Smithsonian Institution Press, USA.

Paschoal, M. & M. Galetti. 1995. Seasonal food use by the neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in southeastern Brazil. Biotropica **27**: 268-273.

Peres, C. A., L. C. Schiesari, & C. L. Dias-Leme. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: A test of the escape hypothesis. Journal of Tropical Ecology **13**: 69-79.

Prokopy, R. J. 1977. Attraction of *Rhagoletis* flies (Diptera: Tephritidae) to red spheres of different sizes. Canadian Entomology **109**: 593-596.

Prokopy, R. J. & G. L. Bush. 1973. Ovipositional responses to different sizes of artificial fruit by flies of *Rhagoletis pomonella* species group. Annals of the Entomological Society of America **66**: 927-929.

Redford, K. H., G. A. Bouchardet da Fonseca, & T. E. J. Lacher. 1984. The relationship between frugivory and insectivory in primates. Primates **25**: 433-440.

Regal, P. J. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. Science **196**: 622-629.

Reid, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. Ecology **70**: 137-145.

Restrepo, C. 1987. Diseminación de cinco especies de muérdagos por aves. Humboldtia **1**: 6-16.

Restrepo, C., L. M. Renjifo, & P. Marples. 1997. Frugivorous birds in fragmented neotropical montane forests: Landscape pattern and body mass distribution. Pp. 171-189 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editors. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Ecosystems. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Rhodes, M. J. C. 1980. Respiration and senescence of plant organs. Pp. 419-462 *en* P. K. Stumpf, editor. Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise. Academic Press, UK.

Rick, C. M. & R. I. Bowman. 1961. Galapagos, tomatoes, and tortoises. Evolution **15**: 407-417.

Ricklefs, R. E. 1976. Growth rates of birds in the humid New World tropics. Ibis **118**:179-207.

Roberts, J. T. & E. R. Heithaus. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. Ecology **67**: 1046-1051.

Roca, R. 1994. Oilbirds of Venezuela: Ecology and conservation. Nuttall Ornithological Club No. 24.

Rosselli, L. 1989. El ciclo anual de un ave frugívora migratoria altitudinal, *Corapipo leucorrhoa* (Pipridae) y los frutos que consume. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Rylands, A. B. 1996. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitricidae. American Journal of Primatology **38**: 5-18.

Sallabanks, R. & S. P. Courtney. 1992. Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. Annual Review of Entomology **37**: 377-400.

Samper, C. 1992. Natural disturbance and plant establishment in an Andean cloud forest. Ph. D. Dissertation, Harvard University, Cambridge, USA.

Sands, D. P. A. & R. Broe. 1991. Prospects for biological control of the fruit piercing moth, *Othreis fullonia* (Clerck) (Lepidoptera: Noctuidae). Proceedings of the Agricultural Development in the American Pacific, Crop Protection Conference, Honolulu, Hawai, USA.

Sands, D. P. A., M. Schotz, & A. S. Bourne. 1991. Effects of temperature on development and seasonality of *Eudocima salamnia* (Lepidoptera: Noctuidae) in eastern Australia. Bulletin of Entomological Research **81**: 291-296.

Sargent, S. 1995. Seeds fate in a tropical mistletoe: the importance of host twig size. Functional Ecology **9**: 197-204.

Schall, J. J. & S. Ressel. 1990. Toxic plant compounds and the diet of the predominantly herbivorous whiptail lizard, *Cnemidophorus arubensis*. Copeia **1991**:111-119.

Schreiner, I. H. 1991. Damage threshold for *Diaphania indica* Saunders (Lepidoptera: Pyralidae) on cucumbers in Guam. Tropical Pest Management **37**:17-20.

Schupp, E. W. 1988a. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. Oecologia **76**: 525-530.

Schupp, E. W. 1988b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. Oikos **51**: 71-78.

Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. Vegetatio **107/108**: 15-29.

Schupp, E. W. & E. J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. Biotropica **21**: 200-203.

Seghieri, J., C. Floret, & R. Pontanier. 1995. Plant phenology in relation to water availability: Herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. Journal of Tropical Ecology **11**: 237-254.

Silva, H. R., M. C. Britto-Pereira, & U. Coramasche. 1989. Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata*, a Neotropical treefrog. Copeia **1989**: 781-783.

Slansky, F. & A. R. Panizzi. 1987. Nutritional ecology of seed-sucking insects. Pp. 283-320 *en* F. Slansky & J. G. Rodriguez, editors. Nutritional ecology of insects, mites, and spiders. John Wiley and Sons, USA.

Slansky, F. & J. G. Rodríguez, editores. 1987. Nutritional ecology of insects, mites, and spiders. John Wiley and Sons, USA.

Snow, D. W. 1962. The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W. I. Part 2. Population, breeding ecology, and food. Zoologica **47**: 199-221.

Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis **113**: 194-202

Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. Biotropica **13**: 1-14.

Sosa, M. & P. J. Soriano. 1996. Resource availability, diet, and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia, Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. Journal of Tropical Ecology **12**:805-818.

Sporne, K. R. 1965. The morphology of Gymnosperms. Hutchinson University Library, London, UK.

Stebbins, G. L. 1976. Seeds, seedlings, and the origin of Angiosperms. Pp. 300-311 *en* C. B. Beck, editor. Origin and early evolution of Angiosperms. Columbia University Press, USA.

Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review of Ecology and Systematics **12**: 253-279.

Stephenson, A. G. 1992. The regulation of maternal investment in plants. Pp. 151-172 *en* C. Marshall & J. Grace, editores. Fruit and Seed Production: Aspects of Development, Environmental Physiology and Ecology. Cambridge University Press, UK.

Stiles, E. W. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. Vegetatio **107/108**: 227-235.

Tan, K. H. & M. Serit. 1994. Adult population dynamics of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in relation to host phenology and weather in two villages of Penang Island, Malaysia. Environmental Entomology **23**: 217-275.

Taylor, D. W. & G. Kirchner. 1996. The origin and evolution of the Angiosperm carpel. Pp. 116-140 *en* D. W. Taylor & L. J. Hickey, editores. Flowering Plant Origin, Evolution and Phylogeny. Chapman and Hall, USA.

Terborgh, J., E. Losos, & M. Bolaños. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. Vegetatio **107/108**: 375-386.

Thomas, D. W., C. Bosque, & A. Arends. 1993. Development and thermoregulation and the energetics of nestling oilbirds (*Steatornis caripensis*). Physiological Zoology **66**: 322-348.

Tiffney, B. H. 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of angiosperms: Evidence and hypothesis. Annals of the Missouri Botanical Garden **71**: 551-576.

Tutin, C. E. G. & M. Fernandez. 1993. Relationships between minimum temperature and fruit production in some tropical forest trees. Journal of Tropical Ecology **9**: 241-248.

Valburg, L. K. 1992a. Feeding preferences of common bush-tanagers for insect-infested fruits: Avoidance or attraction? Oikos **65**: 29-33.

Valburg, L. K. 1992b. Eating infested fruits: Interactions in a plant-disperser-pest triad. Oikos **65**: 25-28.

Van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, USA.

Vargas, R. I., J. D. Stark, & T. Nishida. 1990. Population dynamics, habitat preference, and seasonal distribution patterns of oriental fruit fly and melon fly (Diptera: Tephritidae) in an agricultural area. Environmental Entomology **19**: 1820-1828.

Venable, D. L. & J. S. Brown. 1993. The population-dynamic functions of seed dispersal. Vegetatio **107/108** :31-55.

von Bigler, F. & V. Delucchi. 1981. Wichtigte mortalitatsfarktoren während der präpupalen entwicklung der olivenfliege, *Dacus oleae* Gmel. (Diptera: Tephritidae) auf olestern und kultivierten oliven in westkreta, Griechland. Zeitschrift für angewandte Entomologie **92**:343-363.

Walker, L. R. & L. E. Neris. 1993. Posthurricane seed rain dynamics in Puerto Rico. Biotropica **25**: 408-418.

Warburg, M. S. & B. Yuval. 1996. Effects of diet and activity on lipid levels of adult Mediterranean fruit flies. Physiological Entomology **21**: 151-158.

Waser, P. 1977. Feeding, ranging, and group size in the mangabey, *Cercocebus albigena*. Pp. 193-222 *en* T. H. Clutton-Brock, editor. Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes. Academic Press, USA.

Wenny, D. G. & D. J. Levey. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. Proceedings of the National Academy of Sciences **95**: 6204-6207.

Wheeler, A. G. & G. L. Miller. 1985. *Leptoglossus fulvicoris* (Heteroptera: Coreidae), a specialist on magnolia fruits: Seasonal history, habits, and descriptions of immature stages. Annals of the Entomological Society of America **83**:753-765.

Wheelwright, N. T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: Variation, preference by birds, and heritability. Vegetatio **107/108**: 163-174.

Wheelwright, N. T., W. A. Haber, K. G. Murray, & C. Guindon. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: A survey of a Costa Rican lower montane forest. Biotropica **16**: 173-192.

Wheelwright, N. T. & C. H. Janson. 1985. Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. American Naturalist **126**: 777-799.

White, S. C. 1974. Ecological aspects of growth and nutrition in tropical fruit-eating birds. Ph.D. Dissertation, University of Pennsylvannia, Pennsylvannia, USA.

Willson, M. F. 1992. The ecology of seed dispersal. Pp. 61-85 *en* M. Fenner, editor. Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. C. A. B. International, UK.

Willson, M. F. & C. J. Whelan. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. American Naturalist **136**: 790-809.

Winter, J. A. 1982. *Ophiomyia lantanae* (Diptera: Agromyzidae) and associated parasitoids emerging from *Lantana* spp. fruits (Verbenaceae) in Paraná State, Brazil. Revista Brasileira de Biologia **42**:647-652.

Wong, T. T. Y., R. T. Cunningham, D. O. McInnis, & J. E. Gilmore. 1989. Seasonal distribution and abundance of *Dacus cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) in Rota, Commonwealth of the Northern Mariana Islands. Environmental Entomology **18**: 1079-1082.

Wright, S. J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent palm. Ecology **64**: 1016-1021.

Zangheri, S., G. Briolini, P. Cravedi, C. Duso, F. Molinari, & E. Pasqualini. 1992. Lepidotteri dei fruttiferi e della vite. Bayer S.p.A, Milano, Italia.

Zurovchak, J. G. 1997. *Hamelia patens* (Rubiaceae) accelerates fruit maturation rate in response to increased fruit removal. Biotropica **29**: 229-231.

Efectos ecológicos de la influencia humana contemporánea

La riqueza de especies animales y vegetales puede perderse a consecuencia de la acción humana, pero también es capaz de recuperarse y mantenerse, ya sea en un paisaje fragmentado o en un área previamente deforestada. En el capítulo 22, Kattan describe los principales patrones y mecanismos de extinción de varios grupos taxonómicos de animales en respuesta a la fragmentación del bosque, y señala que tales extinciones son el resultado de fenómenos distintos que operan a escalas espaciales también distintas. En efecto, tales fenómenos pueden ocurrir a escala de paisaje (mediados por el grado de conectividad, y el tipo de matriz dominante) o a escala de fragmento (mediados por el tamaño del fragmento, el efecto de borde, y la alteración de las interacciones interespecíficas). Además, nos dice el autor, la teoría de las metapoblaciones, junto con la ecología del paisaje se han convertido en un marco conceptual útil para estudiar y manejar la biodiversidad en un ecosistema fragmentado.

El bosque neotropical posee una capacidad extraordinaria para recuperar su biodiversidad vegetal y sus funciones –aun cuando un sitio haya sido completamente deforestado–. La sucesión que tiene lugar en un bosque luego de que éste ha sido despojado de su cobertura boscosa se examina en detalle en el capítulo 23. Factores como la actividad realizada en un sitio previo a su abandono, la intensidad con que se llevó a cabo dicha actividad, la presencia, o no, de vegetación remanente y las características físicas del sitio (p.ej., grado de compactación del suelo y fertilidad) interactúan de forma compleja para producir, en un momento y un espacio dados, una comunidad particular de plantas. Esta multiplicidad de factores hace que a veces sea difícil predecir la "trayectoria" que va a seguir la sucesión secundaria. La información presentada en este capítulo por Guariguata y Ostertag resulta de gran utilidad para comprender tanto los aspectos básicos del proceso de sucesión secundaria, como para aplicar tal información a la recuperación de las áreas degradadas, imitando y acelerando la sucesión misma.

En el último capítulo de esta sección, Chinea presenta una introducción conceptual y metodológica al uso de sensores remotos y su aplicación al estudio de ciertos procesos ecológicos del bosque. El capítulo presenta conceptos básicos sobre teledetección y expone los principales métodos de procesamiento de imágenes. En conexión con el capítulo anterior, Chinea discute algunas estrategias que se han sugerido para estimar, a partir de datos teledetectados, el grado de desarrollo de un bosque secundario y su extensión en el paisaje. Finalmente, el autor examina el uso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) en el contexto de las imágenes generadas por sensores remotos, lo que facilita el almacenamiento y la combinación computarizada de una gran cantidad de datos a diferentes escalas espaciales y temporales. La aplicación de esta herramienta al estudio de los paisajes fragmentados, como los descritos en el capítulo 22, es de una utilidad indiscutible hoy en día.

22

Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies

Gustavo H. Kattan

Introducción

La transformación de los bosques húmedos tropicales que resulta de las actividades humanas es una de las principales causas por las que la diversidad biológica se está perdiendo en el mundo. Los bosques tropicales cubren solo el 7 % de la superficie del planeta, pero albergan más de la mitad de la riqueza mundial de especies (Wilson 1988). Ciertamente, todavía quedan vastas regiones de bosque, por ejemplo en la Amazonia, pero, de continuar la tasa actual de deforestación, estos bosques también desaparecerán y en un tiempo relativamente corto (Laurance *et al*. 2001). En efecto, en la década de 1981 a 1990, la América tropical perdió 74 millones de hectáreas de bosque a una tasa anual de deforestación del 0.75 % (Whitmore 1997). La mayor parte de la deforestación se concentró en los bosques húmedos de tierras bajas (50.8 millones de hectáreas), pero otros ecosistemas sufrieron pérdidas igualmente cuantiosas. En efecto, en esa misma década se perdieron 16.6 millones de hectáreas de bosques de montaña, a una tasa anual de deforestación del 1.2% (Whitmore 1997). Pero eso no es todo: la tasa de deforestación puede ser mucho más alta a nivel local. Así, entre 1970 y 1980, la deforestación del piedemonte de la Cordillera Oriental de Colombia fue de un 4.4 %, y entre 1938 y 1988, el área cubierta por pastos pasó de un 26 % a un 53 % (Viña & Cavelier 1999).

Una de las principales consecuencias de la deforestación es la creación de paisajes fragmentados en los que algunos remanentes del bosque original, de tamaños y formas variables, quedan inmersos en una matriz de hábitats transformados (p. ej., Kattan & Alvarez-López 1996, Nepstad *et al*. 1996, Viana & Tabanez 1996). La fragmentación a gran escala de los ecosistemas de bosque tropical puede alterar radicalmente el ambiente físico y el clima (local y regional). Al reemplazar la cobertura boscosa por potreros se puede

provocar un aumento en la temperatura superficial del suelo y una disminución en la evapotranspiración y en la precipitación (Lean & Warrilow 1989, Shukla *et al*. 1990, Hobbs 1993). Además, la estación seca tiende a prolongarse y se observa una mayor incidencia de temperaturas extremas. La deforestación de áreas extensas origina un cambio en el patrón de circulación del viento y en el ciclo hidrológico (Saunders *et al*. 1991, Hobbs 1993; ver también capítulo 7) y altera la capacidad de retención de agua del suelo. Se produce, por consiguiente, una mayor escorrentía superficial y los eventos de sequía pronunciada o de crecimiento de los cursos de agua se suceden con más frecuencia. A su vez, aumenta la erosión, y el transporte de sedimentos a las partes bajas de las cuencas se hace más evidente (Saunders *et al*. 1991).

Pero además de los efectos físicos, la fragmentación del hábitat producto de la deforestación puede provocar la extinción de muchas especies, tanto a nivel local como regional. La extinción de especies es, fundamentalmente, el resultado de dos fenómenos que ocurren a dos escalas espaciales diferentes. Primero, al reducirse la cobertura boscosa, se reduce no solo la diversidad de hábitats a nivel regional, sino el área total de hábitat disponible. En este contexto, hay que recordar que por lo general la deforestación no es aleatoria, sino que se concentra en zonas con ciertas características topográficas (p. ej., zonas planas aptas para la agricultura). Así, suelen extirparse los hábitats y las especies asociadas a esas condiciones. Por su parte, la reducción del área total afecta directamente a aquellas especies que necesitan un hábitat continuo de gran tamaño para poder mantener poblaciones viables. Segundo, la fragmentación deja a las poblaciones aisladas en los parches remanentes. Precisamente por el aislamiento, estas poblaciones tienden a ser pequeñas, lo cual incrementa su riesgo de extinción, ya sea por factores demográficos (bajo número de individuos) o por factores estocásticos (ocurrencia de perturbaciones naturales). El riesgo de extinción puede verse exacerbado, además, por la vulnerabilidad que adquieren estas poblaciones a otras intervenciones humanas, como la cacería (Robinson 1996).

Debido a que los ecosistemas terrestres fragmentados guardan una gran similitud con los archipiélagos, el estudio de los efectos de la fragmentación se remonta a la "teoría de la biogeografía de las islas" (Simberloff 1988). El postulado central de esta teoría es que existe una relación positiva entre el número de especies y el área en que se encuentran, en donde las islas grandes albergan más especies que las islas pequeñas (Fig. 22.1). Además, la teoría afirma que el número de especies que ocupa una isla en un momento dado representa un equilibrio dinámico entre los procesos de extinción y los procesos de recolonización (MacArthur & Wilson 1967). Por una parte, la tasa de extinción será menor en las islas más grandes que en las islas más pequeñas, pues las primeras poseen hábitats más diversos y poblaciones más grandes que las segundas. Por otra, la tasa de recolonización de especies nuevas es más alta en las islas que se encuentran más cerca de tierra firme que en las que se encuentran más alejadas. Así, el número de especies de cualquier grupo taxonómico será mayor en las islas grandes y cercanas al continente que en las islas pequeñas y alejadas del continente. Esta teoría llevó a pensar que se podía predecir el número de especies que se extinguiría si un hábitat terrestre sufriera una reducción en su área y quedara aislado. En vista de que el proceso de fragmentación va creando, paulatinamente, remanentes de hábitat cada vez más pequeños y a su vez aislados de las fuentes potenciales de recolonización (el "continente", según la teoría inicial), habría que esperar una disminución de la riqueza de especies por procesos de extinción local (Fig. 22.2). Sin embargo, la capacidad predictiva de la teoría de la biogeografía de las islas –al estimar la riqueza de especies en función del grado de aislamiento y del área del fragmento– es variable y se han observado muchas excepciones al patrón propuesto. No obstante, lo importante es que esta teoría llevó a muchos investigadores a pensar críticamente acerca de las consecuencias que tendría la fragmentación del hábitat en la diversidad de especies.

Otro objetivo que se persigue al estudiar el efecto de la fragmentación del hábitat es el de identificar, además del número de especies, aquellos grupos funcionales de especies, o

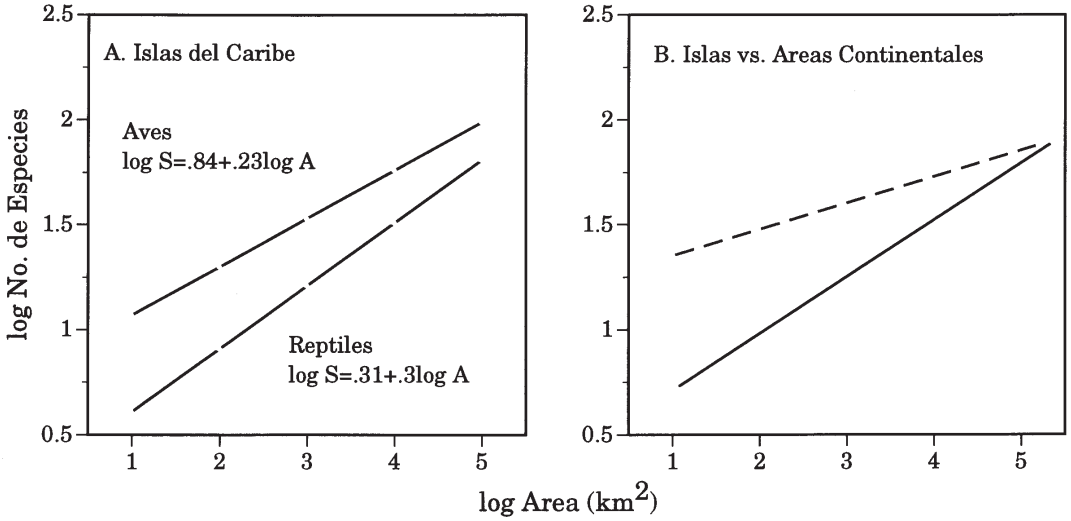


FIGURA 22.1 **A.** Relación entre el área y el número de especies de aves y reptiles (S) en las islas del mar Caribe (modificado de Wright 1981). **B.** Relación entre el área y el número de especies en un archipiélago (línea continua) y en áreas similares en el continente (línea punteada). Posiblemente debido a la naturaleza de la matriz, para una misma área el continente tiene más especies que la isla (modificado de Holt 1993).

gremios ecológicos, particularmente susceptibles a extinguirse. La presencia, en sitios diferentes, de patrones similares de extinción de especies que conforman gremios particulares, indicaría que se están alterando procesos ecológicos fundamentales, lo que a su vez llevaría a identificar ciertos mecanismos de extinción. La ausencia de patrones, en cambio, sugeriría que las extinciones son aleatorias e impredecibles (Terborgh & Winter 1980).

En este capítulo, se presenta una revisión de la evidencia con que se cuenta hasta el momento sobre la extinción de especies, particularmente en los bosques fragmentados del neotrópico. Primero se revisan los patrones de extinción que se han observado en diferentes grupos taxonómicos, ya que tradicionalmente los estudios sobre fragmentación han tenido este enfoque. Segundo, se discuten los mecanismos de extinción y las diferentes escalas espaciales y temporales a las que operan. Finalmente, se presentan las nuevas tendencias teóricas que han surgido con respecto al problema de la fragmentación del hábitat. La información que se presenta se centra sobre todo en la fauna, debido a que, en términos generales, al estudiar los posibles efectos de la fragmentación ha existido un sesgo hacia la extinción de especies animales. En contraste, se sabe relativamente menos acerca de los efectos de la fragmentación en la supervivencia de las plantas (consultar sin embargo a Turner & Corlett 1996, Tabarelli *et al*. 1999). Con todo, algunos de los efectos de la fragmentación sobre la vegetación boscosa del neotrópico se discuten en los Recuadros 22.1 y 22.2.

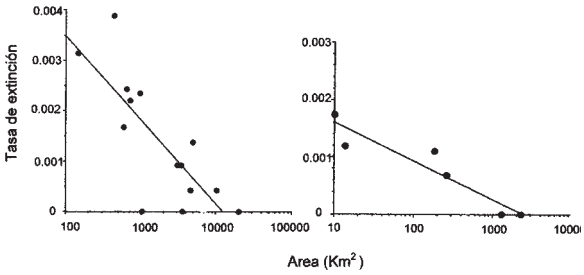


FIGURA 22.2 Extinción de mamíferos en parques nacionales de Norte América y Tanzania, documentada desde la creación y aislamiento del parque. La tasa de extinción fue medida por un parámetro definido como $dS/dt = -kS$, donde S = número de especies y dS/dt es el cambio de S por unidad de tiempo. Nótese que incluso los parques más grandes (10 000 km^2) pueden perder especies después de ser aislados (modificado de Newmark 1995, 1996).

RECUADRO 22.1 La persistencia de las especies vegetales en los fragmentos de bosque neotropical. **Nicholas Brokaw**.

Las comunidades vegetales, al igual que las de animales, son susceptibles de extinguirse una vez ocurrida la fragmentación del bosque (p. ej., Tabarelli *et al*. 1999). Los factores abióticos que se presentan en el borde de los fragmentos atentan *directamente* contra la integridad de las comunidades de plantas, ya que normalmente el borde es más luminoso, más ventoso y más seco que el bosque interior. Estos factores causan la mortalidad de muchas especies de árboles, inhiben la regeneración de las especies tolerantes a la sombra típicas de bosque primario (Benítez-Malvido 1998) y estimulan la proliferación de lianas y, a veces, de especies exóticas. Con el tiempo, la formación de una densa zona de vegetación en el borde tiende a amortiguar estos efectos. Sin embargo, la acción del fuego –suceso que suele ser frecuente en la matriz que rodea a muchos fragmentos boscosos– tiende a mantener vigente el efecto abiótico de borde ya que retarda el desarrollo de la vegetación (Didham & Lawton 1999). Por otra parte, el grado de aislamiento del fragmento degrada *indirectamente* a la comunidad vegetal. Un fragmento puede estar tan aislado que las poblaciones dispersoras de semillas no lleguen a él, lo cual puede provocar la extinción local de ciertas especies de árboles (Asquith et *al*. 1997, 1999). Pero eso no es todo. La combinación de efectos directos y efectos indirectos puede afectar incluso a fragmentos que se consideran "muy grandes". En Borneo, por ejemplo, en una reserva boscosa de 90 000 ha, la degradación estructural del bosque adyacente, la abundancia de depredadores de semillas desplazados de otras áreas no boscosas y un incremento en la sequía asociado a la deforestación, ha provocado una merma considerable en la capacidad de regeneración de varias especies de árboles (Curran *et al*. 1999).

¿Cómo mitigar el efecto de la fragmentación sobre las comunidades de plantas? Algunas pistas provienen de estudios realizados en fragmentos antiguos. En efecto, luego de dos siglos de deforestación ininterrumpida en la isla de Singapur, muchas especies vegetales se han extinguido, pero una fracción considerable de la riqueza de especies de plantas todavía permanece y es incluso mayor que la riqueza original de especies animales. Dicha situación se debe, en parte, a que las plantas (en particular los árboles del dosel) viven por más tiempo que los animales (Turner *et al*. 1996, Corlett & Turner 1997). Por lo tanto, en los paisajes fragmentados, se tendría más tiempo para implementar estrategias de conservación de biodiversidad vegetal. A continuación se describe otro caso interesante de persistencia de plantas en fragmentos.

Luego de varios miles de años de aislamiento y fragmentación en lo que hoy son bosques de galería (rodeados por una matriz de sabana) en Belice, la riqueza de especies de árboles por unidad de área es sorprendentemente similar a la de otros bosques no fragmentados de Centroamérica (Meave & Kellman 1994, Kellman *et al*. 1996). Varios son los mecanismos responsables de mantener la alta diversidad de estos fragmentos milenarios. El tamaño de los individuos arbóreos es pequeño, lo que permite albergar una gran abundancia de individuos por unidad de área y en consecuencia, mantener una alta riqueza de especies (recordemos que, para un área dada, la riqueza de especies se correlaciona positivamente con el número de individuos; Condit *et al*. 1996 y ver Fig. 4.2). Además, la flora de estos bosques de galería está dominada por especies cuyos frutos y semillas son de tamaño pequeño y son dispersados, en su mayoría, por aves, lo que promueve el flujo de genes y disminuye la probabilidad de extinción local. A su vez, la presencia de un marcado gradiente ambiental que se extiende desde el borde de los bosques de galería hacia el interior, promueve la existencia de diferentes grupos de especies adaptadas a distintos microhábitats. En particular, la presencia de una densa zona de vegetación compuesta por especies adaptadas a condiciones de borde y, sobre todo, resistentes a los constantes fuegos que se producen en la sabana, disminuye la probabilidad de que el área del fragmento se reduzca y que especies típicas del interior del bosque, susceptibles al fuego, desaparezcan. Aún más, la regeneración de muchas de estas especies de borde tiende a ser estimulada indirectamente por la acción misma del fuego (Kellman *et al*. 1998).

Las características de estos bosques de galería son producto, en gran medida, de miles de años de selección natural, y se cree que la comunidad vegetal actual fue adaptándose lentamente a las nuevas condiciones ambientales. En otras palabras, estos fragmentos han sufrido un proceso de "reorganización", lo cual contrasta con lo observado en fragmentos "modernos" como los de Manaos, Brasil, en donde los cambios en la vegetación –en especial en los bordes– tienden a ser muy rápidos y tal vez provocados por procesos de "reajuste" del ecosistema a nuevas condiciones ecológicas nunca antes experimentadas (Recuadro 22.2). Si lo que se desea es mantener una alta riqueza de especies de plantas en los fragmentos contemporáneos, convendría tomar en consideración las características ecológicas presentes en los antiguos fragmentos de bosque de las sabanas de Belice. Convendría, por ejemplo, identificar las especies que se han adaptado a las condiciones abióticas presentes en el borde, pues podrían servir como amortiguadoras de las condiciones ambientales reinantes en la periferia. Otra estrategia sería facilitar el flujo de genes entre fragmentos, ya sea preservando o creando corredores de hábitat, o simplemente manteniendo las poblaciones de árboles que de manera aislada se observan a veces en las pasturas (Recuadro 13.2). Los datos que apuntan a la posibilidad de mantener una alta riqueza de especies vegetales en fragmentos muy antiguos sugieren que estos sirven de núcleos, o focos biológicos, para la restauración de bosques en el futuro (Turner & Corlett 1996).

Sin embargo, al promover cualquier estrategia de conservación de biodiversidad vegetal en los fragmentos, no debe ignorarse el uso que las poblaciones humanas locales les dan a éstos. En muchos casos los fragmentos de bosque contribuyen positivamente a la economía rural y son utilizados por los pobladores locales para una gran variedad de propósitos (Schelhas & Greenberg 1996). Las poblaciones, entonces, determinan en gran medida el impacto que ellas mismas puedan tener sobre la biodiversidad de los remanentes boscosos. Así, aunque desde el punto de vista ecológico, son muchos los tópicos que merecen ser investigados en los bosques fragmentados tropicales (Bierregaard *et al.* 1997), su estudio como reservorios de biodiversidad vegetal debe verse desde una perspectiva que combine no sólo aspectos relativos a la ecología básica y aplicada, sino consideraciones relacionadas con el desarrollo rural.

Patrones de extinción

La forma más directa de demostrar que la fragmentación de los bosques provoca la extinción local de especies es comparando las especies contenidas en un área antes y después que el hábitat se ha fragmentado. En este contexto, los inventarios históricos han sido de gran utilidad para documentar, en una gran variedad de ecosistemas tropicales, los cambios que ha sufrido la fauna como consecuencia de la transformación del paisaje original. Una de las primeras evidencias de extinción local de especies la aporta la Isla de Barro Colorado, la antigua cima de una colina que quedó rodeada de agua cuando en 1914 se creara el lago Gatún en el Canal de Panamá. Desde su declaración como reserva en 1923 y hasta 1970, en esta isla de 1 500 ha se ha podido registrar la extinción de 58 especies de aves (Willis 1974). Al parecer, 45 de ellas se extinguieron cuando su hábitat original fue reemplazado por bosque secundario, otras 13 desaparecieron pese a permanecer en su hábitat original (se trataba de especies insectívoras propias del interior del bosque primario) y se documentó, además, la disminución de las poblaciones de especies pertenecientes al gremio de seguidores de las hormigas legionarias (Ecitoninae) (Willis 1974). Por otra parte, al comparar la avifauna de la Isla de Barro Colorado con la avifauna del continente (avifauna "fuente"), Karr (1982) sugirió que la pérdida de especies en la isla había sido, probablemente, del orden de 50-60 especies. Las especies que faltaban en la isla, eran sobre todo, aquellas sedentarias del sotobosque. Los cambios en la avifauna de la isla continúan suscitándose. En efecto, una serie de censos realizados entre 1994 y 1996 reveló que las poblaciones de tres especies de aves habían disminuido en forma dramática desde 1970 y que sólo una de las especies extinguidas había logrado recolonizar la isla (Robinson 1999).

Del mismo modo, en el occidente ecuatoriano, en un remanente de 87 hectáreas de bosque húmedo de tierras bajas, Leck (1979) registró la extinción local de 44 especies de aves (26% de 170 especies del bosque) entre 1973 y 1978. Otras 15 especies se encontraron en números tan bajos que su extinción parecía inminente. En este caso, el principal factor de vulnerabilidad fue la "rareza" de las especies, entendida como el tamaño pequeño de la población local. Entre los gremios identificados como vulnerables se contaban los frugívoros grandes y las especies depredadoras, como las águilas y los búhos (Leck 1979). En la cordillera de los Andes en Colombia, en dos localidades de montaña en las que luego de la fragmentación se documentó la extinción local de casi un tercio de la avifauna original del bosque, se identificaron, como particularmente vulnerables, los frugívoros grandes y los insectívoros del sotobosque (Kattan *et al*. 1994, Renjifo 1999). Un factor adicional de vulnerabilidad identificado por Kattan *et al*. (1994) y que ya había sido sugerido teóricamente por Terborgh y Winter (1980), es el hecho de que una población se encuentre en el límite de la distribución (geográfica o ecológica) de la especie. En los remanentes de bosque estudiados por Kattan *et al*. (1994) en los Andes colombianos, 23 de 36 especies que se encontraban en su límite altitudinal (tanto superior como inferior) se extinguieron, mientras que de 83 especies que se encontraban en su centro altitudinal de distribución, solo 13 se extinguieron.

RECUADRO 22.2 Nuevas perspectivas sobre la fragmentación de los bosques amazónicos. **William F. Laurance**

La cuenca amazónica contiene más de la mitad de los bosques húmedos tropicales del mundo y probablemente tiene más especies de plantas y animales que cualquier otra región de la Tierra. Al mismo tiempo, está sufriendo una de las tasas absolutas de destrucción de bosques más altas del mundo (Whitmore 1997). En la Amazonia brasileña, que abarca dos terceras partes de la cuenca, la tasa de deforestación se ha acelerado en los años recientes, y el área deforestada actualmente iguala a Francia en extensión (INPE 1996, 1998; Schomberg 1999). Las tasas de pérdida de bosques también se han incrementado pronunciadamente en otras partes de la Amazonia como Bolivia, Ecuador y Colombia (Laurance 1998).

Las operaciones madereras, las cuales se están expandiendo rápidamente, contribuyen a la fragmentación del bosque. Para extraer las maderas más valiosas, como la caoba (*Swietenia*), se abren laberintos de carreteras y claros en los bosques, lo cual causa, colateralmente, la mortalidad de numerosos árboles, la compactación y erosión del suelo, la invasión de hierbas y lianas y la transformación microclimática asociada a la perturbación del dosel (Uhl & Vieira 1989). Además, los bosques explotados son más accesibles a los cazadores, situación que puede afectar radicalmente a muchas especies animales. Con el correr del tiempo, los agricultores itinerantes invaden los bosques explotados y los convierten en un mosaico de cultivos y matorrales degradados (Grieser Johns 1997). Últimamente, compañías madereras muy agresivas, provenientes de Malasia, Taiwan, Indonesia y otros países asiáticos han penetrado en la Amazonia. Tan solo en 1996, estas compañías invirtieron más de 500 millones de dólares en la industria maderera brasileña y actualmente son dueñas de unos 12 millones de hectáreas de bosques amazónicos (o por lo menos los controlan) (Laurance 1998). Por otra parte, el gobierno brasileño estima que un 80 % de la madera amazónica es extraída ilegalmente del bosque (Abramovitz 1998), además de que las operaciones legales de unas 400 compañías brasileñas adolecen de prácticas de mal manejo. Una inspección gubernamental de 34 operaciones en el estado de Pará concluyó que "los resultados eran un desastre" y que ninguna empleaba las prácticas aceptadas para limitar el daño al bosque.

Además de la rápida transformación que están sufriendo los bosques, los patrones espaciales de desarrollo en el Amazonas están cambiando de una forma nunca antes vista. Desde 1960, la deforestación a gran escala se había concentrado en las partes oriental y sur de la cuenca –en los estados brasileños de Pará, Maranhão, Rondonia, Acre, y Mato Grosso, y en el norte de Bolivia–. Pero hoy, una maraña de nuevas carreteras, líneas de transmisión eléctrica y proyectos de transporte están disectando el corazón del Amazonas, abriendo rutas de entrada a áreas antes consideradas como demasiado remotas para ser colonizadas y desarrolladas. Una de las carreteras más ambiciosas, la BR-174, va de la ciudad de Manaos (en la Amazonia central) hacia la frontera venezolana, cubriendo más de 1 000 km. Aunque fue promovida inicialmente como un "corte quirúrgico" a través del bosque para permitir el acceso a los mercados venezolanos, en 1997 se anunció que, a lo largo de esa carretera, se abrirían 6 millones de ha de tierra para la colonización (de Cassia 1997). Así, el alarmante ritmo de desarrollo amazónico está causando la extensa fragmentación de sus bosques. En 1998, el área de bosque en la Amazonia brasileña que fue fragmentada (definida como aquella con remanentes de < 100 km^2) o expuesta a efectos de borde (vegetación boscosa ubicada < 1 km de áreas abiertas), fue 1.5 veces más grande que el área que se deforestó (Skole & Tucker 1993). Dado que más del 13% de la región ha sido deforestado (Schomberg 1999), el área total afectada por la fragmentación y los efectos de borde podría abarcar actualmente una tercera parte del Amazonas brasileño (Laurance 1998).

Tal y como se menciona en este capítulo, diversos estudios a largo plazo, como el proyecto "Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque" que se lleva a cabo en las cercanías de Manaos, están demostrando que la fragmentación del hábitat afecta a la ecología de los bosques amazónicos. Estos estudios indican que además de su efecto en la fauna, la fragmentación también altera la dinámica poblacional de los árboles, aumentando, de manera notoria, la tasa de mortalidad y la formación de claros. Tal situación es el resultado del alto nivel de desecación y de la turbulencia de los vientos que predominan en el borde de los fragmentos de bosque (Laurance *et al*. 1998a). La abundancia de especies de árboles pioneros puede aumentar en los fragmentos, mientras que la de especies arbóreas típicas del interior del bosque puede declinar (Benitez-Malvido 1998, Laurance *et al*. 1998b). Otra consecuencia de la elevada mortalidad de árboles en los fragmentos es la gran pérdida de biomasa que se observa (Laurance *et al*. 1997, Laurance *et al*. 2000), lo que implica que a medida que los árboles muertos se descomponen, emiten gases de invernadero, tales como dióxido de carbono y metano. Los modelos matemáticos realizados hasta el momento sugieren que la pérdida de biomasa causada por la fragmentación de los bosques tropicales del mundo podría producir emisiones de hasta 150 millones de toneladas de carbono atmosférico por año (Laurance *et al*. 1998c). Estas emisiones –equivalentes a la tumba y quema de 1.1 millones de ha adicionales de bosque por año– podrían contribuir significativamente al calentamiento global.

Finalmente, hay sinergismos importantes entre la fragmentación del bosque y la variabilidad climática natural. Por ser susceptibles a la desecación, los fragmentos de bosque son más vulnerables a las sequías y a los fuegos que los bosques continuos. Además, los fragmentos suelen estar localizados

junto a potreros y tierras de cultivo, lo que los hace aún más susceptibles de ser quemados (Kauffman & Uhl 1991, Nepstad *et al*. 1998). Durante la sequía provocada por el fenómeno de El Niño de 1997/1998, los fuegos iniciados por los finqueros y ganaderos barrieron más de un millón de ha de bosque en el estado de Roraima (Barbosa 1998), a lo que habría que sumarle los fuegos que ocurrieron en otras localidades amazónicas (Cochrane & Schulze 1998).

La extinción de organismos que se observa en los bosques fragmentados ha sido claramente documentada en el proyecto "Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque" iniciado en la década de 1970 en la región amazónica de Manaos. En dicha región, el bosque se fraccionó de acuerdo con un diseño experimental y se dejaron parches de bosque de 1, 10, y 100 ha, así como áreas de bosque continuo como sitios de control. Varios grupos de organismos fueron monitoreados antes, durante y después de la fragmentación, lo que permitió constatar la desaparición local de aves, abejas euglosinas y otros organismos, además de la aparición de profundos cambios en la dinámica poblacional de los árboles y en la composición y estructura de la vegetación boscosa (Recuadro 22.2). Entre otros resultados, se encontró que la diversidad y la abundancia de las aves insectívoras del sotobosque disminuyó radicalmente en los fragmentos de 1 y 10 ha, aun cuando estos fragmentos estaban separados del bosque continuo por solo 70-650 m (Stouffer & Bierregaard 1995a). El efecto de la fragmentación puede, sin embargo, variar con el tiempo transcurrido desde el aislamiento de los fragmentos. Powell y Powell (1987) documentaron la disminución de poblaciones de abejas euglosinas en fragmentos de 10 y 100 ha inmediatamente después del aislamiento, pero seis años después, Becker *et al*. (1991) encontraron que la abundancia de abejas era más alta en estos fragmentos que en el bosque continuo.

Los efectos del aislamiento de pequeños parches de bosque también se han estudiado en las islas que se forman al crear una represa hidroeléctrica (Lynam 1997, Terborgh *et al*. 1997a,b; Cosson *et al*. 1999). En Tailandia, por ejemplo, en las islas boscosas (<1 ha a 50 ha) que se formaron al crear una represa, se observó, a lo largo de un período de siete años, la extinción de varios mamíferos pequeños (Lynam 1997). Aunque algunas especies propias del bosque recolonizaron algunas de las islas, muchas fueron invadidas por especies exóticas, como *Rattus rattus*. Una situación similar se observa en el lago Gatún en Panamá, donde, unos 80 años después de haberse inundado el lago, sólo se encontró 1 de 16 posibles especies de pequeños mamíferos en islas de <1 a 17 ha (Adler & Seamon 1991). La única especie encontrada, el roedor *Proechimys semispinosus*, cifra su persistencia en su capacidad para recolonizar islas con suficiente producción de fruta (ver capítulo 14).

La posibilidad de documentar la extinción de organismos –provocada por la fragmentación– depende de la disponibilidad de datos previos sobre la diversidad biológica del área. Lamentablemente, esto rara vez ocurre, de ahí que los efectos de la fragmentación suelan estudiarse comparando las especies contenidas en parches de bosque de diferentes tamaños (Fig. 22.3). Uno de los primeros estudios que utilizó esta aproximación fue el de Willis (1979), quien estudió tres remanentes de bosque de 1 400, 250 y 21 ha en el suroriente brasileño. Los tres bosques contenían, respectivamente, 202, 146 y 93 especies de aves, y las especies de los remanentes pequeños eran subconjuntos de los conjuntos de especies de los fragmentos más grandes. Este patrón de "subconjuntos anidados" (Patterson 1987, Patterson & Brown 1991) parece probar que las extinciones no son aleatorias, sino que siguen un cierto orden (Blake 1991). Sin embargo, algunos estudios no han encontrado un patrón anidado, sino una composición de especies muy variable a medida que aumenta el área del fragmento, y en donde cada fragmento puede contener un subconjunto de especies diferente (Terborgh *et al*. 1997a).

En el estudio de Willis (1979) se observó que los organismos más vulnerables a la extinción eran los gremios de las rapaces, los frugívoros

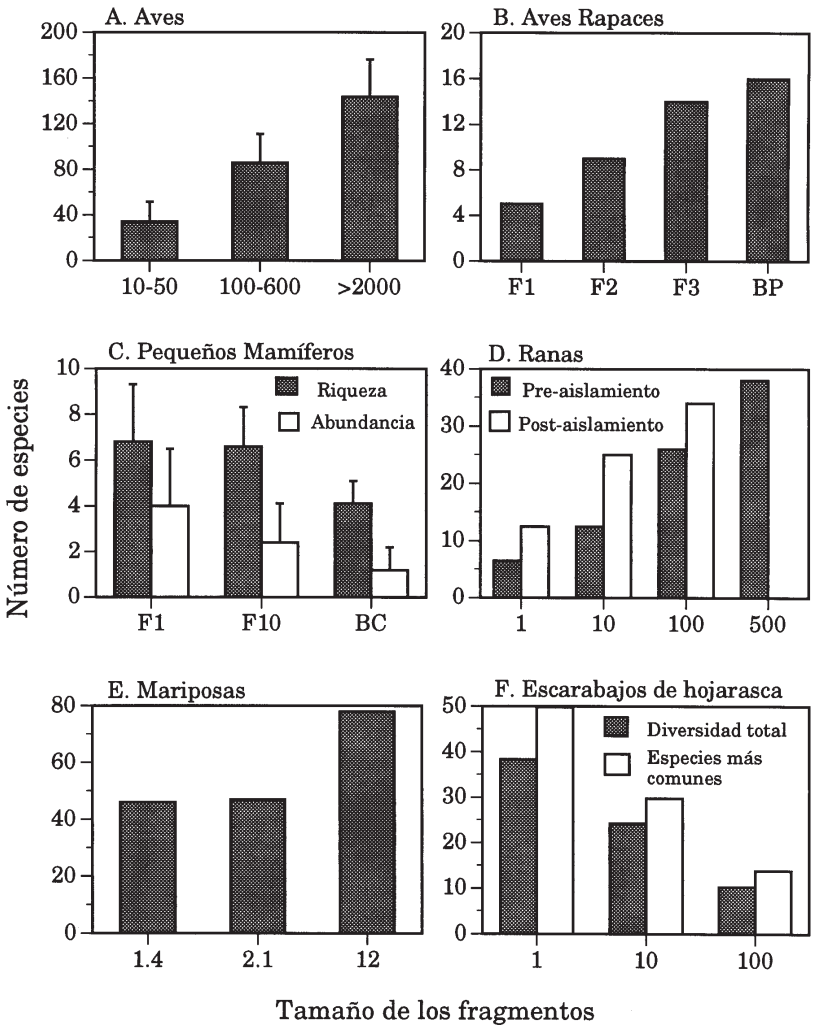


FIGURA 22.3 Relación entre el área del fragmento y el número de especies en varios grupos taxonómicos. **A.** Número de especies de aves (± desviación estándar) en bosques nublados de los Andes de Colombia, como función del tamaño de los fragmentos (en ha) (modificado de Kattan & Alvarez-López 1996). **B.** Número de aves rapaces de bosque de la Guayana Francesa como función del grado de fragmentación del paisaje; *F1*, paisaje fragmentado con cobertura de bosque <33 %; *F2*, paisaje con cobertura de bosque 33-66 %; *F3*, paisaje con cobertura de bosque >66 %; *BP*, bosque primario (modificado de Jullien & Thiollay 1996). **C.** Riqueza, en número de especies por hectárea y abundancia, en número de capturas por hectárea, de pequeños mamíferos terrestres de la Amazonia central, para fragmentos de 1 ha (F1), 10 ha (F10) y bosque continuo (BC) (modificado de Malcolm 1997). **D.** Número de especies de ranas de la Amazonia central en parches de bosque de 1, 10, 100 y 500 ha antes y después del aislamiento (modificado de Tocher *et al*. 1997). **E.** Número de especies de mariposas en fragmentos de bosque urbanos (área en ha) en el sureste de Brasil (modificado de Rodrigues *et al*. 1993); a pesar del pequeño tamaño, estos fragmentos tienen una alta diversidad de especies. **F.** Pérdida de escarabajos de la hojarasca (expresado como porcentaje de especies desaparecidas) como función del área del fragmento (en ha), en bosques de la Amazonia central (modificado de Didham *et al*. 1998).

grandes del dosel, los insectívoros grandes del sotobosque y los pequeños insectívoros especializados en matorrales de bambú. La vulnerabilidad de estos gremios de aves ha emergido como un patrón que se repite en otros estudios, además de los ya mencionados anteriormente. Por ejemplo, en la Guayana Francesa, a lo largo de varios gradientes de degradación y fragmentación del bosque, se encontró que las aves rapaces del interior del bosque disminuían tanto en número de especies como en densidad (Fig. 22.3B). Además, en los

paisajes degradados, el conjunto de especies cambiaba y las especies de bosque eran reemplazadas por especies de áreas abiertas (Jullien & Thiollay 1996). Sin embargo, las especies de áreas abiertas no están libres del riesgo de extinción. En efecto, en un caso de transformación de un paisaje de pastizales arborizados a uno dominado por monocultivos extensos, incluso estas especies de rapaces desaparecieron (Alvarez-López & Kattan 1995).

Además de identificar a los gremios más vulnerables, ha sido posible, también, identificar algunos gremios que parecen ser más tolerantes a la fragmentación, es decir, cuya diversidad no disminuye al fragmentar el bosque. Entre las aves, por ejemplo, pareciera que la fragmentación no afecta ni a los pequeños frugívoros e insectívoros del dosel, ni a los nectarívoros (colibríes) (Kattan *et al*. 1994, Stouffer & Bierregaard 1995b, Renjifo 1999). Cabe recordar que la diversidad de colibríes y su abundancia dependen de la disponibilidad de néctar, y ésta puede verse aumentada en los bordes que se crean al perturbar el bosque (en respuesta a una mayor disponibilidad de luz) (Feinsinger *et al*. 1988, Cotton 1998). Por lo tanto, en condiciones de fragmentación moderada, la diversidad de colibríes puede mantenerse relativamente intacta.

Algunos estudios sobre mamíferos también han revelado la forma en que la fragmentación altera la estructura de los gremios de la comunidad. Al igual que ocurre con las aves, tanto los mamíferos grandes como aquellos frugívoros son los más sensibles a la fragmentación (Estrada *et al*. 1993, 1994). En el sureste brasileño, al comparar dos reservas grandes (c. 20 000 ha cada una), dos medianas (c. 2 000 ha) y dos pequeñas (c. 200 ha), se encontró una relación positiva entre el tamaño de la reserva y el número de especies de mamíferos de más de 1 kg de peso. Las reservas grandes tenían una comunidad más compleja, con depredadores superiores y frugívoros grandes, mientras que los frugívoros eran escasos en las reservas pequeñas, las cuales estaban dominadas por herbívoros (Chiarello 1999).

La respuesta de los mamíferos pequeños contrasta con la de los mamíferos grandes. En el Amazonas brasileño, en las cercanías de Manaos, al comparar un bosque continuo con fragmentos de 1 y 10 ha que habían estado aislados entre uno y ocho años no se observó ninguna diferencia en cuando a la diversidad y abundancia de mamíferos arbóreos pequeños (roedores y marsupiales) (Malcolm 1997). Es más, la diversidad y la abundancia de mamíferos terrestres tendió a aumentar en los fragmentos, en comparación con el bosque continuo (Fig. 22.3C). Este cambio no obedeció solamente a una invasión de especies generalistas provenientes de la matriz, sino a la capacidad de ciertas especies propias del interior del bosque de persistir en los fragmentos (Malcolm 1988, 1997).

El cambio en la estructura de los gremios puede hacerse evidente aun dentro de un mismo grupo taxonómico. Rylands y Keuroghlian (1988), por ejemplo, informaron que de seis especies de primates que se encuentran en bosques amazónicos no fragmentados, solo tres lograron permanecer en fragmentos de 100 ha y solo dos en fragmentos de 10 ha. Una de ellas es el mono aullador *Alouatta seniculus*, especie que parece ser relativamente tolerante a la fragmentación, ya que puede persistir en parches relativamente pequeños (p. ej., Schwarzkopf & Rylands 1989). En remanentes de bosque seco en Guanacaste, Costa Rica, Clarke *et al*. (1986) no observaron ningún cambio, ni en la densidad de la población, ni en la estructura de los grupos de otra especie de mono aullador, *Allouata palliata* tras diez años de ocurrida la deforestación. El gremio trófico es uno de los factores que determinan la respuesta de los primates a la fragmentación (Robinson & Ramírez 1982). Por ejemplo, las especies herbívoras y sedentarias, como los aulladores, son más tolerantes que las especies insectívoras y sumamente móviles.

Son pocas las evaluaciones de los efectos de la fragmentación en otros grupos de vertebrados tropicales. Aun así, el efecto que la fragmentación tiene sobre los anfibios se ha estudiado en los bosques de la región de Manaos, en donde se han observado pocas extinciones de ranas en los fragmentos pequeños (Fig. 22.3D). De cuatro especies estudiadas en detalle, solo una mostró disminuir en abundancia con la fragmentación. Pareciera que más que el área, el

factor que determina la persistencia de las especies de anfibios en los fragmentos es la presencia de microhábitats de reproducción, además de su capacidad de movilizarse a través de la matriz (Tocher *et al*. 1997). La presencia de microhábitats es, también, el factor que determina la persistencia de las especies de ranas en los Andes colombianos (Kattan 1993): en una región suburbana en la que se han preservado fragmentos de bosque para proteger las cabeceras de algunos pequeños arroyos, la presencia de especies de reproducción acuática depende de la presencia de agua corriente. Así, las ranas han desaparecido de aquellos sitios en donde el arroyo se ha entubado para suministrar agua a los acueductos locales. En cambio, las especies de reproducción terrestre (*Eleutherodactylus* spp.) han persistido (Kattan 1993), aunque ciertamente su abundancia es mucho menor que en los bosques más extensos (Marsh & Pearman 1997).

Igualmente escasos son los estudios del efecto de la fragmentación en insectos, pero al parecer las respuestas de estos organismos son muy variadas tal y como se esperaría de su diversidad taxonómica y funcional. Por ejemplo, en la región de Manaos, al comparar fragmentos de 1, 10, 100 y 1 000 ha con bosques continuos se observó una disminución en la diversidad y en la abundancia de los escarabajos estercoleros y carroñeros (Scarabaeidae) (Klein 1989), así como de los coleópteros de la hojarasca, propios del interior del bosque (Didham *et al*. 1998) (Fig. 22.3F). En Veracruz, México, otro estudio de fragmentos de bosque húmedo tropical (con áreas entre 1 y 400 ha) reveló que la diversidad y la abundancia de los escarabajos estercoleros y carroñeros se correlacionaba positivamente con el área del fragmento y negativamente con el grado de aislamiento (Estrada *et al*. 1998).

En el caso de los coleópteros de hojarasca de Manaos, sin embargo, la diversidad total de especies no disminuyó. Hubo más bien un cambio en la composición de especies, con un aumento en las especies tolerantes a la perturbación (Didham *et al*. 1998). Un efecto similar se ha observado en las mariposas de la región de Manaos, en donde la diversidad total no parece disminuir con el área de los fragmentos (Brown & Hutchings 1997). Para las mariposas el mundo es un mosaico de parches de luz, calor, compuestos químicos y comida, y su presencia depende de la combinación de éstos y otros factores. Por consiguiente, su diversidad no siempre disminuye con el aislamiento del parche: en Manaos, los fragmentos tienen tantas especies de mariposas como otras áreas del mismo tamaño situadas en el bosque continuo, incluyendo especies propias del interior del bosque, como Satyrinae e Ithomiinae (Brown & Hutchings 1997). La diversidad de especies en los fragmentos está determinada principalmente por la diversidad de microhábitats y de recursos como plantas hospederas para las larvas, o flores y frutos para los adultos (Fig. 22.3E). Cierto grado de perturbación puede incluso aumentar la heterogeneidad espacial, dando como resultado un aumento en la diversidad local de mariposas. Así, la diversidad de mariposas en bosques secundarios con gran heterogeneidad interna de hábitats es mucho mayor que en bosques primarios con dosel cerrado (Hamer *et al*. 1997, Spitzer *et al*. 1997).

Los mismos argumentos pueden aplicarse a otros organismos como las hormigas, que por lo general operan a pequeñas escalas espaciales y que utilizan una amplia gama de recursos. Al comparar siete fragmentos de 6-15 ha de bosque seco, en matriz de potreros y cultivos de caña de azúcar, Armbrecht (1996) no encontró una relación obvia entre el tamaño del fragmento y el número de especies (aunque el rango de tamaños analizados fue quizás muy pequeño para esperar alguna relación). Las comunidades de hormigas exhiben una gran heterogeneidad espacial en la composición de especies a nivel local y regional, y la diversidad de especies depende mucho de la diversidad de hábitats en el paisaje circundante (Aldana *et al*. 1996, Armbrecht & Ulloa-Chacón 1999).

Mecanismos de extinción

Aunque las diferentes clases de organismos responden de manera variada a la fragmentación del hábitat, es evidente que la fragmentación provoca la extinción local de muchas especies.

Para poder predecir los efectos de la fragmentación y eventualmente aminorarlos, es necesario que comprendamos primero los mecanismos que provocan la extinción de una especie; es decir, (1) ¿cuál es la causa inmediata de la extinción de una especie? y (2) ¿cuáles son los factores ecológicos y fisiológicos que hacen más o menos vulnerables a ciertas especies?

Tradicionalmente se ha considerado que el principal factor de riesgo es el tamaño de la población: mientras más pequeña sea una población, más alto es su riesgo de extinción, ya sea por factores demográficos (contracción demográfica) y/o genéticos (endogamia, pérdida de diversidad por deriva genética), o por factores estocásticos, como catástrofes ambientales (Shaffer 1981, Pimm 1991). Se han propuesto también otros factores de vulnerabilidad (Terborgh 1974, 1992; Terborgh & Winter 1980, Robinson & Ramírez 1982, Turner 1996), pero muchos de ellos se correlacionan, en última instancia, con un tamaño poblacional reducido. Por ejemplo, los animales grandes y en particular los depredadores superiores de la cadena trófica, son vulnerables por tener bajas densidades naturales, por requerir un área de actividad muy extensa, o por ambas cosas (Thiollay 1989, Newmark 1995, 1996). Sin embargo, una densidad baja no siempre se traduce en extinción local y la abundancia no siempre es garantía de supervivencia, como lo demuestra el caso del saltamontes de las Rocosas, *Melanoplus spretus*, que a pesar de ser muy abundante se extinguió repentinamente a finales del siglo XIX cuando su hábitat de reproducción se vio alterado (Lockwood & DeBrey 1990).

Turner (1996; ver también Terborgh 1992) identificó por lo menos seis clases de mecanismos de extinción:

(1) eliminación total de ciertos hábitats dentro del paisaje; (2) disminución del tamaño de la población; (3) prevención o reducción de la inmigración (es decir, aislamiento de la población); (4) efectos de borde; (5) efectos de orden superior (es decir, a nivel de interacciones con otras especies); y (6) inmigración de especies exóticas. La importancia relativa de cada uno de estos factores es incierta (Turner 1996). La cinética de la extinción, sin embargo, es muy compleja y depende de la historia natural del organismo involucrado, por lo que es simplista pensar que un solo mecanismo puede explicar la mayoría de las extinciones que tienen lugar en los fragmentos de bosque tropical.

Para poder predecir el efecto que la fragmentación tiene sobre los distintos tipos de organismos es importante tener en cuenta la escala espacial y temporal a la que ocurre cada proceso. Así, los seis mecanismos identificados por Turner (1996) pueden adjudicarse a procesos que operan a dos escalas espaciales distintas: a escala de paisaje (o escala regional) y a escala local (a nivel del fragmento de hábitat). Los procesos se separan por conveniencia (para entender mejor su dinámica), pero lo cierto es que pueden operar simultáneamente.

Mecanismos a escala de paisaje

Algunos de los procesos que conducen a la extinción de una especie operan a una escala espacial que va de relativamente mediana a grande, y su dinámica depende de la interacción entre la escala espacial de la fragmentación (tamaño del fragmento y distancia entre un fragmento y otro) y la escala temporal a la cual operan (Kattan & Murcia, *en imprenta*). Por ejemplo, la vulnerabilidad a la fragmentación en los animales grandes o en los depredadores superiores es una función de la configuración del paisaje fragmentado a escala media o grande (decenas a centenares de km^2), más que del área misma de los fragmentos individuales, debido a que el ámbito de actividad de estos organismos es normalmente mayor a la extensión del fragmento (Andrén 1994, Terborgh 1992). En un paisaje ligeramente deforestado, es decir, en donde la matriz continúa siendo boscosa, lo más probable es que los patrones de movilización y supervivencia de estos animales se vean poco afectados (a menos que sean directamente exterminados por la cacería) (Thiollay 1989, Glanz 1991). Tal situación obedece a que un animal con un área de actividad grande normalmente se desplaza a través de una gran variedad de hábitats; en otras palabras, no es tan selectivo en cuanto a los hábitats que puede utilizar.

A medida que aumenta la deforestación, sin embargo, comienzan a perturbarse los patrones de movilización y la dinámica poblacional de

estos organismos. Por consiguiente, aun a un nivel intermedio de deforestación, una población puede extinguirse. La determinación precisa de ese nivel, sin embargo, varía según el tipo de organismo. Los grandes depredadores, por ejemplo, necesitan movilizarse, diaria y estacionalmente, a escalas muy grandes. Un jaguar puede requerir un área de 50 km^2 (Schaller & Crawshaw 1980), un águila harpía, más de 100 km^2 (Thiollay 1989). Incluso los depredadores medianos y pequeños podrían necesitar una escala espacial muy grande para mantener una población viable. En la Guayana Francesa, por ejemplo, en un bloque de 10 000 ha de bosque húmedo tropical, 21 de 23 especies de aves rapaces estaban representadas por tan sólo de 1 a 8 parejas (Thiollay 1989).

A escala regional, la vulnerabilidad de un animal a la fragmentación depende de su posición en la cadena trófica, de su área de movimiento (diaria y estacional) y de la dispersión espacial y temporal de sus recursos (Fig. 22.4). La ruptura que pueden experimentar las aves frugívoras grandes en sus rutas de movimiento a nivel regional es probablemente una de las consecuencias de la fragmentación que más influye en su vulnerabilidad. La disponibilidad de fruta es muy variable en el tiempo y en el espacio, y muchas aves frugívoras realizan movimientos regionales siguiendo los picos de fructificación (Loiselle & Blake 1991, Levey & Stiles 1992, Poonswad & Tsuji 1994). De verse interrumpidas las rutas migratorias de estos organismos, la extinción regional de sus poblaciones sería prácticamente inminente.

Un aspecto de la fragmentación que ha sido muy poco explorado es su efecto sobre los conjuntos regionales de especies (Holt 1993).

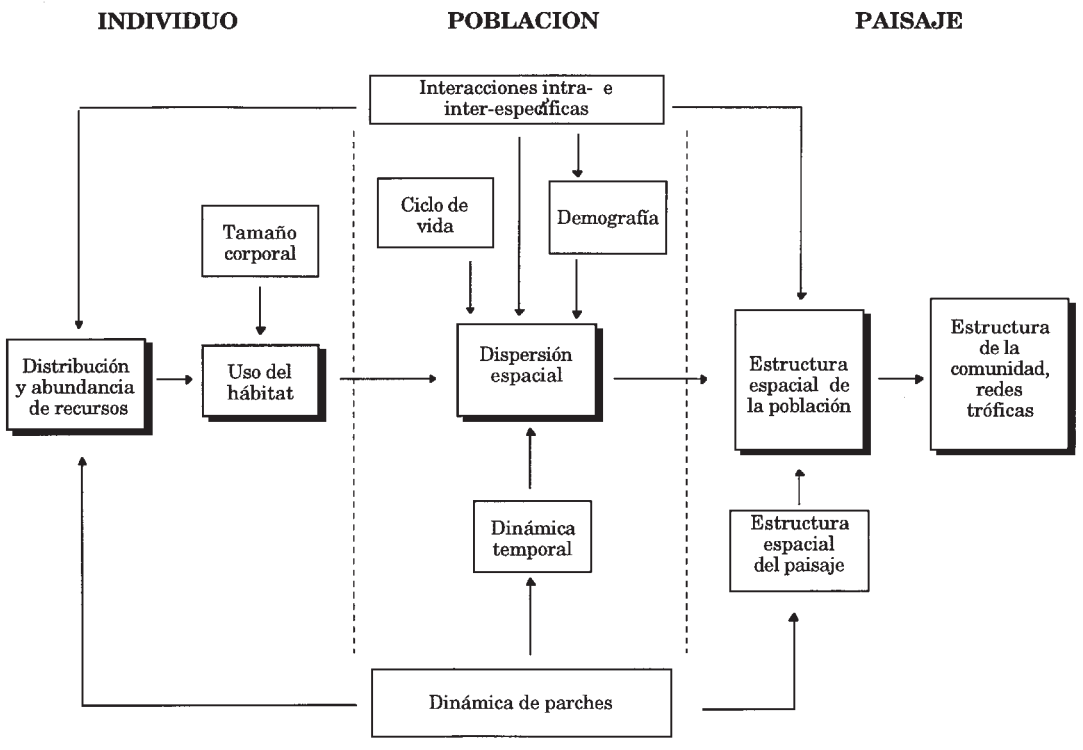


FIGURA 22.4 Relaciones entre algunos factores que determinan los patrones de uso del hábitat de los organismos, la dispersión espacial de los individuos y la estructura espacial de la población. Estos factores pueden operar a escala de individuo, de población o de paisaje, o a través de varias escalas. Por ejemplo, la dinámica de parches a pequeña escala determina la distribución y la abundancia de los recursos (p. ej., patrones de fructificación en claros de bosque), mientras que a gran escala determina la distribución de los parches de hábitat en el paisaje y, por lo tanto, la estructura espacial de la población. La comprensión de estos factores permitiría predecir cómo responde una especie a la fragmentación y a la alteración del hábitat.

Debido a la heterogeneidad florística de los bosques neotropicales (capítulos 3, 4, 9) algunas especies presentan poblaciones muy localizadas y con densidades muy bajas. Por lo tanto, la deforestación, así sea parcial, puede eliminar poblaciones, o conjuntos completos, de especies (Andrén 1994). Por otra parte, la deforestación rara vez es aleatoria desde el punto de vista espacial, sino que tiende a concentrarse en algunos tipos de hábitat, los cuales pueden ser eliminados totalmente de una región (p. ej., las vegas de los ríos, aptas para la agricultura). Los hábitats remanentes, por lo tanto, constituyen apenas una "submuestra" de la heterogeneidad regional de hábitats.

El nivel de heterogeneidad regional de hábitats es un factor clave en el mantenimiento de la diversidad de muchas especies (p. ej., mariposas, Brown & Hutchings 1997; aves, Levey & Stiles 1994) y para poder predecir los efectos de la fragmentación a esta escala es necesario tener un conocimiento previo de los patrones de diversidad de hábitats y de su uso por parte de estos organismos (Fig. 22.4; Riiters *et al*. 1997). En regiones fragmentadas, el grado de heterogeneidad de hábitats de la matriz puede ser un factor determinante en la diversidad de especies y de gremios que persisten a escala de paisaje. Los tipos de hábitats que existen en la matriz pueden, por lo tanto, ser muy importantes para el desplazamiento de los organismos del bosque a través de ella y determinan la probabilidad de que ciertas especies o gremios de especies se mantengan viables (Dale *et al*. 1994, Kattan & Alvarez-López 1996, Bierregaard & Stouffer 1997, Restrepo *et al*. 1997).

Por otra parte, muchas especies pueden ocupar una gran variedad de hábitats en paisajes fragmentados, pero dependiendo de la "calidad" de cada hábitat –en términos de disponibilidad de recursos–, así serán sus tasas de natalidad y mortalidad. En un hábitat de buena calidad una especie puede tener una tasa de crecimiento positivo, por lo que produce un exceso de individuos, mientras que en un hábitat marginal y de baja calidad, la tasa de crecimiento puede ser negativa. Si los individuos tienen la posibilidad de desplazarse entre un hábitat y otro, el exceso de individuos producido en los hábitats de buena calidad ("fuente") puede sostener a las poblaciones de los de baja calidad ("sumideros"). Pero, si este flujo no se da, las poblaciones de los sumideros corren el riesgo de extinguirse (Pulliam 1988; Pulliam & Danielson 1991). La dinámica de la población a escala de paisaje depende, por lo tanto, del balance de fuentes y sumideros. El conocimiento de esta dinámica resulta decisivo en los paisajes fragmentados, pues si se destruyen los hábitat fuente y se preservan los sumideros, la especie quedaría condenada a la extinción.

La heterogeneidad de hábitats es también muy importante para la persistencia de organismos con ciclos de vida complejos, los cuales pueden requerir distintos hábitats en las distintas etapas de su ciclo de vida. Por ejemplo, muchas mariposas ithomiinas son propias del interior del bosque, pero las larvas se alimentan de plantas del género *Solanum*, el cual es muy diverso y abundante en bordes y rastrojos de vegetación secundaria (Rodrigues *et al*. 1993). El mosaico de hábitats creado por los patrones de perturbación natural es un factor crítico en el mantenimiento de la diversidad de los bosques tropicales (Denslow 1985; ver además capítulos 9 y 16), y un problema con la fragmentación es que, a medida que disminuye el tamaño del fragmento, se reduce la posibilidad de mantener ese mosaico, porque los procesos de perturbación le pueden ganar terreno, en el tiempo y en el espacio, a los procesos de regeneración (Pickett & Thompson 1978). En Manaos, los árboles suelen caer con mucho más frecuencia (por el viento o por cambios microclimáticos) cerca del borde de los fragmentos que en el bosque continuo. Por lo tanto, los fragmentos (en especial los de pequeño tamaño) podrían entrar en una espiral de degradación, en la que la vegetación de bosque maduro va siendo reemplazada por vegetación secundaria, lo que resultaría en una disminución de la biomasa arbórea (ver Recuadro 22.2).

Mecanismos a escala de fragmento

La transformación del paisaje implica, por lo general, la aparición de pequeños parches de bosque con bordes abruptos, inmersos en una

matriz de hábitats muy simplificados (p. ej., potreros y monocultivos). Las especies típicas del bosque quedan, entonces, aisladas y su supervivencia depende de la dinámica poblacional a nivel del fragmento. Dependiendo del tipo de matriz, de la distancia entre fragmentos y de la forma en que las especies utilizan el hábitat, podrá o no existir el flujo de individuos entre fragmentos. Los mecanismos de extinción a escala de fragmento se relacionan, básicamente, con tres tipos de efectos: efectos de área, efectos de aislamiento y efectos de borde. Estos efectos pueden operar simultáneamente en complejas redes de interacciones y el resultado final depende de la historia natural de cada organismo (Gilpin & Soulé 1986). En las regiones tropicales se han llevado a cabo pocos estudios de tipo mecanicista que evalúen la contribución de cada uno de estos factores en distintas especies.

Efectos de área

Al quedar confinada en un fragmento, la probabilidad de persistencia de una especie dependerá del tamaño y la dinámica de la población. Mientras más pequeña sea la población, mayor será su probabilidad de extinguirse (Shaffer 1981, Gilpin & Soulé 1986). En el suroeste norteamericano, por ejemplo, las poblaciones remanentes del carnero de las Montañas Rocosas (*Ovis canadensis*) que tenían menos de 50 individuos se extinguieron en menos de 50 años, mientras que las poblaciones de más de 100 individuos han logrado persistir hasta 70 años (Berger 1990). El aislamiento de poblaciones de organismos como mamíferos ungulados y carnívoros, aves, y lagartijas, tanto en islas oceánicas como en fragmentos continentales, aumenta los riesgos de extinción en correlación negativa con el tamaño de la isla o fragmento (Burkey 1995, Newmark 1995, 1996). Puesto que el tamaño corporal se correlaciona negativamente con la densidad poblacional, los animales grandes son más vulnerables en estas circunstancias.

La extinción de una población pequeña puede ocurrir por factores determinísticos o estocásticos que afectan la supervivencia y la reproducción de los individuos. Estos factores pueden ser directos, como un cambio en el clima local o en la disponibilidad de alimento y refugio, o indirectos, como un cambio en la abundancia y en la dinámica poblacional de las especies competidoras, los depredadores y los parásitos. Por ejemplo, en la Isla de Barro Colorado, la persistencia de las aves insectívoras del sotobosque está determinada por su tasa de supervivencia y fecundidad. En comparación con el continente, en la isla la tasa de depredación de nidos es muy alta (Sieving 1992). Las especies que se extinguieron de la isla presentaban una tasa de supervivencia de adultos y de fecundidad baja; esas mismas especies, sin embargo persisten en el continente gracias a que sus poblaciones son grandes y a que tienen una tasa de depredación de nidos más baja. Por su parte, las especies que persisten en la isla tienen una tasa de supervivencia de adultos y de fecundidad alta (Karr 1990, Sieving & Karr 1997). Otro caso bien documentado se presenta en las islas del lago Guri, en Venezuela: las islas que mantienen poblaciones relictuales del mono *Cebus olivaceus*, presentan un nivel de depredación de nidos de un 100 %, mientras que en las islas sin monos el nivel de depredación es de un 30 % (Terborgh *et al*. 1997a).

En términos generales, en la zona templada se ha observado un incremento en la tasa de depredación de los nidos de aves que se encuentran en los bosques fragmentados, fenómeno que responde a un "efecto de borde" (ver más adelante). De hecho, los depredadores y los parásitos (muy abundantes en la matriz) pueden adentrarse mucho más en un fragmento pequeño que en uno grande (Paton 1994). En los bosques húmedos tropicales, por su parte, se ha observado que la tasa de depredación de los nidos es más alta en los fragmentos pequeños que en los grandes, pero no se puede afirmar a ciencia cierta que exista una relación directa con el efecto de borde. Pareciera, más bien, que el aumento en la depredación se relaciona con un cambio en la comunidad de depredadores del interior del bosque –cambio causado por la fragmentación– (Arango-Vélez & Kattan 1997). Cualquiera que sea su causa, la depredación es, sin duda, un factor determinante en la persistencia o no de las distintas especies de aves en un fragmento (Sieving & Karr 1997).

Otros problemas que pueden enfrentar las poblaciones aisladas son: encontrarse inmersas en un hábitat "marginal" (p. ej., poco productivo) y de presentar una densidad baja (Bender *et al*. 1998). Así, en los bosques caducifolios del oriente de los Estados Unidos, la proporción de machos apareados del ave *Seiurus aurocapillus* es menor en fragmentos de 9-140 ha que en el bosque continuo (> 500 ha) (Gibbs & Faaborg 1990). Dicha situación podría disminuir la viabilidad de las poblaciones aisladas, pues una densidad baja puede traducirse en un éxito reproductivo también bajo, por el efecto Allee, como se demostrara para la planta *Clarkia concinna* (Groom 1998).

Un aspecto que se ha explorado poco es la forma en que la disponibilidad espacial y temporal de recursos influye en la respuesta de un organismo a la fragmentación. Así, la presencia de un gran número de especies de ranas depende de la disponibilidad –en el fragmento– de hábitats de reproducción, en particular de hábitats acuáticos (Zimmerman & Bierregaard 1986, Kattan 1993). En los fragmentos de la región de Manaos, por ejemplo, la persistencia de algunas especies de ranas depende de la presencia de estanques temporales: si se colocan estanques artificiales en los fragmentos pequeños, estas especies recolonizan (Tocher *et al*. 1997). Por otra parte, la probabilidad de que un fragmento tenga una variedad de recursos disponibles todo el año, se encuentra en correlación directa con su área. La persistencia de las poblaciones de la rata *Proechimys semispinosus* en las islas del lago Gatún en Panamá, depende de la disponibilidad de fruta a lo largo del año, condición que sólo es posible en las islas más grandes (Adler & Seamon 1991). De igual modo, la presencia de mariposas en pequeños fragmentos de hábitat depende de la disponibilidad de recursos, tanto para las larvas como para los adultos (Murphy *et al*. 1990, Rodrigues *et al*. 1993).

Efectos de aislamiento

Una población pequeña puede ser "rescatada" de la extinción por la inmigración de individuos procedentes de otras poblaciones ("efecto de rescate" según Brown & Kodric-Brown 1977). Por medio de modelos de simulación apoyados en datos demográficos obtenidos a lo largo de diez años, Stacey y Taper (1992) encontraron que una población aislada del pájaro carpintero *Melanerpes formicivorus*, con un tamaño máximo de 60 adultos, tenía un tiempo máximo de persistencia de 49 años. Sin embargo, en los modelos, la inmigración de cinco individuos por año aumentó la persistencia de la población a más de mil años.

La probabilidad de que una isla reciba inmigrantes depende de su tamaño y de su grado de aislamiento. En el lago Gatún, en Panamá, la presencia de la rata *Proechimys semispinosus* se relaciona positivamente con el área de la isla y negativamente con la distancia a otras islas (Adler & Seamon 1991). En el lago Guri, en Venezuela, la presencia de especies de aves "transitorias" es mucho más frecuente en las islas cercanas al continente (separadas <0.5 km) que en las islas alejadas (separadas >1 km) (Terborgh *et al*. 1997a). Dado que el grado de aislamiento puede ser un factor determinante en la disminución de la diversidad de especies de un fragmento (especialmente si se trata de especies con rangos de hábitat muy amplios) se ha propuesto como una receta remedial la creación de corredores de hábitat que conecten los fragmentos y faciliten el movimiento de organismos entre ellos. La creación e implementación de estos corredores ha sido objeto de una intensa controversia, pues se ha sugerido que podrían tener algunas consecuencias negativas, como la de servir de rutas de contagio de enfermedades o de entrada de especies invasoras a los remanentes de bosque intacto (Simberloff & Cox 1987, Simberloff *et al*. 1992, Hobbs 1992). Aunque existen pocas evaluaciones empíricas acerca de la eficacia de los corredores, la evidencia existente apoya su valor como parte importante de las estrategias dirigidas a mitigar los efectos negativos de la fragmentación (ver revisión en Beier & Noss 1998). Sin embargo, no existe una respuesta única a la pregunta de si los corredores proveen o no conectividad a los paisajes fragmentados. Este es un problema que depende mucho de la especie en cuestión, del tipo de hábitat y su condición, y

de la manera misma en que se ataca el problema desde el punto de vista del diseño experimental (Beier & Noss 1998).

Por otra parte, el grado de aislamiento de un fragmento es también una medida relativa y se da en función de la movilidad de los organismos, de su comportamiento de dispersión y de su capacidad de utilizar los hábitats de la matriz (Fig. 22.4; Dale *et al*. 1994). Por lo tanto, aun cuando no exista conexión física, los organismos podrían movilizarse entre un fragmento y otro. La distancia de dispersión depende de la historia natural de la especie y del grado de fragmentación en el paisaje, y no necesariamente se correlaciona con el grupo taxonómico o con el tamaño corporal. Por ejemplo, la distancia máxima de dispersión registrada para la mariposa *Hesperia comma*, que se especializa en los pastizales de las colinas calcáreas de Gran Bretaña, fue de 1 070 m, pero el 67 % de los movimientos ocurrió entre parches que se encontraban separados por menos de 50 m (Hill *et al*. 1996). En cambio, en Bélgica, en un paisaje de pequeños fragmentos de bosque rodeados de tierras agrícolas, la distancia mediana de dispersión del pájaro *Sitta europaea* fue de 1 670 m y la máxima, de 9 500 m, pero el 70 % de los individuos se dispersó a más de 3 000 m a través de áreas de cultivo (Matthysen *et al*. 1995). En contraste, muchas de las mariposas de los bosques tropicales pueden recorrer grandes distancias (Brown & Hutchings 1997), mientras que muchas de las especies de aves del sotobosque se dispersan sólo a unos pocos metros de su lugar de nacimiento (Greenberg & Gradwohl 1997).

Como ya se mencionó, la capacidad de utilizar la matriz y por lo tanto de recolonizar un fragmento dentro de esta matriz, es un factor decisivo en la persistencia o no de una especie en un paisaje fragmentado (Gascon *et al*. 1999). Por ejemplo, al estudiar una serie de fragmentos de bosque lluvioso tropical en Australia, se observó que de cinco especies de marsupiales arbóreos folívoros, una sufrió una reducción del 97 % en su abundancia, dos mostraron una respuesta intermedia y las otras dos no se vieron afectadas (Laurance 1990, 1991). Las especies que no se vieron afectadas mostraron una mayor capacidad para desplazarse por el paisaje utilizando áreas de vegetación secundaria. Igualmente, en la región de Manaos, varias especies de aves insectívoras que se habían extinguido de los fragmentos de bosque pudieron recolonizarlos cuando los pastizales fueron abandonados y se regeneró un bosque secundario (Bierregaard & Stouffer 1997). Aun en el caso de que la matriz esté dominada por hábitats abiertos, la presencia de pequeños parches de bosque que sirven como refugio temporal ("stepping stones") puede permitir el movimiento de algunas especies por el paisaje, como sucede con la serpiente pitón *Morelia spilota* en Australia, la cual utiliza pequeñas áreas arborizadas para desplazarse a través de terrenos agrícolas (Shine & Fitzgerald 1996).

Efectos de borde

Una consecuencia inevitable de la fragmentación es la creación de bordes o transiciones abruptas entre el bosque y la matriz adyacente. La presencia del borde origina cambios en las condiciones bióticas y abióticas de sus inmediaciones (tanto hacia adentro del fragmento boscoso como en dirección del hábitat matriz), además de permitir el flujo de materia y energía a través de él. Estos cambios y flujos, denominados "efectos de borde", pueden tener consecuencias negativas para algunas especies del interior del bosque. El impacto de un efecto de borde se mide por (1) su intensidad, o magnitud del cambio, en una determinada variable (p. ej., luz, temperatura, humedad del suelo) y (2) su penetración, definida como la distancia máxima a la que se detecta el efecto, medida del borde hacia el "centro" del fragmento o del bosque. El impacto de los efectos de borde depende del tamaño y la forma del fragmento, ya que la relación entre el área total del fragmento y su perímetro determina qué proporción del área se ve expuesta al efecto de borde. Por lo tanto, mientras más pequeño sea el fragmento, más fuerte será el impacto del efecto de borde (porque afecta una mayor proporción del área total).

Los efectos de borde pueden ser de tres clases: (a) efectos abióticos, que comprenden cambios en las condiciones físicas causados por su

proximidad a la matriz circundante; (b) efectos biológicos directos, que comprenden cambios en la distribución y abundancia de especies o recursos (por ejemplo, producción de frutos) y que son causados directamente por los cambios en las condiciones ambientales cerca del borde; y (c) efectos biológicos indirectos, que comprenden cambios en las interacciones entre especies, tales como depredación, competencia, dispersión de semillas o herbivoría (Murcia 1995).

Los efectos abióticos son una consecuencia de las diferencias que se observan en cuanto al microclima entre el bosque y la matriz. Por lo general, los fragmentos de bosque tropical están rodeados de matrices de pastizales o cultivos en los que hay una mayor incidencia de radiación solar en el suelo durante el día y un enfriamiento más rápido en la noche. Por lo tanto, las variaciones diarias de temperatura son más amplias que en el bosque, donde se mantiene un ambiente más húmedo y una temperatura más constante. Estas diferencias crean gradientes de temperatura y humedad, tanto del aire como del suelo, que van perpendiculares al borde (Williams-Linera 1990a, Camargo & Kapos 1995). Tales diferencias en el ambiente físico entre el borde y el interior del bosque generalmente se traducen en cambios en la estructura de la vegetación. El aumento en la incidencia de luz favorece el crecimiento de la vegetación cerca del borde y con frecuencia, se encuentra una alta abundancia de especies pioneras o demandantes de luz (Hester & Hobbs 1992, López de Casenave *et al*. 1995, Williams-Linera 1990b, 1993; Fox *et al*. 1997). Las diferencias que presente la vegetación a nivel del borde con respecto a zonas inalteradas del bosque pueden reflejarse casi siempre en diferencias en la densidad y en el área basal de los individuos. Por otra parte, la respuesta de la fauna a condiciones de borde es relativamente compleja. Algunos animales prefieren los bordes (especies de borde), otros los evitan (especies del interior del bosque). Sin embargo, descifrar esa respuesta es un asunto complicado, pues es preciso tener en cuenta las complejas interacciones que se dan entre diferentes especies animales, y entre ellas y la vegetación.

Hipotéticamente, un aumento en la productividad primaria resultaría en un aumento en la biomasa de los consumidores. Así, en el borde de un bosque húmedo tropical en la costa del Pacífico colombiano, la diversidad y abundancia de insectos herbívoros es mayor que en el interior del bosque (Montealegre *et al*. 1996). Pero en un bosque nublado de montaña en la misma vertiente del Pacífico de Colombia, aunque la producción de fruta es más alta en el borde que en el interior, la abundancia de aves frugívoras muestra el patrón contrario (Restrepo *et al*. 1999). En este último sitio, la abundancia de aves del sotobosque exhibe una compleja dinámica que depende de las interacciones que se suscitan entre el gremio trófico (insectívoros, frugívoros y nectarívoros), la edad del borde y la distancia que hay del borde hacia el interior, además de factores específicos de cada especie, como su comportamiento social (Restrepo & Gómez 1998).

El reconocimiento de la complejidad de las interacciones que tienen lugar entre los factores abióticos y los organismos de distintos niveles tróficos ha dado paso a una visión dinámica de los bordes, en la que los efectos de borde no son vistos como estáticos en el tiempo y el espacio, sino que pueden ser modulados por una gran variedad de factores (Murcia 1995). La respuesta de los organismos al borde variará según las condiciones particulares del sitio y la época del año (Murcia 1993, Restrepo & Gómez 1998). Uno de los factores que más modulan los efectos de borde es la edad: en los bordes recientes se pueden presentar efectos pronunciados, debido a que se encuentran muy expuestos a las condiciones abióticas de la matriz, pero éstos pueden desaparecer con el tiempo (al "cerrarse" el borde, debido a la proliferación de vegetación densa) (Williams-Linera 1990a, Murcia 1993, Kapos *et al*. 1997, Williams-Linera *et al*. 1998).

Otro factor modulador de los efectos de borde es el contexto paisajístico en el que se encuentre inmerso el fragmento. Como ya se mencionó, la alta tasa de depredación a que se ven sometidos los nidos de las aves en el borde de los fragmentos de bosque de la zona templada se debe a la presencia de depredadores generalistas

en los hábitats de la matriz, los cuales pueden penetrar una cierta distancia en el bosque fragmentado. La presencia de este efecto y su intensidad dependen del tipo de matriz que rodea el fragmento y del tipo de depredadores que habiten en él, así como de sus patrones de uso de hábitat (Andrén 1995). En la región neotropical, aunque se han documentado tasas elevadas de depredación de nidos en fragmentos pequeños, la depredación no parece ser más elevada en los bordes (entre un bosque y un pastizal) que en el interior del bosque (Gibbs 1991, Arango-Vélez & Kattan 1997). Esto se debe probablemente a que en esta región no existen depredadores generalistas de hábitats abiertos que puedan medrar en la matriz antropogénica (a excepción de los perros domésticos, que pueden ser un problema en hábitats suburbanos) (Arango-Vélez & Kattan 1997).

Un problema que presentan muchos estudios que tratan de cuantificar el "efecto de borde" es que suponen que todos los organismos del bosque se ven afectados negativamente por el borde y que la magnitud del efecto siempre disminuirá o aumentará en forma gradual (y monotónica) desde el borde hacia el interior del bosque o fragmento. En realidad, las interacciones entre distintas variables pueden causar patrones complejos en función de la distancia del borde al interior y que resultan difíciles de interpretar si no se miran a la luz de alguna hipótesis mecanicista (Murcia 1995). Por ejemplo, los patrones de respuesta al borde a nivel de comunidad pueden estar enmascarando las respuestas específicas de las especies, las cuales no necesariamente son iguales entre sí, como ocurre con el gremio de especies de Coleoptera de la hojarasca en la región amazónica (Didham 1997). En otros casos, la aparente ausencia de un efecto de borde –por ejemplo, el hecho de que la densidad de una especie de planta no varíe significativamente desde el borde hacia el interior del bosque (ver ejemplo en Kapos *et al*. 1997)– podría deberse a que dos o más variables (p. ej., luz y humedad del suelo) se encuentran interactuando de forma tal (p. ej., alta luminosidad y baja humedad del suelo en el borde, baja luminosidad y alta humedad del suelo hacia el centro del fragmento) que generan un patrón neto de "no efecto" a medida que nos alejamos del borde hacia el interior. Esta complejidad es particularmente notoria en casos que involucran interacciones entre especies. En un estudio de la polinización de plantas de bosque nublado en los Andes colombianos, no se observó ningún patrón asociado al borde a nivel de comunidad (Murcia 1993). La polinización de la mayoría de las especies –medida como el número de tubos polínicos que penetran hasta el ovario– no se vio afectada por el borde, y cuando sí lo fue, el efecto fue positivo en unas y negativo en otras. Sin embargo, los efectos variaron de una estación de floración a otra. Esta ausencia de efecto se debe probablemente a que (1) se trataba de bordes "viejos", en los que no había diferencias pronunciadas en cuanto a las condiciones ambientales con respecto al interior; y (2) las plantas no dependían de polinizadores especializados.

Interacciones interespecíficas

Además de los efectos directos sobre las especies, la fragmentación puede tener múltiples y sutiles efectos indirectos debido a las redes de interacciones interespecíficas ("efectos de orden superior" de Turner 1996), redes que pueden ser muy complejas en los bosques tropicales. Estos efectos se pueden propagar a través de las redes tróficas, causando extinciones en cascada y alterando totalmente el entramado de las comunidades (Gilbert 1980). Un ejemplo clásico es el de las especies "piedra angulares" o "clave" (Terborgh 1986a,b) o el de los "recursos pivotales" (Howe 1984).

El concepto de especie "piedra angular", originalmente definido para referirse a ciertos depredadores de los ambientes costeros de la zona templada (Paine 1966), señala que existen ciertas especies que tienen una influencia desproporcionada en la estructura de las comunidades o redes tróficas (Bond 1994). Por ejemplo, al eliminar a los grandes carnívoros (como los pumas o los jaguares) de un bosque tropical, se podrían incrementar las poblaciones

de roedores (como *Dasyprocta punctata* y *Agouti paca*) y otros mamíferos depredadores de semillas grandes. Tal situación causaría un cambio en la estructura de la comunidad de árboles, en favor de las especies de semilla pequeña (Terborgh 1992, Asquith *et al*. 1997). Otra consecuencia de la ausencia de carnívoros grandes es la llamada "liberación de los mesopredadores", que consiste en un aumento en la abundancia de depredadores de tamaño intermedio, fenómeno que podría llevar a un aumento en el grado de depredación de los nidos de aves (Sieving 1992).

El concepto de especie "piedra angular" se extendió a ciertos grupos de especies que presentan interacciones mutualistas, como algunas plantas que parecen tener una estrecha interdependencia con diseminadores de semillas o polinizadores (Gilbert 1980, Howe 1984, Terborgh 1986a,b). Por ejemplo, en Costa Rica y Panamá, respectivamente, los árboles de *Casearia corymbosa* (Flacourtiaceae) y de *Virola sebifera* (Myristicaceae) producen fruta precisamente durante aquellos períodos del año en los que la producción general de fruta en el bosque es muy baja. Por lo tanto, estos árboles mantienen a la comunidad de aves y mamíferos frugívoros durante estos períodos. Si se eliminaran esas especies de árboles, podrían perderse las poblaciones locales de frugívoros, lo cual alteraría los patrones de diseminación de semillas de muchas otras especies del bosque (Howe 1984).

Howe llamó a estas especies "recursos pivotales", pues de ellas depende una buena parte de la comunidad de frugívoros. Terborgh (1986b) sugirió también que algunas especies de árboles del género *Ficus* y algunas palmas podrían ser recursos pivotales en la Amazonia peruana. El papel de los *Ficus* como recursos pivotales se ha demostrado en Borneo (Leighton & Leighton 1983) y en Malasia (Lambert & Marshall 1991), mas no en Gabón, África (Gautier-Hion & Michaloud 1989). En este último sitio, los *Ficus* se presentan en densidades bajas y la producción de fruta no alcanza para sustentar a la comunidad de frugívoros en épocas de escasez. Hay, en cambio, dos especies de Myristicaceae y una de Annonaceae que podrían jugar ese papel (Gautier-Hion & Michaloud 1989). La existencia, entonces, de recursos "piedra-angulares" o "pivotales" puede ser un fenómeno generalizado en los bosques tropicales, pero su identidad taxonómica puede variar (al igual que sus atributos específicos: ver p. ej., Peres 2000).

Otras extensiones del concepto de especie "piedra angular" con implicaciones para el mantenimiento de los procesos ecológicos son la de "herbívoro clave" (Hunter 1992, Bond 1994) y la de "hábitat clave" (Levey 1990). En las praderas norteamericanas, el bisonte es un herbívoro clave ya que su ausencia puede conducir a una disminución de la diversidad vegetal (Collins *et al*. 1998). Y, en un bosque lluvioso de tierras bajas de Costa Rica, las plantas que crecen en los claros del bosque producen fruta más frecuentemente y por más tiempo, y tienen producciones más grandes, que los individuos de las mismas especies que están bajo el dosel cerrado (Levey 1990). Esos claros constituyen, por lo tanto, un hábitat clave para un conjunto de aves frugívoras durante las épocas de escasez de fruta. Estos hallazgos tienen implicaciones a escalas espaciales pequeñas y medianas, ya que la heterogeneidad espacial de hábitats en un bosque fragmentado puede ser crítica para mantener la integridad de las comunidades a lo largo de su ciclo anual (Holt 1993, Loiselle & Blake 1994).

Aun cuando no estén involucradas especies clave, la fragmentación puede alterar procesos ecológicos, tales como la polinización, la diseminación de semillas o el reciclaje de nutrientes, y las consecuencias de su alteración podrían propagarse en cascada, afectando, indirectamente, a muchas especies (Murcia 1995, 1996; Didham *et al*. 1996, Turner 1996; ver también capítulos 13, 16, 20). Algunos estudios sugieren, por ejemplo, que en los bosques húmedos de tierras bajas, una alteración en la estructura de la comunidad de mamíferos herbívoros y depredadores de semillas puede modificar radicalmente los patrones de diseminación de semillas y de sobrevivencia de plántulas (Dirzo & Miranda 1990, Asquith *et al*. 1997, 1999; Wright *et al*. 2000). En las islas

pequeñas (<2 ha) que se encuentran en el lago Gatún, en donde el único mamífero de >1 kg residente es la rata *Proechimys semispinosus*, la tasa de depredación de semillas y plántulas es de dos a seis veces más alta que en las islas medianas (50-80 ha) o que en el continente, respectivamente (Asquith *et a*l. 1997) (ver además el Recuadro 16.4).

En el bosque seco subtropical del noroccidente de la Argentina, el nivel de polinización y producción de semilla de algunas plantas disminuye con la fragmentación. Esto podría ser un reflejo del efecto que la fragmentación tiene sobre los polinizadores y, a su vez, podría alterar los patrones de reclutamiento de las plantas en los fragmentos (Aizen & Feinsinger 1994a). En este mismo bosque, la diversidad de insectos nativos que visitan las flores también disminuye con el grado de fragmentación, pero el número total de visitas a las plantas no disminuye, pues se ve compensado por un aumento en la frecuencia de visitas por parte de las abejas mieleras, *Apis mellifera* (Aizen & Feinsinger 1994b). Las consecuencias que pueden tener los cambios en los grupos de polinizadores sobre la demografía de las plantas y en especial sobre la demografía de los árboles han sido poco explorados (ver capítulo 13), pero podría esperarse que mientras más especializada sea la relación entre la planta y el polinizador, más susceptible será ésta de ser afectada negativamente (Murcia 1996).

Nuevas tendencias en el estudio de la fragmentación

La teoría de la biogeografía de las islas suministró, en la década de 1960, un marco conceptual útil para generar e interpretar una gran cantidad de investigación posterior sobre los efectos de la fragmentación de hábitats terrestres (Simberloff 1988, 1997). Sin embargo, esta teoría ha perdido relevancia, ya que su principal parámetro es el número (riqueza) de especies, y para propósitos de conservación puede ser más importante la identidad de las especies que la simple riqueza. Además, en los ecosistemas terrestres la matriz puede estar constituida por una gran variedad de hábitats, los que no necesariamente son impermeables al movimiento de los organismos del bosque y que pueden, además, contener una alta diversidad propia que interactúa con los fragmentos. En las últimas dos décadas, se han desarrollado dos nuevos conceptos que se perfilan como marcos teóricos promisorios para entender los fenómenos biológicos asociados a la fragmentación de hábitats. Estos son la ecología del paisaje y la teoría de las metapoblaciones (Wiens 1996, 1997a; Hanski & Simberloff 1997).

La ecología del paisaje ha tenido un larga historia en Europa, donde se desarrolló como una fusión de la ecología de ecosistemas y la geografía humana, con aplicaciones en la planeación del uso de la tierra. A partir de 1980, esta disciplina comenzó a ser transplantada a Norte América, aunque con mejoras propias como la incorporación de la teoría de la "dinámica de parches", que la han llevado a divergir de la tradición europea (Wiens 1997a). La ecología del paisaje parte del principio de que el paisaje de una región está conformado por un mosaico de "parches" de distintos tipos de hábitat, y que la composición, el tamaño y la disposición espacial de los elementos (tipos de hábitat) que conforman el mosaico afecta el funcionamiento de los sistemas ecológicos, en relación con fenómenos como patrones de diversidad y distribución de recursos, patrones de movimiento de los organismos y estructura espacial de las poblaciones (Pickett & Cadenasso 1995, Wiens 1995, 1997a). El progreso de la ecología del paisaje se ha facilitado gracias al desarrollo de herramientas tecnológicas como son los nuevos métodos de estadística espacial, métodos matemáticos de descripción del paisaje, herramientas de medición como sensores remotos y sistemas de información geográfica (ver capítulo 24) y modelos de simulación por computador (Turner & Gardner 1991).

En la concepción clásica de los sistemas fragmentados, el paisaje estaba compuesto por dos elementos: (1) los parches remanentes del

hábitat original y (2) la matriz, que se suponía completamente hostil para los pobladores del hábitat original. En este paisaje, la dinámica poblacional de los organismos estaría determinada por factores que operan a nivel de cada uno de los fragmentos de hábitat. En realidad, un paisaje puede estar conformado por una gran variedad de hábitats y los individuos de las distintas especies utilizan los distintos hábitats en distintos grados (Wiens *et al*. 1993, With *et al*. 1997). En otras palabras, el tipo de interacción que se dé entre los elementos del paisaje fragmentado puede afectar la diversidad y la abundancia de las especies de manera específica. La composición de los hábitats que se encuentren en la matriz, así como su heterogeneidad pueden determinar el curso que sigan las especies de los fragmentos de bosque (Recuadro 22.3). Por ejemplo, en un estudio realizado en los bosques tropicales de Australia se encontró que la variable que mejor predecía la persistencia de los mamíferos en los fragmentos era su capacidad de utilizar los hábitats propios de la matriz (Laurance 1991).

En un paisaje heterogéneo, la configuración espacial del mosaico de fragmentos tiene una enorme influencia sobre los patrones de movimiento de los organismos, los cuales dependerán del uso que cada organismo haga de los distintos hábitats (Pickett & Cadenasso 1995, Wiens 1995). En este contexto, y como se mencionó anteriormente, la conectividad entre los fragmentos de hábitat es un concepto relativo, ya que muchos organismos pueden desplazarse a través de la matriz aun cuando no exista un corredor que presente el mismo hábitat que los fragmentos. Este movimiento de organismos entre parches de hábitat establece un enlace entre la ecología del paisaje y la teoría de las metapoblaciones (Wiens 1996, 1997b).

Una metapoblación consiste en un conjunto de poblaciones, cada una confinada a un parche de hábitat. Los parches están aislados y dispersos en una matriz que no es apropiada para mantener la población de la especie de interés. Las poblaciones están lo suficientemente aisladas como para que cada una tenga su propia dinámica demográfica, pero existe un cierto grado de migración entre ellas (Hanski 1997). Por lo tanto, si una población se extingue, hay una cierta probabilidad de que el parche sea recolonizado. Sin embargo, el nivel de migración entre parches es bajo; de lo contrario, la dinámica de cada población no sería independiente y en realidad tendríamos una sola población panmíctica (Hanski 1997). Los fragmentos son todos de tamaño relativamente pequeño, de manera que todas las poblaciones tienen una cierta probabilidad de extinción; es decir, no existe un parche lo suficientemente grande como para que la población persista indefinidamente. El modelo de las metapoblaciones es, por lo tanto, apropiado para explorar, a escala regional, la dinámica de las especies en un sistema de fragmentos, y su propósito es predecir la probabilidad de que una especie persista, como una metapoblación, en un conjunto particular de parches (Hanski 1997).

A pesar de tener una historia tan corta, la teoría de las metapoblaciones se ha desarrollado vertiginosamente (Hanski & Gilpin 1997) y se ha convertido, junto con la ecología del paisaje, en el nuevo marco conceptual de la biología de sistemas fragmentados, con aplicaciones reales en el manejo de especies amenazadas (Hanski & Gilpin 1997, McCullough 1996). En la actualidad el interés no se centra en determinar el número de especies de diferentes grupos taxonómicos que persisten en un fragmento de cierto tamaño, sino en investigar las relaciones entre los distintos hábitats que componen el paisaje, paisaje que se concibe como un mosaico heterogéneo y dinámico (Barrett & Barrett 1997, Simberloff 1997, Wiens 1997b). Surgen, entonces, preguntas del tipo: ¿cómo interactúan los remanentes de bosque con los hábitats que conforman la matriz?, ¿cómo son los patrones de diversidad regional, a la luz del mosaico de hábitats que conforman el paisaje?, ¿cómo son los patrones de movimiento de las especies en el paisaje?, ¿hace falta crear corredores o no?, ¿cómo interactúa el nivel de modificación del paisaje con la viabilidad de las poblaciones de distintas especies?, y, finalmente, ¿cómo es la estructura espacial de las poblaciones en el paisaje? En otras palabras, ¿pueden las especies

Recuadro 22.3 Extinción y persistencia de la avifauna en fragmentos de bosque en los Andes colombianos. **Luis M. Renjifo**

La fragmentación del hábitat altera profundamente la distribución y la abundancia de las aves del bosque húmedo neotropical. Como se describe en este capítulo, los cambios inducidos en la fauna por la fragmentación están influenciados por factores tales como el tamaño y el aislamiento de los remanentes de bosque, el tiempo transcurrido desde la fragmentación, y los cambios acaecidos en la estructura y la composición florística de los fragmentos. Además, la capacidad que puedan tener las aves de desplazarse entre un fragmento y otro (conectividad) es un factor fundamental para el mantenimiento de las poblaciones en los hábitats fragmentados: la conectividad permite la recolonización de fragmentos en donde han ocurrido extinciones locales. Algunos estudios realizados en la zona templada indican que el grado de conectividad entre los fragmentos de bosque depende del tipo de hábitat predominante en la matriz que los rodea (Wiens *et al*. 1993, Jokimaki & Huhta 1996, Sisk *et al*. 1997). No obstante, este aspecto ha sido hasta ahora poco investigado en el neotrópico.

En un estudio de comunidades de aves llevado a cabo en una región subandina de la cordillera central de Colombia se examinaron los cambios que conllevó la fragmentación del bosque y su reemplazo por matrices constituidas por dos sistemas productivos contrastantes: pastizales y plantaciones de árboles de especies exóticas (Renjifo 1999, 2001). Las comunidades de aves presentes hoy en día en ese ambiente comprenden unas 165 especies (los fragmentos tienen en promedio unas 6 ha). Después de más de 70 años de haber ocurrido la fragmentación del bosque, el análisis de los distintos gremios tróficos mostró que las aves rapaces del interior del bosque, los insectívoros terrestres y los frugívoros grandes fueron más propensos a extinguirse que los nectarívoros, los frugívoros pequeños y los insectívoros aéreos. El 65 % de las especies analizadas mostró diferencias significativas en cuanto a su abundancia en función del tipo de matriz en que se encontraban inmersas. Mientras que la abundancia de las especies típicas de borde de bosque y de hábitats abiertos aumentó con la fragmentación, las especies del interior del bosque respondieron de un modo mucho más complejo. La mayoría de las especies del interior vio su población disminuirse con la fragmentación; sin embargo, en un grupo de especies, dicha disminución se vio amortiguada por la presencia de plantaciones forestales aledañas. Por otra parte, un tercer conjunto de especies de interior de bosque aumentó en abundancia con la fragmentación. En general, la respuesta de las especies estuvo estrechamente relacionada con su presencia en las matrices circundantes (o con su ausencia de ellas). Las especies que más disminuyeron en abundancia nunca fueron observadas ni en los pastizales ni en las plantaciones. Las especies cuya disminución fue amortiguada por las plantaciones estaban ausentes de los pastizales pero presentes en las plantaciones. La abundancia de las especies presentes tanto en los pastizales como en las plantaciones no varió o incluso aumentó con la fragmentación. Los cambios observados en la abundancia fueron sumamente específicos e independientes del estrato de búsqueda de alimento, del grupo trófico y de las afinidades taxonómicas (Renjifo 2001).

Así, el factor que más influyó en los cambios observados en las comunidades de aves luego de la fragmentación fue el tipo de matriz circundante. La composición florística y la abundancia de epífitas y árboles en los fragmentos fueron factores significativos, pero menos importantes. Los fragmentos que actualmente se encuentran rodeados de plantaciones forestales estuvieron rodeados de pastizales durante varias décadas (antes de que los pastizales fueran reemplazados por plantaciones). Hoy en día estos fragmentos presentan una avifauna cuya composición puede considerarse como intermedia, entre la de los fragmentos que siempre estuvieron rodeados de pastizales y la que se observa en el bosque continuo.

Aunque las plantaciones de árboles de especies exóticas son un hábitat relativamente pobre para las aves del bosque, los datos obtenidos indican que el reemplazo de pastizales por plantaciones forestales incrementó la conectividad para un buen número de especies (Renjifo 2001). Algunos estudios realizados en la Amazonia muestran que la conectividad entre remanentes de bosque incrementa cuando los pastizales que rodean a los fragmentos son reemplazados por bosques secundarios (Stouffer & Bierregaard 1995a, Bierregaard & Stouffer 1997). Pareciera, entonces, que las matrices que rodean a los fragmentos pueden ser utilizadas como herramientas de manejo para conservar las aves en los paisajes fragmentados; es decir, pueden servir de complemento a las medidas tanto de protección como de restauración de hábitats.

persistir con una estructura de metapoblación en un paisaje fragmentado, o existe una dinámica de fuentes y sumideros?

Este cambio de marco conceptual ha ido paralelo a un cambio en la actitud hacia el problema de la fragmentación de hábitats. Es innegable que al fragmentar un ecosistema se van a perder especies. Es indispensable, por lo tanto, preservar grandes bloques de hábitat continuo que sean representativos de los diferentes ecosistemas

de interés. Sin embargo, aun la biodiversidad de las áreas protegidas más grandes se va a ver erosionada, si a estas últimas no se les concibe como parte de un contexto regional dinámico. Bajo los conceptos de la ecología del paisaje y la teoría de las metapoblaciones el objetivo es manejar el mosaico de parches de manera que se maximice la preservación de la diversidad a escala regional. En este contexto, los fragmentos de bosque adquieren gran valor como parte de un sistema regional de refugios de diversidad biológica (Kattan & Alvarez-López 1996, Turner & Corlett 1996).

Literatura citada

Abramovitz, J. 1998. Taking a stand: Cultivating a new relationship with the world´s forests. World Watch Institute, Washington, D. C., USA.

Adler, G. H. & J. O. Seamon. 1991. Distribution and abundance of a tropical rodent, the spiny rat, on islands in Panama. Journal of Tropical Ecology **7**: 349-360.

Aizen, M. A. & P. Feinsinger. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. Ecology **75**: 330-351.

Aizen, M. A. & P. Feinsinger. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco serrano". Ecological Applications **4**: 378-392.

Aldana, R. C., S. Usma & G. H. Kattan. 1996. Diversidad y heterogeneidad espacial de la fauna de hormigas de la Reserva Forestal de Escalerete. Cespedesia **21**: 103-120.

Alvarez-López, H. & G. H. Kattan. 1995. Notes on the conservation status of resident diurnal raptors of the middle Cauca Valley, Colombia. Bird Conservation International **5**: 341-348.

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. Oikos **71**: 355-366.

Andrén, H. 1995. Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges. Pp. 225-255 *en* L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam, editores. Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman and Hall, UK.

Arango-Vélez, N. & G. H. Kattan. 1997. Effects of forest fragmentation on experimental nest predation in Andean cloud forest. Biological Conservation **81**: 137-143.

Armbrecht, I. 1996. Análisis de la diversidad del ensamblaje de hormigas en fragmentos de bosque seco en el valle del Cauca, Colombia. Tesis de Maestría, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

Armbrecht, I. & P. Ulloa-Chacón 1999. Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. Biotropica **31**: 646-653.

Asquith, N. M., S. J. Wright & M. J. Clauss. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests? Evidence from Panama. Ecology **78**: 941-946.

Asquith N.M., J. Terborgh, A.E. Arnold, & M. Riveros C. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. Journal of Tropical Ecology **15**: 229-235.

Barbosa, R. I. 1998. Avaliacão preliminar da área dos sistemas naturais e agroecossistemas atingida por incêndios no estado de Roraima (10.12.97 a 30. 04.98). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Nucleo de Pesquisas de Roraima, Boa Vista, Roraima, Brasil.

Barrett, N. E. & J. P. Barrett. 1997. Reserve design and the new conservation theory. Pp. 236-251 *en* S. T. A. Pickett, R. S. Ostfeld, M. Shachak & G. E. Likens, editores. The ecological basis of conservation. Chapman and Hall, USA.

Becker, P., J. S. Moure & F. J. A. Peralta. 1991. More about euglossine bees in Amazonian forest fragments. Biotropica **23**: 586-591.

Beier, P. & R. F. Noss. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? Conservation Biology **12**: 1241-1252.

Bender, D. J., T. A. Contreras & L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: A meta-analysis of the patch size effect. Ecology **79**: 517-533.

Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. Conservation Biology **12**: 380-389.

Berger, J. 1990. Persistence of different-sized populations: An empirical assessment of rapid extinctions in Bighorn Sheep. Conservation Biology **4**: 91-98.

Bierregaard, R. O. & P. C. Stouffer. 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaics in Amazonian rainforests. Pp. 138-155 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Bierregaard, R. O., Jr., W. F. Laurance, J. W. Sites, Jr., A. J. Lynam, R. K. Didham, M. Andersen, C. Gascon, M. D. Tocher, A. P. Smith, V. M. Viana, T. E. Lovejoy, K. E. Sieving, E. A. Kramer, C. Restrepo, & C. Moritz. 1997. Key priorities for the study of fragmented tropical ecosystems. Pp. 515-525 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. The University of Chicago Press, USA.

Blake, J. G. 1991. Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. Conservation Biology **5**: 58-66.

Bond, W. J. 1994. Keystone species. Pp. 237-253 *en* E. D. Schulze & H. A. Mooney, editores. Biodiversity and ecosystem function. Springer Verlag, Berlin.

Brown, K. S. & R. W. Hutchings. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. Pp. 91-110 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Brown, J. H. & A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effect of inmigration on extinction. Ecology **58**: 445-449.

Burkey, T. V. 1995. Extinction rates in archipelagoes: Implications for populations in fragmented habitats. Conservation Biology **9**: 527-541.

Camargo, J. L. C. & V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology **11**: 205-221.

Chiarello, A. G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. Biological Conservation **89**: 71-82.

Clarke, M. R., E. L. Zucker & N. J. Scott. 1986. Population trends of the Mantled Howler groups of La Pacifica, Guanacaste, Costa Rica. American Journal of Primatology **11**: 79-88.

Cochrane, M. A. & M. D. Schulze. 1998. Forest fires in the Brazilian Amazon. Conservation Biology **12**:948-950.

Collins, S. L., A. K. Knapp., J. M. Briggs, J. M. Blair & E. M. Steinauer. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. Science **280**: 745-747.

Condit, R., S. P. Hubbell, J. V. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster, & P. S. Ashton. 1996. Species-area and species individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. Journal of Ecology **84**: 549-562.

Corlett, R. T., & I. M. Turner. 1997. Long-term survival in tropical forest remnants in Singapore and Hong Kong. Pp. 333-345 *en*: W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. The University of Chicago Press, USA.

Cosson, J. F., J. M. Pons & D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. Journal of Tropical Ecology **15**: 515-534.

Cotton, P. A. 1998. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. Ibis **140**: 512-521.

Curran, L., M. I. Caniago, G. D. Paoli, D. Astianti, M. Kusneti, M. Leighton, C. E. Nirarita, & H. Haeruman. 1999. Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. Science **286**: 2184-2188.

de Cassia, R. 1997. BR-174: FHC anuncia abertura de nova frontiera agricola no norte. *Amazonas en Tempo*, Manaus, Brasil, p. A-4, 25 junio.

Dale, V. H., S. M. Pearson, H. L. Offerman & R. V. O'Neill. 1994. Relating patterns of land use change to faunal biodiversity in the central Amazon. Conservation Biology **8**: 1027-1036.

Denslow, J. S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. Pp. 307-323 *en* S. T. A. Pickett & P. S. White, editores. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, USA.

Didham, R. K. 1997. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in central Amazonia. Pp. 55-70 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Didham, R. K., & J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. Biotropica **31**: 17-30.

Didham, R. K., J. Ghazoul, N. E. Stork & A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. Trends in Ecology and Evolution **11**: 255-260.

Didham, R. K., P. M. Hammond, J. H. Lawton, P. Eggleton & N. E. Stork. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. Ecological Monographs **68**: 295-323.

Dirzo, R. & A. Miranda. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - a sequel to John Terborgh. Conservation Biology **4**: 444-447.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. A. Dadda & P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Journal of Tropical Ecology **14**: 577-594.

Estrada, A., R. Coates-Estrada & D. Meritt. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. Ecography **17**: 229-241.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Meritt, S. Montiel & D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Vegetatio **107/108**: 245-257.

Feinsinger, P., W. B Busby, K. G. Murray, J. H. Beach, W. Z. Pounds & Y. B. Linhart. 1988. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. American Naturalist **131**: 33-57.

Fox, B. J., J. E. Taylor, M. D. Fox & C. Williams. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. Biological Conservation **82**: 1-13.

Gautier-Hion, A. & G. Michaloud. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. Ecology **70**: 1826-1833.

Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard, J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. L. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher & S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. Biological Conservation **91**: 223-229.

Gibbs, J. P. 1991. Avian nest predation in tropical wet forest: an experimental study. Oikos **60**: 155-161.

Gibbs, J. P. & J. Faaborg. 1990. Estimating the viability of Ovenbird and Kentucky Warbler populations in forest fragments. Conservation Biology **4**: 193-196.

Gilbert, L. E. 1980. Food web organization and conservation of Neotropical diversity. Pp. 11-33 *en* M. E. Soulé & B. A. Wilcox, editores. Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, USA.

Gilpin, M. E. & M. E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinction. Pp. 19-34 *en* M. E. Soulé, editor. Conservation Biology: The science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, USA.

Glanz, W. E. 1991. Mammalian densities at protected versus hunted sites in central Panama. Pp. 163-173 *en* J. G. Robinson & K. H. Redford, editores. Neotropical wildlife use and conservation. The University of Chicago Press, USA.

Greenberg, R. & J. Gradwohl. 1997. Territoriality, adult survival, and dispersal in the Checker-throated Antwren in Panama. Journal of Avian Biology **28**: 103-110.

Grieser Johns, A. 1997. Timber production and biodiversity conservation in tropical rain forests. Cambridge University Press, UK.

Groom, M. J. 1998. Allee effects limit population viability of an annual plant. American Naturalist **151**: 487-496.

Hamer, K. C., J. K. Hill, L. A. Lace & A. M. Langan. 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. Journal of Biogeography **24**: 67-75.

Hanski, I. 1997. Metapopulation dynamics: From concepts and observations to predictive models. Pp. 69-91 *en* I. Hanski & M. E. Gilpin, editores. Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution. Academic Press, USA.

Hanski, I. & M. E. Gilpin, editores. 1997. Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution. Academic Press, USA.

Hanski, I. & D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. Pp. 5-26 *en* I. Hanski & M. E. Gilpin, editores. Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution. Academic Press, USA.

Hester, A. J. & R. J. Hobbs. 1992. Influence of fire and soil nutrients on native and non-native annuals at remnant vegetation edges in the western Australian wheatbelt. Journal of Vegetation Science **3**:101-108.

Hill. J. K., C. D. Thomas & O. T. Lewis. 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. Journal of Animal Ecology **65**: 725-735.

Hobbs, R. J. 1992. The role of corridors in conservation: Solution or bandwagon? Trends in Ecology and Evolution **7**: 389-392.

Hobbs, R. J. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the western Australian wheatbelt. Biological Conservation **64**: 193-201.

Holt, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities. Pp. 77-88 *en* R. E. Ricklefs & D. Schluter, editores. Species diversity in ecological communities. The University of Chicago Press, USA.

Howe, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. Biological Conservation **30**: 261-281.

Hunter, M. D. 1992. Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: The keystone herbivore concept. Pp. 287-325 *en* M. D. Hunter, T. Ohgushi & P. W. Price, editores. Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, USA.

INPE. 1996. Deforestation estimates in the Brazilian Amazon, 1992-1994. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Diário Oficial de Uniao, Brasilia, Brasil.

INPE. 1998. Deforestation estimates in the Brazilian Amazon, 1995-1997. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Diário Oficial de Uniao, Brasilia, Brasil.

Jokimaki, J., & E. Huhta. 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a land bird community in northern Finland: a multiscale approach. Ornis Fennica **73**: 97-113.

Jullien, M. & J. M. Thiollay. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. Journal of Biogeography **23**: 7-25.

Kapos, V., E. Wandelli, J. L. Camargo & G. Ganade. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. Pp. 33-44 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Karr, J. R. 1982. Avian extinction on Barro Colorado island, Panama: A reassessment. American Naturalist **119**: 220-239.

Karr, J. R. 1990. Avian survival rates and the extinction process on Barro Colorado Island, Panama. Conservation Biology **4**: 391-396.

Kattan, G. H. 1993. The effects of forest fragmentation on frogs and birds in the Andes of Colombia: implications for watershed management. Pp. 11-13 *en* J. K. Doyle and J. Schelhas, editores. Forest remnants in the tropical landscape: benefits and policy implications. Smithsonian Migratory Bird Center, Washington, D. C., USA.

Kattan, G. H. & H. Alvarez-López. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. Pp. 3-18 *en* J. Schelhas & R. Greenberg, editores. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Kattan, G. H., H. Alvarez-López & M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. Conservation Biology **8**: 138-146.

Kattan, G. H. & C. Murcia. en imprenta. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. *En* G. A. Bradshaw, P. A. Marquet & H. A. Mooney, editores. How landscapes change: human disturbance and ecosystem disruptions in the Americas. Springer-Verlag, USA.

Kauffman, J. B. & C. Uhl. 1991. Interactions of anthropogenic activities, fire, and rain forests in the Amazon basin. Pp. 117-134 *en* J. G. Goldammer, editor. Fire in the tropical biota. Springer-Verlag, USA.

Kellman, M., R. Tackaberry, & J. Meave. 1996. The consequences of prolonged fragmentation: lessons from tropical gallery forests. Pp. 37-58 *en* J. Schelhas, & R. Greenberg, editores. Forest Patches in Tropical Landscapes. Island Press, USA.

Kellman, M., R. Tackaberry, & L. Rigg. 1998. Structure and function in two tropical gallery forest communities: implications for forest conservation in fragmented systems. Journal of Applied Ecology **35**: 195-206.

Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. Ecology **70**: 1715-1725.

Lambert, F. R. & A. G. Marshall. 1991. Keystone characteristics of bird-dispersed Ficus in a Malaysian lowland rain forest. Journal of Ecology **79**: 793-809.

Laurance, W. F. 1990. Comparative responses of five arboreal marsupials to tropical forest fragmentation. Journal of Mammalogy **71**: 641-653.

Laurance, W. F. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. Conservation Biology **5**: 79-89.

Laurance, W. F., S. G. Laurance, L. V. Ferreira, J. Rankin de Merona, C. Gascon & T. E. Lovejoy. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. Science **278**: 1117-1118.

Laurance, W. F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. Trends in Ecology and Evolution **13**: 411-415.

Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin de Merona & S. G. Laurance. 1998a. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. Ecology **79**: 2032-2040.

Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin de Merona, S. G. Laurance, R. Hutchings & T. E. Lovejoy. 1998b. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonia tree communities. Conservation Biology **12**: 460-464.

Laurance, W. F., S. G. Laurance & P. Delamonica. 1998c. Tropical forest fragmentation and greenhouse gas emissions. Forest Ecology and Management **110**: 173-180.

Laurance, W. F., P. Delamonica, S. G. Laurance, H. L. Vasconcelos, & T. E. Lovejoy. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. Nature **404**: 836.

Laurance, W. F., M. A. Cochrane, S. Bergen, P. M. Fearnside, P. Delamonica, C. Barber, S. D'Angelo & T. Fernandes. 2001. The future of the Brazilian Amazon. Science **291**: 438-439.

Lean, J. & D. A. Warrilow. 1989. Simulation of the regional climatic impact of Amazon deforestation. Nature **342**: 411-413.

Leck, C. F. 1979. Avian extinctions in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. Auk **96**: 343-352.

Leighton, M. & D. R. Leighton. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. Pp. 181-196 *en* S. L. Sutton, T. C. Whitmore & A. C. Chadwick, editores. Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific, UK.

Levey, D. J. 1990. Habitat-dependent fruiting behaviour of an understory tree, *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **6**: 409-420.

Levey, D. J. & F. G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. American Naturalist **140**: 447-476.

Levey, D. J. & F. G. Stiles. 1994. Birds: Ecology, behavior, and taxonomic affinities. Pp. 217-228 *en* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn, editores. La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest. The University of Chicago Press, USA.

Lockwood, J. A. & L. D. DeBrey. 1990. A solution for the sudden and unexplained extinction of the Rocky Mountain Grasshopper (Orthoptera: Acrididae). Environmental Entomology **19**: 1194-1205.

Loiselle, B. A. & J. G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. Ecology **72**: 180-193.

Loiselle, B. A. & J. G. Blake. 1994. Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. Condor **96**: 368-380.

López de Casenave, J., J. P. Pelotto & J. Protomastro. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. Forest Ecology and Management **72**: 61-69.

Lynam, A. J. 1997. Rapid decline in small mammal diversity in monsoon evergreen forest fragments in Thailand. Pp. 222-240 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, USA.

Malcolm, J. R. 1988. Small mammal abundances in isolated and non-isolated primary forest reserves near Manaus, Brazil. Acta Amazonica **18**: 67-83.

Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. Pp. 207-221 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Marsh, D. M. & P. B. Pearman. 1997. Effects of habitat fragmentation on the abundance of two species of Leptodactylid frogs in an Andean montane forest. Conservation Biology **11**: 1323-1328.

Matthysen, E., F. Adriaensen & A. A. Dhondt. 1995. Dispersal distances of nuthatches, *Sitta europaea*, in a highly fragmented forest habitat. Oikos **72**: 375-381.

McCullough, D. R., editor. 1996. Metapopulations and wildlife conservation. Island Press, USA.

Meave, J. & M. Kellman. 1994. Maintenance of rain forest diversity in riparian forests of tropical savannas: implications for species conservation during Pleistocene drought. Journal of Biogeography **21**: 121-135.

Montealegre, F., C. A. Medina & G. H. Kattan. 1996. Diversidad de insectos herbívoros en interior y borde de bosque en la Reserva Forestal de Escalerete. Cespedesia **21**: 29-40.

Murcia, C. 1993. Edge effects on the pollination of tropical cloud forest plants. Disertación doctoral, University of Florida, Gainesville, Florida, USA.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution **10**: 58-62.

Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. Pp. 19-36 *en* J. Schelhas & R. Greenberg, editores. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Murphy, D. D., K. E. Freas & S. B. Weiss. 1990. An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. Conservation Biology **4**: 41-51.

Nepstad, D. C., P. R. Moutinho, C. Uhl, I. C. Vieira & J. M. Cardoso da Silva. 1996. The ecological importance of forest remnants in an eastern Amazonian frontier landscape. Pp. 133-150 *en* J. Schelhas & R. Greenberg, editores. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Nepstad, D. C., A. Moreira, A. Verissimo, P. Lefebvre, P. Schlesinger, C. Potter, C. Nobre, A. Setzer, T. Krug, A. C. Barros, A. Alencar & J. R. Pereira. 1998. Forest fire prediction and prevention in the Brazilian Amazon. Conservation Biology **12**: 951-955.

Newmark, W. D. 1995. Extinction of mammal populations in western North American national parks. Conservation Biology **9**: 512-526.

Newmark, W. D. 1996. Insularization of Tanzanian parks and the local extinction of large mammals. Conservation Biology **10**: 1549-1556.

Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist **100**: 65-75.

Paton, P. W. C. 1994. The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence? Conservation Biology **8**:17-26.

Patterson, B. D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. Conservation Biology **1**: 323-334.

Patterson, B. D. & J. H. Brown. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. Journal of Biogeography **18**: 395-402.

Peres, C. A. 2000. Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. Journal of Tropical Ecology **16**: 287-317.

Pickett, S. T. A. & M. L. Cadenasso. 1995. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. Science **269**: 331-334.

Pickett, S. T. A. & J. N. Thompson. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. Biological Conservation **13**: 27-37.

Pimm, S. L. 1991. The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. The University of Chicago Press, USA.

Poonswad, P. & A. Tsuji. 1994. Ranges of males of the Great Hornbill *Buceros bicornis*, Brown Hornbill *Ptilolaemus tickelli* and Wreathed Hornbill *Rhyticeros undulatus* in Khao Yai National Park, Thailand. Ibis **136**: 79-86.

Powell, A. H. & G. V. N. Powell. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. Biotropica **19**: 176-179.

Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. American Naturalist **132**: 652-661.

Pulliam, H. R. & B. J. Danielson. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: A landscape perspective on population dynamics. American Naturalist **137** (suplemento):50-66.

Renjifo, L. M. 1999. Composition changes in a sub-Andean avifauna after long-term forest fragmentation. Conservation Biology **13**: 1124-1139.

Renjifo, L. M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. Ecological Applications **11**: 14-31.

Restrepo, C., & N. Gómez. 1998. Responses of understory birds to anthropogenic edges in a Neotropical montane forest. Ecological Applications **8**:170-183.

Restrepo, C., N. Gómez & S. Heredia. 1999. Anthropogenic edges, trefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a Neotropical montane forest. Ecology **80**: 668-685.

Restrepo, C., L. M. Renjifo & P. Marples. 1997. Frugivorous birds in fragmented Neotropical montane forests: Landscape pattern and body mass distribution. Pp. 171-189 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Riiters, K. H., R. V. O'Neill & K. B. Jones. 1997. Assessing habitat suitability at multiple scales: A landscape-level approach. Biological Conservation **81**: 191-202.

Robinson, J. G. 1996. Hunting wildlife in forest patches: an ephemeral resource. Pp. 111-130 *en* J. Schelhas & R. Greenberg, editores. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Robinson, J. G. & J. Ramírez. 1982. Conservation biology of Neotropical primates. Pp. 329-344 *en* M. A. Mares & H. H. Genoways, editores. Mammalian biology in South America. University of Pittsburgh Press, USA.

Robinson, W. D. 1999. Long-term changes in the avifauna of Barro Colorado Island, Panama, a tropical forest isolate. Conservation Biology **13**: 85-97.

Rodrigues, J. J. S., K. S. Brown & A. Ruszczyk. 1993. Resources and conservation of Neotropical butterflies in urban forest fragments. Biological Conservation **64**: 3-9.

Rylands, A. B. & A. Keuroghlian. 1988. Primate populations in continuous forest and forest fragments in central Amazonia. Acta Amazonica **18**: 291-307.

Saunders, D. A., R. J. Hobbs & C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. Conservation Biology **5**: 18-32.

Schaller, G. B. & P. G. Crawshaw. 1980. Movements patterns of jaguar. Biotropica **12**: 161-168.

Schelhas, J., & R. Greenberg. 1996. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Schomberg, W. 1999. Deforestation in Brazil's Amazon jumps in 1998. Reuters News Service, 11 febrero.

Schwarzkopf, L. & A. B. Rylands. 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. Biological Conservation **48**: 1-12.

Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. BioScience **31**: 131-134.

Shine, R. & M. Fitzgerald. 1996. Large snakes in a mosaic rural landscape: The ecology of carpet pythons *Morelia spilota* (Serpentes: Pythonidae) in coastal eastern Australia. Biological Conservation **76**: 113-122.

Shukla, J., C. Nobre & P. Sellers. 1990. Amazon deforestation and climate change. Science **247**: 1322-1325.

Sieving, K. E. 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of central Panama. Ecology **73**: 2310-2328.

Sieving, K. E. & J. R. Karr. 1997. Avian extinction and persistence mechanisms in lowland Panama. Pp. 156-170 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. Annual Review of Ecology and Systematics **19**: 473-511.

Simberloff, D. 1997. Biogeographic approaches and the new conservation biology. Pp. 274-284 *en* S. T. A. Pickett, R. S. Ostfeld, M. Shachak & G. E. Likens, editores. The ecological basis of conservation. Chapman & Hall, USA.

Simberloff, D. & J. Cox. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. Conservation Biology **1**:63-71.

Simberloff, D., J. A. Farr, J. Cox & D. W. Mehlman. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? Conservation Biology **6**: 493-504.

Sisk, T. D., N. M. Haddad, & P. R. Ehrlich. 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. Ecological Applications **7**: 1170-1180.

Skole, D. & C. J. Tucker. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. Science **260**: 1905-1910.

Spitzer, K., J. Jaros, J. Havelka & J. Leps. 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. Biological Conservation **80**: 9-15.

Stacey, P. B. & M. Taper. 1992. Environmental variation and the persistence of small populations. Ecological Applications **2**: 18-29.

Stouffer, P. C. & R. O. Bierregaard. 1995a. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds: Effects of fragment size, surrounding secondary vegetation, and time since isolation. Ecology **76**: 2429-2445.

Stouffer, P. C. & R. O. Bierregaard. 1995b. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. Conservation Biology **9**: 1085-1094.

Tabarelli, M., W. Mantovani & C. A. Peres. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. Biological Conservation **91**: 119-127.

Terborgh, J. 1974. Preservation of natural diversity: The problem of extinction prone species. BioScience **24**: 715-722.

Terborgh, J. 1986a. Keystone plant resources in the tropical forest. Pp. 330-344 *en* M. E. Soulé, editor. Conservation Biology: The science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, USA.

Terborgh, J. 1986b. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pp. 371-384 *en* A. Estrada & T. H. Fleming, editores. Frugivores and seed dispersal. Dr W. Junk Publishers, The Netherlands.

Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. Biotropica **24**: 283-292.

Terborgh, J., L. López & J. Tello. 1997a. Bird communities in transition: the lago Guri islands. Ecology **78**:1491-1501.

Terborgh, J., L. López, J. Tello, D. Yu & A. R. Bruni. 1997b. Transitory states in relaxing ecosystems of land bridge islands. Pp. 256-274 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Terborgh, J. & B. Winter. 1980. Some causes of extinction. Pp. 119-133 *en* M. E. Soulé & B. A. Wilcox, editores. Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, USA.

Thiollay, J. M. 1989. Area requirements for the conservation of rain forest raptors and game birds in French Guiana. Conservation Biology **3**: 128-137.

Tocher, M. D., C. Gascon & B. L. Zimmerman. 1997. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: A ten-year study. Pp. 124-137 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. Journal of Applied Ecology **33**: 200-209.

Turner, I. M. & R. T. Corlett. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. Trends in Ecology and Evolution **11**: 330-333.

Turner, I. M., K. S. Chua, J. S. Y. Ong, B. C. Soong & H. T. W. Tan. 1996. A century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rain forest. Conservation Biology **10**: 1299-1244.

Turner, M. G. & R. H. Gardner, editores. 1991. Quantitative methods in landscape ecology. Springer-Verlag, Germany.

Uhl, C. & I. C. G. Vieira. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas region of the state of Pará. Biotropica **21**: 98-106.

Viana, V. M. & A. A. J. Tabanez. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. Pp. 151-167 *en* J. Schelhas & R. Greenberg, editores. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, USA.

Viña, A. & J. Cavelier. 1999. Deforestation rates (1938-1988) of tropical lowland forests on the Andean foothills of Colombia. Biotropica **31**: 31-36.

Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. Pp. 3-12 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, USA.

Wiens, J. A. 1995. Landscape mosaics and ecological theory. Pp. 1-26 *en* L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam, editores. Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman & Hall, UK.

Wiens, J. A. 1996. Wildlife in patchy environments: Metapopulations, mosaics, and management. Pp. 53-84 *en* D. L. McCullough, editor. Metapopulations and wildlife conservation. Island Press, USA.

Wiens, J. A. 1997a. The emerging role of patchiness in conservation biology. Pp. 93-107 *en* S. T. A. Pickett, R. S. Ostfeld, M. Shachak & G. E. Likens, editores. The ecological basis of conservation. Chapman and Hall, USA.

Wiens, J. A. 1997b. Metapopulation dynamics and landscape ecology. Pp. 43-62 *en* I. A. Hanski & M. E. Gilpin, editores. Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution. Academic Press, USA.

Wiens, J. A., N. C. Stenseth, B. van Horne & R. A. Ims. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. Oikos **66**: 369-380.

Williams-Linera, G. 1990a. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. Journal of Ecology **78**: 356-373.

Williams-Linera, G. 1990b. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. Biotropica **22**:235-241.

Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. Revista de Biología Tropical **41**: 107-117.

Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú, & M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. Conservation Biology **12**: 1091-1102.

Willis, E. O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. Ecological Monographs **44**: 153-169.

Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. Papéis Avulsos de Zoologia **33**: 1-25.

Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. Pp. 3-18 *en* E. O. Wilson, editor. Biodiversity. National Academy Press, USA.

With, K. A., R. H. Gardner & M. G. Turner. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. Oikos **78**: 151-169.

Wright, S. J. 1981. Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of the species-area relation. American Naturalist **118**: 726-748.

Wright, S. J., H. Zeballos, I. Domínguez, M. M. Gallardo, M. C. Moreno, & R. Ibáñez. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. Conservation Biology **14**: 227-239.

Zimmerman, B. L. & R. O. Bierregaard. 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. Journal of Biogeography **13**: 133-143.

23

Sucesión secundaria

Manuel R. Guariguata
Rebecca Ostertag

Introducción

El estudio de los cambios que a lo largo del tiempo y el espacio se observan en las comunidades de plantas –sucesión vegetal– ha sido uno de los temas centrales de la Ecología desde su nacimiento como disciplina científica (Hagen 1992). En este capítulo trataremos la sucesión secundaria del bosque húmedo y lluvioso neotropical; es decir, pasaremos revista a los principales cambios estructurales y funcionales que experimenta este ecosistema con el paso del tiempo. La sucesión secundaria se define como aquel proceso mediante el cual la vegetación leñosa vuelve a crecer en un sitio deforestado, ya sea que en él se practicaran actividades agropecuarias, se extrajera pulpa (Faber-Langendoen 1992) o se cosechara madera (Gorchov *et al*. 1993). El factor humano (el tipo de actividad realizada en un sitio y su intensidad) le añade considerable complejidad al proceso de sucesión secundaria, como se hará evidente a lo largo del capítulo. En términos generales, la discusión se centra en los bosques de bajura, húmedos y lluviosos; sin embargo, no hay razón para pensar que los patrones que aquí se describen no se puedan aplicar a zonas más secas. Para obtener información reciente sobre sucesión secundaria en el bosque seco neotropical, se recomienda consultar estudios como los de Rico-Gray y García-Franco (1992) y Mizrahi *et al*. (1997).

En ciencias naturales, el término *sucesión* se remonta a 1860, año en que fue propuesto por el naturalista Henry David Thoreau para describir los cambios que experimentaba la vegetación boscosa a través del tiempo (McIntosh 1999). Desde ese entonces, el estudio de esos cambios ha constituido un tema importante de investigación. Ya en 1901, el botánico Henry Chandler Cowles describió, por primera vez y con lujo de detalles, los factores bióticos y abióticos que gobernaban el proceso de sucesión vegetal (Cowles 1901). Cowles observó

lo que ocurría en las dunas, las playas arenosas y los bosques cercanos al lago Michigan, y llegó a la conclusión de que el desarrollo de la vegetación seguía el siguiente proceso: luego de formarse una playa y retirarse de ésta la acción directa de las aguas, se abría paso a una comunidad incipiente de plantas herbáceas, la cual, con el transcurso de los siglos, terminaba por convertirse en una comunidad de árboles muy compleja (bosque latifoliado, en este caso). Aunque en las dunas del lago Michigan el proceso de sucesión parecía ser relativamente predecible en el tiempo –en términos de la composición de especies y de la forma en que éstas eran reemplazadas–, Cowles comprendió que la sucesión no siempre era un evento unidireccional. De hecho, para él la sucesión podía ser un proceso de gran variabilidad ("a variable approaching a variable"). Hoy día, se sabe con certeza que en el lago Michigan un bosque tarda aproximadamente 400 años en formarse a partir de una duna desierta (Lichter 1998).

Con base en las observaciones de Cowles, y en virtud del relativo grado de predecibilidad que mostraba la sucesión en algunos casos (patrones florísticos y estructurales similares en localidades diferentes), el botánico Frederick Clements propuso unos años después la teoría "holística" de la sucesión (Clements 1916). De acuerdo con esta teoría, la comunidad vegetal sería un "super organismo", capaz de dirigirse –de manera ordenada, predecible y progresiva– de un estadio inicial simple a un estadio estructuralmente complejo, libre de cambios y en equilibrio indefinido con el ambiente. Más adelante, Henry Gleason, otro botánico, cuestionó las ideas de Clements, y propuso que los cambios que ocurrían en la comunidad vegetal, aunque predecibles en el tiempo, no sucedían de forma "holística", sino que eran el producto de muchas respuestas "individuales", propias de cada una de las especies que componían una comunidad vegetal (Gleason 1926). Actualmente, se considera que el modelo individualista de Gleason es el que mejor explica el proceso de sucesión vegetal (Drury & Nisbet 1973, Peet & Christensen 1980, Pickett 1982, Walker *et al*. 1986). En efecto, el aparente determinismo que rige el proceso de sucesión no es producto de la comunidad vegetal como un todo, sino la suma de las propiedades biofísicas de cada una de las especie que la componen (Huston 1994). Para comprender el proceso de sucesión vegetal es preciso, entonces, conocer los atributos fisiológicos y ecológicos de las especies presentes en cada estadio, así como las condiciones abióticas del sitio (pasadas y presentes). Igualmente importantes resultan las interacciones que tienen lugar entre las distintas especies (ver Recuadro 23.1).

En términos generales, la sucesión secundaria se ve influida por eventos probabilísticos (es probable, por ejemplo, que la especie que se encuentre en fructificación cuando un sitio es abandonado sea la primera en colonizarlo), por la biología de las especies, por su forma de interactuar con plantas y animales, y por los componentes bióticos (vegetación) y abióticos (tipo de suelo, clima) del lugar. Todos estos factores determinan, en última instancia, que en una etapa dada de la sucesión se tenga una determinada composición florística (trayectoria). Estos factores influyen, además, en la velocidad a la que un bosque recupera su estructura y funcionamiento originales. La sucesión secundaria en el bosque húmedo y lluvioso tropical puede ser visualizada, entonces, como un proceso "continuo", que parte de una etapa inicial en la que los factores más importantes son aquellos que gobiernan el proceso de colonización del sitio (p. ej., tipo de sustrato, momento de arribo de las semillas, presencia de semillas viables en el suelo, presencia de rebrotes, acción del fuego), hasta llegar a etapas más avanzadas en las que la habilidad competitiva de las especies y su tolerancia a las condiciones ambientales (determinadas básicamente por la tasa de crecimiento, la longevidad, el tamaño máximo al llegar a la madurez y el grado de tolerancia a la sombra) son las que tienden a dictar los patrones de reemplazo de especies (Walker & Chapin 1987).

Un bosque "regenerado", sin embargo, no es un ecosistema estático, sino un ecosistema que estará en algun momento sujeto a perturbaciones naturales: claros del dosel (Denslow 1987), deslizamientos de tierra (Garwood *et al*. 1979) y cambios en el curso de los ríos (Salo *et al*. 1986),

RECUADRO 23.1 Interacción entre especies durante el proceso de sucesión. **Lawrence R. Walker**

El proceso de sucesión vegetal puede darse en los lugares más diversos: desde una superficie que ha sido privada del suelo original (sucesión primaria), hasta superficies cuyos suelos han retenido su estructura y los organismos asociados a ellos, y que además poseen bancos de semillas (sucesión secundaria). Los sustratos de origen volcánico reciente, así como las playas de los ríos, los derrumbes y las superficies que han sido sometidas al uso de maquinaria pesada (incluyendo carreteras abandonadas) son algunos ejemplos de donde puede ocurrir sucesión primaria. Tanto en la sucesión primaria como en la secundaria, la interacción que tiene lugar entre las especies colonizadoras es fundamental, pues determina la direccionalidad (trayectoria) de la sucesión (cambios en la vegetación). Sin embargo, la importancia relativa de esta interacción varía según sean los recursos disponibles en el sitio (agua, luz, nutrientes) y de acuerdo a la intensidad de la perturbación previo a la sucesión.

Las especies colonizadoras tempranas pueden: (1) inhibir, (2) facilitar o (3) no afectar el establecimiento y el crecimiento de aquellas especies que dominarán en las etapas más tardías de la sucesión. Estas tres posibilidades fueron descritas hace ya algún tiempo por Connell y Slatyer, como modelos teóricos de sucesión, y les llamaron "inhibición", "facilitamiento" y "tolerancia" (Connell & Slatyer 1977). El "modelo de inhibición" sugiere que las primeras especies de plantas que se establecen en un sitio monopolizan los recursos de manera tal que las especies que deberían llegar posteriormente no pueden establecerse. Los inhibidores más comunes son especies heliófitas de helechos, lianas o arbustos que forman parches muy densos y les hacen sombra a sus competidores, o bien, que producen grandes cantidades de hojarasca que química o físicamente impiden la germinación y el establecimiento de otras especies (Gleissman & Muller 1978, Fletcher & Kirkwood 1979, Guariguata 1990, Walker 1994, Russell *et al*. 1998). La inhibición acaba cuando estas especies no pueden regenerarse más o cuando otras especies, en particular árboles, logran sobresalir por encima del dosel y generar condiciones de sombra. Por otra parte, el "modelo facilitador" sugiere que las especies colonizadoras de etapas tempranas de la sucesión "preparan el terreno" para las futuras colonizadoras, tales como los árboles tolerantes a la sombra. Existe una gran cantidad de estudios que señalan la importancia de la facilitación en la sucesión secundaria (Callaway 1995), pero mucho menos estudios demuestran su importancia durante la sucesión primaria (Matthews 1992, Walker 1999). Tal situación podría deberse a que los ambientes en donde se desarrolla la sucesión primaria son mucho más hostiles que aquellos en que ocurre la sucesión secundaria. Así, las especies que se establecen en las primeras etapas de la sucesión primaria probablemente tiendan a "acaparar" los pocos recursos disponibles, e inhiben en lugar de facilitar. Por último, el "modelo de tolerancia" propone que los primeros colonizadores de un sitio no tienen ningún efecto sobre las especies colonizadoras posteriores y que los cambios observados durante la sucesión, en términos de composición de especies, están determinados únicamente por las características biológicas de cada especie, tales como su tasa de crecimiento o su longevidad. Este modelo es difícil de probar experimentalmente, pero es un concepto útil y representa la situación de "no interacción" que puede emplearse como marco de referencia o modelo nulo. Es importante resaltar que las interacciones entre especies durante la sucesión no son discretas, sino que representan toda una gama de posibilidades que van desde la inhibición hasta la facilitación (Bronstein 1994, Callaway & Walker 1997).

Otro punto que debe tenerse en cuenta es que, aunque el modelo propuesto por Connell y Slatyer es de gran utilidad como marco conceptual para estudiar el proceso de sucesión, por lo general las interacciones mencionadas no se limitan a parejas de especies. De hecho, lo que realmente determina el recambio de especies observado durante la sucesión, es la combinación de múltiples interacciones. Por ejemplo, la especie **A** puede inhibir a la especie **B**, la que, a su vez, puede inhibir a la especie **C**. En este caso, la especie **A** puede, indirectamente, facilitar el establecimiento de la especie **C**, al reducir la abundancia de la especie **B**. Ciertamente se ha encontrado evidencia empírica, en la sucesión del bosque tropical, de la existencia de cada uno de los mecanismos (inhibición, facilitación, tolerancia) propuestos por Connell y Slatyer (Walker *et al*. 1996a). Sin embargo, es crítico tener en cuenta que la importancia relativa de cada uno de estos tipos de interacción cambia a medida que avanza la sucesión (Huston & Smith 1987, Pickett *et al*. 1987, Walker & Chapin 1987) y según sean la disponibilidad de recursos y el tipo de perturbación (y su intensidad) previo a la sucesión. Así, a veces resulta imposible asignarle a un determinado mecanismo un papel preponderante durante la sucesión.

La interacción entre las especies de plantas que colonizan los derrumbes que tienen lugar en los bosques montanos de algunas islas del mar Caribe ofrecen un ejemplo de cómo el balance relativo de los mecanismos de inhibición y facilitación cambia a través del tiempo (Walker *et al*. 1996a). La estabilidad de la pendiente del derrumbe y los nutrientes del suelo parecen determinar cuatro trayectorias principales de sucesión en esta zona. Sitios con pendientes inestables y pobres en nutrientes son colonizadas lentamente por musgos, líquenes (*Lycopodium*) y helechos trepadores (*Dicranopteris* y *Gleichenia*). Sin embargo, debido a la inestabilidad que genera un proceso continuo de erosión del suelo en estos derrumbes, es poco probable que la trayectoria sucesional proceda más allá de esta comunidad de plantas. En este escenario, la existencia de mecanismos de inhibición y facilitación entre estas especies y otras colonizadoras potenciales probablemente sea poco importante. Por otro lado, los derrumbes con pendientes relativamente estables y con suelos pobres en nutrientes tienden a ser colonizados por helechos de *Dicranopteris* y *Gleichenia*, los cuales tienden a formar parches muy

densos y extensos (Russel *et al*. 1998). Estas formaciones cubren los suelos de los derrumbes y generan condiciones de sombra, así como producen profundas capas de hojarasca que se descomponen muy lentamente (Maheswaran & Gunatilleke 1988). Dicha situación inhibe la colonización de especies arbóreas durante varias décadas (Kochummen 1977, Guariguata 1990, Walker 1994). Sin embargo, a largo plazo el efecto de estos helechos puede ser de carácter facilitador ya que, gracias a ellos, se incrementan los nutrientes, la materia orgánica y la humedad en el suelo, condición que permite que los árboles se establezcan cuando la abundancia del helecho es en algún momento reducida por la erosión. Las zonas de derrumbe con pendientes inestables, pero con una gran concentración de nutrientes, como ocurre en la base de un derrumbe (donde constantemente cae material erosionado desde áreas superiores), y donde, de por sí el sustrato es muy rico en nutrientes debido a que el suelo original se depositó allí luego del deslizamiento (Guariguata 1990) son colonizadas rápidamente por especies pioneras leñosas de crecimiento rápido, tales como *Cecropia*, *Alchornea*, *Solanum*, *Schefflera*, *Heterotrichum*, y *Clibadium*. Finalmente, en pendientes tanto estables como ricas en nutrientes, las mismas especies leñosas mencionadas anteriormente crecen sin impedimento y la sucesión progresa hasta el estadio de bosque maduro. En este escenario ocurren interacciones competitivas de carácter inhibitorio entre especies. Por ejemplo, la gran producción de hojarasca de la especie pionera *Cecropia* puede inhibir el establecimiento de otras especies por algunos años. Otras especies colonizadoras (*Piper* y *Urera*) que son más persistentes debido a su capacidad de expansión vegetativa, pueden extender el período de inhibición. Sin embargo, ya que las especies que dominan las etapas sucesionales tardías no pueden establecerse en una superficie abierta, sino que necesitan de la sombra proveída por los colonizadores tempranos, nos encontramos ante un caso de facilitación. De nuevo, los procesos de inhibición y facilitación pueden ser simultáneos en el tiempo y en el espacio, y solamente el balance neto entre éstos determina la trayectoria sucesional que la comunidad va a seguir.

Es importante destacar que los cuatro escenarios descritos son generalizaciones. En muchos derrumbes observados en las islas del mar Caribe la sucesión tarda décadas en ocurrir, o comienzan a desarrollarse comunidades boscosas que en algún momento van a ser destruidas por un nuevo acontecimiento erosivo (Myster & Walker 1997). En última instancia, la interacción entre especies durante la sucesión depende en gran parte de los factores abióticos característicos del sistema en cuestión, los cuales, a su vez, son propios del tipo de perturbación estudiado.

los cuales alteran continuamente su estructura y funcionamiento, y permiten la coexistencia de especies en el tiempo y en el espacio (ver capítulo 16). Otras perturbaciones pueden venir en forma de huracanes (Recuadro 23.2). Es importante, además, tener en cuenta que muchos de los bosques "primarios" del neotrópico (ver Tabla 5.1 para una definición operacional de bosque primario) no son otra cosa que el producto de una serie de sucesiones secundarias centenarias que tuvieron lugar luego del abandono de los campos agrícolas (p.ej., el Darién, en Panamá) (Bush & Colinvaux 1994; ver además, el capítulo 5).

El bosque secundario neotropical

Los bosques secundarios neotropicales son importantes como fuente de madera (Finegan 1992, Hutchinson 1993, Wadsworth 1997), como proveedores de servicios ambientales –protegen, por ejemplo, contra la erosión y tienen una tasa neta de fijación de carbono atmosférico muy alta– (Fearnside & Guimaraes 1996), como modelos para efectuar prácticas de rehabilitación en áreas degradadas (Lugo 1992), como refugios de biodiversidad (Lamb *et al*. 1997) y como fuente de plantas de utilidad comercial y medicinal (Toledo *et al*. 1995, Voeks 1996, Chazdon & Coe 1999). Es más, debido a que la urbanización y la industrialización tienden a estimular el abandono de las actividades agrícolas (p. ej., Thomlinson *et al*. 1996), se prevé que en este siglo incrementará el área cubierta por bosques secundarios. El rápido crecimiento que caracteriza a estos bosques, sumado a la presión que actualmente sufren los bosques primarios, especialmente en el neotrópico, les confiere, a los bosques secundarios, un enorme potencial de manejo, que, lamentablemente, se ha explotado poco. Algunos elementos clave para aprovechar al máximo este recurso son, en primer lugar, entender las causas socioeconómicas que generan la pérdida (deforestación) y la

RECUADRO 23.2 La sucesión en el bosque luego de un huracán. **Peter Bellingham**

Los huracanes pueden ser un elemento corriente en el régimen de perturbación natural de algunos bosques tropicales y un elemento esporádico en otros. Huracán es el término utilizado para referirse a los ciclones tropicales que se forman en el Océano Atlántico, en las afueras de la costa africana occidental. Los huracanes son depresiones tropicales intensas que se forman sobre los océanos cuando la temperatura del agua excede los 26ºC. Si la presión barométrica decrece en el centro del huracán, éste aumentará de tamaño y se generarán grandes nubes cargadas de humedad –nubes que ganarán velocidad en las cercanías del "ojo"del huracán, confome éste se desplace sobre el océano–. En general, las regiones tropicales son las más propensas a sufrir el impacto de los huracanes, pero algunos de ellos pueden tener la suficiente inercia como para afectar algunas regiones de la zona templada.

Cuando un huracán azota un bosque, el daño que provoca, así como el proceso de sucesión que se genere, dependerán, en gran medida, de la historia del sitio –en términos de la frecuencia de episodios de huracanes sufridos en el pasado–. En ciertas localidades, donde los huracanes acontecen con mucha frecuencia, se esperaría un tipo de bosque relativamente resistente a este tipo de perturbación, y, efectivamente, los sitios que suelen sufrir destrozos catastróficos en su vegetación son aquellos en los que los huracanes son fenómenos esporádicos. De hecho, en aquellos bosques frecuentemente afectados por huracanes (p. ej., las islas del mar Caribe), el daño más común es la defoliación y la fractura de las ramas, y se observa poco desenraizamiento y rotura de árboles (Brokaw & Walker 1991). En cambio, en sitios donde la frecuencia de huracanes es muy baja (p. ej., las costas de Nicaragua [Yih *et al*. 1991] y Massachusetts, USA [Foster 1988]), es mucho más común observar daños considerables en el dosel: desenraizamiento y fractura de árboles. Incluso en una misma región se puede observar que el efecto del huracán varía según el tipo de bosque. En Nicaragua, por ejemplo, luego del paso de un huracán, los bosques de pino mostraron una mortalidad mayor que los bosques latifoliados (Boucher *et al*. 1990). El relieve también incide en la forma en que un bosque va a ser afectado por un huracán. En las áreas planas los huracanes tienen un efecto considerable, y relativamente uniforme; en las áreas montañosas la topografía ejerce una poderosa influencia sobre los vientos, lo que da como resultado una perturbación muy heterogénea (zonas muy afectadas y zonas casi intactas) (Bellingham 1991, Boose *et al*. 1994).

Una de las primeras consecuencias que se hacen notar luego de un huracán es un cambio violento en la disponibilidad de recursos. La defoliación, por ejemplo, produce un aumento significativo en el nivel de luz solar –sobre áreas muy extensas del sotobosque– (Walker *et al*. 1992, Bellingham *et al*. 1996). La topografía de cárcavas y montículos que forman los árboles caídos es fuente de nuevos micrositios para las plántulas, y la gran cantidad de hojas que cubren el suelo genera un nivel de nutrientes mucho más alto de lo normal (Lodge *et al*. 1991, Whigham *et al*. 1991). La biomasa de raíces finas, sin embargo, puede declinar hasta en un 75% –y por más de 6 meses– (Silver & Vogt 1993) y por eso, aunque haya una gran cantidad de nutrientes en el piso del bosque (en forma de hojarasca) no todos los árboles pueden beneficiarse de ellos inmediatamente. Además, el incremento considerable en la cantidad de material leñoso grueso que cae al suelo (Whigham *et al*. 1991) hace que la intensa actividad microbiana que se desata inmobilice el nitrógeno que de otra forma estaría disponible para las plantas, y este efecto puede persistir por varios años (Zimmerman *et al*. 1995b).

Poco se sabe acerca de lo que sucede con las poblaciones animales luego de un huracán, aunque es común que ocurran extinciones locales (Raffaele 1977). La persistencia a largo plazo de las poblaciones afectadas en un sitio expuesto a huracanes depende, sin embargo, de su habilidad de dispersión y del grado de movilidad de sus organismos entre un huracán y otro (Spiller *et al*. 1998). Tras el paso de un huracán, la distribución de las especies animales puede experimentar un cambio considerable. Muchas especies, de aves por ejemplo, pueden migrar altitudinalmente (Wunderle *et al*. 1992), mientras que algunas de anfibios muestran, primero, una disminución radical en su población y luego un incremento igualmente grande, lo que les permite, en ocasiones, alcanzar una abundancia muy superior a la que presentaban antes del huracán (Woolbright 1991). Algunos insectos herbívoros muestran una "explosión demográfica" justo cuando la vegetación empieza a regenerarse (Torres 1992), y esto puede alterar la trayectoria sucesional. Por consiguiente, ciertos depredadores (p.ej., pájaros insectívoros) pueden llegar a ser muy abundantes en el corto plazo (Wunderle *et al*. 1992).

Como dijimos anteriormente, en los bosques donde los huracanes son frecuentes, la mortalidad de árboles es relativamente baja, y la mayoría de las especies responde al daño produciendo rebrotes (Bellingham *et al*. 1994, Zimmerman *et al*. 1994). Por lo tanto, el dosel se reconstituye a partir de individuos previamente dañados. Este proceso ha sido descrito como "regeneración directa" (Yih *et al*. 1991). Sin embargo, no todas las especies dañadas pueden retoñar (p. ej., especies de pinos) y algunas se regeneran más fácilmente a partir de una semilla que de un rebrote, p.ej., *Vochysia ferruginea* (Boucher *et al*. 1994) y *Cecropia* (Ferguson *et al*. 1995, Walker *et al*. 1996b). Los árboles que permanecen en pie pueden mostrar, justo después del huracán, una tasa de crecimiento mucho mayor que la que muestran tiempo después de haber pasado el huracán (Bellingham *et al*. 1995, Vandermeer *et al*. 1997). Sin embargo, la tasa de mortalidad que experimentan uno o dos años después del huracán también es más alta, en virtud del debilitamiento que aqueja a muchos árboles, ya sea por infecciones patogénicas o por la competencia que les plantean vecinos más vigorosos (Bellingham *et al*. 1995, Walker 1995).

La evidencia recopilada hasta ahora sugiere que, pese a la mortalidad y el daño que causa un huracán, la diversidad vegetal se mantiene relativamente intacta en el sitio. En efecto, los pocos datos a largo plazo provenientes de bosques que con frecuencia se ven afectados por huracanes muestran una composición de especies sorprendentemente estable en el tiempo (Burslem *et al.* 1998). La mayoría de las especies arbóreas muestra pocos cambios en su abundancia como resultado de huracanes sucesivos (especies "resistentes"), y los sobrevivientes de las que presentan una mortalidad alta, presentan, también, un alto reclutamiento compensatorio y un crecimiento muy rápido (especies "elásticas") (Boucher *et al.* 1994, Bellingham *et al.* 1995). Sin embargo, se conoce poco acerca de la respuesta de la comunidad boscosa al paso de varios huracanes sucesivos por un mismo sitio.

recuperación (sucesión) del bosque (Recuadro 23.3); conocer el uso tradicionalmente dado a la vegetación secundaria (Recuadro 23.4), e incorporar, en el manejo del recurso, aspectos legales (p. ej., Müller 1998) y estrategias de tipo técnico y político (p. ej., Smith *et al*. 1998). Igualmente importante resulta conocer a fondo los procesos ecológicos que tienen lugar durante la sucesión secundaria.

La sucesión secundaria que acontece en las tierras bajas del neotrópico se ha descrito ampliamente y desde hace décadas atrás (p. ej., Kenoyer 1929, Standley 1937, Budowski 1961). Aún así, sigue siendo un tema de investigación importante, sobre todo porque puede aplicarse al manejo y la restauración de bosques (p. ej., Brown & Lugo 1990a, Nepstad *et al*.1990, 1996; Lugo 1992, Finegan 1996, Holl 1999). Ahora bien, por lo general, al estudiar los bosques secundarios se ha tendido a investigar sus características estructurales (p. ej., cambios en su área basal, densidad de fustes, biomasa) y a dejar de lado sus características funcionales (p. ej., circulación de nutrientes, productividad primaria neta, ambientes luminosos presentes en el sotobosque), sesgo que ha hecho que los bosques secundarios se encuentren relativamente bien definidos desde una perspectiva estructural (Corlett 1994, Clark 1996; ver Tabla 5.1) mas no así funcional.

Por ejemplo, al estudiar la sucesión secundaria se le ha prestado mucha atención a la especie, o grupo, que domina una determinada etapa de sucesión (ver por ejemplo, los modelos propuestos por Gómez-Pompa & Vazquez-Yanes [1976] y Finegan [1996]). No obstante, desde una perspectiva *funcional*, un ecosistema podría recuperar sus funciones mucho antes de recuperar sus atributos florísticos. Así, la presencia de raíces, independientemente de la especie de que se trate, podría servir para reducir la erosión del suelo y permitir la retención de nutrientes, y la recuperación del área foliar contribuiría a proyectar una mayor sombra, lo que reduciría la temperatura del suelo y la evaporación del agua. La sucesión secundaria, entonces, puede abordarse preguntando en qué momento recupera el ecosistema forestal el nivel funcional que tenía antes de ser alterado. Un objetivo de este capítulo es, precisamente, examinar los cambios que experimentan la estructura y la funcionalidad del bosque durante el proceso de sucesión, y señalar algunos aspectos que requieren más investigación.

Principales modalidades de recuperación florística y estructural

Gran parte de lo que conocemos sobre los patrones de sucesión secundaria en el neotrópico proviene del estudio de sitios sometidos a prácticas de "roza y quema", principalmente en las tierras bajas de Centro América (Budowski 1961, Snedaker 1970, Ewel 1971, Tergas & Popenoe 1971, Ewel 1976) y en los bosques amazónicos de "tierra firme" (Uhl *et al*.1982, Uhl & Clark 1983, Uhl 1987). Ahora bien, aunque los patrones que se describen en el siguiente párrafo son bastante generales, es importante recordar que cuando se ha practicado la roza y quema, la sucesión está normalmente condicionada por tres factores: las áreas por

RECUADRO 23.3 Las causas subyacentes de la deforestación en el trópico. **David Kaimowitz**

Durante los últimos 10 años se han realizado innumerables intentos por analizar los factores que operan tras el proceso de deforestación del bosque tropical. Para ello se han utilizado modelos económicos que utilizan métodos como análisis de regresión, programación lineal y simulaciones de tipo macroeconómico y que, al mismo tiempo, emplean datos que cubren diferentes escalas de evaluación: hogar, región, nación. Al revisar recientemente más de 100 de estos modelos, Kaimowitz y Angelsen (1998) encontraron algunos datos interesantes. Por ejemplo, a nivel de país, la densidad poblacional se correlaciona de manera inversa con el porcentaje del territorio con cobertura boscosa. Sin embargo, esta correlación estadística tiende a desaparecer al incluir otras variables. Se deduce, entonces, que no es la densidad poblacional misma lo que determina el porcentaje de deforestación, sino que existen otros factores que, de manera simultánea, influyen sobre la densidad de la población y sobre la tasa de deforestación. A nivel regional, la disponibilidad de infraestructura, la calidad de los suelos agrícolas y la distancia a los mercados, entre otros factores, determinan, en gran medida, el número de personas que vive en un área. Al realizar un control estadístico de estas variables, se observa, sin embargo, que la densidad de la población tampoco exhibe correlación alguna con el nivel de deforestación. A esta escala, la migración es probablemente el factor que más influye en los procesos de deforestación. En este nivel, la construcción de carreteras, la puesta en marcha de programas de colonización y las políticas macroeconómicas dejan sentir sus efectos, tanto en la capacidad de migración de un pueblo, como en los patrones que adopte tal migración. A medida que las economías se vuelven más complejas y globalizadas, la correlación directa entre el tamaño de la población y la tasa de deforestación se tiende a perder aún más. Por ejemplo, un aumento en las exportaciones agrícolas y forestales, como resultado de la "globalización", puede conducir a una rápida deforestación en los países poco poblados donde los mercados internos, por su reducido tamaño, no suelen estimular la tala del bosque.

La devaluación de la moneda, la liberalización de los mercados y la reducción de los impuestos a los productos agrícolas de exportación tienden a aumentar la deforestación. Medidas como la sobrevaluación de la moneda, el proteccionismo industrial y un sesgo urbano en el gasto fiscal, pueden, por otra parte, reducir la deforestación. Los países en vías de desarrollo con mayores niveles de ingreso *per capita* tienden a presentar una tasa de deforestación mayor que los países más pobres. A su vez, algunos estudios han encontrado una relación directa entre la deuda externa y la tasa de deforestación; otros no han detectado tal relación. Esta discrepancia aparente podría atribuirse a la utilización de datos poco confiables. Una relación causal mejor fundamentada vincula el alza en los precios de los productos agrícolas con el grado de deforestación, ya que la actividad, al hacerse más rentable tiende a ampliarse a expensas del bosque. Sin embargo, si consideramos que muchos de los cultivos y productos pecuarios hacen un uso más o menos intensivo de la tierra, cualquier cambio en su precio relativo puede incidir más en la deforestación, que un cambio en la rentabilidad de la agricultura vista en su conjunto. Es por esto que resulta muy difícil predecir de qué forma las políticas macroeconómicas y aquéllas que determinan los precios de los productos agropecuarios afectan el grado de deforestación. Sin duda, habría que analizar, en forma individual, los precios específicos y los productos en cuestión. Por otro lado, los cambios tecnológicos, como la generación de nuevas variedades de cultivos (lo que aumenta los rendimientos sin aumentar la demanda de mano de obra o la inversión de capital), tienden a estimular la deforestación, al menos en el corto plazo. A mediano plazo, tales cambios podrían reducir la deforestación, pero sólo si conducen a una reducción de los precios, lo que, a su vez, desestimularía la creación de nuevas áreas de cultivo. Un factor que debe tomarse en cuenta es si los cambios tecnológicos tienen influencia únicamente sobre terrenos ya deforestados, o si, por el contrario, afectan también a zonas con bosque primario. Finalmente, y contrario a lo que suele pensarse, las regiones donde existen esquemas inseguros en términos de la tenencia de la tierra, pueden presentar una deforestación menor que aquéllas en donde los derechos de tenencia se encuentran bien establecidos legalmente, en particular cuando la tala del bosque es el mecanismo mediante el cual se asegura el derecho mismo a la tenencia del terreno.

colonizar suelen ser pequeñas, las fuentes de semillas se encuentran relativamente próximas (o existen semillas latentes en el suelo) y la tierra se ha empleado con una intensidad baja. Sin embargo, la trayectoria sucesional y la tasa de recuperación de la estructura y composición florística de un bosque pueden ser muy diferentes cuando tienen lugar en un pastizal extenso y propenso al fuego, o en un área sumamente degradada (Uhl *et al*. 1988), tal y como lo sugiere la Figura 23.1. Como ya se mencionó, en este capítulo se subrayará la importancia del uso dado a la tierra como factor determinante de la trayectoria de sucesión.

En la bajura húmeda y lluviosa del neotrópico, por ejemplo, durante los primeros cinco a diez años de abandonar un terreno

RECUADRO 23.4 La dimensión humana de la vegetación secundaria en la Amazonia. **Eduardo S. Brondizio**

La vegetación secundaria forma parte integral de la vida diaria de la mayoría de las comunidades rurales de la Amazonia. En efecto, constituye una fuente de alimento, de medicinas y de materia prima para la elaboración de varios productos. El tiempo de descanso de la tierra, o el intervalo comprendido entre dos actividades agrícolas sucesivas, y que da paso a la aparición de la vegetación secundaria, varía mucho a lo largo de la Amazonia. Los factores que más influyen en esta variación son la densidad de la población, la disponibilidad de área para fines agrícolas, la edad de la frontera agrícola, el tipo de suelo, el tipo de tenencia de la tierra y el sistema de producción (ver p. ej., Tucker *et al.* 1998). En zonas con una densidad poblacional baja, o con suelos muy pobres, se puede observar un tiempo de descanso largo (20-50 años), pero ciertamente no es lo más común. Por lo general, lo que se observan son ciclos medianos (10-20 años), o más bien cortos (2-10 años). La vegetación secundaria de la Amazonia es particularmente importante para las comunidades indígenas, los caboclos (poblaciones de mestizos) y los colonos contemporáneos. Las diferencias socioculturales inherentes a cada uno de estos grupos étnico-sociales se reflejan, también, en su conocimiento de la vegetación secundaria. Así, mientras los indígenas y los caboclos parecen estar muy familiarizados con el uso y manejo de gramíneas, arbustos, lianas y árboles, los colonos recién llegados carecen, por lo general, de este conocimiento. Con el tiempo, sin embargo, lo aprenden y lo incorporan a la economía familiar.

Además de su papel como restauradora de las propiedades fisico-químicas del suelo, la vegetación secundaria proporciona una gran variedad de productos. Por ejemplo, los indios Bora, en la Amazonia peruana, utilizan por lo menos 100 especies de plantas que crecen en los campos agrícolas abandonados (y estos campos pueden suministrar esos productos hasta por 30 años). En la Amazonia oriental, los indios Ka'apor también le sacan el máximo provecho a la vegetación secundaria (Balée & Gely 1989). Es más, los parches de vegetación secundaria presentes en su territorio constituyen una "huella" de la historia y el movimiento de sus poblaciones. De forma similar, los indios Gorotire Kayapó, de la Amazonia suroriental, crean "islas" de vegetación secundaria dentro del territorio que ocupan (Anderson & Posey 1989). Hasta un 98 % de las especies plantadas en estas "islas", llamadas "Apetes", se utilizan con fines medicinales, para alimento, leña y como fertilizantes. En la Amazonia, los productos que normalmente se derivan de la vegetación secundaria son frutas, raíces, semillas, fibra, madera para construcción y artesanía, plantas medicinales, insecticidas y miel.

El manejo de la vegetación secundaria por parte de los caboclos que habitan las márgenes inundables de los ríos amazónicos incluye el desarrollo de técnicas agroforestales que "imitan" la sucesión (Brondizio & Siqueira 1997). Este sistema de producción comienza con la siembra de especies de ciclo anual y de ciclo bianual durante el primer año. Al mismo tiempo, se siembran cultivos perennes, tales como la palma "açai" (*Euterpe oleracea*). Poco a poco, la densidad de las especies perennes va aumentando, al tiempo que decrece la de las especies anuales y bianuales. Con el paso del tiempo, se desarrolla un dosel cerrado y de gran productividad biológica. Algunos frutos utilizados por los caboclos, que provienen de especies perennes de vegetación secundaria son el "tucumã" (*Astrocaryum vulgare*) y el "inajá" (*Maximiliana maripa*). No cabe duda de que el número de estudios sobre la ecología, el uso y el valor económico de la vegetación secundaria de la Amazonia es alto; sin embargo, aún es mucha la investigación básica y aplicada que debe llevarse a cabo. Los pobladores de la Amazonia siempre han tenido una estrecha relación con la vegetación secundaria y bien podría afirmarse que el futuro de esta región dependerá, en gran medida, del manejo adecuado este importante y dinámico recurso.

deforestado se observará una vegetación dominada por gramíneas, arbustos y ciperáceas, los cuales, con el tiempo, se verán desplazados por especies "pioneras" arbóreas, ávidas de luz y poco longevas, como *Cecropia*, *Ochroma* y *Solanum* y muchas otras, en especial de las familias Melastomataceae y Rubiaceae. Pasado ese período, el dosel del bosque se verá conformado típicamente por árboles igualmente heliófitos, pero de mayor porte y longevidad, principalmente de los géneros *Alchornea*, *Cordia*, *Goupia*, *Inga*, *Jacaranda*, *Laetia*, *Simarouba*, *Spondias*, *Trema*, *Vochysia* y *Vismia*, y a veces por especies todavía más grandes y longevas, como *Cavanillesia*, *Ceiba*, *Ficus* y *Swietenia* (Lang & Knight 1983, Finegan 1996). La gran mayoría de estas especies son incapaces de regenerar en su propia sombra (Knight 1975, Saldarriaga *et al*. 1988) por lo que su dominancia está ligada a la colonización temprana del sitio. Con el tiempo, el dosel de estos rodales secundarios puede verse reemplazado por especies tolerantes a la sombra, típicas de los bosques primarios y que por lo general se establecen en el sotobosque durante la sucesión temprana (Knight 1975, Guariguata *et al*. 1997, Denslow & Guzmán 2000). Aún así, pueden pasar cientos de años antes de que un bosque

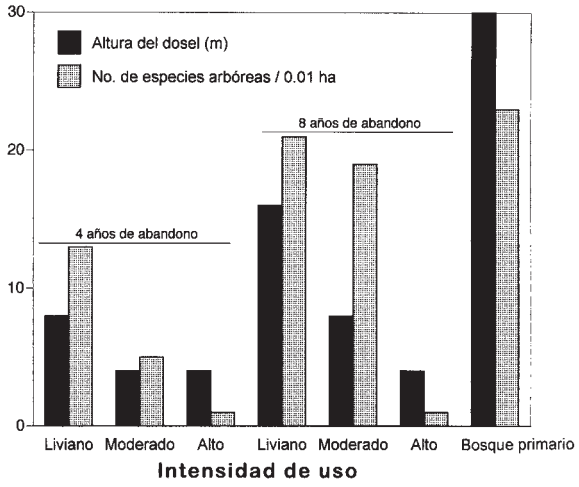


FIGURA 23.1 Variación en la estructura (altura del dosel) y en la riqueza de especies arbóreas en función de la intensidad de uso en pastizales abandonados en la Amazonia oriental. El uso más intenso implicó la remoción, con maquinaria pesada, de la capa superficial del suelo. Como referencia se anotan los valores tomados en un bosque primario adyacente. Los datos provienen de Uhl *et al*. (1988).

secundario llegue a tener la composición florística de un bosque primario –aunque no en términos de riqueza de especies, como se señala más adelante–. En la Amazonia venezolana, por ejemplo, al estudiar una secuencia cronológica de bosques secundarios, Saldarriaga *et al*. (1988) observaron que los juveniles de especies típicas del dosel de los bosques primarios no comenzaban a dominar el sotobosque sino hasta que los rodales tenían por lo menos unos 40-60 años de haber iniciado el proceso de sucesión.

Desde el punto de vista estructural, y en comparación con los bosques primarios, los rodales secundarios jóvenes se caracterizan por tener una mayor densidad de fustes, un área basal menor y un dosel más bajo (Saldarriaga *et al*. 1988, Aide *et al*. 1996). Sin embargo, el área basal y la biomasa arbórea podrían mostrar –en el curso del tiempo– un incremento asintótico con respecto al bosque primario (Saldarriaga *et al*. 1988, Aide *et al*. 1996, Hughes et al. 1999), o bien, alcanzar su máximo cuando los rodales se encuentran aún en una edad intermedia, para luego decrecer a los valores típicos de un bosque primario (Denslow & Guzmán 2000). Más adelante se discuten los mecanismos que operan tras estos patrones (la mayoría de ellos se presenta, de manera resumida, en la Tabla 23.1).

Las primeras etapas de la colonización

Los "bancos" y la "lluvia" de semillas

Tanto las semillas que se encuentran enterradas en el suelo ("banco de semillas") como las recién dispersadas contribuyen al surgimiento de la vegetación secundaria; sin embargo, la contribución del banco de semillas parece ser más significativa (ver revisión en Garwood 1989), si el sitio fue utilizado con una intensidad de baja a moderada, o incluso si el suelo fue quemado alguna vez (Ewel *et al*. 1981, Uhl *et al*. 1981, Young *et al*. 1987). El aumento en luminosidad (acompañado de un cambio en la calidad espectral de la luz) y temperatura que impacta un sitio justo después de la deforestación estimula la germinación del banco de semillas (Raich & Gong 1990, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1994; capítulo 15), banco generalmente compuesto por especies heliófitas. Ciertamente existen algunas especies arbóreas típicas de bosque secundario que pueden germinar en la sombra (p. ej., *Vochysia*, *Simarouba*, *Cordia*), sin embargo, en su fase de plántulas parecen requerir condiciones de alta luminosidad para poder sobrevivir en el corto y mediano plazo (Guariguata 2000). La longevidad máxima de las poblaciones de semillas es muy variable entre las especies arbóreas heliófitas, pero normalmente no es mayor a un año después de ocurrida la dispersión al suelo (Alvarez-Buylla & Martínez Ramos 1990, Dalling *et al*. 1997,1998; Guariguata 2000). Por lo tanto, y dadas las condiciones adecuadas, el dominio de una especie heliófita en un bosque secundario, dependerá, en gran medida de que no transcurra mucho tiempo entre la dispersión y la germinación.

Por otra parte, la probabilidad de colonizar un sitio recién abandonado podría ser muy baja para

TABLA 23.1 Importancia relativa de un grupo seleccionado de mecanismos y procesos regenerativos que tienen lugar durante la sucesión secundaria en los bosques del neotrópico, en relación con la intensidad del uso de la tierra previo al abandono del sitio.

	Mecanismos/procesos de regeneración				Características funcionales/estructurales		
Intensidad de uso	**Banco de semillas**	**Árboles remanentes**	**Rebrote de tocones**	**[1]Depredación de semillas**	**Recuperación riqueza especies**	**Acumulación de biomasa**	**Recuperación nutrientes del suelo**
Baja (roza y quema en pequeña escala)	Alta[a,b,c]	[3]Baja	Alta[b,i, u]	Alta[n]	[6]Rápida [j,k,l]	Rápida [m,q,r]	Rápida [q,r,s,t]
Alta (pasturas extensivas)	[2]Baja [d,e]	[4]Alta [f,g,h]	Med./Baja[e]	[5]Alta[e]/Baja[d]/ Indiferente[p]	Lenta[l]	Lenta [m,q,r]	Lenta [q,r,s,t]

a Ewel *et al.* (1981), b Uhl *et al.* (1981), c Young *et al.* (1987), d Aide y Cavelier (1994), e Nepstad *et al.* (1996), f Vieira *et al.* (1994), g Guevara *et al.* (1992), h Harvey (2000), i Uhl y Jordan (1984), j Guariguata *et al.* (1997), k Saldarriaga *et al.* (1988), l Uhl *et al.* (1988), m Fearnside y Guimaraes (1996), n Uhl (1987), p Holl y Lulow (1997), q Silver *et al.* (2000), r Buschbacher *et al.* (1988), s Hughes *et al.* (1999), t Weaver *et al.* (1987), u Kammesheidt (1999).

1 Con respecto a los bosques aledaños.

2 No necesariamente en términos de cantidad, sino de calidad (presencia de semillas de especies de árboles de los bosques aledaños).

3 Debido a la proximidad relativa a fuentes semilleras en los bosques aledaños.

4 Debido a la función que cumplen como sitio de descanso de los dispersores avícolas, los cuales cobran importancia por cuanto la dispersión se reduce mucho a unos pocos metros de la interfase bosque-pastura.

5 Estas discrepancias se deben, probablemente, al nivel de degradación, y al grado y tipo de cobertura vegetal de cada sitio.

6 Esto es particularmente cierto para las pequeñas plantas del sotobosque, no tanto para las especies arbóreas del dosel.

aquellas especies que no se reproducen periódicamente, o que se encuentran muy distantes de una fuente de semillas (p ej., bosque primario adyacente). En efecto, la "lluvia" de semillas –desde un bosque dado dada hacia una pastura u otro campo abandonado– se encuentra muy restringida desde el punto de vista espacial: a apenas unos pocos metros de distancia de su lugar de origen, la densidad de semillas dispersadas decrece dramáticamente (Aide & Cavelier 1994, Cardoso da Silva *et al*. 1996, Holl 1999). Así, tanto las variaciones fenológicas que se observan entre especies (disponibilidad de semillas, longevidad de las semillas almacenadas en el suelo), como las limitaciones espaciales que supone la dispersión, podrían ser las responsables de las profundas diferencias que, en cuanto a composición florística, muestra el dosel de los rodales secundarios, aun cuando su edad y el uso previo del sitio sean similares (p. ej., Saldarriaga *et al*. 1988, Guariguata *et al*. 1997).

Conforme aumenta la intensidad con que se ha utilizado un sitio, disminuyen también las posibilidades de que un bosque secundario se regenere a partir del banco de semillas. Aide y Cavelier (1994), por ejemplo, señalan que en los pastizales más degradados de la Sierra Nevada de Santa Marta, en Colombia, el potencial de regeneración del bosque a partir del banco de semillas es mínimo, condición que se puede atribuir a las quemas repetidas del sitio. La intensidad en el uso de la tierra también influye en la composición florística que podría originarse a partir del banco de semillas presente en el lugar. La vegetación que surge inmediatamente después de que un bosque primario ha sido talado (intensidad de uso mínima) tiende a ser mucho más pobre –en términos de riqueza y abundancia de especies– que la que surge en sitios previamente ocupados por una vegetación de tipo sucesional (Young *et al*. 1987, Quintana-Asencio *et al*. 1996). El uso que se le dé a la tierra que

circunda una localidad particular también puede incidir, cuantitativa y cualitativamente, en la población de los bancos de semillas. Se sabe que la composición florística y la abundancia de las semillas almacenadas en el suelo de los bosques secundarios cercanos a tierras deforestadas, o dedicadas a la agricultura, está dominada por especies de herbáceas y arbustos heliófitos (Cheke *et al*. 1979, Dupuy & Chazdon 1998, Guariguata 2000). En cambio, los bancos de semillas de los bosques secundarios que históricamente han estado rodeados de bosques primarios, tienden a mostrar una menor riqueza y abundancia de herbáceas y malezas (Dalling & Denslow 1998). El hecho de que en el suelo predominen las semillas de taxones no arbóreos podría tener implicaciones importantes para el manejo de los bosques secundarios maderables. En efecto, como la mayoría de las especies arbóreas que componen el dosel de estos bosques es incapaz de regenerar bajo su propia sombra, la única forma de lograr una regeneración comercial sostenida es removiendo el dosel una vez que la madera ha sido cosechada. No obstante, también existe la posibilidad de que, una vez abierto el dosel, la vegetación no arbórea que surja del banco de semillas interfiera con el establecimiento y con el crecimiento de las plántulas de los árboles. Un escenario como este es prácticamente inevitable en los bosques secundarios, pues, por lo general, se encuentran rodeados de tierras agrícolas.

El efecto de la vegetación remanente

A diferencia de lo que ocurre en el ámbito de las semillas, es realmente poco lo que se conoce acerca de la contribución de los rebrotes a la estructura y composición florística de un rodal secundario. Aún así, es muy probable que los rebrotes jueguen un papel importante en la regeneración del bosque secundario, puesto que muchas especies son capaces de retoñar, tanto en los troncos como en los tejidos subterráneos (Kammesheidt 1999). En efecto, al realizar observaciones en diferentes sitios de Paraguay y Venezuela, Kammesheidt (1999) demostró que en los bosques secundarios jóvenes el número relativo de individuos que habían regenerado por rebrotes era comparable al de los que habían regenerado por semilla. Otros estudios, por su parte, afirman que en los rodales jóvenes el número de tallos proveniente de rebrotes es similar, o incluso mayor, al que proviene de semillas (Uhl *et al*. 1981, Uhl & Jordan 1984). Sin embargo, como no se tienen datos de largo plazo, aún no se sabe a ciencia cierta cuál es el destino final de esos rebrotes. Se ha observado, por ejemplo, que cuanto más jóvenes los rodales, más fácil resulta detectar rebrotes –lo que no significa que necesariamente sean más abundantes– (Saldarriaga *et al*. 1988). No obstante, se espera que conforme avanza la sucesión, los individuos de especies que colonizan por semilla serán más abundantes que los que lo hacen por rebrotes, si no ocurre ninguna tala posterior. La aparente escasez de rebrotes en los rodales secundarios viejos también podría obedecer a una mortalidad tardía, producto de fuegos pasados o de invasiones de patógenos a través del tocón. En los bosques húmedos del Paraguay, por ejemplo, se observó que cuando un terreno tenía entre 2 y 5 años de abandono, la proporción de individuos provenientes de retoños duplicaba a la proveniente de semillas, pero cuando el terreno tenía entre 10 y 15 años, la proporción era muy similar (Kammesheidt 1999).

La proximidad de un remanente de vegetación boscosa es un factor decisivo en el proceso de colonización inicial. Como se indicó anteriormente, en áreas sujetas a una intensa deforestación (como las pasturas ganaderas), la restricción espacial que enfrenta la diseminación de semillas constituye una barrera importante contra la sucesión. En Colombia, Aide y Cavelier (1994) detectaron una dispersión de semillas prácticamente nula en pastizales localizados a tan sólo 20 m del bosque más cercano. De manera semejante, Holl (1999) concluyó que el factor que más limitaba la colonización en un pastizal abandonado en Costa Rica era el bajo número de semillas que lograba llegar al pastizal y no una germinación baja o un sustrato inadecuado. No debe extrañar, entonces, que los árboles solitarios y los arbustos remanentes que producen frutos

apetecibles para la avifauna jueguen un papel fundamental en la colonización de un sitio abandonando (Terborgh & Weske 1969, Cardoso da Silva *et al*. 1996, Harvey 2000). En efecto, en México, Guevara *et al*. (1992), y Guevara y Laborde (1993) encontraron que debajo de estos árboles remanentes había una representación más que abundante de individuos de especies leñosas, cuyas semillas habían llegado allí dispersadas por aves y murciélagos, y cuya germinación y establecimiento posiblemente se habían visto favorecidas por las condiciones microclimáticas imperantes bajo la copa (Fig. 23.2). Asimismo, Vieira *et al*. (1994) observaron que en algunos pastizales de la Amazonia oriental la invasión de plantas era más favorable debajo los arbustos de *Cordia multispicata*, especie pionera común en la zona, que en los sitios adyacentes, dominados por gramíneas. Tal situación obedecía, en parte, a la mayor fertilidad del suelo, pero también a la gran cantidad de semillas que depositaban las aves debajo las copas de los arbustos. Una aplicación práctica de esta investigación ha sido la de colocar perchas artificiales para intentar acelerar, de ese modo, la sucesión en los pastizales abandonados (Aide & Cavelier 1994, Holl 1998).

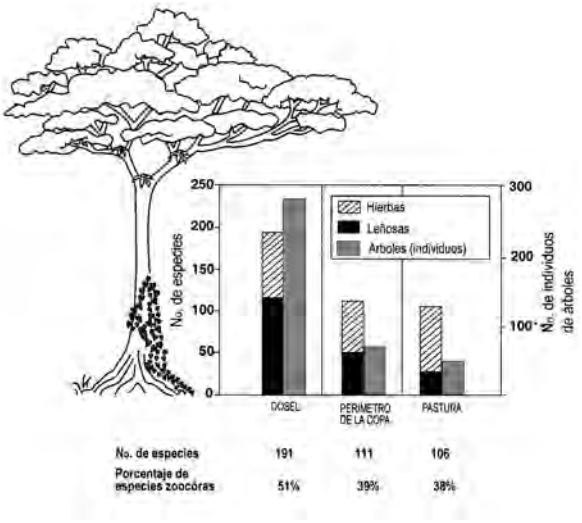


FIGURA 23.2 Formas de crecimiento identificadas en una muestra de 256 árboles remanentes en pasturas, en tres microhábitats, en la región de Veracruz, México. La escala de la derecha cuantifica el número de individuos de especies arbóreas encontradas en la muestra. La escala de la izquierda cuantifica el número de especies herbáceas y leñosas (incluye árboles). Para cada microhábitat se presenta el porcentaje de especies cuyas semillas son dispersadas por animales. Modificado de Guevara *et al*. (1992).

También se ha sugerido, como medio para acelerar la sucesión, el establecimiento de plantaciones forestales de crecimiento rápido: la sombra proyectada por los árboles elimina la competencia que representan las malas hierbas y atrae a los dispersores de semillas (Parrotta 1992, George *et al*. 1993, Kussipalo *et al*. 1995, Fimbel & Fimbel 1996, Keenan *et al*. 1997). Es más, se ha demostrado que la composición de especies del dosel de una plantación afecta no sólo la cantidad, sino la calidad de la regeneración leñosa que tiene lugar en el sotobosque (Guariguata *et al*. 1995, Powers *et al*. 1997). Es probable, sin embargo, que el papel que juegan las plantaciones como aceleradores de la sucesión disminuya conforme aumenta la distancia de las fuentes naturales de semillas (Parrota & Knowles 1999), sobre todo si las especies de árboles que se han plantado no ofrecen, en una etapa temprana, ningún tipo de fruta para las aves que las visitan. Además, si la degradación del sitio no es particularmente aguda y si las fuentes de semillas se encuentran próximas, la sucesión natural podría ser una opción más barata y más viable para restaurar un bosque. En los Andes colombianos, por ejemplo, Murcia (1997) observó que la vegetación que crecía bajo las plantaciones de *Alnus acuminata* (especie fijadora de nitrógeno) era más pobre en especies (debido, supuestamente, al alto nivel de N en el suelo) que la que se observaba en los bosques secundarios adyacentes (ambos bosques eran de una edad similar). Sin embargo, si la recuperación de la riqueza de especies no constituye una prioridad inmediata, la opción de plantar *Alnus* en áreas muy degradadas resulta beneficiosa, pues se aumenta la fertilidad del suelo. No obstante, vale la pena mencionar que la riqueza de especies es tan solo una de las tantas variables que deben tenerse en cuenta al considerar una actividad de sucesión asistida por medio de plantaciones. En algunos casos la restauración de las propiedades fisico-químicas del suelo, de la biomasa, del ciclo de nutrientes o

incluso de la *composición* florística del sotobosque podrían ser objetivos de manejo tanto o más importantes que alcanzar una riqueza dada de especies. En Hawaii, por ejemplo, muchas plantaciones forestales se vieron invadidas por especies exóticas (Harrington & Ewel 1997), lo que contrarió los objetivos iniciales de restauración del bosque nativo.

El destino de las semillas luego de la dispersión

Una vez que las semillas han logrado llegar a un sitio, deben enfrentar otro obstáculo importante para su establecimiento, la depredación –tanto por vertebrados como por invertebrados–. Por ejemplo, en los bosques de la cuenca alta del Río Negro, en Venezuela, Uhl (1987) observó que la remoción de semillas (un indicador de la depredación) era mucho mayor en los campos agrícolas abandonados, que en los bosques adyacentes. En Paragominas, Brasil, Nepstad *et al*. (1996) encontraron una situación similar: en los pastizales abandonados, las hormigas removían una cantidad de semillas mucho mayor (6 de 11 especies de árboles mostraron una remoción superior al 80% en un período de 20 días) que en los bosques aledaños. En ese estudio se observó, además, que las especies de semilla pequeña tenían más probabilidades de arribar a los pastizales que las especies de semilla grande, pero su probabilidad de ser depredadas era mucho mayor. Las especies de semilla pequeña, entonces, no enfrentaban las limitaciones de dispersión que enfrentaban las especies de semilla grande, pero estas últimas tenían una mayor probabilidad de germinar y establecerse (Fig. 23.3). Holl y Lulow (1997), sin embargo, al estudiar un pastizal abandonado en Costa Rica, no observaron ninguna correlación obvia entre el tamaño de la semilla y su tasa de depredación. Esta discrepancia podría obedecer a que los sitios estudiados mostraban no solo una comunidad de depredadores de semillas diferente, sino que, muy posiblemente, la degradación a que habían sido sometidos y el tipo de cobertura vegetal que presentaban eran también diferentes. Pareciera, más bien, que la depredación de semillas, ya sea en un pastizal o en un bosque adyacente, es específica del sitio. Por ejemplo, Aide y Cavelier (1994) encontraron que la depredación era mayor en el bosque que en el pastizal; Nepstad *et al*. (1996) observaron lo contrario, y Holl y Lullow (1997) no detectaron ninguna diferencia importante entre ambos microhábitats. En cualquier caso, pareciera que en el neotrópico la mayoría de los estudios sobre sucesión secundaria temprana se han centrado básicamente en el estudio de las semillas. Hasta donde sabemos no se han diseñado estudios para determinar si aspectos tan particulares de cada especie como el momento de arribo de las semillas al sitio (su patrón fenológico), sus preferencias de sustrato (para germinación), la susceptibilidad de las plántulas al herbivorismo, la tolerancia a la competencia interespecífica y la tasa de crecimiento de los juveniles, pueden ayudar a predecir los patrones florísticos y la estratificación vertical que se observan en los estadios más avanzados (en De Steven 1991a,b; y Palik & Pregitzer 1991,1993, se encuentran ejemplos de este tipo de investigación en bosques latifoliados de la zona templada).

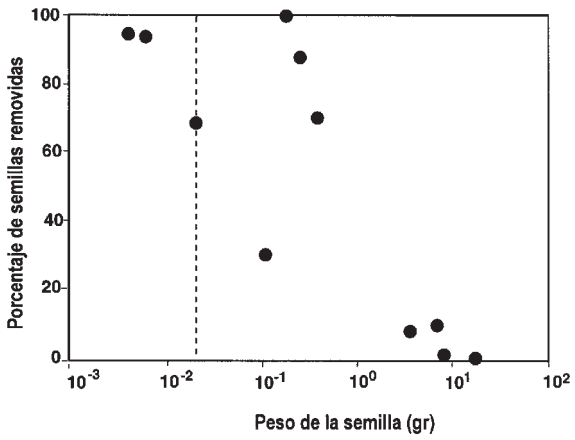


FIGURA 23.3 Remoción de semillas en función del peso de la semilla. Las semillas fueron colocadas en una pastura abandonada en la Amazonia oriental y el período de observación fue de 10 días. Cada punto corresponde a una especie arbórea diferente. La línea vertical representa el peso promedio de aquellas semillas que arriban de forma natural a la pastura. El gráfico indica que aunque las semillas más pesadas no llegan de forma natural a la pastura, su probabilidad de sobrevivencia es mayor. Modificado de Nepstad *et al*. (1996).

Procesos que ocurren una vez realizada la colonización

La influencia de los factores abióticos sobre la sucesión

La luz ambiental

La luz es un recurso abiótico que resulta crítico para el crecimiento y reproducción de las plantas de los bosques tropicales húmedos y lluviosos. El ambiente luminoso de los bosques primarios del neotrópico ha sido bien estudiado (Chazdon & Fetcher 1984; Smith *et al*.1992; Clark *et al*.1996; ver además los capítulos 6 y 10), pero es menos lo que se conoce acerca de las características de luz imperantes en el sotobosque de los bosques secundarios. En un área recién abandonada, la luz posiblemente no constituya un factor limitante para el establecimiento de las plantas, pero en un rodal joven su importancia aumenta –debido a la gran densidad de fustes que va adquiriendo el dosel–. En un rodal de edad joven a intermedia cabría esperar que el dosel fuera relativamente homogéneo desde el punto de vista estructural (sobre todo porque los árboles son de una edad similar y no han comenzado a morir) y que se observaran tan solo unos cuantos claros pequeños (ver Fig. 6.5). De hecho, en Costa Rica, al estudiar diversos bosques secundarios (de 16 a 18 años de edad), se observó que, en el sotobosque, un mayor número de micrositios presentaba un nivel intermedio de luz que en los bosques primarios adyacentes, donde normalmente el nivel de luz era o muy bajo o muy alto (Nicotra *et al*. 1999). Algo similar encontraron Denslow y Guzmán (2000) en Panamá, lo que llevó a estas investigadoras a proponer la hipótesis de que, en virtud de la poca heterogeneidad luminosa observada a nivel espacial, la diversidad de especies leñosas sería más baja en los rodales secundarios que en los bosques primarios, donde la gran diversidad de ambientes de luz brindaría más oportunidades de albergar especies con requerimientos regenerativos contrastantes (hipótesis de la especialización de "nichos lumínicos", planteada por Orians 1982, y Denslow 1987; ver detalles en el capítulo 16). Aún así, ni los estudios realizados en Costa Rica, ni los realizados en Panamá encontraron evidencia contundente de que la poca heterogeneidad luminosa del sotobosque en los rodales secundarios tuviera una influencia directa sobre la riqueza de especies de plántulas, ya que ésta fue similar en los rodales secundarios y en los rodales primarios. En todo caso, ambos estudios son muy puntuales y el dinamismo inherente al dosel (o sea, la apertura y el cierre de claros) podría obstruir cualquier intento por confirmar esa hipótesis.

Al parecer, en un bosque secundario conforme pasa el tiempo aumenta la tasa de formación de claros. Tal situación podría deberse a la mortalidad medianamente sincrónica de las especies que colonizaron el sitio –colonización que también realizan de forma más o menos sincrónica–. Este fenómeno lo notaron Saldarriaga *et al*. (1988) en los bosques secundarios de la Amazonia norteña. Yavitt *et al.* (1995), por su parte, se dedicaron a cuantificar, durante toda una década, el número de claros en un rodal secundario en la Isla de Barro Colorado, en Panamá. Cuando iniciaron las observaciones, el bosque tenía 60 años de edad y no había ni un solo claro en las 1.5 ha que conformaban la parcela de estudio. Sin embargo, con el paso del tiempo, tanto la tasa de formación de claros como su tamaño, se ha ido incrementando de manera regular. Si en otras localidades del neotrópico se encontrara un patrón similar, se podría conjeturar que el reclutamiento de ciertas especies de plantas podría verse suprimido, o por lo menos atenuado por muchos años, debido a la carencia del alto nivel de luminosidad que proporciona un claro. La ausencia de claros también afecta las condiciones del suelo y los procesos que ocurren bajo tierra (Ostertag 1998), por lo que sus posibles repercusiones en la colonización de especies también deben tomarse en consideración.

De forma similar, el tipo de especie que domine el dosel de un bosque secundario también incide en la diponibilidad de luz en el sotobosque, y podría, por lo tanto, afectar la

trayectoria que tome la sucesión en términos de la composición de especies (ver Canham *et al*. 1994, donde se encuentra un ejemplo de la zona templada). En Costa Rica, Kabakoff y Chazdon (1996) encontraron que, en virtud de las diferencias arquitectónicas de las copas de los árboles, el sotobosque de los rodales secundarios dominados por *Pentaclethra macroloba* (Mimosoideae) disponía de más luz que el dominado por *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae). La composición florística del sotobosque, como por ejemplo la gran abundancia de arbustos que presentan algunos bosques secundarios (Guariguata *et al*. 1997, Laska 1997), podría, asimismo, retardar el establecimiento de las plántulas, ya sea por la densa sombra que proyectan o por la intensa competencia radicular que tiene lugar bajo el suelo (Denslow *et al*. 1991, Putz & Canham 1992, Hill *et al*. 1995).

El desarrollo y mantenimiento de las propiedades del suelo durante la sucesión

Así como durante el proceso de sucesión la luz resulta crucial para el establecimiento y el desarrollo de muchas especies de plantas, las propiedades del suelo también influyen en el crecimiento y en la composición florística de la vegetación secundaria misma. Son muchos y muy drásticos los cambios que experimenta el suelo luego de la deforestación y la quema que suele acompañarla (Tabla 23.2). Uno de los impactos más significativos es la pérdida de la estructura edáfica, lo cual se traduce en una mayor densidad aparente y en una pérdida de porosidad. Al eliminar un bosque y reemplazarlo por pasturas o tierras agrícolas se suscitan, a nivel del suelo, una serie de cambios químicos, pero es difícil generalizar hacia dónde apuntan estos procesos. De los cambios descritos en la Tabla 23.2, la pérdida de materia orgánica del suelo (MOS) puede ser particularmente perjudicial, por ser ésta la responsable de estabilizar la estructura física del suelo, aumentar su capacidad de retención de agua y servir como fuente de energía para los organismos descomponedores (ver capítulo 8). La materia orgánica del suelo también incide en la fertilidad del sitio porque (1) alberga formas orgánicas de nutrientes disponibles para las plantas y (2) tiene una gran capacidad para intercambiar cationes (Capacidad de Intercambio Catiónico o CIC). Una CIC alta facilita la toma de nutrientes por parte de las plantas, pues permite que los cationes adheridos al suelo, o a la MOS, sean reemplazados por otros cationes en solución (Brady 1990). La deforestación y las quemas pueden aumentar la capacidad de intercambiar cationes (p.ej., Nye & Greenland 1964, Ewel *et al*. 1981, Martins *et al*. 1991, Eden *et al*. 1991), pero estos cationes adicionales, formadores de bases, suelen ser muy susceptibles a la lixiviación (Allen 1985). Así, en el largo plazo, la deforestación puede aumentar la acidez del suelo y reducir su fertilidad.

Por otra parte, durante la sucesión secundaria, el nitrógeno (N) resulta de particular importancia, sobre todo por la facilidad con que se pierde en los ecosistemas tropicales (Vitousek & Matson 1988, Vitousek *et al*. 1989). En efecto, cuando se deforesta un terreno, se pierde nitrógeno por remoción de biomasa, volatilización (durante las quemas), desnitrificación y escorrentía (Robertson 1984, Keller *et al*. 1993). Sin embargo, la deforestación también puede hacer que aumente el nivel de N en el suelo. Por ejemplo, en un bosque lluvioso premontano en Costa Rica se observó que luego de la roza y quema, el nivel de NO_3 y NH_4 en el suelo aumentó y durante seis meses se mantuvo mucho más alto que el de los bosques secundarios aledaños. Este incremento en el acervo de N se debió a que la mineralización de N se duplicó y en algunos casos hasta se triplicó (Matson *et al*. 1987). De manera similar, en Venezuela se observó que tanto la mineralización de N como las tasas de nitrificación eran más altas en los sitios donde se había practicado la roza y quema que en los bosques adyacentes no alterados (Montagnini & Buschbacher 1989). Quizás lo que sí constituye una singularidad del neotrópico es que, aunque el aumento que se observa en la mineralización del N luego de la deforestación es de menor duración que en los bosques de las zonas templadas, su magnitud es mucho mayor (Matson *et al*. 1987).

TABLA 23.2 Cambios en las propiedades biológicas, químicas y físicas del suelo producto de la deforestación

Propiedades del suelo	Respuesta	Ejemplos
Densidad aparente	Aumenta	Allen 1985, Eden *et al*. 1991, Martins *et al*. 1991, Raich 1983, Reiners *et al*. 1994, Neill *et al*. 1997
pH del suelo	Aumenta	Allen 1985, Martins *et al*. 1991, Ewel *et al*. 1981, Reiners *et al*. 1994
	Disminuye	Silver *et al.* 1996
Porosidad del suelo	Disminuye	Chauvel *et al.* 1991, Reiners *et al.* 1994
Materia orgánica del suelo	Disminuye	Raich 1983, Weaver *et al.* 1987, Eden *et al.* 1991, Martins *et al.* 1991, Tiessen *et al.* 1994
Carbono del suelo (C)	Disminuye	Allen 1985, Raich 1983
Nitrógeno total (N)	Disminuye	Allen 1985
Amonio (NH_4)	Aumenta	Matson *et al.* 1987, Reiners *et al.* 1994, Silver *et al.* 1996
	Disminuye	Silver *et al.* 199
Nitrato ($N0_3$)	Aumenta	Matson *et al.* 1987, Silver *et al.* 1996
	Disminuye	Reiners *et al.* 1994
N en biomasa microbiana	Disminuye	Matson *et al.* 1987
Emisiones de óxido de nitrógeno	Aumenta	Matson *et al.* 1987, Keller *et al.* 1993
Fósforo (P) disponible	No cambia	Allen 1985
P extraíble	Aumenta	Silver *et al*. 1996
Calcio (Ca) intercambiable	Aumenta	Allen 1985, Silver *et al.* 1996
	No cambia	Reiners *et al.* 1994
Magnesio (Mg) intercambiable	Aumenta	Silver *et al.* 1996
	Disminuye	Allen 1985
	No cambia	Reiners *et al.* 1994
Potasio (K) intercambiable	Aumenta	Reiners *et al.* 1994, Silver *et al.* 1996
	No cambia	Allen 1985
Aluminio (Al) intercambiable	Aumenta	Silver *et al.* 1996
Capacidad de intercambio catiónico	Aumenta	Nye y Greenland 1964, Ewel *et al.* 1981, Martins *et al.* 1991, Eden *et al.* 1991
	No cambia	Allen 1985, Reiners *et al.* 1994

Conforme se va desarrollando la vegetación secundaria, la cantidad de nutrientes contenida en el suelo es el resultado de un equilibrio dinámico entre (1) los nutrientes almacenados en la biomasa, (2) el recambio y la descomposición de la biomasa (que ciertamente le añade nutrientes al suelo) y (3) el "lavado" de nutrientes (hacia sitios donde las raíces de las plantas no los pueden obtener). Así, mientras algunos estudios señalan que el contenido de nutrientes en el suelo aumenta a medida que el bosque secundario envejece (Lamb 1980, Williams-Linera 1983, Werner 1984, Silver *et al*. 1996), otros indican lo contrario (Uhl & Jordan 1984; ver Recuadro 8.1), a causa de diferencias en la contribución relativa de los tres factores antes mencionados. Por

ejemplo, en una secuencia cronológica de bosques secundarios de diferentes edades estudiada en México, Hughes *et al*. (1999) encontraron que el acervo de C, N y S del suelo se había mantenido relativamente estable durante 50 años, a pesar de que la biomasa aérea seguía aumentado de manera constante con el paso del tiempo. En otra secuencia cronológica realizada en Costa Rica se observó que las tasas de mineralización de N y de nitrificación del suelo en un bosque secundario de 10 a 20 años eran similares a las de un bosque primario adyacente (Reiners *et al*. 1994). Pareciera, entonces, que el cambio en el acervo de nutrientes del suelo o su flujo a través del ecosistema durante las diversas etapas de sucesión es variable, pero también es cierto que muchos de los estudios realizados difieren en cuanto a la metodología de análisis empleada. En general, la capacidad del suelo de recuperar todas sus funciones por medio de la sucesión secundaria estará determinada por el tipo de bosque (Brown & Lugo 1990b), el tipo de suelo (ver ejemplos en Allen 1985, Weaver *et al*. 1987, Neill *et al*. 1997) y el uso previo de la tierra (Buschbacher *et* al. 1988, Neill *et al*. 1997). Si por ejemplo, un bosque secundario crece sobre lo que era un pastizal, recuperará con más facilidad el carbono del suelo que si crece en un campo agrícola abandonado (Weaver *et al*. 1987, Silver *et al*. 2000). Un campo agrícola fertilizado, por su parte, podría tener mucho más nutrientes disponibles para la sucesión secundaria que un terreno que había sido destinado a otros fines (Brown & Lugo 1990b). A pesar de todas estas opciones, lo cierto es una vez que las plantas empiezan a colonizar un sitio, entran en juego toda una serie de procesos en los que la planta y el suelo interactúan para recuperar las funciones de este último.

La disponibilidad de nutrientes y su papel en la estructura y composición del bosque secundario

Las diferencias entre un microhábitat y otro (p. ej., suelo mineral desnudo *versus* troncos apilados) tienen una gran influencia en la composición florística que se observará durante la sucesión secundaria temprana (Uhl *et al*. 1981). Sin embargo, no menos importantes son las variaciones que, también a pequeña escala, se observen en cuanto a los nutrientes del suelo, ya que éstos pueden afectar la distribución, la composición y el crecimiento de las especies colonizadoras. En un bosque húmedo tropical en Costa Rica y durante todo un año, Harcombe (1977) examinó la trayectoria que tomaba la sucesión secundaria en dos tipos de parcelas: unas, fertilizadas, otras, sin fertilizar. Las herbáceas tendieron a ser dominantes en las parcelas fertilizadas, mientras que los arbustos y los árboles dominaron en las parcelas sin fertilizar. En la Amazonia venezolana, Uhl (1987) también observó que la fertilización exacerbaba la dominancia relativa de las herbáceas y las ciperáceas. De manera similar, y luego de realizar varios experimentos, Huston (1982) llegó a la conclusión de que la dominancia de una especie sobre otra durante la sucesión parecía obedecer a la disponibilidad de nutrientes. En efecto, *Hampea appendiculata*, especie arbórea típica de las etapas sucesionales tempranas, tendía a dominar en las parcelas fertilizadas, mientras que si no se agregaban nutrientes su abundancia relativa disminuía. Estas observaciones indican que durante la sucesión secundaria, la composición florística y la presencia de ciertas formas de crecimiento (hierbas, árboles, arbustos) podría estar influida por la disponibilidad relativa de recursos edáficos. Ahora bien, si los recursos son muy abundantes, las especies de crecimiento rápido podrían resultar favorecidas y llegar a ejercer un dominio total durante las etapas tempranas de sucesión, debido, sobre todo, a que las especies de crecimiento lento inherente tienden a responder en menor grado a una superabundancia de recursos (Chapin *et al*. 1986). Sin embargo, la composición de especies de un sitio no se ve influida únicamente por los recursos del suelo, sino que ella misma puede afectar la disponibilidad de dichos recursos, y con ello, la trayectoria de la sucesión. Se piensa que esto fue lo que ocurrió cuando el árbol *Myrica faya*, especie exótica fijadora de nitrógeno, invadió toda una serie de campos descubiertos en Hawaii (Vitousek & Walker 1989).

La fertilidad del suelo puede afectar radicalmente la tasa de recuperación de la estructura del bosque, tanto a nivel local como regional. Tucker *et al*. (1998), por ejemplo, compararon la sucesión secundaria en dos terrenos que tenían hasta 15 años de haber sido abandonados (en la Amazonia oriental). El tipo de suelo de ambos terrenos era diferente: en la localidad de Altamira, predominaban los Alfisoles, ricos en nutrientes; en la localidad de Igarapé-Açu, los Oxisoles, pobres en nutrientes. En Altamira, todos los estadios sucesionales mostraron un dosel más alto (indicador de un suelo fértil) y los árboles, un área basal mayor. Como se indica en la Figura 23.4, la recuperación del área basal de los bosques secundarios parece ser más rápida en suelos recientes y ricos en nutrientes, que en suelos lixiviados y pobres en nutrientes.

Es más, incluso las variaciones que a escalas pequeñas –decenas a cientos de hectáreas– se observen en la fertilidad del suelo pueden afectar la estructura del bosque secundario (como se ha podido constatar también en los bosques primarios; ver capítulo 9). Por ejemplo, en el norte de Costa Rica, Herrera y Finegan (1997) observaron que las dos especies que dominaban el dosel de un bosque secundario de unos 30 años de edad, *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*, mostraban una distribución espacial muy diferente. Los individuos de *Vochysia ferruginea* parecían preferir las colinas empinadas y con suelos ácidos; los de *Cordia alliodora*, topografía suave y suelos menos ácidos. Este estudio encontró, además, que esa diferencia en la distribución afectaba de manera significativa la composición florística y la

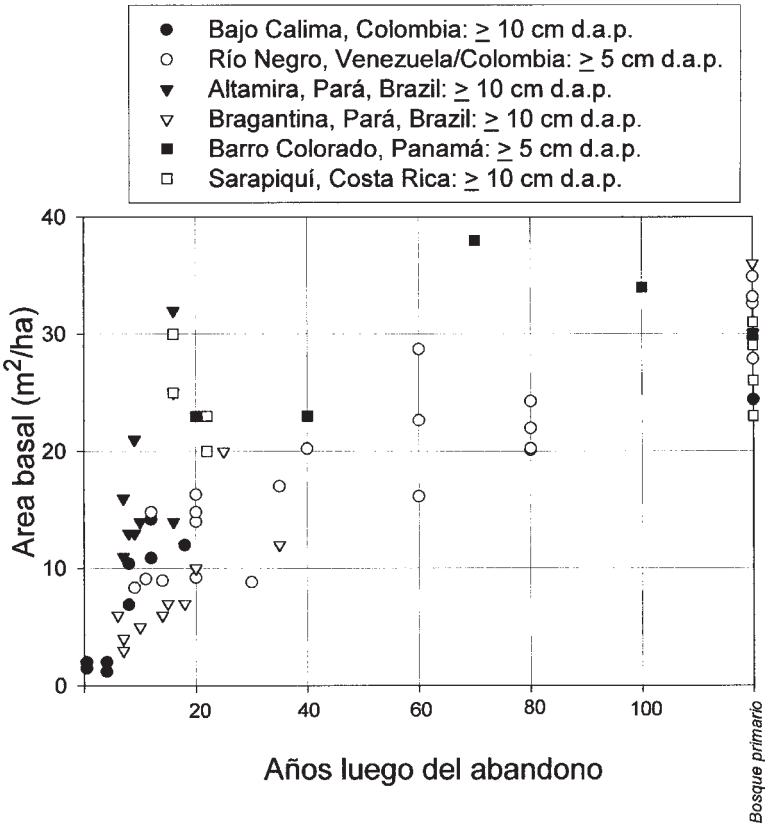


FIGURA 23.4 Acumulación de área basal durante el proceso de sucesión secundaria. Los datos contemplan diferentes localidades neotropicales de bajura, húmedas y lluviosas, en las que el uso de la tierra previo al abandono del sitio había sido de leve a moderado. Las fuentes citadas son: Bajo Calima (Entisoles): Faber-Langendoen (1992); Río Negro (Oxisoles antiguos): Saldarriaga *et al*. (1988); Altamira (Alfisoles): Tucker *et al*.(1998); Bragantina (Oxisoles antiguos): Tucker *et al*. (1998); Barro Colorado (Oxisoles y Alfisoles recientes): Denslow y Guzmán (2000); Sarapiquí (Ultisoles e Inceptisoles): Guariguata *et al*. (1997), Guillén (1993), Lieberman y Lieberman (1994).

riqueza de especies leñosas en el sotobosque (Finegan & Delgado 2000).

Recuperación de la riqueza de especies y su composición

Cuando la tierra se ha utilizado con una intensidad baja o moderada, y cuando las fuentes de semillas se encuentran próximas, la riqueza de especies leñosas se recupera en forma muy rápida: en tan solo unas cuantas décadas ya se observan valores similares a los de un bosque primario (Fig. 23.5). Sin embargo, conforme aumenta la intensidad con que se ha utilizado un terreno –un pastizal ganadero, por ejemplo– cabe esperar que la riqueza de especies se recupere más lentamente, por la compactación del suelo, las limitaciones espaciales que enfrenta la dispersión de propágulos y las posibilidades de que se suscite y propague un incendio (Uhl *et al*. 1988, Nepstad *et al*. 1990, 1996; Fig. 23.1).

Al evaluar la recuperación de la riqueza de especies (Fig. 23.5) es importante tener en cuenta el tamaño de la planta, porque la riqueza de individuos y su abundancia se encuentran positivamente correlacionadas, al igual que la riqueza y el área (ver Fig. 4.2). En la medida en que los individuos sean de menor porte, su abundancia será mayor por unidad de área (Denslow 1995, Condit *et al*. 1996). Así, al analizar un área determinada, se tiene que la riqueza de especies tiende a asemejarse más rápidamente a la de un bosque primario cuando

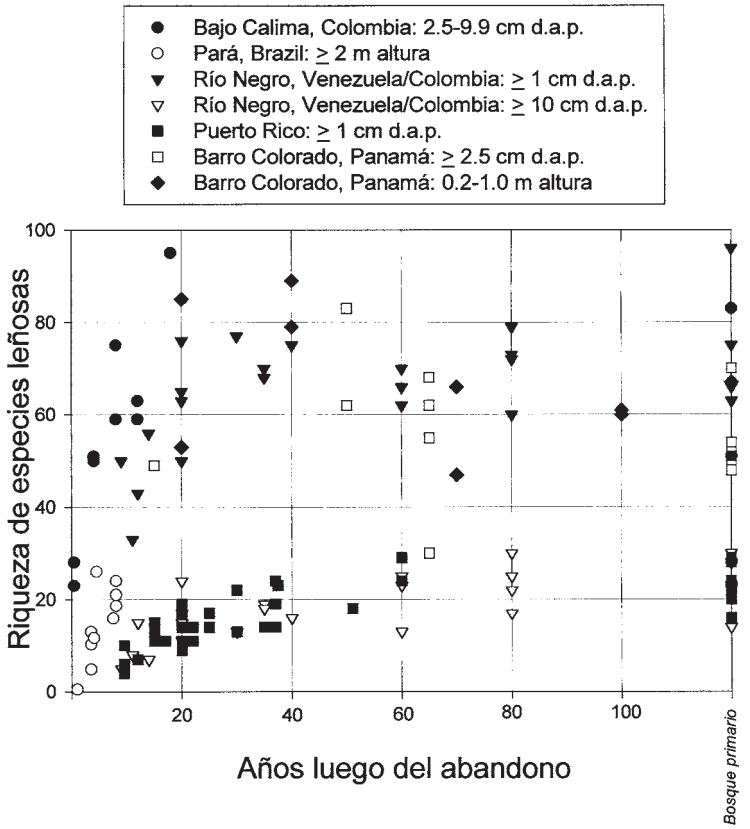


FIGURA 23.5 Acumulación de riqueza de especies leñosas durante la sucesión secundaria (en contraste con lo encontrado en un bosque primario). Los datos contemplan diferentes localidades neotropicales de bajura, húmedas y lluviosas, en las que el uso de la tierra previo al abandono del sitio había sido de leve a moderado. Las fuentes citadas son: Bajo Calima: Faber-Langendoen (1992); Pará: Uhl *et al*. (1988); Río Negro: Saldarriaga *et al*. (1988); Puerto Rico: Aide *et al*. (1996), Rivera y Aide (1998); Barro Colorado: Knight (1975), para troncos ≥ 2.5 cm d.a.p.; Denslow y Guzmán (2000). Debido a diferencias, tanto en el área de muestreo como en las clases de tamaño estudiadas, las tendencias en el tiempo deben analizarse para un mismo estudio y no entre estudios diferentes.

se comparan clases de tamaño pequeño (plántulas, arbustos), mientras que lo contrario ocurre cuando se observan individuos más grandes (individuos del dosel). En la cuenca alta del río Negro (en Venezuela y Colombia), por ejemplo, en sitios que habían sido sometidos a prácticas de roza y quema, Saldarriaga *et al*. (1988), encontraron que, si se consideraban únicamente individuos ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.), se necesitarían por lo menos 40 años para que la riqueza de especies alcanzara valores similares a los de un bosque primario, mientras que en los individuos más pequeños (≥ 1 cm d.a.p.) la riqueza de especies mostraba una recuperación mucho más rápida (entre 10 y 20 años). Luego de examinar varias secuencias cronológicas (bosques secundarios entre 20 y 100 años) en la región central de Panamá, Denslow y Guzmán (2000) encontraron que la riqueza de especies de las plántulas leñosas era ya similar a la de los bosques primarios aledaños (ver otro ejemplo en Guariguata *et al*. 1997). El hecho de que en estos estudios se haya observado que las plantas pequeñas alcanzan, rápidamente, una riqueza de especies similar a la de un bosque primario sugiere, además, que la dispersión de propágulos, desde fuentes semilleras cercanas, es muy abundante. Por otra parte, al comparar los individuos del dosel, la riqueza de especies es menor en un rodal secundario con respecto a un bosque primario adyacente (Saldarriaga *et al*. 1988, Guariguata *et al*. 1997), debido a que muchas de las especies arbóreas heliófitas que colonizan un sitio perduran durante varias décadas en estos bosques sucesionales (Finegan 1996).

Tenemos, entonces, que, aunque la *riqueza* de especies de las plantas leñosas puede recuperarse rápidamente (con respecto a la de un bosque primario), la recuperación de la *composición* florística es un proceso muchísimo más lento, en particular si se consideran los individuos del dosel. Al realizar secuencias cronológicas muy amplias, se ha observado que después de 80 o incluso 100 años de sucesión secundaria, la composición de especies del dosel no se parece todavía a la de un bosque primario (Saldarriaga *et al*. 1988, Denslow & Guzmán 2000). Es posible, sin embargo, que este lapso de tiempo varíe según el tipo de bosque, la distancia a fuentes semilleras, y las condiciones ambientales. Concretamente, se esperaría que la composición del dosel se recuperara más rápidamente en un bosque de montaña que en uno situado a elevaciones menores (ejemplos en Byer & Weaver 1977, Sudgen *et al*. 1985, Weaver 1990, Olander *et al*.1998). Así, en las partes altas de Costa Rica (2 900-3 000 m.s.n.m.), Kapelle *et al*. (1996) estudiaron los cambios en la estructura y en la composición florística de diversos sitios abandonados (sometidos a tala, quema y pastoreo), y observaron que las especies arbóreas que dominaban el dosel del bosque primario en la zona (*Quercus copeyensis*, *Q. costaricensis* y *Weinmannia pinnata*) ya dominaban también los rodales secundarios de 8 a 20 años de edad. En cambio, en las tierras bajas de la Amazonia, al estudiar ocho rodales de 9 a 20 años (en sitios que habían sido sometidos previamente a roza y quema) Saldarriaga *et al*. (1988) observaron que ninguno de los rodales compartía alguna de las especies de árboles que dominaban en los bosques primarios adyacentes. Aunque para corroborar estas observaciones es preciso tener más datos comparativos, se puede afirmar que la flora de los bosques montanos, mucho más pobre que la de los bosques de bajura (Grubb *et al*. 1963, Lieberman *et al*. 1996), es, por lo menos parcialmente, responsable de este fenómeno: allí el número de "colonizadores" disponibles para la sucesión secundaria es, evidentemente, mucho menor. De hecho, Lugo y Scatena (1995) demostraron, en los bosques de las montañas de Luquillo, en Puerto Rico, que el número de estadios sucesionales tiende a disminuir conforme aumenta la elevación.

La intensidad con que haya sido utilizado un sitio afecta no sólo la tasa de recuperación de riqueza de especies, sino la composición florística –al menos en lo que concierne a aquellas especies que colonizan tempranamente–. En las zonas lluviosas de Costa Rica se ha observado que justo después de cortar un bosque y abandonarlo, es muy marcada la tendencia hacia una menor abundancia de especies "pioneras" y de semilla muy pequeña, como *Cecropia*, *Ochroma* y *Trichospermum*. En su lugar, la comunidad se ve dominada, desde un principio, por especies que,

aunque también demandan mucha luz para su crecimiento y reproducción, son mucho más longevas y tienen semillas más pesadas (p. ej., *Casearia*, *Laetia*, *Simarouba*, *Vochysia*) (Guillén 1993, Hartshorn & Hammel 1994, Guariguata 1999). Es probable que si el suelo mineral no se encuentra expuesto, la vegetación residual y la hojarasca pueden dificultar la germinación y el establecimiento de las especies pioneras de semilla muy pequeña (p. ej., Uhl *et al*. 1981, Putz 1983, Williams-Linera 1990, Molofsky & Augspurger 1992). Esta última afirmación encuentra respaldo en observaciones realizadas en las montañas de Luquillo, en Puerto Rico, donde pareciera que *Cecropia* es incapaz de colonizar un pastizal durante las primeras décadas que siguen al abandono (Aide *et al*. 1996); sin embargo, si ocurre un derrumbe, y queda expuesta una gran cantidad de suelo mineral, *Cecropia* se convierte en una de las especies pioneras más comunes (Brokaw 1998).

El tipo de actividad realizada en el sitio también puede afectar la composición florística que tendrá lugar luego del abandono. Por ejemplo, en las montañas de Luquillo, al comparar plantaciones de café y pastizales que habían estado abandonados por unos 60 años, Zimmerman *et al*. (1995a) observaron que ambos sitios tenían una diversidad de especies de árboles y de arbustos muy parecida, pero que su composición florística era tan diferente, que ni siquiera un huracán que había azotado la zona hacía unos 5 años había podido borrar los efectos del uso anterior sobre esta variable. También en Puerto Rico, pero esta vez en un área geológica diferente (en un área de "mogotes" o colinas kársticas), Rivera y Aide (1998) observaron, al igual que los autores mencionados anteriormente, que si bien la riqueza de especies leñosas de los pastizales abandonados era similar a la de las plantaciones de café abandonadas, su composición era muy diferente. Por su parte, Fernandes y Sanford (1995), al comparar una plantación de cacao y otra de palma (ambas abandonadas) encontraron que de las 30 y 35 especies que dominaban respectivamente en cada sitio, sólo 9 estaban presentes en ambos (el estudio se llevó a cabo en las tierras bajas de Costa Rica).

La estructura de la vegetación también puede verse seriamente afectada por la actividad realizada en un sitio y por su intensidad. En la Amazonia oriental (Altamira), por ejemplo, Moran *et al*. (1996) observaron que la altura del dosel variaba de manera radical en función del tipo de uso dado previamente a la tierra (sembradío, pastizal, sembradío/pastizal). Purata (1986), por su parte, encontró, en Veracruz, México, que la duración del período de cultivo (o sea, la intensidad) y no tanto el tipo de actividad (maíz, café, pastura), era el factor que más influía en la estructura de la vegetación (medida en términos de altura y grado de cobertura del dosel). Es importante señalar, sin embargo, que la intensidad de la actividad realizada, el tipo de uso y las características del sitio se encuentran estrechamente vinculadas, por lo que resulta difícil evaluarlos como factores aislados al interpretar una trayectoria sucesional particular.

Ahora bien, ¿hasta qué punto influye la composición de especies de un bosque secundario en el funcionamiento del ecosistema? Esta es una pregunta importante, pero hasta la fecha muy poco explorada. La evidencia disponible parece señalar que independientemente del número de especies o de su composición, en la sucesión secundaria ocurren procesos que, a nivel de ecosistema, son muy similares a los que ocurren en un bosque primario. Veamos. En un bosque que había sido talado y quemado, Ewel *et al*. (1991) crearon tres comunidades vegetales para observar su trayectoria sucesional: (1) una comunidad de sucesión natural (las plantas realizaban la colonización por sí solas); (2) una imitación de la sucesión natural (se plantaban especies fisonómica pero no florísticamente similares a las que surgen durante la sucesión natural); y (3) una sucesión "enriquecida", en la que cada mes se introducían semillas de al menos 20 especies de plantas de los alrededores. Luego de un período de 5 años se observó que las tres comunidades mostraban la misma capacidad de retención de nutrientes del suelo y que, en las tres, también, los nutrientes declinaban conforme transcurría el tiempo. En otro experimento similar, se observó que la riqueza de especies no

parecía incidir en la tasa de herbivorismo que presentaban diferentes comunidades sucesionales: la pérdida de área foliar fue la misma, ya se tratara de un monocultivo o de una comunidad rica en especies –aunque la tasa de herbivorismo sí variaba de una especie a otra– (Brown & Ewel 1987). Estos experimentos señalan que, en la sucesión secundaria, la habilidad de cada especie para colonizar un sitio y utilizar los recursos del suelo puede ser tan importante para el funcionamiento del ecosistema como la composición de especies y su diversidad. Sin embargo, es obvio que aún falta estudiar más a fondo estos aspectos durante los estadios más avanzados de sucesión.

Acumulación de biomasa

La sucesión secundaria se caracteriza por un constante cambio en la asignación relativa de biomasa dentro de la comunidad vegetal (Ewel 1971). En la sucesión temprana, la biomasa se destina, sobre todo, a los tejidos encargados de adquirir recursos (hojas y raíces finas), mientras que en etapas más avanzadas, los materiales estructurales (tallos y raíces leñosas) cobran más importancia. La biomasa de raíces finas (< 2 mm de diámetro) se acumula más lentamente que la biomasa foliar, pero su recuperación parece ser muy rápida. En efecto, un bosque secundario puede tener más raíces finas que una plantación de la misma edad (Cuevas *et al*. 1991). Además, al año de abandono la biomasa de raíces finas de un bosque secundario puede ser similar, o incluso mayor, que la de un bosque primario (Raich 1980; 1983), y lo mismo se observa a los 6 años de abandono (Ewel 1971) y a los 10 años de abandono (Cavelier *et al*. 1996). Es más, en la Amazonia oriental se ha observado que la densidad de raíces finas (cm raíz/cm^3 de suelo) de un bosque secundario de 15 años puede ser mayor que la de un bosque primario adyacente (Carvalheiro & Nepstad 1996). Igualmente pronta es la recuperación de raíces finas observada tras una perturbación natural (Parrotta & Lodge 1991, Silver & Vogt 1993), pero, ciertamente no todos los sitios recobran la biomasa radicular en forma tan rápida (Berish 1982, Silver *et al*. 1996).

Se cree que a medida que se recobra la biomasa radicular, se recobra también la comunidad de hongos micorrízicos asociada a ella (ver capítulo 18). Se sabe poco sobre las asociaciones micorrízicas que tienen lugar durante la sucesión secundaria, pero, al parecer la transformación de un bosque a pastizal podría contribuir a disminuir la densidad de este tipo de hongos (Allen *et al*. 1998) o afectar la densidad de sus propágulos (Fischer *et al*. 1994). En el páramo venezolano, se observó que los terrenos baldíos de 1 año presentaban un porcentaje mucho menor de raíces infectadas por micorrizas, que terrenos similares de 6 y 9 años (Montilla *et al*. 1992). Como se dijo anteriormente, aunque es realmente poco lo que se conoce sobre la recuperación de la estructura y el funcionamiento de las comunidades de hongos micorrízicos, lo más probable es que éstas incidan en la sucesión, pues, por su habilidad para tolerar diferentes condiciones edáficas, podrían permitir la persistencia, o incluso el dominio, de ciertas especies de plantas (Janos 1980).

La recuperación de la biomasa aérea en los bosques secundarios ha sido, en cambio, objeto de bastante estudio (ver Brown & Lugo 1990a, Silver *et al*. 2000). Durante la sucesión, los bosques secundarios producen una gran cantidad de biomasa, la cual se convierte en un sumidero importante de carbono atmosférico (Lugo & Brown 1992). En general, los bosques secundarios acumulan hasta 100 t ha^{-1} de biomasa durante los primeros 15-20 años posteriores al abandono (Brown & Lugo 1990a, Silver *et al*. 2000). Al examinar la Figura 23.6, la cual toma en consideración una gran gama de estudios, se observa que la biomasa aérea puede acumularse de manera asintótica en el tiempo, aunque algunos factores, como las condiciones climáticas y el uso dado a la tierra (Brown & Lugo 1990a, Silver *et al*. 2000), tienden a afectar ese proceso. Por ejemplo, los bosques secundarios que se originan en un los campos de cultivo abandonados crecen mucho más rápidamente que los que surgen en un pastizal (Fearnside & Guimaraes 1996). Por otra parte, Silver *et al*. (2000) observaron que durante los primeros 20 años de sucesión un bosque seco

tiende a acumular biomasa en forma más rápida que un bosque húmedo o lluvioso; pero, al considerar un lapso de tiempo más extenso (80 años) pareciera que los bosques húmedos acumulan biomasa a una velocidad mucho mayor. Es posible que estos patrones obedezcan –por lo menos, en parte– a diferencias en los mecanismos regenerativos. Por ejemplo, si lo que prima son los rebrotes (mecanismo aparentemente común en los bosques secos) entonces, lo más probable es que la tasa de acumulación inicial de biomasa sea mucho más rápida que si la regeneración ocurre, en su mayoría, por germinación de semillas.

No obstante, todavía se desconoce el tiempo que demoraría un bosque secundario en alcanzar una biomasa similar a la de un bosque primario. Hughes *et al*. (1999) observaron que luego de 50 años de sucesión, los valores de la biomasa aérea de un bosque secundario en México no se asemejaban a los de un bosque primario. Saldarriaga *et al*. (1988) estimaron que debían transcurrir al menos unos 190 años. Es muy probable que la biomasa aérea no llegue a parecerse a la de un bosque primario hasta tanto no aparezcan los árboles más grandes, que son los que representan la mayor proporción del total de esta biomasa (Brown & Lugo 1992, Clark & Clark 1996).

Aunque la Figura 23.6 sugiere que el patrón de acumulación de biomasa aérea es asintótico, pueden existir diferencias muy obvias entre un sitio y otro. Por ejemplo, al examinar una secuencia de 20 bosques secundarios de hasta 100 años de edad en la zona central de Panamá, Denslow y Guzmán (2000) encontraron que el área basal de los árboles alcanzaba un pico en los rodales de 70 años, para luego decrecer en el tiempo hacia valores típicos de bosque primario (ver Fig. 23.4). Este patrón de acumulación de biomasa es coherente con el modelo sucesional del "mosaico itinerante" ("shifting mosaic") descrito por Peet (1992) para los bosques de la zona templada, en donde la acumulación máxima de biomasa se presenta en los rodales de edad intermedia y no en los de edad avanzada. Sin embargo, en otra secuencia realizada en suelos más oligotróficos (en la Amazonia) y en bosques secundarios de hasta 80 años de edad, la recuperación del área basal siguió una trayectoria asintótica en el tiempo (Saldarriaga *et al*. 1988; ver Fig. 23.4). Como ambas localidades muestran un patrón de precipitación anual similar, es posible que la diferencia en el patrón de acumulación de biomasa obedezca, más bien, a variaciones en la fertilidad del suelo (Denslow 2000). Una mayor productividad puede traducirse en una menor longevidad para las especies arbóreas del dosel, es decir, se genera una mayor tasa de recambio, o una menor vida media, del rodal (Phillips *et al*. 1994; ver también la Tabla 16.1).

Productividad primaria neta y reciclaje de nutrientes

En general, los bosques secundarios son muy productivos, razón por la que se suele pensar que son una buena fuente de madera (Finegan 1992). Sin embargo, en una fase temprana de su desarrollo (p. ej., < 20 años), la producción de hojarasca representa un porcentaje mucho mayor que el de la producción de madera (del total neto de productividad primaria). La productividad de madera suele ser baja hasta que los sistemas radiculares y foliares se hayan desarrollado totalmente, pero una vez superado este período, la producción de madera, en el corto plazo, puede ser superior a la de un bosque primario (Brown & Lugo 1990a).

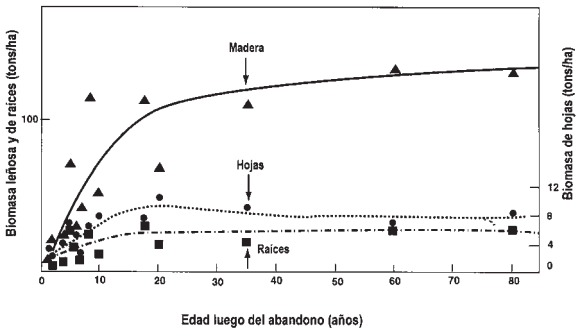


FIGURA 23.6 Biomasa de hojas, raíces y tejido leñoso (ramas, troncos), expresada en toneladas por hectárea y en función del tiempo de abandono del sitio, en diferentes localidades del trópico húmedo. Modificado de Brown y Lugo (1990a).

Ahora bien, la productividad y el reciclaje de nutrientes se encuentran estrechamente relacionados porque, conforme los tejidos crecen, "secuestran" nutrientes, y conforme mueren, los devuelven al suelo. La vegetación de los bosques secundarios funciona como un sumidero de nutrientes que durante aproximadamente los primeros 15 años de sucesión acumula, en forma muy rápida, biomasa y nutrientes en las hojas y en las raíces (Brown & Lugo 1990a). Esa acumulación tan rápida de nutrientes va acompañada, a su vez, de un recambio, también muy rápido, de nutrientes (o sea, las hojas caen al suelo y se descomponen a una velocidad muy alta), recambio que es mucho más acelerado que el que suele ocurrir en las plantaciones (Lugo 1992). Sin embargo, a medida que el bosque envejece, la mayor parte de la biomasa tiende a alojarse en los tejidos leñosos y la tasa de recambio de nutrientes disminuye (Brown & Lugo 1990a). Esta disminución en la tasa de recambio de nutrientes puede deberse a (1) una menor concentración de nutrientes en los tejidos vegetales; (2) una menor incorporación de material vegetal al suelo; y (3) una menor descomposición de la hojarasca (Vitousek *et al*. 1989, Mesquita *et al*. 1998). Así, en un bosque secundario el ciclo de nutrientes pareciera seguir el siguiente patrón: en las primeras etapas de la sucesión, los nutrientes se acumulan a gran velocidad (en las hojas y en las raíces), pero igualmente rápida es la tasa de recambio; posteriormente, en las etapas más tardías, se da un viraje hacia una tasa de recambio mucho más lenta. Aunque no cabe duda de que el uso dado a la tierra, el clima y el tipo de suelo afectan estos procesos, también es cierto que este patrón de reciclaje de nutrientes se ha observado en muchos bosques secundarios (Brown & Lugo 1990a).

Conclusiones

El poder regenerativo de los bosques neotropicales es, indudablemente alto, siempre y cuando las fuentes de propágulos no se encuentren demasiado alejadas y las tierras abandonadas no hayan sido sometidas a un uso demasiado intenso. Aún así, la recuperación del bosque depende, en gran medida, de la interacción de los factores específicos del sitio (clima, tipo de suelo) y del uso que se le haya dado previamente a la tierra, por lo que a veces resulta extremadamente difícil prever la trayectoria de la sucesión secundaria. Pese a esto, se ha adquirido una mayor comprensión de los procesos ecológicos que tienen lugar durante la sucesión secundaria (o por lo menos de los más importantes), y se ha observado una secuencia de eventos más o menos constante (ver Tabla 23.3). Esta secuencia se inicia con la colonización de un sitio, alcanza su término intermedio cuando se cierra el dosel, y llega a su fin cuando se alcanza, una vez más, una composición de especies lo más similar a la de un bosque primario. Durante las primeras etapas de la sucesión, los factores que rigen la colonización (p. ej., dispersión de semillas, características biofísicas del sustrato, presencia de vegetación remanente) resultan de la mayor importancia. Una vez cerrado el dosel, se observa un aumento en el reciclaje de nutrientes y en la productividad. Con la aparición de los árboles grandes, la biomasa aérea adquiere valores similares a los de un bosque primario.

Es probable que esta secuencia de eventos ocurra en toda sucesión secundaria; es probable, también, que muchas de las funciones y características de estos bosques sean semejantes a las de un bosque primario, aun cuando la composición de especies no sea todavía similar a la de éste. Esta afirmación plantea, por supuesto, numerosas preguntas. Por ejemplo, ¿cuánto tiempo demora realmente un bosque secundario en volver a prestar los servicios ambientales que solía prestar como ecosistema no perturbado?, ¿hasta qué punto influyen el uso dado a la tierra, las condiciones ambientales y las prácticas de manejo del bosque secundario en su recuperación estructural y funcional? Preguntas sin duda cruciales, tanto para quienes luchan por restaurar los bosques tropicales, como para quienes se interesan en su producción. Como se ha intentado mostrar en este capítulo, al visualizar de manera integral las características estructurales y funcionales de la sucesión secundaria, mejoramos no sólo nuestra capacidad de realizar predicciones sobre los ecosistemas forestales sucesionales, sino también nuestra habilidad para manejarlos adecuadamente.

TABLA 23.3 Modelo conceptual sobre los cambios que ocurren en una secuencia temporal hipotética de sucesión secundaria (en relación con un bosque primario). Los intervalos de tiempo son sólo una guía y no deben tomarse como valores absolutos ya que están basados en datos empíricos muy limitados.

Proceso	Vegetación dominante del dosel	Escala de tiempo (años)	Comentarios
Colonización inicial	Hierbas, helechos, gramíneas	1-5	Factores que afectan la colonización (entre otros): 1. Características del paisaje (distancia a fuentes semilleras, topografía). 2. Clima y microclima. 3. Presencia/ausencia de vegetación remanente (árboles, arbustos, banco de semillas en el suelo, rebrotes). 4. Características del sitio (disponibilidad de nutrientes, compactación del suelo, tipo e intensidad de uso previo al abandono). 5. Interacción entre especies: dispersión y depredación de semillas, herbivorismo, competencia, estadio fenológico.
Bosque joven	Pioneras de corta vida	5-20	Principales acontecimientos: 1. Formación de un dosel arbóreo cerrado (sin claros). 2. Biomasa radicular fina alcanza valores similares a bosque primario. 3. Tasa de caída de hojarasca, alta; productividad primaria neta, alta; tasa de recambio de nutrientes entre el suelo y la vegetación, alta. 4. Acumulación rápida de biomasa aérea. 5. Acumulación rápida de especies; riqueza de especies en el sotobosque puede ser similar a la del bosque primario.
Bosque maduro	Pioneras de larga vida	20-100	Principales acontecimientos: 1. El dosel presenta claros, pero de tamaño pequeño. 2. Mayor acumulación de nutrientes en la biomasa aérea, disminución de la productividad primaria neta y de la tasa de caída de hojarasca. 3. Ambientes de luz en el sotobosque relativamente uniformes (poca heterogeneidad espacial)
Bosque primario	Especies tolerantes a la sombra	100-400	Bosque primario caracterizado por: 1. Gran riqueza de especies del dosel. 2. Presencia de claros de gran tamaño. 3. Árboles emergentes de gran porte. 4. Gran heterogeneidad espacial en la distribución de ambientes de luz en el sotobosque.

Literatura citada

Aide, T.M., & J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Restoration Ecology **2**: 219-229.

Aide, T.M., J. K. Zimmerman, M. Rosario, & H. Marcano. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. Biotropica **28**: 537-548.

Allen, J.C. 1985. Soil response to forest clearing in the United States and the tropics: geological and biological factors. Biotropica **17**: 15-27.

Allen, E.B, E. Rincon, M. F. Allen, A. Perez-Jimenez, & P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica **30**: 261-274.

Alvarez-Buylla, E., & M. Martinez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. Oecologia **84**: 314-325.

Anderson A.B., & D. A. Posey. 1989. Management of a tropical scrub savanna by the Gorotire Kayapo of Brazil. Advances in Economic Botany **7**: 159-173.

Balée W., & A. Gely 1989. Managed Forest Succession in Amazonia: the Ka'apor case. Advances in Economic Botany **7**:129-158.

Bellingham, P.J. 1991. Landforms influence patterns of hurricane damage: evidence from Jamaican montane forests. Biotropica **23**: 427-433.

Bellingham, P.J., E. V. J. Tanner, & J. R. Healey. 1994. Sprouting of trees in Jamaican montane forests, after a hurricane. Journal of Ecology **82**: 747-758.

Bellingham, P.J., E. V. J. Tanner, & J. R. Healey. 1995. Damage and responsiveness of Jamaican montane tree species after disturbance by hurricane. Ecology **76**: 2562-2580.

Bellingham, P.J., E. V. J. Tanner, P. M. Rich, & T. C. R. Goodland. 1996. Changes in light below the canopy of a Jamaican montane rainforest after a hurricane. Journal of Tropical Ecology **12**: 699-722.

Berish, C.W. 1982. Root biomass and surface area in three successional tropical forests. Canadian Journal of Forest Research **12**: 699-704.

Boose, E.R., D. R. Foster, & M. Fluet. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. Ecological Monographs **64**: 369-400.

Boucher, D.H., J. H. Vandermeer, K. Yih, & N. Zamora, N. 1990. Contrasting hurricane damage in tropical rain forest and pine forest. Ecology **71**: 2022-2024.

Boucher, D.H., J. H. Vandermeer, M. A. Mallona, N. Zamora, & I. Perfecto. 1994. Resistance and resilience in a directly regenerating rainforest: Nicaraguan trees of the Vochysiaceae after Hurricane Joan. Forest Ecology and Management **68**: 127-136.

Brady, N.C. 1990. The nature and properties of soils. 10th edition. MacMillan Publishing Company, USA.

Brokaw, N.V.L. 1998. *Cecropia schreberiana* in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. The Botanical Review **64**: 91-120.

Brokaw, N.V.L., & L. R. Walker. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. Biotropica **23**: 442-447.

Brondizio E. S., & A. D. Siqueira. 1997. From extractivists to forest farmers: Changing concepts of Caboclo agroforestry in the Amazon estuary. Research in Economic Anthropology **18**: 233-279.

Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. Trends in Ecology and Evolution **9**: 214-217.

Brown, B.J., & J. J. Ewel. 1987. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. Ecology **68**: 108-116.

Brown, S., & A. E. Lugo. 1990a. Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology **6**:1-32.

Brown, S., & A. E. Lugo. 1990b. Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen content of soils in Puerto Rico. Plant and Soil **124**: 53-64.

Brown, S., & A. E. Lugo. 1992. Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. Interciencia **17**: 8-18.

Budowski, G., 1961. Studies on forest succession in Costa Rica and Panama. Ph. D. Dissertation, Yale University, USA.

Burslem, D.F.R.P., T. C. Whitmore, & N. Denmark N. 1998. A thirty-year record of forest dynamics from Kolombangara, Solomon Islands. Pp. 633-645 *en* F. Dallmeier & J. A. Comiskey, editores. Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modeling. Parthenon, Carnforth, UK.

Buschbacher, R., C. Uhl, & E. A. S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. Journal of Ecology **76**: 682 -699.

Bush, M.B., & P. A. Colinvaux. 1994. Tropical forest disturbance: paleoecological records from Darién, Panamá. Ecology **75**: 1761-1768.

Byer, M.D., & P. L. Weaver. 1977. Early secondary succession in an elfin woodland in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. Biotropica **9**: 35-47.

Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. Botanical Review **61**: 306-349.

Callaway, R.M., & L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology **78**: 1958-1965.

Canham, C.D., A. C. Finzi, S. W. Pacala, & D. H. Burbank. 1994. Causes and consequences of resource

heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. Canadian Journal of Forest Research **24**: 337-349.

Cardoso da Silva, J.M., C. Uhl, & G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned amazonian pastures. Conservation Biology **10**: 491-503.

Carvalheiro, K. da Oliveira, & D. C. Nepstad. 1996. Deep soil heterogeneity and fine root distribution in forests and pastures of eastern Amazonia. Plant and Soil **182**: 279-285.

Cavelier, J., J. Estevez, & B. Arjona. 1996. Fine root biomass in three successional stages of an Andean cloud forest in Colombia. Biotropica **28**: 728-736.

Cheke, A.S., W. Nanakorn, & C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in Northern Thailand. Biotropica **11**: 88-95.

Chapin, F.S., P. M. Vitousek, & K. Van Cleeve. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. American Naturalist **127**: 48-58.

Chauvel, A., M. Grimaldi, & D. Tessier. 1991. Changes in soil pore-space distribution following deforestation and revegetation: an example from the Central Amazon Basin, Brazil. Forest Ecology and Management **38**: 259-271.

Chazdon, R.L., & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. Journal of Ecology **72**: 553-564.

Chazdon, R. L., & F. G. Coe. 1999. Ethnobotany of woody species in second growth, old -growth, and selectively logged forests of Northeastern Costa Rica. Conservation Biology **13**: 1312-1322.

Clark, D.B. 1996. Abolishing virginity. Journal of Tropical Ecology **12**: 735-739.

Clark, D.B., & D. A. Clark. 1996. Abundance, growth, and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. Forest Ecology and Management **80**: 235-244.

Clark, D.B., D. A. Clark, P. M. Rich, S. Weiss, & S. Oberbauer. 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. Canadian Journal of Forest Research **26**: 747-757.

Clements, F. E. 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Publication no. 242. Carnegie Institution, Washington, D. C., USA.

Condit, R., S. P. Hubbell, J. V. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster, & P. S. Ashton. 1996. Species-area and species individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. Journal of Ecology **84**: 549-562.

Connell, J.H., &. R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist **111**: 1119-1144.

Corlett, R.T. 1994. What is secondary forest? Journal of Tropical Ecology **10**: 445-447.

Cowles, H. C. 1901. The physiographic ecology of Chicago and vicinity. Botanical Gazette **31**: 73-108.

Cuevas, E., S. Brown, & A. E. Lugo. 1991. Above- and belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. Plant and Soil **135**: 257-268.

Dalling, J.W., & J. S. Denslow. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panamá. Journal of Vegetation Science **9**: 669-678.

Dalling, J.W., M. D. Swaine, & N. C. Garwood. 1997. Soil seed bank dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panamá. Journal of Tropical Ecology **13**: 659-680.

Dalling, J. W., M. D. Swaine, & N. C. Garwood. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. Ecology **79**: 564-578.

Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics **18**: 431-452.

Denslow, J.S., 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. Ecological Applications **5**: 962-968.

Denslow, J. S. 2000. Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. Pp. 237-241 *en* Proceedings, IAVS Symposium. Opulus Press, Sweden.

Denslow, J.S., E. Newell, & A. M. Ellison.1991. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. Biotropica **23**: 225-234.

Denslow, J. S., & S. Guzman. 2000. Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. Journal of Vegetation Science **11**: 201-212.

De Steven, D. 1991a. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field sucession: seedling emergence. Ecology **72**: 1066-1075.

De Steven, D. 1991b. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. Ecology **72**: 1076-1088.

Drury, W. H. & I. C. T. Nisbet. 1973. Succession. Journal of the Arnold Arboretum **54**: 331- 368.

Dupuy, J.M., & R. L. Chazdon. 1998. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forests in NE Costa Rica. Biotropica **30**: 223-237.

Eden, M.J., P. A. Furley, D. F. M. McGregor, W. Milliken, & J. A. Ratter. 1991. Effect of forest clearance and burning

on soil properties in northern Roraima, Brazil. Forest Ecology and Management **38**: 283-290.

Ewel, J.J. 1971. Biomass changes in early tropical succession. Turrialba **21**: 110-112.

Ewel, J.J. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in Eastern Guatemala. Journal of Ecology **64**: 293-308.

Ewel, J.J., C. Berish, B. Brown, N. Price, & J. Raich. 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. Ecology **62**: 816-829.

Ewel, J.J., M. J. Mazzarino, & C. W. Berish. 1991. Tropical soil fertility changes under monocultures and successional communities of different structure. Ecological Applications **1**: 289-302.

Faber-Langendoen, D. 1992. Ecological constraints on rain forest management at Bajo Calima, Western Colombia. Forest Ecology and Management **53**: 213-244.

Fearnside, P.M., & W. M. Guimaraes. 1996. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. Forest Ecology and Management **80**: 35-46.

Ferguson, B.G., D. H. Boucher, M. Pizzi, & C. Rivera. 1995. Recruitment and decay of a pulse of *Cecropia* in Nicaraguan rain forest damaged by Hurricane Joan: relation to mutualism with *Azteca* ants. Biotropica **27**: 455-460.

Fernandes, D.N., & R. L. Sanford. 1995. Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica. Conservation Biology **9**: 915-922.

Fimbel, R.A., & C. C. Fimbel. 1996. The role of exotic conifer plantations in rehabilitating degraded tropical forest lands: a case study from the Kibale Forest in Uganda. Forest Ecology and Management **81**: 215-226.

Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. Forest Ecology and Management **47**: 295-321.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. Trends in Ecology and Evolution **11**: 119-124.

Finegan, B., & D. Delgado. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. Restoration Ecology **8**: 380-393.

Fischer, C.R., D. P. Janos, D. A. Perry, R. G. Linderman, & P. Sollins. 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. Biotropica **26**: 369-377.

Fletcher, W.W., & R. C. Kirkwood. 1979. The bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn); its biology and control. Pp. 591-635 *en* A. F. Dyer, editor. The Experimental Biology of Ferns. Academic Press, UK.

Foster, D.R. 1988. Species and stand response to catastrophic wind in central New England. Journal of Ecology **76**: 135-151.

Garwood, N.C., 1989. Tropical soil seed banks: a review. Pp. 149-209 *en* M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson, editores. Ecology of soil seed banks. Academic Press, USA.

Garwood, N. C., D. P. Janos, & N. V. L. Brokaw. 1979. Earthquake-caused landslides: a major disturbance to tropical forests. Science **205**: 997-999.

George, S.J., B. M. Kumar, & G. R. Rajiv. 1993. Nature of secondary succession in the abandoned *Eucalyptus* plantations of Neyyar (Kerala) in peninsular India. Journal of Tropical Forest Science **5**: 372-386.

Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club **53**: 7-26.

Gleissman, S. R., & C. H. Muller. 1978. The establishment of bracken following fire in tropical habitats. American Fern Journal **68**: 41-44.

Gómez-Pompa, A., & C. Vázquez-Yanes. 1976. Estudios sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. Pp. 579-593 *en* A. Gómez -Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. R. Del Amo, & C. A. Butanda, editores. Regeneración de selvas. Compañía Editorial Continental, México.

Gorchov, D.L., F. Cornejo, C. Ascorra, & M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. Vegetatio **107/108**: 339-349.

Grubb, P.J., J. T. Lloyd, T. D. Pennington, & T. C. Whitmore. 1963. A comparison of lowland and montane forests in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy, and floristics. Journal of Ecology **51**: 567-601.

Guariguata, M.R. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo mountains of Puerto Rico. Journal of Ecology **78**: 814-832.

Guariguata, M.R. 1999. Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in Northeastern Costa Rica. Forest Ecology and Management **124**: 255 -261.

Guariguata, M.R. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forests: management implications. Ecological Applications **10**: 145-154.

Guariguata, M.R., R. Rheingans, & F. Montagnini. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. Restoration Ecology **3**: 252-260.

Guariguata, M.R., R. L. Chazdon, J. S. Denslow, J. M. Dupuy, & L. Anderson. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. Plant Ecology **132**: 107-120.

Guevara, S., & J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. Vegetatio **107/108**: 319-338.

Guevara, S., J. Meave del Castillo, P. Moreno-Casasola, & J. Laborde. 1992. Floristic composition and vegetation structure under isolated trees in neotropical pastures. Journal of Vegetation Science **3**: 655-664.

Guillén, L. 1993. Inventario comercial y análisis silvicultural de bosques húmedos secundarios en la región Huetar Norte de Costa Rica. Tesis, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.

Hagen, J. B. 1992. An entangled bank: the origins of ecosystem ecology. Rutgers University Press, USA.

Harcombe, P.A. 1977. The influence of fertilization on some aspects of succession in a humid tropical forest. Ecology **58**: 1375-1383.

Harrington, R.A., & J. J. Ewel. 1997. Invasibility of tree plantations by native and non-indigenous plant species in Hawaii. Forest Ecology and Management **99**: 153-162.

Hartshorn, G.S., & B. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns. Pp. 73-89 *en* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn, editores. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, USA.

Harvey, C. A. 2000. Windbreaks enhance seed dispersal into agricultural landscapes in Monteverde, Costa Rica. Ecological Applications **10**: 155-173.

Herrera, B., & B. Finegan. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. Plant and Soil **191**: 259-267.

Hill, J.D., C. D. Canham, & D. M. Wood. 1995. Patterns and causes of resistance to tree invasion in rights-of-way. Ecological Applications **5**: 459-470.

Holl, K.D. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and establishment in abandoned tropical pasture? Restoration Ecology **6**: 253-261.

Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. Biotropica **31**: 229-242.

Holl, K.D., & M. E. Lulow. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain forest. Biotropica **29**: 459-468.

Hughes, R.F., J. B. Kauffman, & V. J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region in Mexico. Ecology **80**: 1892-1907.

Huston, M.A. 1982. The effect of soil nutrient and light on the growth and interactions during tropical forest succession: experiments in Costa Rica. Ph.D. Dissertation, University of Michigan, USA.

Huston, M. A. 1994. Biological diversity. Cambridge University Press, UK.

Huston, M. A., & T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. American Naturalist **130**: 168-198.

Hutchinson, I.D. 1993. Silvicultura y manejo en un bosque secundario tropical: caso Pérez-Zeledón, Costa Rica. Revista Forestal Centroamericana **2**: 13-18.

Janos, D.P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. Biotropica **12** (supplement): 56-64.

Kabakoff, R.P., & R. L. Chazdon. 1996. Effects of canopy species dominance on understory light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology **12**: 779-788.

Kaimowitz, D. & A. Angelsen. 1998. Economic models of tropical deforestation. A review. Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.

Kammesheidt, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash -and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. Journal of Tropical Ecology **15**: 143-157.

Kappelle, M., T. Geuze, M. Leal, & A. M. Cleef. 1996. Successional age and forest structure in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. Journal of Tropical Ecology **12**: 681-698.

Keenan, R., D. Lamb, O. Woldring, T. Irvine, & R. Jensen. 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. Forest Ecology and Management **99**: 117-131.

Keller, M., E. Veldkamp, A. M. Weitz, & W. A. Reiners. 1993. Effect of pasture age on soil trace-gas emissions from a deforested area of Costa Rica. Nature **365**: 244-246.

Kenoyer, L.A. 1929. General and successional ecology of the lower tropical rain-forest at Barro Colorado Island, Panama. Ecology **10**: 210-222.

Knight, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. Ecological Monographs **45**: 259-284.

Kochummen, K.M. 1977. Natural plant succession after farming in Kepong. Malaysian Forester **40**: 61-78.

Kuusipalo, J., G. Adjers, Y. Jafarsidik, O. Antii, K. Tuomela, & R. Vuokko. 1995. Restoration of natural vegetation in degraded *Imperata cylindrica* grassland: understory development in forest plantations. Journal of Vegetation Science **6**: 205-210.

Lamb, D. 1980. Soil nitrogen mineralization in secondary rainforest succession. Oecologia **47**: 257-263.

Lamb, D., J. Parrota, R. Keenan, & N. Tucker. 1997. Rejoining habitat remnants: restoring degraded rainforest lands. Pp. 366-385 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. Tropical Forest Remnants. The University of Chicago Press, USA.

Lang, G.E., & D. H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year

period in a tropical moist forest. Ecology **64**: 1075-1080.

Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old-growth tropical wet forests, Costa Rica. Biotropica **29**: 29-37.

Lichter, J. 1998. Primary succession and forest development on coastal Lake Michigan sand dunes. Ecological Monographs **68**: 487-510.

Lieberman, M., & D. Lieberman. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. Pp. 106-119 *en* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn, editores. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, USA.

Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, & G. S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. Journal of Ecology **84**: 137-152.

Lodge, D.J., F. N. Scatena, C. E. Asbury, & M. J. Sánchez. 1991. Fine litterfall and related nutrient inputs resulting from Hurricane Hugo in subtropical wet and lower montane rain forests of Puerto Rico. Biotropica **23**: 336-342.

Lugo, A.E. 1992. Comparison of tropical tree plantations and with secondary forests of similar age. Ecological Monographs **62**: 1-41.

Lugo, A.E., & S. Brown. 1992. Tropical forests as sinks of atmospheric carbon. Forest Ecology and Management **54**: 239-255.

Lugo, A. E., & F.N. Scatena. 1995. Ecosystem level properties of the Luquillo Experimental Forest with emphasis on the tabonuco forest. Pp. 59-108 *en* A. E. Lugo & C. Lowe, editores. Tropical Forests: management and ecology. Springer-Verlag, USA.

Martins, P.F. da S., C. C. Cerri, B. Volkoff, F. Andreux, & A. Chauvel. 1991. Consequences of clearing and tillage on the soil of a natural Amazonian ecosystem. Forest Ecology and Management **38**: 273-302.

Maheswaran, J. & I. A. U. N. Gunatilleke. 1988. Litter decomposition in a lowland rain forest and a deforested area in Sri Lanka. Biotropica **20**: 90-99.

Matson, P.A., P. M. Vitousek, J. J. Ewel, & M. J. Mazzarino. 1987. Nitrogen transformations following tropical forest felling and burning on a volcanic soil. Ecology **68**: 491-502.

Matthews, J.A. 1992. The Ecology of Recently-Deglaciated Terrain. Cambridge University Press, UK.

McIntosh, R. P. 1999. The succession of succession: a lexical chronology. Bulletin of the Ecological Society of America **80**: 256-265.

Mesquita, R. de C. G., S. W. Workman, & C. L. Neely. 1998. Slow litter decomposition in a *Cecropia*-dominated secondary forest of Central Amazonia. Soil Biology and Biochemistry **30**: 167-175.

Mizrahi, A., J. M. Ramos Prado, & J. Jimenez-Osorio. 1997. Composition, structure, and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequen plantations of Yucatan, Mexico. Forest Ecology and Management **96**: 273-282.

Molofsky, J., & C. K. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. Ecology **73**: 68-77.

Montagnini, F., & R. Buschbacher. 1989. Nitrification rates in two undisturbed tropical rain forests and three slash-and-burn sites of the Venezuelan Amazon. Biotropica **21**: 9-14.

Montilla, M., R. A. Herrera, & M. Monasterio. 1992. Micorrizas vesiculo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesion-regeneracion en los Andes tropicales. Suelo y Planta **2**: 59-70.

Moran, E.F., A. Packer, E. Brondizzio, & J. Tucker. 1996. Restoration of vegetation cover in the Eastern Amazon. Ecological Economics **18**: 41-54.

Müller, E. 1998. Land use policy and secondary forest management in the northern zone of Costa Rica. Pp. 11-18 *en* M. R. Guariguata, & B. Finegan, editores. Ecology and management of tropical secondary forest: science, people, and policy. Reuniones Técnicas no. 4, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.

Murcia, C. 1997. Evaluation of Andean alder as a catalyst for the recovery of tropical cloud forests in Colombia. Forest Ecology and Management **99**: 163-170.

Myster, R.W., & L. R. Walker. 1997. Plant successional pathways on Puerto Rican landslides. Journal of Tropical Ecology **13**: 165-173.

Neill, C., J. M. Melillo, P. A. Steudler, C. C. Cerri, J. F. L. de Moraes, M. C. Piccolo, & M. Brito. 1997. Soil carbon and nitrogen stocks following forest clearing for pasture in the southwestern Brazilian Amazon. Ecological Applications **7**: 1216-1225.

Nepstad, D.C., C. Uhl, & E. A. S. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Para, Brazil. Pp. 215-229 *en* A. B. Anderson, editor. Alternatives to deforestation. Columbia University Press, USA.

Nepstad, D.C., C. Uhl, C. A. Pereira, & J. M. C. da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of Eastern Amazonia. Oikos **76**: 25-39.

Nicotra, A.B., R. L. Chazdon, & S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. Ecology **80**: 1908-1926.

Nye, P.H., & D. J. Greenland. 1964. Changes in the soil after clearing tropical forest. Plant and Soil **21**: 101-112.

Olander, L.P., F. N. Scatena, & W. L. Silver. 1998. Impacts of disturbance initiated by road construction in a subtropical cloud forest in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Forest Ecology and Management **109**: 33-49.

Orians, G. H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests on tree species richness. Tropical Ecology **23**: 255-279.

Ostertag, R. 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. Ecology **79**: 1294-1304.

Palik, B. J., & K. S. Pregitzer. 1991. The relative influence of establishment time and height -growth rates on species and vertical stratification during secondary forest succession. Canadian Journal of Forest Research **21**: 1481-1490.

Palik, B. J., & K. S. Pregitzer. 1993. The vertical development of early successional forests in northern Michigan, USA. Journal of Ecology **81**: 271-285.

Parrotta, J.A. 1992. The role of plantation forests in rehabilitating degraded ecosystems. Agriculture Ecosystems and Environment **41**: 115-133.

Parrotta, J.A., & D. J. Lodge. 1991. Fine root dynamics in a subtropical wet forest following hurricane disturbance in Puerto Rico. Biotropica **23**: 343-347.

Parrota, J. A., & O. H. Knowles. 1999. Restoration of tropical moist forests on bauxite-mined lands in the Brazilian Amazon. Restoration Ecology **7**: 103-116.

Peet, R. K. 1992. Community structure and ecosystem function. Pp. 103-151 *en* D. C. Glenn -Lewin, R. K. Peet, & T. T. Veblen, editores. Plant succession: theory and prediction. Chapman and Hall, UK.

Peet, R. K., & N. L. Christensen. 1980. Succession: a population process. Vegetatio **43**: 131 -140.

Phillips, O. L., P. Hall, A. H. Gentry, S. A. Sawyer, & R. Vasquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. Proceedings of the National Academy of Sciences **263**: 2805-2809.

Pickett, S. T. A. 1982. Population patterns through twenty years of old-field succession. Vegetatio **49**: 45-59.

Pickett, S.T.A., S. L. Collins, & J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. Vegetatio **69**: 109-114.

Powers, J.S., J. P. Haggar, & R. F. Fisher. 1997. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. Forest Ecology and Management **99**: 43-54.

Purata, S.E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. Journal of Tropical Ecology **2**: 257-276.

Putz, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. Ecology **64**: 1069-1074.

Putz, F.E., & C. D. Canham. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. Forest Ecology and Management **49**: 267-275.

Quintana-Asencio, P.F., M. Gonzalez-Espinosa, N. Ramirez-Marcial, G. Dominguez-Vazquez, &. Martinez-Ico. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. Biotropica **28**: 192-209.

Raffaele, H.A. 1977. Comments on the extinction of *Loxigilla portoricensis grandis* in St. Kitts, Lesser Antilles. Condor **79**: 389-390.

Raich, J.W. 1980. Fine roots regrow rapidly after forest felling. Biotropica **12**: 231-232.

Raich, J.W. 1983. Effects of forest conversion on the carbon budget of a tropical soil. Biotropica **15**: 177-184.

Raich, J.W., & W. K. Gong. 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. Journal of Tropical Ecology **6**: 203-217.

Reiners, W.A., A. F. Bouwman, W. F. J. Parsons, & M. Keller. 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. Ecological Applications **4**: 363-377.

Rico-Gray, V., & J. Garcia-Franco. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. Journal of Vegetation Science **3**: 617-624.

Rivera, L.W., & T. M. Aide. 1998. Forest recovery in the karst region of Puerto Rico. Forest Ecology and Management **108**: 63-75.

Robertson, G.P. 1984. Nitrification and nitrogen mineralization in a lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. Oecologia **61**: 99-104.

Russell, A.E., J. W. Raich, & P. M. Vitousek. 1998. The ecology of the climbing fern, *Dicranopteris linearis*, on windward Mauna Loa, Hawaii. Journal of Ecology **86**: 765 -779.

Saldarriaga, J.G., D. C. West, M. L. Tharp, & C. Uhl. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology **76**: 938-958.

Salo, J., R. Kalliola, I Hakkinen, Y. Makinen, P. Niemela, M. Puhakka, & P. D. Coley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. Nature **322**: 254-258.

Silver, W.L., & K. A. Vogt. 1993. Fine root dynamics following single and multiple disturbances in a subtropical wet forest ecosystem. Journal of Ecology **81**: 729-738.

Silver, W.L., F. N. Scatena, A. H. Johnson, T. G. Siccama, & F. Watt. 1996. At what temporal scales does disturbance affect belowground nutrient pools? Biotropica **28**: 441-457.

Silver, W.L., R. Ostertag, & A. E. Lugo. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. Restoration Ecology **8**: 394-407.

Smith, A.P., K. P. Hogan, & J. R. Idol. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. Biotropica **24**: 503-511.

Smith, J., C. Sabogal., W. de Jong, & D. Kaimowitz. 1998. Secondary forests as a resource for promoting rural development and environmental conservation in the tropics of Latin America. Ocassional Paper no. 13. Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.

Snedaker, S.C. 1970. Ecological studies on tropical moist forest succession in eastern lowland Guatemala. Ph.D. dissertation, University of Florida, Gainesville, USA.

Spiller, D.A., J. B. Losos, & T. W. Schoener. 1998. Impact of a catastrophic hurricane on island populations. Science **281**: 695-697.

Standley, P.C. 1937. Flora of Costa Rica. Field Museum of Natural History Botanical Series no. 392. Chicago, Illinois, USA.

Sudgen, A.M., E. V. J. Tanner, & V. Kapos, V. 1985. Regeneration following clearing in a Jamaican montane forest: results of a ten-year study. Journal of Tropical Ecology 1: 329-351.

Terborgh, J., & J. S. Weske. 1969. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. Ecology **50**: 765-782.

Tergas, L.E., & H. C. Popenoe. 1971. Young secondary vegetation and soil interactions in Izabal, Guatemala. Plant and Soil **34**: 675-690.

Thomlinson, J.R., M. I. Serrano, T. del M. López, T. M. Aide, & J. K. Zimmerman. 1996. Land–use dynamics in a post-agriculture Puerto Rican landscape (1936-1988). Biotropica **28**: 525-536.

Tiessen, H., E. Cuevas, & P. Chacon. 1994. The role of organic matter in sustaining soil fertility. Nature **371**: 783-785.

Toledo, V.M., A. I. Batis, R. Becerra, E. Martinez, & C. H. Ramos. 1995. La selva útil: etnobotánica cuantitativa de los grupos indígenas del trópico húmedo de Mexico. Interciencia **20**: 177-187.

Torres, J.A. 1992. Lepidoptera outbreaks in response to successional changes after the passage of Hurricane Hugo in Puerto Rico. Journal of Tropical Ecology **8**: 285-298.

Tucker, J., E. S. Brondizzio, & E. F. Moran. 1998. Rates of forest regrowth in Eastern Amazonia: a comparison of Altamira and Bragantina regions, Para State, Brazil. Interciencia **23**: 1-10.

Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. Journal of Ecology **75**: 377-407.

Uhl, C., & K. Clark. 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. Botanical Gazette **144**: 419-425.

Uhl, C., & C. F. Jordan. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. Ecology **65**: 1476-1490.

Uhl, C., R. Buschbacher, & E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. Journal of Ecology **76**: 663-681.

Uhl, C., K. Clark, H. Clark, & P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. Journal of Ecology **69**: 631-649.

Uhl, C., C. Jordan, K. Clark, H. Clark, & R. Herrera. 1982. Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing treatments. Oikos **38**: 313-320.

Vandermeer, J., I. Granzow de la Cerda, & D. H. Boucher 1997. Contrasting growth rate patterns in eighteen tree species form a post-hurricane forest in Nicaragua. Biotropica **29**: 151-161.

Vázquez-Yanes, C., & A. Orozco-Segovia. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. Pp. 209-236 *en* M. M. Caldwell, & R. W. Pearcy, editores. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press, USA.

Vieira, I.C.G., C. Uhl, & D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "succession facilitator" in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. Vegetatio **115**: 91-99.

Vitousek, P.M., & P. A. Matson. 1988. Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. Soil Biology and Biochemistry **20**: 361-368.

Vitousek, P.M., P. A. Matson, & K. Van Cleve. 1989. Nitrogen availability and nitrification during succession: primary, secondary, and old-field seres. Plant and Soil **115**: 229-239.

Vitousek, P.M., & L. R. Walker. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: Plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. Ecological Monographs **59**: 247-266.

Voeks, R.A. 1996. Tropical forest healers and habitat preference. Economic Botany **50**: 381-400.

Wadsworth, F.H. 1997. Forest production for tropical America. United States Department of Agriculture Forest Service. Agriculture Handbook 710. Washington, D. C., USA.

Walker, L.R. 1994. Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico. Journal of Vegetation Science **5**: 525-532.

Walker, L.R. 1995. Timing of post-hurricane tree mortality in Puerto Rico. Journal of Tropical Ecology **11**: 315-320.

Walker, L.R. 1999. Patterns and processes in primary succession. Pp. 603-628 *en* L. R. Walker, editor. Ecosystems of Disturbed Ground. Ecosystems of the World **16**. Elsevier, The Netherlands.

Walker, L.R., & F. S. Chapin, III. 1987. Interactions among processes controlling successional change. Oikos **50**: 131-135.

Walker, L. R., J. C. Zasada, & F. S. Chapin, III. 1986. The role of life history processes in primary succession on an Alaskan floodplain. Ecology **67**: 1243-1253.

Walker, L.R., J. Voltzow, J. D. Ackerman, D. S. Fernández, & N. Fetcher. 1992. Immediate impact of Hurricane Hugo on a Puerto Rican rain forest. Ecology **73**: 691-694.

Walker, L.R., D. J. Zarin, N. Fetcher, R. W. Myster, & A. H. Johnson. 1996a. Ecosystem development and plant succession on landslides in the Caribbean. Biotropica **28**: 566 -576.

Walker, L.R., J. K. Zimmerman, D. J. Lodge, & S. Guzmán-Grajales. 1996b. An altitudinal comparison of growth and species composition in hurricane-damaged forests in Puerto Rico. Journal of Ecology **84**: 877-889.

Weaver, P.L. 1990. Succession in the elfin woodland of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. Biotropica **22**: 83-89.

Weaver, P.L., R. A. Birdsey, & A. E. Lugo. 1987. Soil organic matter in secondary forests of Puerto Rico. Biotropica **19**: 17-23.

Werner, P. 1984. Changes in soil properties during tropical wet forest succession in Costa Rica. Biotropica **16**: 43-50.

Whigham, D.F., I. Olmsted, E. Cabrera Cano, & M. E. Harmon. 1991. The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula. Biotropica **23**: 434-441.

Williams-Linera, G. 1983. Biomass and nutrient content in two successional stages of tropical wet forest in Uxpanapa, Mexico. Biotropica **15**: 275-284.

Williams-Linera, G. 1990. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. Biotropica **22**: 235-241.

Woolbrigth, L.L. 1991. The impact of Hurricane Hugo on forest frogs in Puerto Rico. Biotropica **23**: 462-467.

Wunderle, J.M. Jr., D. J. Lodge, & R. B. Waide. 1992. Short-term effects of Hurricane Gilbert on terrestrial bird populations on Jamaica. Auk **109**: 148-166.

Yavitt, J.B., J. J. Battles, G. E. Lang, & D. H. Knight. 1995. The canopy gap regime in a secondary neotropical forest in Panama. Journal of Tropical Ecology **11**: 391-402.

Yih, K., D. H. Boucher, J. H. Vandermeer, & N. Zamora. 1991. Recovery of the rain forest of southeastern Nicaragua after destruction by Hurricane Joan. Biotropica **23**: 106-113.

Young, K.R., J. J. Ewel, & B. J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. Vegetatio **71**: 157-173.

Zimmerman, J.K., E. M. Everham III, R. B. Waide, D. J. Lodge, C. M. Taylor, & N. V. L. Brokaw. 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. Journal of Ecology **82**: 911-922.

Zimmerman, J.K., T. M. Aide, M. Rosario, M. Serrano, & L. Herrera. 1995a. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Forest Ecology and Management **77**: 65-76.

Zimmerman, J.K., W. M. Pulliam, D. J. Lodge, V. Quiñones-Orfila, N. Fetcher, S. Guzmán -Grajales, J. A. Parrotta, C. E. Asbury, L. R. Walker, & R. B. Waide. 1995b. Nitrogen inmobilization by decomposing woody debris and the recovery of a tropical wet forest from hurricane damage. Oikos **72**: 314-322.

24

Teledetección del bosque

Jesús Danilo Chinea

Introducción

A lo largo de la historia de la humanidad, los diferentes tipos de cobertura vegetal han sufrido cambios en su extensión (Gómez-Pompa & Kaus 1992, Williams 1993). A pesar de que estos cambios se han reconocido en las zonas templadas desde hace siglos (Foster 1992), no es sino hasta épocas recientes que las nuevas tecnologías de teledetección han dirigido su atención a las regiones tropicales, sobre todo por la pérdida de cobertura boscosa tan acelerada a que están siendo sometidas. Este nuevo tipo de tecnología puede, sin duda, convertirse en una herramienta de gran utilidad para evaluar, comprender, predecir y manejar este recurso de manera mucho más eficaz.

En este capítulo se presenta una revisión amplia de las diferentes técnicas de teledetección, así como de los múltiples datos que se pueden obtener con ellas. Igualmente variadas son sus aplicaciones al estudio de la ecología de los bosques. En efecto, se han escrito muchos volúmenes sobre teledetección y anualmente se publican cientos de artículos sobre el tema. Gran parte de la información que se presenta en este capítulo ha sido extraída de dos textos, Lillesand y Kiefer (1994) y Jensen (1996). Otros dos textos de gran utilidad son Chuvieco (1990) y Howard (1991). El capítulo comienza con una breve introducción a los conceptos básicos de teledetección, para elaborar luego sobre el uso que se le ha dado a esta técnica e ilustrar su potencial para el estudio de la ecología de los bosques del neotrópico.

Conceptos básicos sobre teledetección

El auge de la disciplina de la teledetección ocurrió principalmente durante el siglo XX, en gran medida como resultado del desarrollo de la aviación y de la navegación espacial. Son estas “plataformas” de observación las que le han

dado a la teledetección una gran ventaja sobre otros tipos de observación: su capacidad de estudiar grandes extensiones de terreno a un costo relativamente bajo. Y lo que es mejor, la disciplina de la teledetección se basa en conceptos que son de gran utilidad para la Ecología.

El espectro electromagnético y su importancia para la teledetección

La principal fuente de energía para la teledetección proviene del sol. Esta energía se compone de una amplia gama de energía electromagnética de diferentes longitudes de onda. Las ondas de mayor energía, al nivel más alto de la atmósfera, tienen longitudes de onda entre 0.3 y 100 µm (Fig. 24.1a). Sin embargo, el ojo humano sólo puede percibir las longitudes comprendidas entre 0.4 y 0.75 µm. Los sensores remotos modernos, por su parte, son capaces de percibir longitudes de onda que resultan imperceptibles para el ser humano. Pueden, por ejemplo ver y medir el calor a distancia.

Interacción entre las ondas electromagnéticas y la atmósfera

Al atravesar la atmósfera terrestre, la energía de ciertas longitudes de onda de la radiación solar se reduce considerablemente (Fig. 24.1b), como ocurre con gran parte de la energía ultravioleta (.001 - .4 µm) y algunas porciones del espectro infrarrojo (.75 - 25 µm). En días de mucha nubosidad, la dilución atmosférica de energía en esas longitudes de onda es aún mayor. En cambio, las ondas correspondientes al espectro usado por el radar (1 mm – 1 m) son capaces de penetrar la atmósfera sin mayor dilución, aun cuando el cielo esté totalmente cubierto por nubes.

Interacción entre la radiación solar y la superficie terrestre

La energía que finalmente alcanza la superficie terrestre es reflejada, absorbida, transmitida y emitida por los objetos del suelo. La teledetección se basa en la detección de la

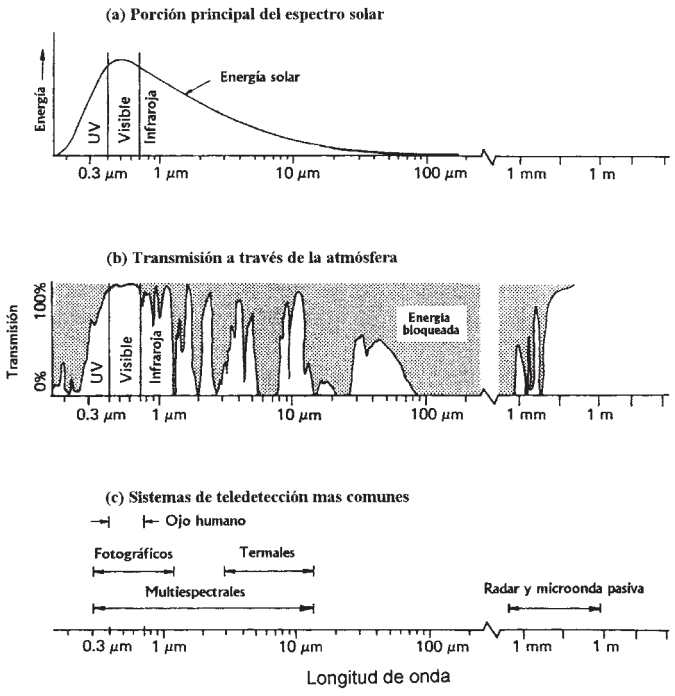


FIGURA 24.1 Características espectrales de: (a) la porción principal del espectro solar, (b) los efectos atmosféricos, y (c) los sistemas más comunes de teledetección. (Modificado de Lillesand & Kiefer 1994.)

energía reflejada o emitida por los objetos del suelo, menos la cantidad de energía nuevamente absorbida y disipada por la atmósfera al viajar las ondas electromagnéticas de la superficie terrestre a un sensor remoto. Dependiendo de sus características químicas y físicas, los objetos del suelo reflejan, absorben, transmiten y emiten, de manera distinta, la gama de ondas electromagnéticas que incide sobre ellos. Por ejemplo, las hojas de las plantas terrestres son percibidas por el ojo humano como verdes, porque la clorofila y otros pigmentos reflejan el verde, al tiempo que absorben otros colores, como el azul y el rojo. Son estas diferencias en la interacción entre las ondas electromagnéticas y los objetos terrestres las que permiten distinguir estos objetos utilizando telesensores.

Por ejemplo, la Figura 24.2 ilustra las diferencias en reflectancia de tres tipos comunes de objetos encontrados en la superficie terrestre: agua, suelo desnudo seco y vegetación viva. La poca reflectancia del agua en casi todas las longitudes de onda la hace muy fácil de distinguir de muchos otros objetos, puesto que se percibe como oscura en casi todas las longitudes de onda. Esta característica del agua puede afectar la reflectancia de la vegetación, según sea la condición hídrica de las plantas, o el hábitat que ocupan, lo que, a su vez, permite distinguir no sólo el tipo de cobertura terrestre, sino la condición fisiológica de las plantas que la componen (o sea, su condición hídrica). Como se indicó anteriormente, la poca reflectancia de la vegetación en la porción visible del espectro es el resultado de la absorción de la mayor parte de esta energía, excepto la verde, por los pigmentos fotosintéticos. Por otro lado, la vegetación viva refleja una gran cantidad de la porción del infrarrojo cercano. En contraste con la vegetación viva y el agua, la reflectancia del suelo desnudo seco es notoria en casi todas las longitudes de onda ilustradas. En resumen, si se obtienen medidas de reflectancia en las porciones del espectro donde mejor se distinguen ciertos objetos, podemos inferir la presencia de tales objetos desde largas distancias, aunque no se logren distinguir detalles sobre su forma y distribución espacial.

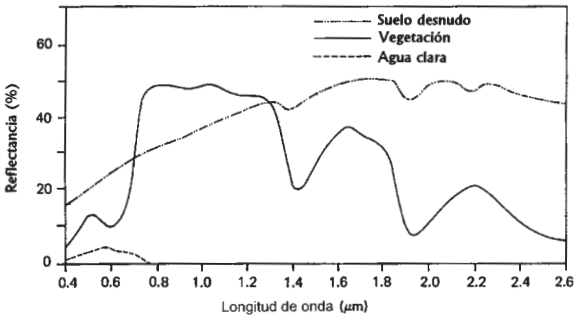


FIGURA 24.2 Patrones generalizados de respuesta espectral al suelo desnudo, la vegetación y el agua clara. (Modificado de Lillesand & Kiefer 1994.)

La Figura 24.2 representa una situación ideal para la teledetección, ya que las características de reflectancia de los objetos estudiados son contrastantes. La situación en la mayoría de los lugares estudiados es mucho más compleja, especialmente si los sensores que se utilizan sólo son capaces de captar una región estrecha del espectro electromagnético, pues es muy probable que las curvas de reflectancia se parezcan mucho más entre sí. Para reducir las semejanzas en la respuesta espectral de los diferentes objetos, conviene, entonces, realizar observaciones en una amplia gama del espectro.

Principales fuentes de datos teledetectados y métodos de procesamiento

Fotos aéreas

Las fotos aéreas en blanco y negro, también llamadas pancromáticas, fueron las primeras en proveer datos por teledetección. Fueron, también, las primeras en ser procesadas de manera sistemática. Las fotos aéreas en colores, por su parte, contienen los colores del espectro visible, y otras pueden contener parte del espectro infrarrojo (por eso se les llama también fotos infrarrojas o falso-color), lo que facilita la detección de ciertas características que no pueden ser detectadas por las fotos pancromáticas (p. ej., el estado fenológico de la vegetación).

Las fotos aéreas pueden obtenerse en papel fotográfico o en diapositivas. Estas últimas ofrecen una mayor definición, pero para su manipulación se necesita un equipo más especializado. La resolución espacial de las fotos aéreas depende de las características de la cámara, de la elevación a la que son tomadas y de las características de la película. Las características de las fotos se deciden de acuerdo con el propósito del estudio. Así, las fotos pancromáticas generalmente tienen mejor resolución espacial que las fotos a color o infrarrojas.

Cuando las fotos aéreas se toman con un alto grado de superposición (55-65%) entre fotos adyacentes obtenidas en un mismo vuelo, es posible observar los detalles del terreno en perspectiva tridimensional. Esta perspectiva tridimensional se logra con un instrumento óptico llamado estereoscopio, el cual posee dos sistemas de lentes que permiten el enfoque de la visión de cada ojo sobre un mismo punto del terreno en las dos fotos respectivas (estereopar). Esto, a su vez, permite distinguir mejor los objetos sobre el terreno y generar curvas de nivel y modelos computarizados de elevación del terreno.

Fotointerpretación

Las fotos aéreas se utilizan para una gran variedad de propósitos, entre ellos, el espionaje, la cartografía, la arqueología y los estudios de vegetación. La fotointerpretación permite distinguir varias características de los objetos, entre ellas: forma, tamaño, color o tono, textura, arreglo espacial, sombra, asociación con otros objetos y altura (esta última en el caso del uso de estereopares) (Lillesand & Kiefer 1994). Para crear mapas de vegetación, se comienza por construir una clave de los distintos tipos de cobertura y sus características. Esto se hace identificando los tipos de cobertura en las fotos, y verificándolos luego mediante visitas al campo (Kuchler 1967). Posteriormente, comienza el proceso de delinear los tipos de cobertura sobre láminas de acetato transparente colocadas sobre las fotos que se van a interpretar. Los mapas producidos pueden, entonces, ser digitalizados sobre una tabla digitalizadora para integrarlos a un Sistema de Información Geográfico (SIG; ver una descripción más adelante) o simplemente para trazar un mapa de cobertura. Tradicionalmente la delineación de los tipos de cobertura con ayuda de fotos aéreas se ha hecho de forma manual. Sin embargo, se han realizado intentos por automatizar la fotointerpretación utilizando técnicas de procesamiento de imágenes digitales. Una de estas técnicas se describe en la siguiente sección, e ilustra el caso de las imágenes multiespectrales (en este caso fotos aéreas infrarrojas).

La superposición de fotos aéreas puede brindar una buena cantidad adicional de información sobre el terreno en estudio. Varios programas o procesadores de imágenes (p. ej., ERDAS, PCI EASI/PACE) tienen la capacidad de extraer datos sobre la elevación del terreno a partir de estas fotos, y es posible obtener lo que se llama un "modelo digital de elevación". A su vez, este modelo puede analizarse con programas especializados de computadora para obtener información sobre distintas características ambientales de importancia ecológica, por ejemplo: elevación, pendiente, orientación, y otros parámetros relacionados con la hidrografía del terreno. Además, esta información puede combinarse con los datos teledetectados para lograr una delineación más precisa de los tipos de cobertura del terreno (Duhaime *et al*. 1997). Por ejemplo, ciertos tipos de bosques como los manglares, se encuentran en un rango de elevación muy estrecho. Sin embargo, desde el punto de vista espectral pueden confundirse con otro tipo de vegetación que crece a otras elevaciones. Al combinar los datos teledetectados con los datos sobre elevación, se puede mejorar la discriminación de este tipo de vegetación.

Imágenes multiespectrales

Las fotos en colores contienen información multiespectral. Por ejemplo, una foto en color es el resultado de combinar los tintes azul, verde y rojo presentes en la película en cantidades que varían de acuerdo con el nivel de reflectancia de los objetos fotografiados dentro de esas porciones del espectro visible. Es posible, y a veces conveniente, separar el nivel de reflectancia de las porciones del espectro visible

contenidas en una foto en color mediante el barrido ("RGB scanning") con un barredor plano ("flat-bed scanner") comercial. Este proceso convierte la imagen en papel a una nueva imagen digital que puede, de ese modo, ser transferida a un procesador de imágenes (p. ej., ERDAS, Idrisi, PCI).

El proceso descrito en el párrafo anterior es análogo al proceso de obtención de datos teledetectados, en este caso, por un satélite. La energía que reflejan los objetos que se encuentran sobre la superficie terrestre es separada según su longitud de onda y dirigida a los sensores colocados en el satélite, los cuales emiten una señal eléctrica proporcional a la magnitud de la energía que les llega. Las señales eléctricas generadas por los sensores se almacenan en un archivo digital, ya sea en el satélite (de manera temporal), o se envian de manera inmediata a una estación terrestre. Una señal eléctrica individual corresponde a la detección por parte de un elemento del sensor de la energía medida en una porción del espectro y procedente desde un área específica en la superficie terrestre. Algunos de los instrumentos de teledetección en barrido (tipo "scanner") contienen muchos sensores acomodados en fila para medir la energía electromagnética y cada fila de sensores está alineada perpendicularmente a la dirección del barrido. El tamaño real del área (en la superficie terrestre) detectada por un elemento cuadrado del sensor corresponde al elemento espacial mínimo –o píxel– de la imagen digital (Fig. 24.3). Es importante destacar que el tamaño de un píxel en la imagen varía según las características del sensor y la elevación del satélite o avión que transporta el sensor. Al conjunto de datos contenido en una sesión de barrido del satélite se le conoce como una "escena". Esta escena se compone de las señales detectadas en cada una de las bandas (o sea, las porciones del espectro detectadas por el sensor; Fig. 24.4) y organizada en una cuadrícula o malla ("grid") que contiene valores de reflectancia.

La Tabla 24.1 describe las principales características de algunos de los sistemas de teledetección. El usuario de datos teledetectados deberá planificar su trabajo sobre la base de los objetivos de su estudio y las características del sistema de teledetección más adecuado. En la Tabla 24.2 se mencionan algunos de los principales usos de varios sistemas de teledetección. Por su parte, la Tabla 24.3 menciona parte de la información que puede obtenerse a partir de la reflectancia detectada por las bandas del satélite Landsat TM ("Thematic Mapper") (aunque otros sistemas de teledetección con capacidad de detección en las mismas bandas permitirían la obtención de información similar).

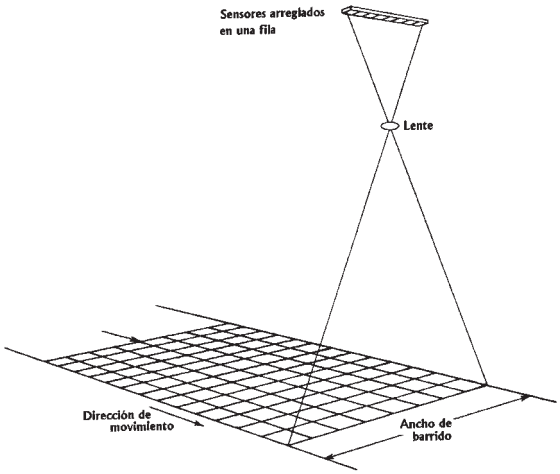


FIGURA 24.3 Diagrama simplificado de la adquisición de datos teledetectados mediante barrido. El lente y la fila de sensores ilustrados estarían dentro del instrumento sensor, y éste, a su vez, estaría colocado en un avión o un satélite. El diagrama muestra una fila de sensores con ocho elementos. (Modificado de Lillesand & Kiefer 1994.)

Interpretación de imágenes

Las imágenes teledetectadas suelen utilizarse para crear mapas temáticos de la superficie terrestre, o sea, mapas que ilustran un tema específico, por ejemplo: tipos de vegetación, formaciones geológicas, carreteras o densidad poblacional. Los mapas temáticos se pueden trazar mediante la técnica conocida como "procesamiento de imágenes" (es importante recalcar que las imágenes crudas producidas por los telesensores contienen varios tipos de errores y distorsiones y por lo tanto, requieren de un pre-

TABLA 24.1 Principales características de algunos sistemas de teledetección. La cuarta columna indica la resolución radiométrica de los sensores (un valor de 8 corresponde a 2^8, o sea, los intervalos del 0 al 255, mientras que un valor de 6 corresponde a los intervalos del 0 al 63).

Banda	Ancho de banda (µm)	Resolución espacial (m)	Bits/píxel	Resolución temporal (días)	Elevación (km)	Ancho de barrido (km)
Landsat MSS						
4	0.50 – 0.60	80	6 – 8	18	917	185
5	0.60 – 0.70					
6	0.70 – 0.80					
7	0.80 – 1.10					
8	10.4 – 12.6	240				
Landsat TM						
1	0.45 – 0.52	30	8	16	705	185
2	0.52 – 0.60	30				
3	0.63 – 0.69	30				
4	0.76 – 0.90	30				
5	1.55 – 1.75	30				
6	10.4 – 12.5	120				
7	2.08 – 2.35	30				
NOAA (AVHRR)						
1	0.58 – 0.68	1,100	8	Diario	845 – 861	2 700
2	0.73 – 1.10					
3	3.55 – 3.93					
4	10.3 – 11.3					
5	11.5 – 12.5					
Spot Multiespectral						
1	0.50 – 0.59	20	8	Variable	832	60
2	0.61 – 0.68					
3	0.79 – 0.89					
Pancromático						
1	0.51 – 0.73	10	8	Variable	832	60
NASA (CAMS)						
1	0.42 – 0.52	Variable	8	Variable	Variable	Variable
2	0.52 – 0.60					
3	0.60 – 0.63					
4	0.63 – 0.69					
5	0.69 – 0.76					
6	0.76 – 0.90					
7	1.55 – 1.75					
8	2.08 – 2.35					
9	10.5 – 12.5					
ERS-1						
Modo de imagen	5.3 GHz	30	8	35	785	100
Modo de onda	5.3 GHz	30	8	35	785	9.6 – 12
RADARSAT (SAR) Varios modos	5.3 GHz (banda C)	9 – 100	-	4 – 6	793 –821	45 – 510

TABLA 24.2 Principales usos de los sistemas de teledetección en los estudios ecológicos

Sistema	Usos
Landsat MSS	Cartografía regional de usos del terreno. Permite la discriminación de tipos generales de vegetación. Es un sistema que se ha empleado por varias décadas, por lo que, cuando se trata de detectar cambios en el uso del terreno, permite una amplitud temporal mayor que otros sistemas.
Landsat TM	Cartografía regional de usos del terreno. La discriminación de tipos de vegetación es mejor que la de Landsat MSS, debido a su mayor resolución espacial.
NOAA (AVHRR)	Debido a su baja resolución espacial, este sistema no permite discriminar entre diferentes tipos de vegetación, pero su ancho de barrido permite la cartografía global de la productividad terrestre.
Spot multiespectral	Su resolución espacial es mayor que la de los sistemas Landsat, por lo que ofrece un mejor contraste entre los objetos que detecta, pero su menor resolución radiométrica limita su uso para discriminar tipos de vegetación.
Spot pancromática	Tiene una mayor resolución espacial que los sistemas anteriores, lo que le permite una mejor discriminación de objetos lineales, como ríos y carreteras. En combinación con otros sistemas de mayor resolución radiométrica es de gran utilidad para cartografiar los usos del terreno. También se emplea para generar modelos digitales de elevación del terreno.
Sistemas de radar	Su capacidad para penetrar nubes y su poder para detectar objetos en ausencia de luz le concede una gran ventaja sobre los sistemas anteriores, especialmente en las áreas tropicales lluviosas. Estos sistemas se han utilizado para detectar diferentes tipos de vegetación, y se considera que tienen mucho potencial para discriminar ciertas características estructurales de los bosques.

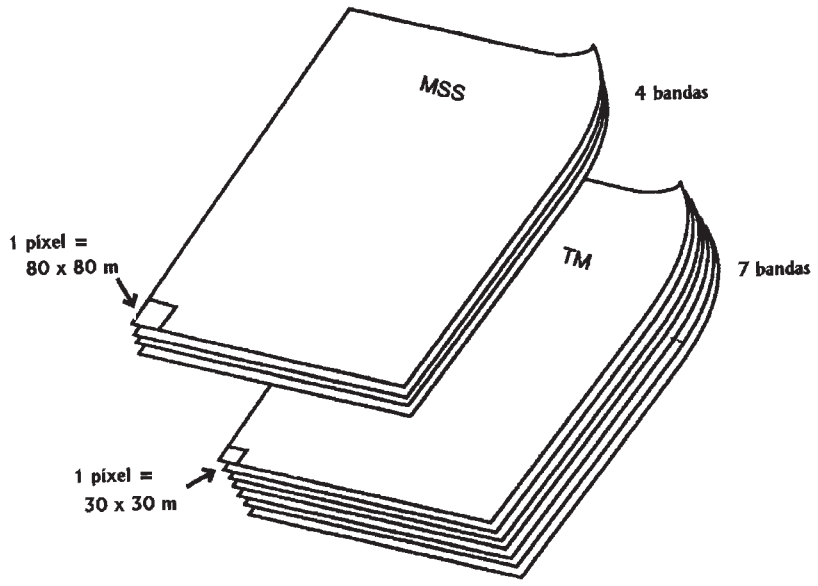


FIGURA 24.4 Diagrama que compara algunas características de los datos obtenidos por instrumentos Landsat MSS y Landsat TM. El tamaño de los cuadrados que ilustran un píxel de cada escena se ha exagerado. Como se ve, los datos Landsat varían en resolución espacial y resolución espectral, pero poseen el mismo ancho y largo de escena (ver Tabla 24.1; modificado de ERDAS 1991)

TABLA 24.3 Información obtenida a partir de la reflectancia detectada en las bandas del satélite Landsat TM.

Número de banda	Porción del espectro	Información obtenida
1	Azul	Permite analizar el uso dado al terreno y las características del suelo y la vegetación.
2	Verde	Corresponde a la reflectancia verde de la vegetación saludable.
3	Roja	Es una de las bandas más importantes para discriminar la vegetación. Además, permite delinear tipos de suelo y formaciones geológicas.
4	Infrarroja cercana	Permite detectar la cantidad de biomasa de la vegetación. Es útil para identificar cosechas y para destacar el contraste entre una cosecha y el suelo, o entre el terreno y el agua.
5	Infrarroja media	Esta banda es sensible al contenido de agua en las plantas. Permite estudiar el efecto de la sequía en las plantas. También permite discriminar nubes, nieve y hielo.
6	Infrarroja térmica	Mide la radiación infrarroja emitida por la superficie de los objetos, lo que permite estimar su temperatura. Es útil para localizar actividad geotérmica, para clasificar tipos de vegetación, detectar estrés en la vegetación y, también, para realizar estudios sobre la humedad líquida del terreno.
7	Infrarroja media	Permite discriminar formaciones geológicas. Particularmente eficaz cuando se trata de determinar zonas de alteración hidrotérmica en las rocas.

procesamiento para reducir o eliminar dichos errores; se refiere al lector a uno de los textos sugeridos en la Introducción para ver más detalles sobre estos procedimientos).

Ahora bien, al crear un mapa temático, las imágenes se pueden procesar de dos maneras: mejoramiento ("image enhancement") y clasificación espectral. La primera se puede utilizar simplemente para visualizar mejor, en la pantalla, el contenido de la imagen. Para ello, se emplea la técnica denominada ajuste del contraste ("contrast stretching"). Como se observa en el histograma de la Figura 24.5a, los valores de reflectancia de la escena están casi completamente limitados a los valores más bajos dentro del rango de 0 a 255 (en una escala de grises, el 0 corresponde a negro, 255, a blanco). Por lo tanto, al presentar estos datos en la pantalla es casi imposible distinguir la variedad de tipos de cobertura (hay muy poca variabilidad en los valores de reflectancia). Al aplicar un ajuste, se elimina el 2.5% de los valores más bajos y el 2.5% de los valores más altos, y se reasigna el resto de los valores a toda la gama de valores entre 0 y 255. El resultado es una imagen con mucho mas contraste entre los distintos tipos de cobertura (Figura 24.5b), ya que los valores de los píxeles están mejor distribuidos. La Figura 24.5c muestra un segundo tipo de ajuste de contraste, denominado ecualización ("histogram equalization"). En este ajuste se intentan distribuir de la manera más equitativa posible todos los píxeles de la imagen entre los valores de gris disponibles. Es importante mencionar que en general este tipo de mejoramiento de imagen no es adecuado si se pretende hacer otro tipo de análisis con estos datos. Sin embargo, un ajuste de imagen puede terminar siendo el tipo de procesamiento principal para completar un mapa temático. Eso fue precisamente lo que hicieron Tuomisto *et al*. (1994) en una región de la Amazonia peruana: obtener una mejor clasificación de los tipos de vegetación y de las formaciones geológicas utilizando imagenes ecualizadas.

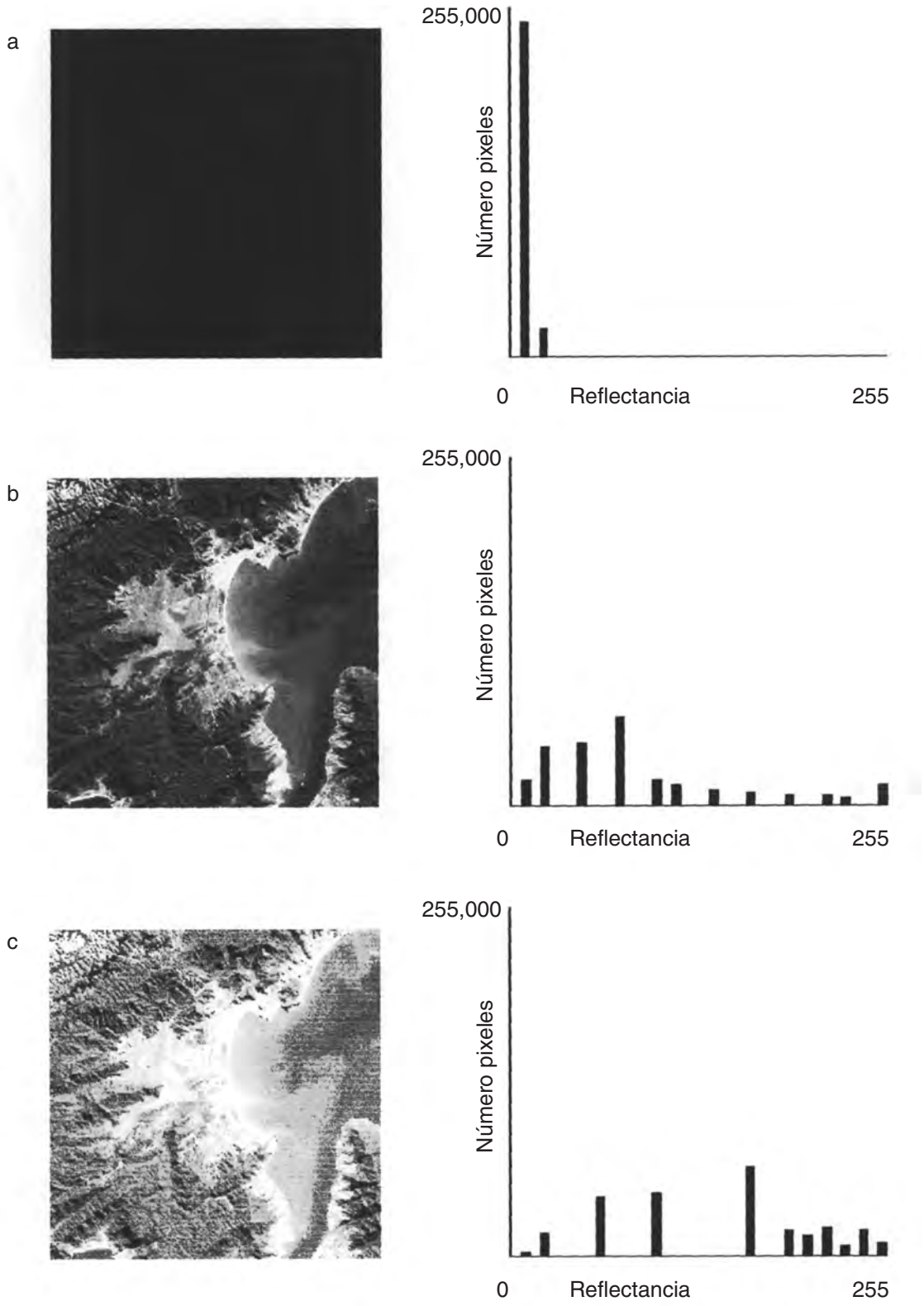


FIGURA 24.5 Efecto del "ajuste de contraste" en la banda 2 de una imagen Landsat MSS de Porto Novo, Brasil: (a) banda 2 sin ajustar, (b) banda 2 con ajuste lineal con 2.5% de saturación, y (c) banda 2 con ecualización. Al lado de cada imagen aparece el histograma de los valores de reflectancia luego de haber ajustado la imagen. El área ilustrada es solo una porción del área cubierta por la escena completa.

Otro tipo de mejoramiento de imágenes que resulta de gran utilidad en los estudios ecológicos consiste en utilizar dos o más bandas de una misma escena. El producto de la manipulación de estos datos es una nueva imagen, cuyos píxeles contienen, por ejemplo, los valores de un índice de vegetación (o de alguna otra característica del terreno). El índice *NDVI* ("Normalized Difference Vegetation Index") es uno de los más utilizados, por lo que se describe a continuación.

La Figura 24.6 muestra que la reflectancia de la vegetación viva es mucho más baja en la región del rojo que en el infrarrojo cercano, mientras que la reflectancia de la vegetación muerta, o el suelo desnudo, es más alta en el rojo y más baja en el infrarrojo cercano. Estas diferencias en reflectancia permiten distinguir estos tipos de cobertura terrestre con relativa facilidad. Es más, estas diferencias en reflectancia permiten estimar parámetros de interés ecológico tales como biomasa, productividad, índice de área foliar y porcentaje de cobertura vegetal. Una manera de estimar algunos de estos parámetros es calculando el índice *NDVI*, para lo cual se utiliza cada uno de los valores de los píxeles de, por ejemplo, las bandas 5 y 6 de imágenes de satélite Landsat MSS (correspondientes a las porciones roja e infrarroja cercana del espectro, respectivamente):

$$NDVI_{MSS} = (MSS6 - MSS5) / (MSS6 + MSS5)$$

Los valores de este índice varían entre -1 y 1. Por lo general, las áreas con vegetación verde arrojan valores altos, mientras que las nubes, los cuerpos de agua y la nieve tienden a mostrar valores negativos. Las rocas y el suelo desnudo resultan en valores cercanos al cero. Este índice tiene ciertas ventajas sobre otros índices más simples y es que tiende a compensar las diferencias en iluminación, pendiente y orientación (Lillesand & Kiefer 1994). Aunque el índice *NDVI* fue inicialmente propuesto para imágenes Landsat MSS (Rouse *et al*. 1973) también puede calcularse de manera similar usando bandas de regiones similares del espectro presentes en otros tipos de imágenes (p. ej., Landsat TM).

Debido a la relación existente entre el índice *NDVI* y varios parámetros ecológicos

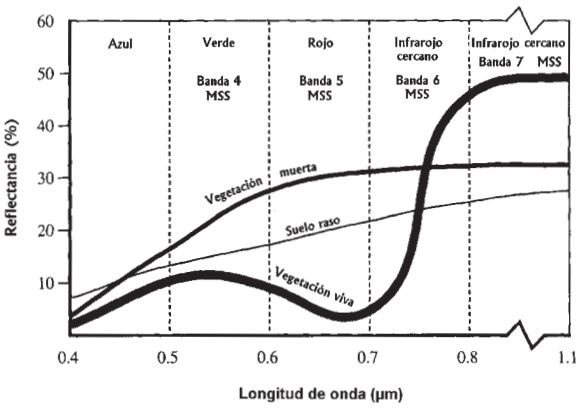


FIGURA 24.6 Respuesta espectral de la vegetación verde, de la vegetación muerta y del suelo desnudo, según las bandas del espectro electromagnético detectadas por los sensores del satélite Landsat MSS. Nótese que las principales diferencias en respuesta espectral entre los objetos ilustrados se dan en las porciones roja e infrarroja cercana. (Modificado de Jensen 1996.)

mencionados anteriormente, este índice ha sido utilizado para estudiar procesos tales como la deforestación y la fenología (Lillesand & Kiefer 1994). Además, se ha utilizado para hacer mapas de productividad primaria terrestre. Sin embargo, algunos estudios en la zona tropical sugieren que otros índices pueden estar mejor correlacionados con características de la vegetación que el *NDVI*. Por ejemplo, Foody *et al*. (1996a) encontraron coeficientes de correlación considerablemente mayores entre otros índices y la densidad de fustes y el área basal de bosques en Ghana, que con el *NDVI*.

Clasificación espectral

Una de las técnicas más extendidas para crear mapas temáticos es la clasificación espectral. Generalmente esta técnica utiliza tres o más bandas de datos espectrales de un sistema de teledetección. En su forma más simple, esta técnica consiste en asociar la información espectral contenida en las bandas utilizadas, con las posibles clases de cobertura de interés. Mediante el uso de una regla de asignación, a cada píxel de la imagen se le asigna un valor correspondiente a la clase de cobertura determinada en las subáreas.

Se puede distinguir entre dos tipos de clasificación: clasificación supervisada y clasificación no-supervisada. En una clasificación supervisada, primero se identifican –en la imagen– varias subáreas de cobertura conocida (o sea, determinadas de antemano en el campo o utilizando fotos aéreas), llamadas campos de entrenamiento ("training sites"). Los valores de reflectancia de los píxeles incluidos en estas subáreas se utilizan para determinar la clase o rúbrica espectral de los objetos que se quieren representar en el mapa temático. Las rúbricas espectrales así producidas se utilizan luego para clasificar todos los píxeles de la imagen. Este proceso se describe en detalle más adelante.

En el caso de la clasificación no supervisada, las rúbricas espectrales se generan mediante un algoritmo que reconoce agrupaciones de datos espectrales ("clusters"). Desplegando en la pantalla cada agrupación individualmente, el (o la) analista decide luego a cuál objeto o cobertura del suelo corresponde cada grupo de datos.

Clasificación supervisada

El proceso de clasificación supervisada se divide en cuatro etapas principales: definición de campos de entrenamiento, extracción de estadísticas de rúbricas ("rúbricas espectrales"), clasificación de la imagen y verificación.

Definición de campos de entrenamiento

Los campos de entrenamiento son áreas de la escena cuyo tipo de cobertura se conoce realmente. Para definir estas áreas primero es necesario conocer de antemano su localización en la escena, y segundo, es necesario presentar la escena en la pantalla con suficiente contraste entre los distintos tipos de cobertura para poder encontrar esos campos de entrenamiento. El primero de los requisitos puede cumplirse ya sea visitando el terreno y anotando las áreas en mapas, utilizando fotos aéreas recientes, o bien, visitando el terreno con un aparato de *GPS* ("Global Positioning System") para obtener las coordenadas de dichas áreas. Para presentar la escena con suficiente contraste existen diferentes opciones, dependiendo del programa de computador que se esté usando. Por lo general se realiza un ajuste de contraste y se genera una imagen de composición (p.ej., en varios procesadores de imágenes es posible generar una imagen en color combinando las tres bandas de datos espectrales correspondientes a las porciones azul, verde y roja del espectro).

El investigador debe obtener campos de entrenamiento que contengan poca variación de los datos espectrales (rúbricas "puras") para cada clase de cobertura. Esto se puede lograr evitando seleccionar áreas que tengan una mezcla de clases de cobertura o que contengan diferentes condiciones de iluminación y humedad. También se recomienda que para cada clase de entrenamiento se incluyan suficientes píxeles de tal manera que al menos incluyan diez veces el número de bandas que serán utilizadas en la clasificación. Esto permitirá un estimado más preciso de la media y la varianza de los valores de reflectancia.

Extracción de estadísticas de rúbricas

Estas estadísticas se obtienen a partir de los valores de reflectancia de cada banda utilizada para los píxeles contenidos en los campos de entrenamiento. Algunas de estas estadísticas incluyen: los valores mínimo, máximo y promedio en cada banda, y la matriz completa de varianza y covarianza (una herramienta matemática usada para realizar análisis tales como regresiones lineales) para cada conjunto de bandas por clase de campo de entrenamiento. Estas estadísticas serán utilizadas más adelante para completar el proceso de clasificación.

Clasificación de la imagen

Una vez reconocido el patrón espectral –o rúbrica espectral– de las coberturas de interés, hay que asignar cada píxel de la imagen a una de estas rúbricas. Para tal fin se han desarrollado varias reglas de decisión o algoritmos de clasificación. Se presentará brevemente un algoritmo de clasificación sencillo: mínima distancia a las medias ("minimum distance to means"). Para la descripción de otros algoritmos de clasificación se refiere al lector a textos sobre

el tema (p. ej., Jensen 1996). Es importante hacer notar que existen dos tipos de clasificadores espectrales: clasificadores rígidos ("hard classifiers"; en los que se asigna una sola clase de cobertura a cada píxel) y clasificadores difusos ("soft classifiers"; en los que se asigna a cada píxel el grado de pertenencia a una clase de cobertura). En esta sección discutiremos solamente los clasificadores rígidos.

Para ilustrar el clasificador de mínima distancia a las medias se utilizará un gráfico de solo dos ejes, cada uno correspondiente a la reflectancia detectada en dos bandas de una escena. Sin embargo, es importante aclarar que, en general, en el proceso de clasificación de imágenes, se utilizan tres o más bandas. Aunque es difícil ilustrar más de dos ejes en una gráfica, los algoritmos utilizados por el computador son capaces de hacer los cálculos necesarios independientemente del número de bandas utilizadas. La Figura 24.7 muestra dos reglas de asignación para los píxeles de una escena: utilizando solamente la distancia euclideana, o utilizando unidades de desviación estándar. Si se empleara la opción de distancia euclideana, el clasificador asignaría el píxel (ilustrado como un punto en la porción superior derecha de la Fig. 24.7a) a la categoría "arena", pues la media de esta categoría le queda más cerca a este píxel (Fig. 24.7b). Sin embargo, la distribución de los valores de reflectancia de los píxeles en los campos de entrenamiento de la categoría "bosque caducifolio" es más dispersa que la de los campos de la categoría "arena". Si en lugar de la distancia euclidiana se toman unidades de desviación estándar, el píxel sin asignar tiene mayor afinidad con la categoría de "bosque caducifolio" (Fig. 24.7c). Este ejemplo demuestra que el resultado de una clasificación depende de varios factores, entre ellos la regla de decisión.

Verificación de la clasificación

La etapa final del proceso de clasificación consiste en estimar el porcentaje de píxeles asignados por error a las distintas clases de cobertura. En esta etapa se compara la asignación de varios píxeles de la imagen clasificada con la cobertura real en el terreno de algunas áreas visitadas (o sea, campos de verificación). Con estos datos se genera una matriz de errores (o de confusión) y a partir de estos datos se calculan medidas de los errores de omisión y comisión, confiabilidad global de la clasificación, y otros índices estadísticos útiles para evaluar la clasificación. Es importante señalar que los campos de entrenamiento no deben ser utilizados como campos de verificación, pues los primeros no son independientes de la clasificación obtenida y de utilizarse se estimaría una confiabilidad sesgada. Jensen (1996) ha sugerido una regla estadística para establecer el número de campos de verificación.

Imágenes de radar

Los sistemas de teledetección discutidos hasta el momento se clasifican como pasivos (p. ej., Landsat TM, AVHRR) porque sus sensores sólo actúan como receptores de ondas reflejadas (y en algunos casos emitidas) por los objetos de la superficie terrestre. Por esta razón, dichos sistemas de teledetección se conocen también con el nombre de "sensores ópticos", y las imágenes que generan son conocidas como "imágenes ópticas". Otro tipo de sistemas de teledetección que se utiliza cada vez con más frecuencia en las regiones tropicales son los sistemas de radar, los cuales, junto con los datos láser (o "Lidar"), corresponden a la categoría más general de sistemas activos. A diferencia de los sistemas pasivos, el instrumento de teledetección de los sistemas activos envía una señal (ondas electromagnéticas de radar en el primer caso, y ondas electromagnéticas de láser en el segundo) hacia el objeto o área de interés. Esta señal será reflejada (o sea, retrodispersada) por el objeto en el suelo y finalmente detectada por el sensor.

Los sistemas de radar actúan en la porción de microonda del espectro electromagnético, entre las longitudes de onda de 0.75 cm hasta 100 cm. Esta gama de longitudes de onda hace que los sistemas de radar sean particularmente importantes en las regiones tropicales. Por ejemplo, algunas de estas ondas electromagnéticas son capaces de penetrar nubes, otras pueden penetrar el dosel del bosque, y otras más pueden penetrar las primeras capas del

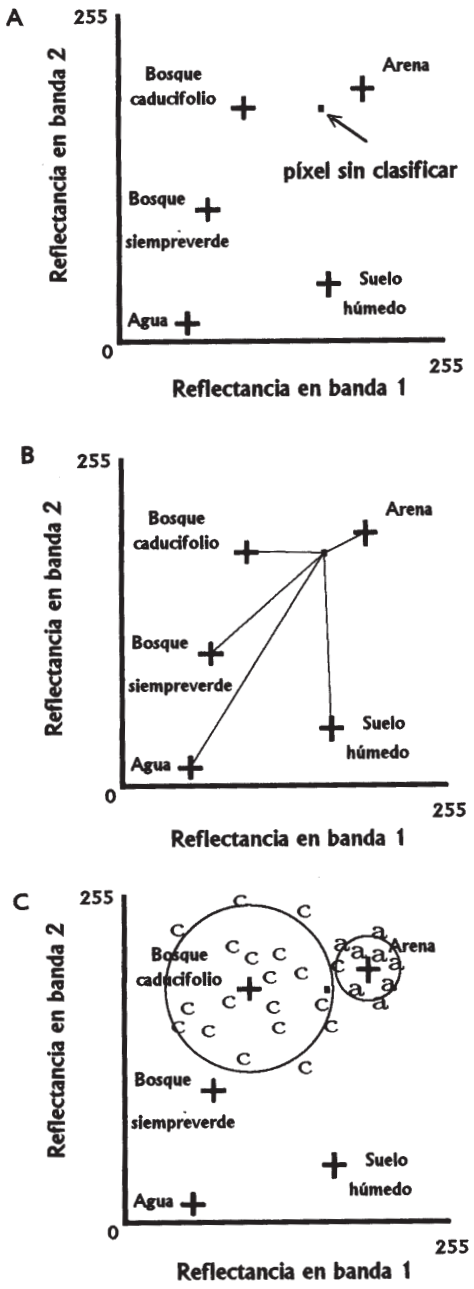


FIGURA 24.7 Ejemplo del uso del clasificador de mínima distancia a las medias. **A** ilustra la posición de las medias de cada clase espectral en dos bandas de una escena y la posición de un píxel cuya pertenencia se desconoce. **B** señala que el píxel desconocido se asignaría a la clase "arena", por ser esta la clase cuya media le queda más cercana. Sin embargo, al observar en **C** las posiciones de los píxeles contenidos en los campos de entrenamiento de las clases "arena" (a) y "bosque caducifolio" (c) se ve que es más apropiado asignar el píxel desconocido a la clase "bosque caducifolio", por estar localizado dentro del círculo que define una desviación estándar de esa nube de píxeles.

suelo. Esto permitiría obtener información sobre el tipo de cobertura y, además, tiene el potencial de ofrecer información sobre la estructura de la vegetación (Foody & Curran 1994).

Visualmente las imágenes de radar son muy distintas a las que se obtienen con sensores ópticos: por lo general se ven moteadas y los objetos presentes en el área de estudio tienen poca definición. Para procesar los datos de radar, entonces, es necesario emplear técnicas distintas. Algunas de estas técnicas intentan reducir el moteado por medio de filtros de píxeles, con el fin de mejorar la definición de los objetos presentes en la imagen. Otras, emplean la clasificación espectral siguiendo un proceso similar al que se utiliza en imágenes ópticas, pero sustituyendo las bandas espectrales de la clasificación espectral óptica por varias imágenes producto de una banda de radar procesada con filtros de varios tipos.

Las imágenes de radar se pueden obtener por varios sistemas de sensores. Algunos de estos sensores se pueden colocar en aviones, en los transbordadores espaciales, o en satélites. Estos sensores pueden operar en una o más bandas de microondas del espectro electromagnético. Es más, los datos de cada una de estas bandas se pueden obtener en cuatro combinaciones posibles: enviada y recibida horizontalmente (HH-polarizada), enviada horizontalmente y recibida verticalmente (HV-polarizada), enviada y recibida verticalmente (VV-polarizada), o enviada verticalmente y recibida horizontalmente (VH-polarizada). La polarización de cada tipo de radiación puede realzar distintas características de un mismo objeto presente en el terreno.

Uso de datos teledetectados en estudios de ecología de bosques tropicales

Los datos teledetectados han encontrado una gama muy amplia de usos en los estudios de ecología de los bosques tropicales. Una lista

parcial basada en los estudios que se han publicado recientemente incluye:

1. Detección de cambios en cobertura terrestre: deforestación (Apan & Peterson 1998, Downton 1995, Kummer 1992, Lambin 1997, Lambin & Ehrlich 1997, Rignot *et al*. 1997, Saatchi *et al*. 1997, Sader & Joyce 1988, Shimabukuro *et al*. 1998); sucesión secundaria (Boyd *et al*. 1996, Foody & Curran 1994, Kimes *et al*. 1998, Lucas *et al*. 1993, Luckman *et al*. 1997, Mausel *et al*. 1993, Palubinskas *et al*.1995, Rignot *et al*. 1997, Steininger 1996, Yanasse *et al*. 1997); fenología (Bohlman *et al*. 1998, Roberts *et al*. 1998) y cambios en ecotonos bosque-sabana (Guerra *et al*. 1998).
2. Modelos espaciales: de cobertura forestal (Lambin 1997, Ludeke *et al*. 1990), y de relaciones ambiente-vegetación (Mackey 1993).
3. Determinación de patrones de paisaje: fragmentación de hábitats (Blanco Jorge & García 1997, Chatelain *et al*. 1996, Skole & Compton 1993).
4. Integración a Sistemas de Información Geográfica para manejo de recursos (Apan 1997, Lakshmi *et al*. 1998).
5. Meteorología: balances de radiación (Christopher *et al*. 1998)
6. Perturbaciones: fuegos (Christopher *et al*. 1998, Eva & Lambin 1998, Russell Smith *et al*. 1997), inundaciones (Hamilton *et al*. 1996), y claros en el dosel (Eva *et al*. 1995).
7. Inventarios: de biodiversidad (Fuller *et al*. 1998, Rey-Benayas & Pope 1995); de bosques (Conway 1997, Foody & Hill 1996, Foody *et al*. 1997, García & Alvarez 1994, Hardin & Long 1995, Hill & Foody 1994, Jeanjean & Achard 1997, Mayaux & Lambin 1995, Mayaux *et al*. 1998, Pope *et al*. 1994, Tuomisto *et al*. 1994); de carbono (Demoraes *et al*. 1998), y de hábitats de aves (Imhoff *et al*. 1997).
8. Estudios de ecosistemas: ciclo de carbono (Demoraes *et al*. 1998, Foody *et al*. 1996b, Murdiyarso & Wasrin 1995), ciclo del agua (Vorosmarty *et al*. 1996), propiedades biofísicas (Foody *et al*. 1996a) y relaciones vegetación-sustrato (Paradella *et al*. 1994).

Teledetección de cambios sucesionales

La preocupación sobre los cambios que se observan en el planeta debido al aumento del dióxido de carbono en la atmósfera ha llevado a científicos de diversas disciplinas a identificar y medir las principales fuentes y sumideros de esta sustancia en la biosfera. Al contabilizar las fuentes y sumideros conocidos se ha encontrado que estas cantidades no se balancean a nivel global, ya que existe una gran cantidad de carbono que se desconoce donde está siendo acumulado (el carbono faltante) (Downing & Cataldo 1992). Algunos científicos sugieren que los bosques en estado de recuperación (bosques secundarios), sobre todo en las latitudes no tropicales, pueden dar cuenta de gran parte del carbono faltante (Dixon *et al*. 1994). Por un tiempo se consideró que las regiones tropicales eran únicamente fuentes de carbono, debido a la rápida deforestación y a la quema de bosques, pero varios científicos han sugerido que algunos procesos que tienen lugar en las regiones tropicales también podrían contribuir a la absorción de carbono (Lugo 1992), en particular los que tienen lugar en las áreas deforestadas a las que se les permite seguir el proceso de sucesión secundaria (Brown & Lugo 1990). Por lo tanto, varios especialistas en teledetección se han dado a la tarea de refinar las técnicas apropiadas para detectar estos bosques sucesionales.

Ya antes de 1990 los estudios de teledetección de cambios en la cobertura de los bosques tropicales eran capaces de distinguir, con precisión razonable, un área de bosque primario de un área deforestada. Posteriormente, y utilizando imágenes provenientes del satélite Landsat TM, Moran *et al*. (1994) advirtieron la pérdida, tanto de bosques primarios como de

varias categorías cualitativas de bosques secundarios en algunas porciones de la Amazonia brasileña. Sin embargo, estos autores tuvieron dificultades para diferenciar ciertas clases de edad (aproximadamente > 20 años luego del abandono) de los bosques sucesionales (con respecto al bosque primario). Tal situación se debió al uso de imágenes de baja resolución espacial, tales como *AVHRR* y Landsat MSS. De hecho, Rignot *et al*. (1997) señalan que la detección de bosques sucesionales por medio de imágenes teledetectadas enfrenta tres dificultades principales: (1) no todas las etapas sucesionales pueden diferenciarse con facilidad; (2) la alta nubosidad presente en las áreas tropicales es una interferencia muy frecuente; y (3) los sensores ópticos (p. ej., *AVHRR*, Landsat), a diferencia del radar, no son muy buenas herramientas para estimar ciertas características estructurales de los bosques, tales como la densidad de los tallos y la biomasa. Si se obtienen imágenes ópticas libres de nubes, es posible separar las distintas etapas de sucesión de una misma área a partir de datos obtenidos en una secuencia continua de varios años (ver Recuadro 24.1). Sin embargo, esta estrategia sólo se puede llevar a cabo en áreas relativamente pequeñas, por el costo que significa adquirir muchas imágenes de un mismo sitio. Entre las estrategias que se han sugerido para estimar las etapas sucesionales a partir de imágenes obtenidas en un solo año están las siguientes: (1) determinar aquellas características espectrales que más se correlacionan con ciertas características estructurales de la vegetación, las cuales, a su vez, se correlacionan con determinados estadios sucesionales; (2) clasificar los estadios sucesionales utilizando imágenes de radar; y (3) clasificar las etapas sucesionales utilizando una combinación de imágenes ópticas y de radar. La primera estrategia puede estar contenida dentro de las últimas dos. La segunda y tercera estrategias tienen la ventaja de tener pocas limitaciones debido a condiciones de nubosidad o bruma.

Estrategia #1

Brown y Lugo (1990) mostraron que en los bosques tropicales la biomasa foliar y la biomasa leñosa aumentan de manera muy rápida recién abandonado un terreno, y luego se acumula más lentamente en un proceso que puede tardar varias décadas (ver Fig. 23.6). En los bosques de las zonas templadas se ha observado una correlación alta entre la biomasa de hojas y el *NDVI*, pero en las zonas tropicales este tipo de estudios no ha dado resultados satisfactorios (Foody & Curran 1994, Sader *et al*. 1989).

Por otra parte, Foody & Curran (1994) señalan que los datos de radar tienen el potencial para detectar biomasa foliar, biomasa leñosa y textura del dosel (ver Fig. 24.8). Por ejemplo, Imhoff *et al*. (1997) encontraron, en una región tropical de Australia, una alta correlación entre la retrodispersión en la banda *C* (3.75 – 7.5 cm; HV-polarizada) y el índice de área foliar; entre la

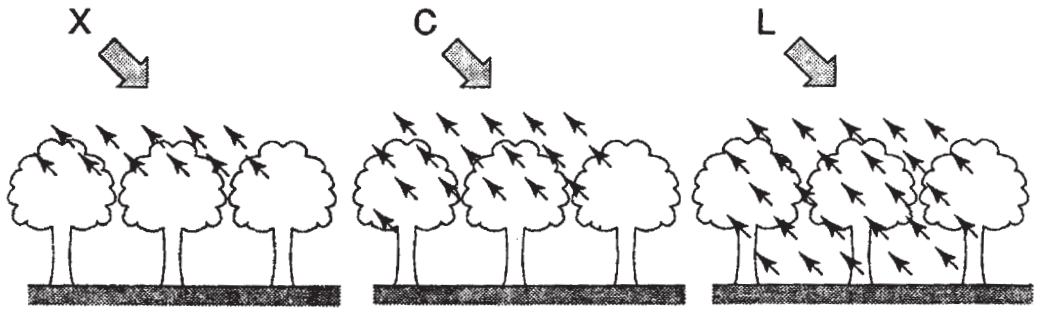


FIGURA 24.8 Interacción de las radiaciones emitidas por los sistemas de radar en las bandas *X*, *C*, y *L*. Las longitudes de onda aumentan desde la banda *X* a la banda *L*; por lo tanto, los factores que controlan la retrodispersión cambian desde los componentes del dosel –en la banda *X*– hasta los troncos y el suelo –en la banda *L*–. Las flechas anchas indican la dirección de la señal emitida desde el instrumento de radar, mientras que las flechas estrechas indican la dirección de retrodispersión. (Modificado de Foody & Curran 1994.)

Recuadro 24.1 Detección de etapas sucesionales del bosque con una secuencia temporal de imágenes ópticas.

Aunque con imágenes ópticas es relativamente sencillo distinguir entre un bosque primario y un terreno deforestado, con frecuencia los bosques tropicales secundarios muestran una respuesta espectral similar a la del bosque primario; de ahí que haya sido difícil detectar una secuencia sucesional con suficiente precisión (Lucas *et al.* 1993). Una alternativa es obtener una secuencia temporal de imágenes, estrategia que tiene dos variantes: una secuencia entrecortada o una secuencia anual. La primera es la menos costosa, pues emplea un menor número de imágenes; sin embargo, también es menos precisa, ya que no detecta algunos cambios de cobertura. Kimes *et al.* (1998) observaron que los errores en los estimados de biomasa hechos a partir de esta variante fluctuaron entre un 8 y un 23 %. Algunos estudios que han utilizado esta variante son: Lucas *et al.* (1993), quienes utilizaron imágenes de satélite Landsat, y Thomlinson *et al.* (1996) quienes utilizaron fotos aéreas. La otra variante toma una imagen por año durante el tiempo que dure el estudio. Esta variante fue empleada por Luckman *et al.* (1997), quienes recurrieron a imágenes de satélite Landsat TM para cotejar los resultados obtenidos por ellos mismos –a partir de una imagen de radar– sobre la edad de los bosques. La Figura 24.9 muestra un esquema generalizado para la detección de cambios en cobertura con una secuencia de datos teledetectados. Este esquema también serviría para detectar etapas sucesionales.

Luckman *et al.* (1997) utilizaron una secuencia de imágenes Landsat TM obtenida en 7 fechas distintas entre 1986 y 1992. Aquí solo se describirá la técnica empleada en las primeras 3 fechas. Aunque estos investigadores pudieron distinguir entre bosque primario, terreno recién aclarado y terreno recién abandonado, se simplificará la descripción considerando que solo se distinguieron dos categorías de cobertura (o sea, bosque primario y claro). Cada mapa corresponde al inicio del año indicado. La Figura 24.10 ilustra los mapas de cobertura para las tres fechas de 1986 a 1988. Nótese que el tamaño del área aclarada aumentó poco de 1986 a 1987, pero incrementó mucho entre 1987 y 1988. Sin embargo, no toda el área aclarada en un año dado permaneció aclarada al año siguiente. Por ejemplo, la península claramente visible al noreste del área de estudio en 1986 no fue detectada como un área clara en 1987, ni tampoco en 1988. Igual sucedió con otras dos áreas que fueron aclaradas en 1987 (al suroeste del área de estudio), las cuales no fueron detectadas como tal en 1988. Para determinar las distintas etapas sucesionales presentes en el año más reciente, se combinan los tres mapas de cobertura mediante un análisis lógico de clasificación cruzada, el cual produce un mapa con todas las transiciones ocurridas de año a año. Primero se combinan los mapas de las primeras dos fechas y, por último, se combinan el producto de esta primera combinación con el mapa de la tercera fecha. Las combinaciones posibles de cada combinación lógica serían las siguientes:

Categoría de combinación	Primera combinación		Segunda combinación		
	1986	1987	1986	1987	1988
1	bosque	bosque	bosque	bosque	bosque
2	claro	bosque	claro	bosque	bosque
3	bosque	claro	bosque	claro	bosque
4	claro	claro	claro	claro	bosque
5	bosque	bosque	claro		
6	claro	bosque	claro		
7	bosque	claro	claro		
8	claro	claro	claro		

Aunque con estas tres fechas el número máximo de combinaciones posibles es ocho, las combinaciones relevantes para un mapa que represente los cambios ocurridos en la vegetación serían las categorías 1 (correspondiente a bosque maduro) y 2 (correspondiente a terreno abandonado en 1986), la unión de las categorías 3 y 4 (correspondiente a terreno abandonado en 1987) y la unión de las categorías 5 a la 8 (correspondiente a terreno claro en 1988). Este tipo de análisis puede ser mucho más detallado y brindar mucho más información de relevancia ecológica. Por ejemplo, si se tuviesen mapas de otros tipos de cobertura (p.ej., distintos tipos de cultivos) para cada fecha, se tendría la capacidad de distinguir áreas que han sido abandonadas luego de utilizar el terreno para distintos usos, un factor que puede modificar la trayectoria de la sucesión secundaria (Zimmerman *et al.* 1995; ver capítulo 23).

retrodispersión en la banda *L* (15 – 30 cm; VV-polarizada) y la media del índice de área/volumen de ramas, y entre la retrodispersión en la banda *P* (30 – 100 cm; VV-polarizada) y la media del índice de área/volumen de troncos.

Estrategia #2

En un estudio sobre sucesión secundaria en un área de Amazonia, Yanasse *et al*. (1997) fueron capaces de distinguir varios estadios

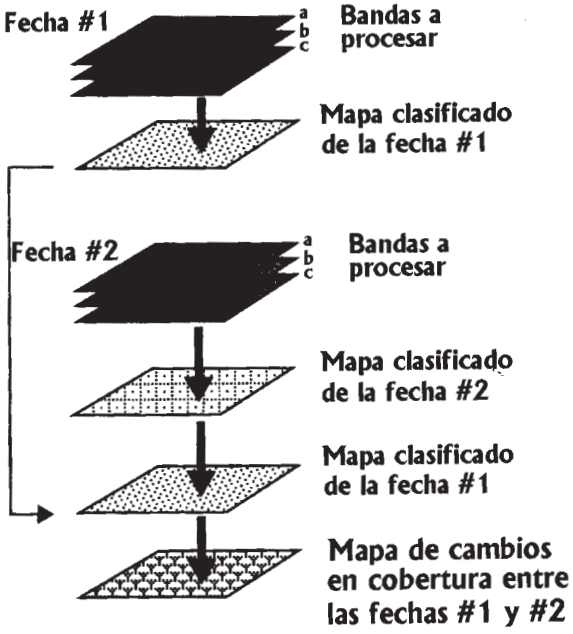


FIGURA 24.9 Esquema generalizado para detectar un cambio en la cobertura (p.ej., etapas sucesionales del bosque) a partir de una secuencia temporal de imágenes espectrales. Es importante aclarar que la resolución temporal puede aumentarse añadiendo fechas y/o reduciendo el intervalo de tiempo entre fechas. Este mismo esquema aplica a imágenes pancromáticas (fotos aéreas en blanco y negro), pero habría que reducir el número de bandas utilizadas a una sola.

tempranos utilizando la banda *L* (HV-polarizada). Los datos de retrodispersión de la banda *C* no han dado buenos resultados para distinguir etapas sucesionales. Sin embargo, se han obtenido resultados más satisfactorios analizando ese tipo de datos mediante el procesamiento de la textura espacial (textura que equivale a la medida de la variabilidad de los valores de amplitud alrededor de cada píxel en la imagen) (ver Luckman *et al*. 1997).

Estrategia #3

Varios investigadores han comprobado que las imágenes ópticas permiten distinguir con precisión entre un bosque primario y un área deforestada (p.ej., Rignot *et al*. 1997). Otros, han comprobado la capacidad de los datos de radar para distinguir ciertas características estructurales de la vegetación. Recientemente se han hecho intentos por combinar la información obtenida con ambos tipos de datos para lograr detectar con mayor certeza las etapas sucesionales del bosque. Este es el caso de un estudio hecho por Rignot *et al*. (1997), quienes lograron distinguir, con gran precisión, más etapas sucesionales combinando datos de radar y datos Landsat TM (tantas etapas no pueden distinguirse empleando tales datos por separado). Sin embargo, el número de etapas sucesionales que ellos distinguieron sigue siendo insuficiente cuando se trata de estimar la biomasa los bosques secundarios, ya que no con este tipo de datos no es posible diferenciar un bosque en estado sucesional avanzado de un bosques primario.

La información teledetectada y los sistemas de información geográfica

Un Sistema de Información Geográfica (SIG) es aquél que tiene la capacidad de manejar la entrada de datos geográficos y realizar con ellos diferentes análisis (Jensen 1996). Un *SIG* incluye equipo físico ("hardware": computador, barredor, impresor), procesadores ("software": sistema operacional, procesador de imágenes), y personal humano (para procesamiento, para atender a la clientela). El término *SIG* se emplea también para referirse a la base de datos geográficos de un área de interés. En este último contexto podemos distinguir entre dos tipos principales de *SIG*: vectorial y raster.

Los datos vectoriales contienen la información necesaria para localizar puntos específicos en el terreno mediante coordenadas geográficas. Los datos raster representan la información geográfica mediante imágenes compuestas por píxeles. Ambos formatos tienen ventajas y desventajas. Mientras que los datos vectoriales son más económicos desde el punto de vista del tamaño de los archivos, los datos raster permiten una mayor variedad de análisis. En términos generales, la manera más eficaz de

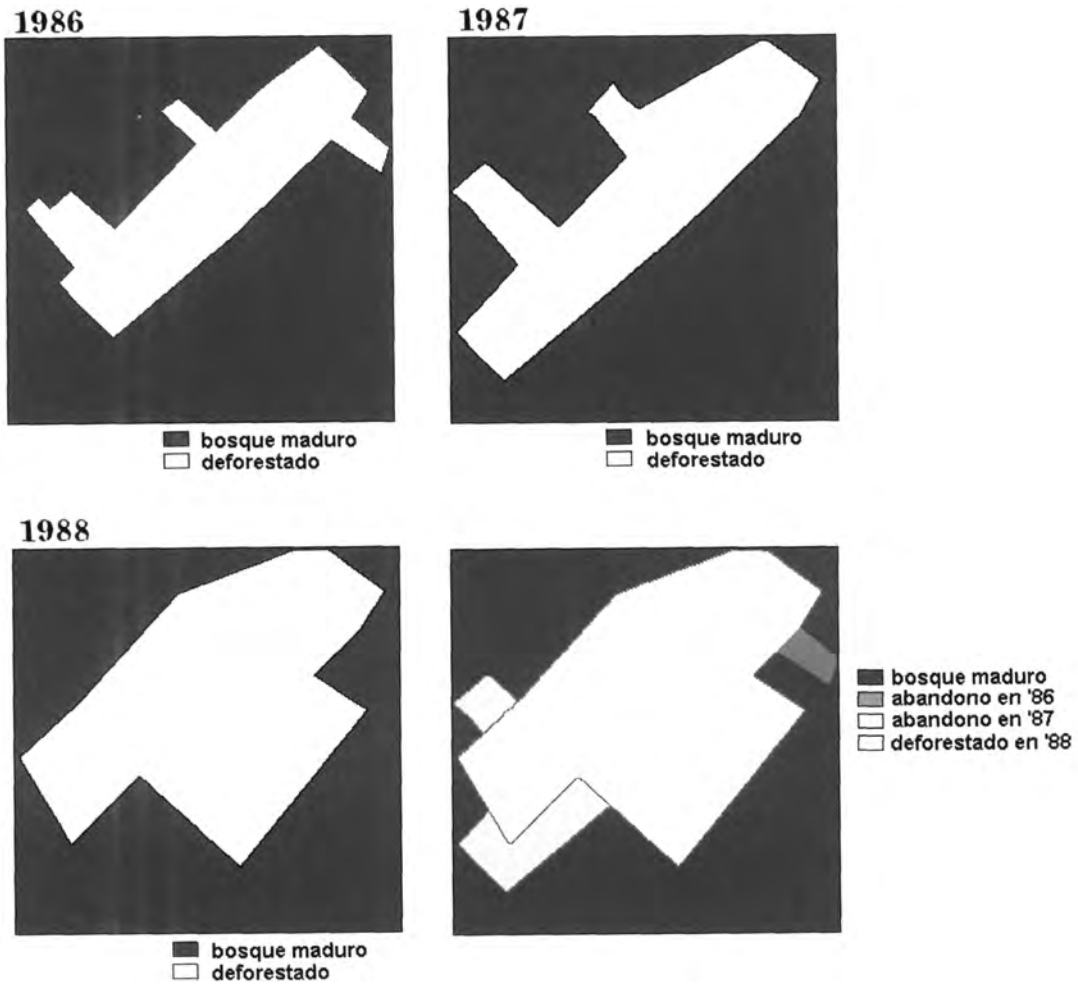


FIGURA 24.10 Análisis lógico de una secuencia continua de datos teledetectados en tres fechas distintas. La combinación cruzada de estos tres mapas dio como resultado un mapa de las etapas sucesionales del bosque.

presentar datos geográficos es la base vectorial, aunque muchos procesadores de *SIG* tienen suficiente capacidad para transformar datos raster en vectoriales, y viceversa.

Los *SIG* tienen la capacidad de combinar una gran cantidad de datos geográficos y temporales; por ejemplo, pueden superponer mapas de cobertura terrestre correspondientes a fotos aéreas de varios años. Estas bases de datos pueden ser útiles para extraer en forma rápida información de interés, para crear nuevos tipos de información –mediante la combinación, matemática o lógica, de datos existentes–, e incluso para integrar la información a un procesador estadístico con el fin de simular un escenario o predecir un acontecimiento de relevancia geográfica (p. ej., para predecir un cambio en la cobertura del bosque basándose en patrones y tendencias previas de la deforestación).

Conclusiones

La tecnología de la teledetección es capaz de ofrecerle al ecólogo tropical información –que antes era muy difícil de conseguir– sobre áreas muy extensas. Normalmente esta tecnología se utiliza para detectar diferentes tipos de cobertura terrestre, pero también puede brindar información, entre otros, sobre procesos ecofisiológicos, sobre

la relación que existe entre los distintos factores ambientales y la distribución de organismos y los diferentes tipos de vegetación, y sobre los cambios sucesionales. Es más, la incorporación de información teledetectada a los Sistemas de Información Geográfica puede utilizarse para el manejo de recursos, la simulación de procesos ecológicos, la elaboración de modelos espaciales dinámicos y la predicción de acontecimientos de relevancia ecológica.

Esta tecnología enfrenta, sin embargo, algunas limitaciones en las zonas tropicales, sobre todo en las áreas de mucha precipitación. La interferencia atmosférica, por ejemplo, reduce considerablemente la utilidad de los datos obtenidos por los sistemas de teledetección ópticos mejor conocidos y con los que se tiene más experiencia (p. ej., Landsat, Spot, *AVHRR*). Aunque existen alternativas para reducir esta limitación, su costo es elevado, y pueden, además, reducir la exactitud de los resultados. Una alternativa que ha sido evaluada parcialmente es la de utilizar datos de radar, o combinar este tipo de datos con datos ópticos, ya que los sistemas de radar se ven poco limitados por las condiciones atmosféricas.

En las áreas no tropicales es común emplear datos teledetectados para elaborar mapas de cobertura terrestre. Sin embargo, en los trópicos húmedos esta tecnología aún tiene que vencer muchos obstáculos. En las zonas no tropicales, por ejemplo, los tipos de vegetación son más simples que los que se encuentran en los trópicos, además de que en esta última región aún quedan grandes extensiones de terreno cuyas comunidades vegetales deben ser exploradas y descritas. Condiciones como estas limitan –más que la tecnología misma– la utilidad y el detalle de las clasificaciones basadas en datos teledectados. Se han realizado grandes esfuerzos por mejorar los resultados pero todavía queda mucho por hacer. El uso de datos complementarios (p. ej., elevación, pendiente, geología) en la clasificación espectral es una alternativa que merece mayor atención, pues podría conducir a resultados más confiables. Algunos ejemplos de este tipo de trabajo pueden encontrarse en Jensen (1996) y en Franklin y Wilson (1992).

Literatura citada

Apan, A.A. 1997. Land cover mapping for tropical forest rehabilitation planning using remotely-sensed data. International Journal of Remote Sensing **18**: 1029-1049.

Apan, A.A., & J.A.Peterson. 1998. Probing tropical deforestation - the use of GIS and statistical analysis of georeferenced data. Applied Geography **18**: 137-152.

Blanco Jorge, L.A. & G.J. García.1997. A study of habitat fragmentation in Southeastern Brazil using remote sensing and geographic information systems (GIS). Forest Ecology and Management **98**: 35-47.

Bohlman, S.A., J.B. Adams, R.O. Smith, & D.L. Peterson. 1998. Seasonal foliage changes in the eastern amazon basin detected from Landsat thematic mapper satellite images. Biotropica **30**: 376-391.

Boyd, D.S., G.M. Foody, P.J. Curran, R.M. Lucas, & M. Honzak. 1996. An assessment of radiance in Landsat tm middle and thermal infrared wavebands for the detection of tropical forest regeneration. International Journal of Remote Sensing **17**: 249-261.

Brown, S. & A.E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology **6**: 1-32.

Chuvieco, E. 1990. Fundamentos de la teledetección espacial. Ediciones Rialp, Madrid, España.

Conway, J. 1997. Evaluating ERS-1 SAR data for the discrimination of tropical forest from other tropical vegetation types in Papua New Guinea. International Journal of Remote Sensing **18**: 2967-2984.

Chatelain, C., L. Gautier, & R. Spichiger. 1996. A recent history of forest fragmentation in southwestern ivory coast. Biodiversity and Conservation **5**: 37-53.

Christopher, S.A., M. Wang, T.A. Berendes, R.M Welch, & S.K. Yang. 1998. The 1985 biomass burning season in south America - satellite remote sensing of fires, smoke, and regional radiative energy budgets. Journal of Applied Meteorology **37**: 661-678.

Demoraes, J.F.L., F. Seyler, C.C. Cerri, & B. Volkoff. 1998. Land cover mapping and carbon pools estimates in Rondonia, Brazil. International Journal of Remote Sensing **19**: 921-934.

Dixon, R.K., S. Brown, R.A. Houghton, A.M. Solomon, M.C. Trexler, & J. Wisniewski. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science **263**: 185-190.

Downing, J.P. & D.A. Cataldo. 1992. Natural sinks of CO_2: technical synthesis from the Palmas del Mar Workshop. Soil, Air and Water Pollution **64**: 439-453.

Downton, M.W. 1995. Measuring tropical deforestation - development of the methods. Environmental Conservation **22**: 229-240.

Duhaime, R.J., P.V. August, & W.R Wright. 1997. Automated vegetation mapping using digital

orthophotography. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing **63**: 1295-1302.

ERDAS 1991. ERDAS Field Guide. ERDAS, Inc. Atlanta, Georgia, USA.

Eva, H.D., G. Dsouza, & J.P. Malingreau. 1995. Potential of atsr-1 data for detection of clearings within dense humid tropical forest. International Journal of Remote Sensing **16**: 2071-2079.

Eva, H., & E.F Lambin. 1998. Remote sensing of biomass burning in tropical regions - sampling issues and multisensor approach. Remote Sensing of Environment **64**: 292-315.

Foody, G.M. & P.J. Curran. 1994. Estimation of tropical forest extent and regenerative stage using remotely sensed data. Journal of Biogeography **21**: 223-244.

Foody, G. M., & R.A. Hill. 1996. Classification of tropical forest classes from Landsat tm data. International Journal of Remote Sensing **17**: 2353-2367.

Foody, G.M., D.S. Boyd, & P.J. Curran. 1996a. Relations between tropical forest biophysical properties and data acquired in AVHRR channels 1-5. International Journal of Remote Sensing **17**: 1341-1355.

Foody, G.M, G. Palubinskas, R.M. Lucas, P.J. Curran, PJ., & M. Honzak. 1996b. Identifying terrestrial carbon sinks - classification of successional stages in regenerating tropical forest from Landsat tm data. Remote Sensing of Environment **55**: 205-216.

Foody, G.M., R.M Lucas, P.J. Curran, & M. Honzak. 1997. Mapping tropical forest fractional cover from coarse spatial resolution remote sensing imagery. Plant Ecology **131**: 143-154.

Foster, D.R 1992. Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in Central New England, USA. Journal of Ecology **80**: 753-772.

Franklin, S.E. & B.A. Wilson 1992. A three-stage classifier for remote sensingof mountain environments. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing **58**: 449-454.

Fuller, R.M., G.B Groom, S. Mugisha, P. Ipulet, D. Pomeroy, A. Katende, R. Bailey, & R. Ogutuohwayo. 1998. The integration of field survey and remote sensing for biodiversity assessment - a case study in the tropical forests and wetlands of sango bay, uganda. Biological Conservation **86**: 379-391.

García, M.C., & R. Alvarez. 1994. TM digital processing of a tropical forest region in southeastern Mexico. International Journal of Remote Sensing **15**: 1611-1632.

Gomez-Pompa, A & A. Kaus 1992. Taming the wilderness myth. Bioscience **42**: 271-279.

Guerra, F., H. Puig, H., & R. Chaume. 1998. The forest-savanna dynamics from multi-date Landsat-tm data in sierra Parima, Venezuela. International Journal of Remote Sensing **19**: 2061-2075.

Hamilton, S.K., S.J. Sippel, & J.M. Melack. 1996. Inundation patterns in the pantanal wetland of south America determined from passive microwave remote sensing. Archiv fur Hydrobiologie **137**: 1-23.

Hardin, P.J., & D.G. Long. 1995. Integrating reconstructed scatterometer and advanced very high resolution radiometer data for tropical forest inventory. Optical Engineering. **34**: 3146-3153.

Hill, R.A., & G.M. Foody. 1994. Separability of tropical rain-forest types in the Tambopata-Candamo reserved zone, Peru. International Journal of Remote Sensing **15**: 2687-2693.

Howard, J.A. 1991. Remote sensing of forest resources: theory and application. Chapman and Hall, UK.

Imhoff, M.L., T.D. Sisk, A. Milne, G. Morgan, & T. Orr. 1997. Remotely sensed indicators of hábitat heterogeneity - use of synthetic aperture radar in mapping vegetation structure and bird hábitat. Remote Sensing of Environment **60**: 217-227.

Jeanjean, H., & F. Achard. 1997. A new approach for tropical forest area monitoring using multiple spatial resolution satellite sensor imagery. International Journal of Remote Sensing **18**: 2455-2461.

Jensen, J.R. 1996. Introductory digital image processing: a remote sensing perspective. Prentice Hall, USA.

Kimes, D.S., R.F. Nelson, D.L. Skole, & W.A. Salas. 1998. Accuracies in mapping secondary tropical forest age from sequential satellite imagery. Remote Sensing of Environment **65**: 112-120.

Kuchler, A.W. 1967. Vegetation mapping. The Ronald Press, USA.

Kummer, D. M. 1992. Remote sensing and tropical deforestation: a cautionary note from the Philippines. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing **58**: 1469-71.

Lakshmi, V.U., M.S.R. Murthy, C.B.S. & Dutt. 1998. Efficient forest resources management through gis and remote sensing. Current Science **75**: 272-282.

Lambin, E.F. 1997. Modelling and monitoring land-cover change processes in tropical regions. Progress in Physical Geography **21**: 375-393.

Lambin, E.F., & D. Ehrlich. 1997. The identification of tropical deforestation fronts at broad spatial scales. International Journal of Remote Sensing **18**: 3551-3568.

Lillesand, T.M. & R.W Kiefer. 1994. Remote sensing and image interpretation. John Wiley & Sons, USA.

Lucas, R.M., M. Honzak, G.M. Foody, P.J. Curran, & C. Corves. 1993. Characterizing tropical secondary forests using multi-temporal Landsat sensor imagery. International Journal of Remote Sensing **14**: 3061-3067.

Luckman, A.J., A.C. Frery, C.C.F. Yanasse, & G.B. Groom. 1997. Texture in airborne SAR imagery of tropical

forest and its relationship to forest regeneration stage. International Journal of Remote Sensing **18**: 1333-1349.

Ludeke, A.K., R.C. Maggio, & L.M. Reid. 1990. An analysis of anthropogenic deforestation using logistic regression and GIS. Journal of Environmental Management **31**: 247-259.

Lugo, A.E. 1992. The search for carbon sinks in the tropics. Water, Air and Soil Pollution **64**: 3-9.

Mackey, B.G. 1993. A spatial analysis of the environmental relations of rainforest structural types. Journal of Biogeography **20**: 303-336.

Mausel, P., Y.Wu, Y.Li, E.Morán & E. Brondizio. 1993. Spectral identification of successional stages following deforestation in the Amazon. Geocarto Internacional **8**: 61-71.

Mayaux, P., & E.F. Lambin. 1995. Estimation of tropical forest area from coarse spatial resolution data - a two-step correction function for proportional errors due to spatial aggregation. Remote Sensing of Environment **53**: 1-15.

Mayaux, P., F. Achard, & J.P. Malingreau. 1998. Global tropical forest area measurements derived from coarse resolution satellite imagery - a comparison with other approaches. Environmental Conservation **25**: 37-52.

Moran, E.F., E. Brondizio, P. Mausel, & Y. Wu. 1994. Integrating Amazonian vegetation, land-use, and satellite data. Bioscience **44**: 329-338.

Murdiyarso, D., & U.R. Wasrin. 1995. Estimating land use change and carbon release from tropical forests conversion using remote sensing technique. Journal of Biogeography **22**: 715-721.

Palubinskas, G., R.M. Lucas, G.M. Foody & P.J. Curran.1995. An evaluation of fuzzy and texture-based classification approaches for mapping regenerating tropical forest classes from Landsat-tm data. International Journal of Remote Sensing **16**: 747-759.

Paradella, W.R., M.F.F. Dasilva, N.D. Rosa, & C.A. Kushigbor. 1994. A geobotanical approach to the tropical rain forest environment of the Carajas mineral province (Amazon región, Brazil), based on digital tm-Landsat and dem data. International Journal of Remote Sensing. **15**: 1633-1648.

Pope, K.O., J.M. Reybenayas, & J.F. Paris. 1994. Radar remote sensing of forest and wetland ecosystems in the central American tropics. Remote Sensing of Environment **48**: 205-219.

Rey-Benayas, J.M., & K.O. Pope. 1995. Landscape ecology and diversity patterns in the seasonal tropics from Landsat TM imagery. Ecological Applications **5**: 386-394.

Rignot, E., W.A. Salas, & D.L. Skole. 1997. Mapping deforestation and secondary growth in Rondonia, Brazil, using imaging radar and thematic mapper data. Remote Sensing of Environment. **59**: 167-179.

Roberts, D.A., B.W. Nelson, J.B. Adams, & F. Palmer. 1998. Spectral changes with leaf aging in amazon caatinga. Trees-Structure and Function **12**: 315-325.

Rouse, J.W., W.R. Haas, J.A. Schell, D.W. Deering. 1973. Monitoring Vegetation Systems in the Great Plains with ERTS. Proceedings of the Third ERTS Symposium **1**: 48-62.

Russell Smith, J., P.G Ryan, & R. Durieu. 1997. A Landsat mss-derived fire history of Kakadu National Park, monsoonal northern Australia, 1980-94 - seasonal extent, frequency and patchiness. Journal of Applied Ecology **34**: 748-766.

Saatchi, S.S., J.V. Soares, & D.S. Alves. 1997. Mapping deforestation and land use in Amazon rainforest by using sir-c imagery. Remote Sensing of Environment. **59**: 191-202.

Sader, S.A. & A.T. Joyce. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica: 1940-1943. Biotropica **20**: 11-19.

Sader, S.A., R.B. Waide, W.T. Lawrence, & A.T. Joyce. 1989. Tropical forest biomass and successional age class relationships to a vegetation index derived form Landsat TM Data. Remote Sensing of the Environment **28**: 163-156.

Shimabukuro, Y.E., G.T. Batista, E.M.K. Mello, J.C. Moreira, & Y. Duarte. 1998. Using shade fraction image segmentation to evaluate deforestation in Landsat thematic mapper images of the Amazon región. International Journal of Remote Sensing **19**: 535-541.

Skole, D., & T. Compton. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. Science **260**: 1905-1910.

Steininger, M.K. 1996. Tropical secondary forest regrowth in the Amazon - age, area and change estimation with thematic mapper data. International Journal of Remote Sensing **17**: 9-27.

Thomlinson, J.R., M.I. Serrano, T.M. Lopez, T.M. Aide, & J.K. Zimmerman. 1996. Land-use dynamics in a pors-agricultural Puerto Rican landscape (1936-1988). Biotropica **28**: 525-536.

Tuomisto, H., A. Linna, & R. Kalliola. 1994. Use of digitally processed satellite images in studies of tropical rain forest vegetation. International Journal of Remote Sensing **15**: 1595-1610.

Vorosmarty, C.J., C.J. Willmott, B.J. Choudhury, A.L. Schloss, T.K. Stearns, S.M. Robeson, & T.J. Dorman. 1996. Analyzing the discharge regime of a large tropical river through remote sensing, ground-based climatic data, and modeling. Water Resources Research **32**: 3137-3150.

Williams, M. 1993. An exceptionally powerful biotic factor. Pp. 24-39 *en* M. J. McDonnell & S.T.A. Pickett, editores. Humans as components of ecosystems. Springer-Verlag, USA.

Yanasse, C.D.F., S.J.S. Santanna, A.C. Frery, C.D. Renno, J.V. Soares, & A.J. Luckman. 1997. Exploratory study of the relationship between tropical forest regeneration stages and sir-c l and c data. Remote Sensing of Environment **59**: 180-190.

Zimmerman, J.K., T.M. Aide, M. Rosario, M. Serrano, & L. Herrera. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Forest Ecology and Management **77**: 65-76.

Lista de autores

Gregory H. Adler

Department of Biology and Microbiology,
University of Wisconsin-Oshkosh.
Oshkosh, WI 54901, USA.
adler@vaxa.cis.uwosh.edu

Es profesor asociado en la Universidad de Wisconsin-Oshkosh desde 1994. Recibió su doctorado en la Universidad de Boston e hizo investigación posdoctoral en la Universidad de Harvard y en el Smithsonian Tropical Research Institute (Panamá). Sus intereses actuales de investigación se centran en la ecología de poblaciones y comunidades de mamíferos tropicales y en el papel de los mamíferos de comunidades boscosas sobre la transmisión de enfermedades. Ha realizado investigación en Estados Unidos, Panamá, Colombia, Venezuela, Taiwan y Vietnam.

José Luis Andrade

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.,
Apartado Postal 87, Cordemex, 97310,
Mérida, Yucatán, México. jl_andrade@yahoo.com

Egresado de la Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala. Realizó su doctorado en la Universidad de California-Los Angeles y un posdoctorado en el Hawaii Agriculture Research Center y en el Smithsonian Tropical Research Institute (Panamá). Ha realizado estudios ecofisiológicos con cactáceas en México y el sur de California, y con epífitas, arbustos, lianas y árboles en bosques semicaducifolios en Panamá. Actualmente es Profesor Investigador de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, México.

Nigel M. Asquith

Department of Zoology, Duke University.
Box 90325, Durham, NC, USA.
nigelasquith@yahoo.com

Recibió su doctorado en Zoología y una Maestría en Política en la Universidad de Duke en 1998. Su investigación doctoral la realizó en Panamá y Venezuela, sobre el efecto de la fragmentación del bosque en procesos ecológicos responsables del mantenimiento de la diversidad de especies de árboles. Sus intereses de investigación incluyen interacciones planta-mamífero, manejo de áreas protegidas y política ambiental. Ha realizado además investigaciones en Indonesia, México y Bolivia

John A. Barone

Smithsonian Tropical Research Institute
Box 2072, Balboa, Panamá.
jbarone@ra.msstate.edu

Recibió su doctorado de la Universidad de Utah en 1996. Su investigación se ha enfocado a determinar el papel de las interacciones planta-herbívoro y planta-patógeno sobre la estructura y diversidad de bosques tropicales. Actualmente es Investigador Visitante en la Universidad Estatal de Missisipi y estudia interacciones raíz-herbívoro y su papel en el crecimiento y la sobrevivencia de plántulas.

Peter Bellingham

Landcare Research.
P.O. Box 69, Lincoln 8152, new Zealand.
bellinghamp@landcare.cri.nz

Realizó su doctorado en la Universidad de Cambridge sobre el efecto de huracanes en los bosques montanos de Jamaica. Su investigación posdoctoral la llevó a cabo en la Universidad de Kyoto sobre el efecto de tifones en bosques semi-templados en Japón. Retornó a Nueva Zelandia en 1994 y actualmente se desempeña como ecólogo forestal en Landcare Research, un instituto gubernamental de investigación ecológica. Actualmente estudia el efecto de terremotos y derrumbes en los bosques de Nueva Zelandia. Otros intereses de investigación son la sucesión secundaria y la invasión de especies exóticas.

Paul E. Berry

Botany Department, University of Wisconsin
430 Lincoln Drive Madison, WI 53706 USA.
peberry@facstaff.wisc.edu

Profesor Asociado y director del herbario en el Departamento de Botánica de la Universidad de Wisconsin. Realiza estudios sobre sistemática vegetal y de

carácter florístico y biogeográfico. Trabaja sobre todo en Venezuela, en el área del Escudo de Guayana. Otros intereses de investigación se centran en el desarrollo de protocolos de muestreo para la cuantificación de la diversidad vegetal en áreas remotas y poco estudiadas del neotrópico.

Nicholas Brokaw

Institute for Tropical Ecosystem Studies, University of Puerto Rico.
P.O. Box 363682, San Juan, Puerto Rico 00936, USA.
nbrokaw@lternet.edu

Estudia acerca del efecto de las perturbaciones naturales sobre la regeneración, la diversidad de especies, la demografía de árboles, y la arquitectura del bosque tropical. Además lleva a cabo investigación sobre manejo y conservación del bosque. Ha trabajado en Puerto Rico, Filipinas, y en varios países de Centroamérica. Actualmente es profesor en la Universidad de Puerto Rico.

Eduardo S. Brondizio

Department of Anthropology, Indiana University, Bloomington.
IN, 47405, USA.
ebrondiz@indiana.edu

Recibió su doctorado en 1996 en la Universidad de Indiana y es actualmente Profesor Asistente y Director Asistente del Anthropological Center for Training and Research on Global Environmental Change, en la Universidad de Indiana. Su investigación se centra en la etnobotánica y la dinámica del uso de la tierra en poblaciones de caboclos y colonos de la Amazonia oriental, y en el manejo de la vegetación secundaria. Además, realiza investigación sobre aspectos socioeconómicos de ciertos tipos de uso de la tierra, con énfasis en sistemas agroforestales.

Mark B. Bush

Department of Biological Sciences, Florida Institute of Technology.
150 West University Boulevard,
Melbourne, Florida 32901, USA.
mbush@fit.edu

Profesor Asociado en Biología en el Instituto Tecnológico de Florida. Su investigación está enfocada hacia los efectos del cambio climático y la actividad humana sobre ecosistemas naturales durante los últimos doscientos mil años. En particular, su enfoque ha sido determinar los efectos de las glaciaciones y de los pobladores precolombinos en los bosques amazónicos y centroamericanos, mediante el análisis de polen fósil y restos de carbón provenientes de Perú, Brasil, Ecuador y Panamá.

Jaime Cavelier

Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes.
Apartado 4976, Bogotá, Colombia.
jcavelie@earthlink.net

Obtuvo su Maestría en 1986 en la Universidad de Los Andes en Venezuela y su doctorado en la Universidad de Cambridge en 1990. Durante los últimos diez años se dedicó a labores de docencia e investigación con estudiantes de pregrado y con ellos realizó trabajos de investigación en páramos, bosques montanos, bosques secos, matorrales espinosos y sabanas. Sus intereses de investigación han incluído ecofisiología de árboles del dosel, ecología de poblaciones y comunidades, y biología y conservación de la danta de montaña. Actualmente trabaja en el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF).

Robin L. Chazdon

Department of Ecology and Evolutionary Biology.
U-43, 75 North Eagleville Road, University of Connecticut,
Storrs, CT 06269, USA.
chazdon@uconnvm.uconn.edu

Profesora Titular en la Universidad de Connecticut. Ha realizado investigaciones sobre el ambiente lumínico y la ecofisiología de plantas del bosque tropical por más de 20 años, en particular en bosques lluviosos de la bajura costarricense. Actualmente investiga la regeneración y el crecimiento de árboles y arbustos en bosques secundarios, en relación a las condiciones ambientales reinantes tanto a nivel aéreo como subterráneo.

Jesús Danilo Chinea

1011 Plant Science Laboratory,
1201 Dorner Drive, University of Illinois, Urbana, IL, USA.
jdchinea@yahoo.com

Es Profesor Asistente en la Universidad de Illinois. Ha realizado investigación en zonas tropicales y templadas sobre comunidades de bosque. También ha estudiado los efectos ecológicos de especies exóticas, y los cambios en la cobertura boscosa con técnicas de teledetección y Sistemas de Información Geográfica.

David B. Clark.

Department of Biology, University of Missouri-St. Louis, USA,
y Estación Biológica La Selva
Interlink 341, Box 02-5635, Miami FL 33102, USA.
dbclark@sloth.ots.ac.cr

Realizó su investigación doctoral en las Islas Galápagos, la cual abrió su interés por los trópicos. Ha vivido los últimos 20 años en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, en donde realiza investigación sobre ecología

del paisaje, demografía a largo plazo de especies de árboles, y la ecología del ciclo del carbono. Mantiene afiliación académica como Profesor Investigador en la Universidad de Missouri-St. Louis, mientras continúa sus labores docentes y de investigación en La Selva y otras localidades neotropicales.

Antoine Cleef

Department of Palynology andPaleo/Actuo Ecology,
University of Amsterdam.
Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam, The Netherlands.
cleef@bio.uva.nl

Obtuvo su doctorado en 1981 en la Universidad de Utrecht sobre diversidad y estructura de las comunidades de páramo en la cordillera Oriental de Colombia. También ha estudiado la vegetación de montaña de Centroamérica y Venezuela, y de las sabanas de la Amazonia. Desde 1984 es Profesor Asociado en la Universidad de Amsterdam.

Phyllis D. Coley

Biology Department, University of Utah,
Salt Lake City, UT 84112 USA.
coley@biology.utah.edu

Profesora Titular en la Universidad de Utah y realiza estudios sobre interacciones planta-herbívoro en bosques tropicales. La mayor parte de su investigación la ha realizado en Panamá, pero también ha trabajado en Africa, Suramérica, y el sureste de Asia. En la actualidad sus intereses se centran en el papel de las defensas vegetales y de los depredadores y parasitoides sobre la ecología y la evolución de herbívoros lepidópteros. También se encuentra aplicando su conocimiento acerca de las defensas de las plantas en un programa que busca conciliar la bioprospección y la conservación del bosque tropical.

James W. Dalling

Department of Plant Biology,
University of Illinois.
265 Morrill Hall 505 S. Goodwin Ave., Urbana IL 61801, USA.
dallingj@life.uiuc.edu

Recibió su doctorado en 1992 en la Universidad de Cambridge por su trabajo sobre regeneración vegetal en derrumbes en bosques montanos de Jamaica. Luego pasó a Panamá donde realizó numerosas investigaciones sobre la ecología de semillas y plántulas de especies de árboles pioneros en el Smithsonian Tropical Research Institute. Actualmente realiza docencia e investigación en la Universidad de Illinois.

Rodolfo Dirzo

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado 70-275, México, D. F. 04510, México.
urania@miranda.ecología.unam.mx

Estudió biología en la Universidad Autónoma del Estado de Morelos en México y realizó su maestría y doctorado en la Universidad de Gales. Ha sido investigador en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y de la Estación Biológica de Los Tuxtlas, en México. Actualmente es Investigador Titular en el Instituto de Ecología de la UNAM. Sus líneas de investigación actual son la ecología y evolución de plantas y animales tropicales, interacciones planta-animal en los trópicos, y la conservación biológica.

Pierre-Michel Forget

Laboratoire d'Ecologie Générale,
CNRS URA 1183, 4 Avenue du Petit Château,
F-91800 Brunoy, France.
forget@mnhn.fr

Ha estudiado desde 1984 el proceso de dispersión de semillas por vertebrados y sus efectos en la regeneración de árboles en Guayana Francesa y Panamá. Es Profesor Asistente en el Museo Nacional de Historia Natural, Brunoy, Francia y actualmente dirige un programa de investigación en Guayana Francesa sobre el efecto de la fragmentación del bosque en la dispersión de semillas por aves y monos.

Diana C. García-Montiel

The Ecosystems Center, Marine Biological Laboratory,
Woods Hole MA 02543, USA.
dgarcia@mbl.edu

Obtuvo su Maestría en la Universidad de Puerto Rico con una investigación sobre el efecto histórico del uso de la tierra en la composición y estructura del bosque montano de Luquillo. Recibió su doctorado en la Universidad Estatal de Colorado en 1996 por su trabajo sobre reciclaje de nutrientes producto de la reforestación y la sucesión natural. Actualmente es parte del personal científico del Ecosystems Center, Woods Hole, en donde realiza investigaciones en la Amazonia brasileña acerca de las consecuencias de la deforestación sobre el reciclaje de nutrientes en el suelo y su relación con la liberación de gases que contribuyen al efecto invernadero.

Gregory S. Gilbert

Department of Environmental Studies, University of California,
1156 High Street, Santa Cruz,
CA 95064, USA.
ggilbert@cats.ucsc.edu

Es Profesor Asistente en la Universidad de California-Santa Cruz. Sus intereses de investigación se centran en el papel de las enfermedades vegetales

sobre la dinámica de ecosistemas naturales, la ecología evolutiva de invasiones biológicas, y la diversidad de hongos en el trópico. Ha trabajado en Costa Rica, Panamá y Colombia.

Guillermo Goldstein

Department of Botany, University of Hawaii,
Honolulu, HI 96822, USA.
Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires,
Ciudad Universitaria, Buenos Aires, Argentina.
gold@hawaii.edu y goldstein@bg.fcen.uba.ar

Obtuvo su doctorado en la Universidad de Washington. Ha trabajado como Profesor Asistente en la Universidad de Los Andes en Venezuela y como Profesor Invitado en la Universidad de California-Los Angeles. Actualmente es investigador principal del CONICET, Argentina, y Profesor Titular en la Universidad de Hawaii. Realiza investigaciones sobre regulación del flujo de agua y de carbono en el dosel de bosques tropicales en Panamá, en el cerrado brasileño, y sobre mecanismos de transporte de agua a larga distancia y arquitectura hidráulica en plantas leñosas. Otros de sus proyectos incluyen la ecología y manejo de bosques en el norte de Argentina y la radiación adaptativa en especies de *Lobelia* en Hawaii.

Manuel R. Guariguata

Unidad de Manejo de Bosques Naturales,
Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
7170 Turrialba, Costa Rica.
mguarigu@catie.ac.cr

Biólogo de la Universidad Simón Bolívar, Venezuela. Obtuvo su maestría en la Universidad de Florida en 1989 y su doctorado en la Universidad de Yale en 1993. Actualmente es Profesor Investigador en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Costa Rica. Ha trabajado en páramos, bosques montanos, y bosques de bajura. Sus líneas actuales de investigación son la ecología aplicada al manejo de bosques primarios y secundarios, efectos de la fragmentación del bosque sobre la sostenibilidad biológica del manejo forestal, y la restauración ecológica.

Marco V. Gutiérrez

Estación Experimental Fabio Baudrit M.
Universidad de Costa Rica.
Apdo. 183-4050 Alajuela, Costa Rica.
marcogs@racsa.co.cr

Cursó estudios en Fitotecnia en la Universidad de Costa Rica, obtuvo su maestría en la Universidad de California-Davis en 1988, y su doctorado en la Universidad de Hawaii en 1993. Actualmente labora en la Estación Experimental Fabio

Baudrit de la Universidad de Costa Rica donde ocupa el puesto de Profesor y Director del Programa de Ecofisiología de Plantas Tropicales. Sus investigación se enfoca sobre el estudio de las respuestas fisiológicas de las plantas al ambiente tanto en comunidades naturales como cultivadas.

Kyle E. Harms

Smithsonian Tropical Research Institute.
Box 2072, Balboa, Panamá.
keh27@cornell.edu

Obtuvo su doctorado en la Universidad de Princeton en 1997. Ha trabajado como investigador postdoctoral en el Smithsonian Tropical Research Institute. Su investigación actual se centra en interacciones planta-animal y en dilucidar las interacciones entre la fertilidad del suelo, la productividad del bosque, y la diversidad de especies. Ha realizado investigaciones en Panamá y Australia.

Gary S. Hartshorn

Organization for Tropical Studies.
Box 90630, Durham, NC 27708, USA.
ghartsho@duke.edu

Ecólogo forestal con más de 30 años de experiencia en bosques tropicales, especialmente en el neotrópico. Sus intereses se centran en en la dinámica de bosques naturales, los patrones de dominancia y diversidad de árboles, manejo forestal sostenible y la conservación de la biodiversidad. Desde 1996 desempeña los cargos de Presidente y Gerente General de la Organización para Estudios Tropicales con sede en la Universidad de Duke, USA.

Kevin P. Hogan

Department of Botany, University of Florida.
Gainesville FL 32611, USA.
hogan@botany.ufl.edu

Ha llevado a cabo investigaciones en ecología y ecofisiología de palmeras, arbustos del sotobosque, arboles del dosel y plantas de la alta montaña. Ha trabajado en Estados Unidos, Panamá, España y Nueva Zelandia. Ha realizado además estudios comparativos sobre fotosíntesis en estructuras reproductivas de plantas dioicas. Actualmente se encuentra en la Universidad de Florida en donde estudia la variabilidad ecofisiológica a nivel de especie en un contexto evolutivo, y también la relación entre morfología foliar y las condiciones ambientales.

Henry Hooghiemstra

Hugo de Vries Laboratory, Department of Palynology
and Paleo/Actuo Ecology, University of Amsterdam
Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam, The Netherlands.
hooghiemstra@bio.uva.nl

Obtuvo su doctorado en 1984 en la Universidad de Amsterdam por una investigación sobre la evolución del bosque en la cordillera de los Andes

colombianos durante los últimos 3 millones de años mediante el análisis de polen fósil. Ha trabajado además en Africa occidental, reconstruyendo la historia de la vegetación del desierto del Sahara, las sabanas y el bosque lluvioso. Desde 1991 enseña Palinología y Ecología del Cuaternario en la Universidad de Amsterdam.

Carl F. Jordan

University of Georgia, Institute of Ecology.
Athens, GA 30602, USA.
cfjordan@arches.uga.edu

Formó parte del Instituto de Ecología de la Universidad de Georgia en 1974 para comenzar un estudio a largo plazo sobre el efecto de la agricultura itinerante y el uso del bosque en diversos procesos ecológicos en el Amazonas venezolano. Durante las décadas de 1980 y 1990 guió a más de 20 estudiantes doctorales en sus investigaciones acerca de la agricultura sostenible y manejo forestal en los trópicos. Actualmente se desempeña como Investigador Principal en el Center for Subtropical Agroforestry de la Universidad de Georgia.

David Kaimowitz

Center for International Forestry Research (CIFOR).
P. O. Box 6596 JKPWB, Jakarta 10065, Indonesia.
d.kaimowitz@cgiar.org

Obtuvo su doctorado en la Universidad de Wisconsin en economía agrícola y labora actualmente como Economista Principal para el Centro para la Investigación Forestal Internacional (CIFOR) con sede en la Unidad Regional de Asistencia Técnica (RUTA) en Costa Rica.

Gustavo H. Kattan

Wildlife Conservation Society, Programa Colombia.
Apartado 25527, Cali, Colombia.
gukattan@cali.cetcol.net.co

Biólogo de la Universidad del Valle, Cali, Colombia, y obtuvo su maestría y doctorado en la Universidad de Florida. Ha sido profesor invitado de la Universidad de Puerto Rico, profesor de la Universidad del Valle y profesor adjunto de la Universidad de Florida. Actualmente es ecólogo en el Programa de Colombia de Wildlife Conservation Society e investigador asociado del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt de Colombia. Sus intereses de investigación se centran en el área de la diversidad biológica y cómo esta es afectada por la transformación del paisaje, y en la ecología de poblaciones de especies amenazadas.

William F. Laurance

Biological Dynamics of Forest Fragments Project, INPA,
C. P. 478, Manaus, AM 69011-970, Brasil y
Biodiversity Program, National Museum of Natural History,
Smithsonian Institution, Washington, D.C. 20560, USA.
wfl@inpa.gov.br

Es investigador principal del Smithsonian Tropical Research Institute y del Instituto Nacional de Investigación Amazónica (INPA) de Brasil. Ha realizado investigación sobre ecología y conservación de bosques tropicales en Australia, Nueva Guinea, el sureste de Asia, y la Amazonia. Sus intereses de investigación se centran en determinar los impactos ecológicos de la fragmentación del bosque y de la extracción de madera sobre las comunidades de plantas y animales, y sobre los procesos ecológicos a escala global.

Jose Luis Machado

Departamento de Biología,
Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades,
Pontificia Universidad Javeriana,
Cra. 7 # 43-60, Bogotá, Colombia.
jmachad1@swarthmore.edu

Lleva cerca de 10 años de investigación en ecofisiología de organismos, poblaciones y comunidades. Sus temas de investigación incluyen el funcionamiento de los ecosistemas tropicales, boreales y templados, y las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las plantas a la heterogeneidad espacial en la disponibilidad de recursos. También ha ralizado investigación sobre restauración de bosques tropicales y templados.

Jorge Meave

Laboratorio de Ecología, Departamento de Biología,
Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México.
México D.F. 04510, México.
jamdc@hp.fciencias.unam.mx

Obtuvo su licenciatura y maestría de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). En 1991 recibió su doctorado en la Universidad de York. Actualmente es Profesor Titular en la Facultad de Ciencias de la UNAM donde imparte cátedra y realiza investigación en el área de ecología de comunidades tropicales de tierras bajas y de montaña.

Frederick C. Meinzer

USDA Forest Service, Forestry Sciences Laboratory,
3200 SW Jefferson Way, Corvallis, OR 97331, USA.
rick.meinzer@orst.edu

Ha trabajado durante los últimos 20 años en temas de ecofisiología vegetal, especialmente en las relaciones hídricas de árboles. Ha realizado

investigaciones en Venezuela, Brazil, Panamá, Hawaii, y en ecosistemas forestales y desérticos de los Estados Unidos. Ha sido profesor en la Universidad de los Andes en Venezuela, e investigador en la Universidad de California-Los Angeles, y en el Hawaii Agriculture Research Center. Actualmente investiga procesos ecofisiológicos del dosel de los bosques con el Servicio Forestal de los Estados Unidos.

Florencia Montagnini

Area de Manejo y Conservación de Bosques y Biodiversidad,
Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
7170 Turrialba, Costa Rica.
montagni@catie.ac.cr

Obtuvo su doctorado en la Universidad de Georgia. Su investigación se enfoca en las variables que controlan el manejo sustentable de bosques primarios y secundarios, plantaciones y sistemas agroforestales, con énfasis en América Latina. Durante más de 15 años ha estudiado el papel de especies de árboles nativos en plantaciones y sistemas agroforestales sobre la rehabilitación de áreas degradadas, y el uso de técnicas de enriquecimiento biológico con especies de importancia económica como herramienta para la recuperación de bosques sobreexplotados.

Rebecca A. Montgomery

Department of Ecology and Evolutionary Biology,
U-43, 75 North Eagleville Road University of Connecticut,
Storrs, CT 06269, USA.
rebeccam@interpac.net

Recibió su doctorado de la Universidad de Connecticut en 2000 luego de estudiar el crecimiento de plántulas en respuesta a la heterogenenidad lumínica creada por cambios en el uso de la tierra en la bajura norte de Costa Rica. Examinó además las bases fisiológicas del crecimiento de plantas utilizando modelos de simulación de asimilación de carbono a nivel del individuo. Actualmente es investigadora postdoctoral en la Universidad de Wisconsin-Madison.

Carolina Murcia

Wildlife Conservation Society, Programa Colombia.
Apartado 25527, Cali, Colombia.
cmurcia@wcs.org

Es egresada de la Universidad del Valle, Cali, Colombia. Obtuvo su maestría en 1987 y su doctorado en 1993 en la Universidad de Florida. Actualmente es Investigadora Asociada de Wildlife Conservation Society y Directora Ejecutiva de Fundacion EcoAndina, Cali, Colombia. Sus investigaciones se centran en la ecología de la restauración ecológica de bosques andinos, en

particular los efectos que tienen distintas estrategias de restauración sobre la composición del bosque y sobre procesos ecológicos, especialmente aquellos que involucran interacciones planta-animal.

John D. Nason

Department of Botany, Iowa State University,
Ames, Iowa, 50011, USA.
jnason@iastate.edu

Enfoca sus actividades hacia el uso de marcadores genéticos como herramienta para estudiar la estructura genética de poblaciones de plantas y de los polinizadores y herbívoros asociados a ellas. Sus líneas de investigación actuales incluyen la dinámica reproductiva, la estructura genética, y la filogeografía de mutualismos obligatorios, como el sistema de polinización de *Ficus* y avispas agaónidas. Además realiza investigación sobre el efecto de la fragmentación del bosque sobre aspectos reproductivos en árboles del dosel, con énfasis en especies cuyos frutos y semillas son dispersados por animales.

Rebecca Ostertag

Department of Environmental Science, Policy, and Management
University of California,
Berkeley, CA 94720, USA
International Institute of Tropical Forestry,
Box 25000, Rio Piedras, PR 00928, USA.
ostertag@nature.berkeley.edu

Obtuvo su doctorado en la Universidad de Florida en 1998. Ha realizado investigaciones a nivel de comunidad y ecosistema en Costa Rica, Puerto Rico y Hawaii. Sus intereses de investigación incluyen el papel de las perturbaciones naturales en bosques tropicales, desde claros del bosque hasta huracanes, y la importancia de la disponibilidad de nutrientes sobre la distribución, crecimiento y descomposición de las plantas. Actualmente se desempeña como investigadora postdoctoral en la Universidad de California-Berkeley y en el International Institute of Tropical Forestry, Puerto Rico.

Luis M. Renjifo

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
Alexander von Humboldt,
A.A. 8693, Santafé de Bogotá, Colombia.
lmrenjifo@humboldt.org.co

Obtuvo su doctorado en la Universidad de Missouri-St. Louis en 1999. Actualmente es coordinador del Programa de Biología de la Conservación del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia. Sus principales intereses de investigación se enfocan en los efectos

de los cambios en la estructura y composición del hábitat a escala local y a escala del paisaje sobre las avifaunas, y al desarrollo de herramientas de manejo para la conservación de la biodiversidad en paisajes rurales.

Carla Restrepo

Department of Biology, 167 Casteter Hall,
University of New Mexico
Albuquerque, NM 87131, USA.
carlae@sevilleta.unm.edu

Obtuvo su doctorado de la Universidad de Florida en 1995 y actualmente centra su investigación en las consecuencias que tiene la fragmentación de los bosques sobre las interacciones planta-animal, en particular frugivoría y dispersión de semillas, y en el papel de los deslizamientos de tierra sobre la estructura y funcionamiento de bosques montanos. Ocupa el cargo de Profesora Asistente de Investigación en la Universidad de Nuevo Mexico en donde realiza estudios sobre el origen y mantenimiento de estructuras fractales a escala de paisaje.

Oscar J. Rocha

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica,
San Pedro de Montes de Oca, San José, Costa Rica.
ojrocha@cariari.ucr.ac.cr

Obtuvo su doctorado en la Universidad Estatal de Pennsylvania y actualmente es profesor en la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. Sus intereses de investigación incluyen la ecología y genética de poblaciones de plantas, biología reproductiva de plantas y la conservación de recursos genéticos vegetales.

Frederick N. Scatena

International Institute of Tropical Forestry,
Box 25000 Rio Piedras, Puerto Rico 00092, USA.
fscatena@fs.fed.edu

Ha trabajado en aspectos relacionados con cuencas hidrográficas en bosques neotropicales desde 1977 y desde 1987 es investigador científico en hidrología en el International Institute of Tropical Forestry. Sus intereses principales de investigación se enfocan hacia la integración de la geomorfología y la ecología forestal, y su aplicación al manejo de cuencas.

Eugene W. Schupp

Department of Rangeland Resources and the Ecology Center,
Utah State University, Logan, UT 84322, USA.
schupp@cnr.usu.edu

Es actualmente Profesor Asociado en la Universidad Estatal de Utah. Ha trabajado en Ecuador, Panamá, Costa Rica, España, y en el este y oeste de

Estados Unidos, sobre la ecología de semillas y plántulas y en especial evaluando las consecuencias que tiene el proceso de dispersión de semillas sobre la dinámica poblacional de plantas. Hoy día centra su investigación en la ecología regenerativa de especies de plantas raras e invasoras en regiones semiáridas de España y Estados Unidos.

Thomas Van der Hammen

Department of Palynology and Paleo/Actuo Ecology
University of Amsterdam,
Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam, The Netherlands

Obtuvo su doctorado en la Universidad de Leiden en 1951. Sus intereses pasaron de la geología a la palinología, paleoecología, y la dinámica de ecosistemas tropicales. Trabajó por muchos años en Colombia en donde descubrió importantísimos depósitos de polen fósil en sedimentos lacustres. Realizó investigación a lo largo extensos gradientes altitudinales en los Andes colombianos. Se retiró de la Universidad de Amsterdam en 1989 y actualmente es Profesor Emérito radicado en Colombia.

Gustavo Vargas

Departamento de Ciencias Biológicas,
Universidad de los Andes, Apartado 4976, Bogotá, Colombia.
tavovargas@tutopia.com

Actualmente es asesor de la Fundación Prooceanos, encargada del apoyo a proyectos oceanográficos en los mares de Colombia. Sus intereses de investigación se centran en las relaciones entre la economía y la utilización de recursos naturales.

Lawrence R. Walker

Department of Biology, University of Nevada, Las Vegas,
Las Vegas, NE 89154, USA.
walker@nevada.edu

Profesor Asociado en la Universidad de Nevada y su área de investigación es la sucesión ecológica, y en particular los mecanismos que controlan la sucesión primaria en sitios como playas de río, morrenas glaciares, sustratos volcánicos, derrumbes y minas. Ha realizado sus trabajos en Alaska, Hawaii, Puerto Rico y en Estados Unidos.

Guadalupe Williams-Linera

Instituto de Ecología, A. C.,
Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, México.
lupew@ecologia.edu.mx

Investigadora Titular y profesora en el Instituto de Ecología, Xalapa, México. Obtuvo su maestría en el Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos

Bióticos en 1982 y su doctorado en la Universidad de Florida en 1989. Ha trabajado en bosques neotropicales húmedos de bajura y de montaña bajo sucesión secundaria, bordes de fragmento de bosque, fenología, y herbivoría. Actualmente su investigación se enfoca hacia la conservación del bosque nublado y de especies arbóreas amenzadas, en relación con la fragmentación, la ecología del paisaje y la restauración.

S. Joseph Wright

Smithsonian Tropical Research Institute,
Box 2072, Balboa, Panamá.
wrightj@tivoli.si.edu

Investigador Científico en el Smithsonian Tropical Research Institute. Su investigación se centra en la ecología de bosques tropicales. Sus estudios actuales se enfocan a la fenología y producción de frutos en el bosque y su relación con el fenómeno de El Niño y el impacto en la comunidad de mamíferos. Otras de sus investigaciones incluyen dispersión de semillas, ecología de plántulas, y la ecología del género *Psychotria* (Rubiaceae).

Gerhard Zotz

Lehrstuhl für Botanik II der Universitaet Wuerzburg,
Julius-von-Sachs-Platz 3, D-97082 Wuerzburg, Germany.
gerhard.zotz@unibas.ch

Es científico de la Universidad de Würzburg y también asociado al Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá. Durante los últimos 11 años ha llevado a cabo investigación en Panamá, Paraguay y Malasia en ecología y ecofisiología de epífitas y hemiepífitas, además de árboles y lianas.

Glosario

Abiótico No viviente. Se refiere a los aspectos físicos y químicos del ambiente que rodea a un organismo.

Aborto de frutos Caída prematura de los frutos debida a factores intrínsecos de la planta. En algunos casos se ha comprobado que el aborto puede ser selectivo, es decir, determinado por la planta madre. En estos casos se ha encontrado un número de semillas inferior en los frutos abortados que en los no abortados.

Aclimatación Proceso de ajuste fenotípico que se efectúa, dentro de un organismo, en respuesta a cambios en las condiciones ambientales. Los ajustes se pueden dar tanto a nivel fisiológico como morfológico.

Adsorción Proceso por el cual los átomos, moléculas, o iones son atraídos a la superficie de un sólido mediante enlaces físicos o químicos.

Albura Capa circular del tallo, la cual se localiza inmediatamente después del cambium en los árboles. Contiene el xilema activo, es decir, transporta el agua.

Alelo Una de las posibles formas o configuraciones químicas del ADN presentes en un gen para un locus particular y que son heredados biparentalmente. Un individuo particular puede ser homocigoto (ambos alelos heredados son idénticos) o heterocigoto (los dos alelos son diferentes).

Alelopatía Una interacción negativa de tipo químico entre especies diferentes de plantas.

Algoritmo Secuencia de operaciones matemáticas o lógicas para obtener una respuesta.

Aloenzima Variantes fisicoquímicas de una enzima particular debido al producto de diferentes alelos del mismo gen.

Amento Racimo denso, usualmente péndulo y compuesto por flores inconspicuas, generalmente unisexuales.

Análisis lógico En procesamiento de imágenes esto se refiere a la combinación de dos o más imágenes para producir una tercera que contenga la unión, el máximo, el mínimo, o alguna otra contingencia establecida para los valores de los píxeles correspondientes al mismo lugar en ambas imágenes de entrada.

Ancho de barrido Ancho del área censada por un telesensor sobre el terreno.

Antesis El conjunto de todo el desarrollo floral desde el instante de abrirse el capullo hasta el marchitamiento de la flor.

Aptitud genética ("fitness"). Habilidad competitiva de un genotipo. Se basa en las características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento, y, por lo general se calcula comparando el promedio de sobrevivencia de los descendientes de un determinado genotipo con el promedio mostrado por otros genotipos de la población que se encuentran en competencia con él.

Area basal Área proyectada sobre el suelo que ocupa el tronco de un árbol medido a una altura de 1.3 m (diámetro a la altura del pecho).

Arquitectura hidraúlica Estructura física del sistema que conduce el agua en una planta. Entre los parámetros que se incluyen para estudiar la arquitectura hidraúlica están: la presión de raíz, la conductancia hidraúlica foliar específica, la vulnerabilidad a la cavitación inducida por sequía, y la capacidad de almacenar agua.

Ascoespora Espora sexual (meiótica) de los hongos Ascomicetos.

Ascoma Estructura reproductiva sexual de los hongos Ascomicetos; produce ascoesporas que son transportadas en los ascos.

Autocorrelación Una característica de valores provenientes de muestras próximas en el tiempo o espacio, los cuales son más parecidos entre sí que valores provenientes de observaciones más distantes.

Autótrofo Capaz de obtener energía mediante fotosíntesis o quimiosíntesis.

Azimut El ángulo horizontal medido con referencia al norte y en sentido de las agujas del reloj.

Banco de semillas Población viable de semillas que se acumula en el suelo en un momento y espacio dados.

Balance hídrico Medición del estado del agua dentro de la planta, el cual está muy relacionado con las concentraciones de agua en el ambiente. Está dado por la diferencia entre las tasas de absorción de agua y de transpiración.

Basidioespora Espora sexual (meiótica) de los hongos Basidiomicetos.

Basidioma Estructura reproductiva sexual macroscópica de los hongos Basidiomicetos; produce las basidioesporas que son transportadas en basidios; ejemplos de ella son los "hongos de sombrilla" y las "orejas de palo".

Baya Fruto con un mesocarpo carnoso y un endocarpo suave (p. ej., *Solanum*).

Biomasa Cantidad en peso de la materia viva por unidad de área o volumen.

Biota Vida animal y vegetal que caracteriza una determinada región.

Biótico Viviente. Se refiere a los aspectos biológicos del ambiente de un organismo, es decir, a su interacción con otras especies.

Bit Unidad mínima de información digital, correspondiente a los valores 0 y 1. Una imagen digital con capacidad de 8 bits/píxel puede almacenar un valor de reflectancia entre el 0 y 255, o sea, 2^8 valores posibles.

Brinzal Clase de tamaño de la vegetación: ≥ 30 cm y < 1.5 m de altura.

C_3 Ver **metabolismo fotosintético C_3**

C_4 Ver **metabolismo fotosintético C_4**

Capa límite Zona de transferencia de energía entre un gas o un líquido en contacto con un objeto sólido (p. ej., la hoja de una planta) y en donde la temperatura, concentración, o velocidad del gas o líquido está bajo la

influencia del objeto. Para una misma diferencia de temperatura entre la hoja y el ambiente, la transferencia ya sea de calor o de vapor de agua entre la hoja y el ambiente será más rápida cuando la capa límite sea más delgada y viceversa.

Capacidad de Intercambio Catiónico La suma total de cationes intercambiables que el suelo puede adsorber. Se expresa en centimoles por kg de suelo.

Capacidad fotosintética (A_{max}) Se refiere a la tasa de fotosíntesis neta medida a niveles de saturación de luz y de CO_2 ambiental, y cuando la hoja se encuentra en óptimas condiciones de humedad relativa y temperatura.

Carga del disco alar (LWD) Es la relación entre el peso corporal y el área que barre con el ala un colibrí en un aleteo. Se calcula como: $LWD = W/ \pi (b/2)^2$ donde *W* es el peso del animal (g) y *b* es la envergadura (cm).

Catena Una secuencia de suelos adyacentes de mas o menos la misma edad pero con diferentes características debido a diferencias en el drenaje o el relieve.

Cavitación La ruptura de una columna de agua dentro del xilema cuando la planta se encuentra bajo condiciones de déficit o stress hídrico (p. ej., durante la estación seca). La columna se interrumpe físicamente por la presencia de aire y vapor de agua. Cuando ocurre cavitación, la conductancia hidráulica disminuye.

Cenocítico Característica de las hifas que les permite mover el contenido celular, incluyendo a las organelas, a través de los diferentes compartimentos; en los hongos verdaderos, las paredes transversales son permeables; en los Oomicetes, son cenocíticas.

Ciclo de las xantofilas Mecanismo para la disipación no irradiativa del exceso de energía luminosa que llega a la hoja y que entraña la conversión del pigmento carotenoide zeantina a violazantina.

Citoquininas Hormonas vegetales cuyo principal papel es promover la división celular en la planta.

Clon Individuos genéticamente idénticos; en los hongos esto puede lograrse por crecimiento de fragmentos hifales o por germinación de conidios asexuales.

Coevolución o evolución recíproca Cambio simultáneo y mutuo en el genotipo de dos especies que interactúan, en adaptación a esta interacción.

Colonia Grupo de células bacterianas o crecimiento fúngico originados a partir de una sola célula.

Color Un componente de la apariencia de un objeto determinado, producto de la respuesta fotoquímica del ojo a particulares longitudes de onda de luz procedentes del mismo objeto. El color de un objeto se debe a los pigmentos contenidos en él, los cuales absorben ciertas longitudes de onda y reflejan otras.

Comensalismo Simbiosis en la que los organismos asociados ni se causan daño ni se benefician el uno al otro.

Comunidad Agregación de organismos caracterizada por una combinación distintiva de especies animales y vegetales, en un determinado hábitat o región y en un área dada.

Compuestos secundarios Ver **Metabolitos secundarios**

Conductancia estomática Se refiere a la constante de proporcionalidad entre el flujo de vapor de agua o CO_2, a través de las aperturas estomáticas, y la fuerza (gradiente) que impulsa el flujo de estos gases. Es el inverso de la resistencia estomática.

Conductancia foliar Parámetro fisiológico que se puede determinar a partir de la transpiración y las concentraciones de vapor de agua, tanto dentro como fuera de la hoja. La conductancia se utiliza más que la resistencia porque es proporcional al flujo de agua y expresa el control regulatorio de la planta sobre la transpiración.

Conductancia (conductividad) hidraúlica Conductancia del agua en estado líquido en el sistema suelo-planta, la cual depende del gradiente en potencial hídrico. Ver **potencial hídrico**.

Conductancia hidraúlica foliar específica Conductancia del agua en fase líquida de toda la vía desde el suelo hasta la hoja. Se puede calcular con la razón de la transpiración total sobre la diferencia de potencial hídrico del suelo y el potencial hídrico de la hoja.

Conidios Esporas fúngicas asexuales (mitóticas) producidas por los Deuteromicetos y durante la reproducción asexual de los Ascomicetos y los Basidiomicetos.

Constitutivas Se refiere a las defensas que tiene una planta contra las enfermedades. Son aquellas que siempre están presentes, independientemente de la presencia del patógeno.

Contracción demográfica Una reducción significativa en el tamaño de una población, debido a la desaparición de individuos en un mismo sitio o a un bajo número de ellos que colonizarían a una nueva zona.

Convección Transporte de masas de aire en dirección predominantemente vertical. Este ascenso es turbulento y va ligado a la condensación. Se produce nubosidad de tipo convectivo o cumuliforme.

Costo de construcción foliar Total de asimilados fotosintéticos necesarios para construir un gramo de biomasa foliar; estos costos constituyen una función de la composición química y de los atributos bioquímicos del tejido foliar.

Curvas de nivel Líneas dibujadas en mapas topográficos que definen la elevación del terreno.

Defensas vegetales Aspectos químicos, fenológicos, estructurales, nutritivos y de desarrollo de una planta que aumentan su aptitud genética y reducen el daño causado por los herbívoros.

Defensas químicas Productos químicos presentes en las plantas que merman el ataque de los herbívoros. Ver **Metabolitos Secundarios**

Déficit de presión de vapor (VPD, en inglés) La presión de vapor de agua a saturación menos la presión de vapor real del aire, ambas a una temperatura determinada. Es la fuerza motriz de la evapotranspiración.

Déficit hídrico Estado de la planta cuando la tasa de pérdida de agua excede a la tasa de absorción de la misma.

Demografía Estudio de las estadísticas vitales de una población, incluyendo entre otras, densidad, reproducción, sobrevivencia, edad y estructura de la población.

Densidad de flujo de fotones (PFD en inglés) Número de fotones provenientes del espectro 400-700 nm que, por unidad de tiempo, inciden sobre una unidad de superficie. La unidad SI se expresa en mol m^{-2} s^{-1}. Las unidades µmol m^{-2} s^{-1} ó µEinsteins m^{-2} s^{-1}, que no son parte del sistema SI, se usan también con frecuencia.

Denso-dependencia Parámetros propios de la población (mortalidad, natalidad, fecundidad) que dependen de los valores que tome la densidad de individuos en un momento y espacio dados.

Depresión por endogamia/exogamia Reducción en las tasas de fecundación, germinación o supervivencia de la progenie asociadas con el grado de parentesco genético entre los gametos.

Deriva genética Cambios debido al azar en la información genética (frecuencias alélicas para un gen dado) al cabo de sucesivas generaciones los cuales generan tanto la fijación de un alelo como la desaparición de otro en la población. Es decir, ciertos alelos no pasarán a la siguiente generación ya que existe una probabilidad inherente de que ello ocurra Esta probabilidad es mayor en poblaciones de pequeño tamaño.

Descomposición Degradación microbiana de material animal o vegetal a compuestos orgánicos más simples.

Desnitrificación Reducción química de nitrato (NO_3) o nitrito (NO_2) a nitrógeno gaseoso molecular (N_2) u óxidos de N mediado principalmente por la actividad microbiana.

Diáspora Se refiere a la semilla más algunos tejidos derivados de la planta madre, los cuales forman una unidad de dispersión (p. ej. sámara, nuez, drupa).

Digitalizar Convertir a información digital. Este término es utilizado en el texto para referirse al proceso de convertir áreas, líneas y puntos presentes en un mapa o foto en códigos interpretables por el computador para su procesamiento subsiguiente.

Diversidad de especies Usualmente se utiliza como sinónimo de "riqueza de especies" (número de especies), pero incluye a veces la abundancia relativa de individuos de cada especie.

Diversidad alfa Diversidad local de especies, medida como el número de especies por área o a través de otra medida apropiada de diversidad.

Diversidad beta Tasa o nivel de cambio de especies entre hábitats (medida como un índice de similitud o tasa de recambio de especies en función del área, en vez de número de especies o índice de diversidad como en la diversidad alfa y gama).

Diversidad gama diversidad general a gran escala (p. ej., paisaje, país, continente), normalmente medida como número de especies.

Distancia euclideana Indice cuantitativo que mide la separación existente entre dos unidades de observación, según los valores que ellas posean en un conjunto de variables. La fórmula es:

$$d_{ij} = \left[\sum \left(x_{ik} - x_{jk}\right)^2\right]^{1/2}$$

en donde x_{ik} y x_{jk} son el valor de las observaciones i y j en la variable k.

Distilia Polimorfismo genético en el cual parte una población produce flores de anteras cortas y pistilo largo ("pin") y otra parte produce flores con anteras largas y pistilo corto ("thrum"). Típicamente las flores de un morfo sólo pueden ser polinizadas por polen del morfo opuesto. En algunos casos también existen diferencias en el tamaño del grano de polen asociadas con el morfo.

Drupa Fruto con un mesocarpo carnoso y un endocarpo muy duro (p. ej., *Spondias*).

Duramen Capa circular del tallo de un árbol que contiene xilema inactivo y que es generalmente más compacta que la albura.

Ectomicorriza Asociación fúngica en la cual las hifas del hongo forman una vaina compacta sobre la superficie de la raíz de la planta, extendiéndose hasta el suelo, y que ocurre exclusivamente con ciertas especies de árboles. Simbiosis generalmente mutualista; los hongos reciben carbono y la planta, a su vez, mejora su capacidad de absorber agua y nutrientes.

Edáfico Influido por el suelo o que refleja las características de éste.

Efecto Allee Efecto por el cual cuando la densidad poblacional es muy baja, se generan tasas reproductivas *per capita* igualmente reducidas.

Eficiencia de uso de agua Total de CO_2 (moles o masa) fijado por la planta en relación a la cantidad de agua perdida (moles o masa) en una unidad de tejido foliar. La razón de la tasa de fotosíntesis neta sobre la tasa transpiratoria. Una unidad conveniente es gramos de CO_2 fijados por kilogramo de agua transpirada.

Electroforesis Técnica bioquímica que permite documentar los diferentes alelos que existen para un locus dado. En plantas, el tejido vegetal se macera y se coloca sobre un medio gelatinoso el cual se somete al paso de una corriente eléctrica por un período determinado de tiempo. Las proteínas (enzimas) "migran" distancias específicas de acuerdo a su peso molecular y carga eléctrica, lo cual a su vez es el producto químico de la información contenida en el alelo respectivo. Se aplica un colorante y se evalúa la presencia o ausencia de "bandas" particulares para cada individuo. Cada banda representa una forma alélica particular de la enzima codificada por el gen. Así, se puede determinar el genotipo de un individuo.

Eliosoma Excrecencia carnosa que presentan algunas semillas, cubierta de sustancias oleaginosas apetecidas por las hormigas.

Embolismo En referencia al transporte de agua a través de la planta, es una obstrucción al flujo

de agua líquida en las células del xilema por presencia de aire o vapor de agua.

Endémico Especie que tiene una distribución geográfica restringida a un área pequeña, normalmente definida como menos de 50 000 km^2. En el contexto de las enfermedades, una enefermedad endémica es aquella siempre está presente en una población, pero con una baja proporción de individuos afectados (cuando la enfermedad no está experimentando una propagación epidémica).

Endemismo Cuando una especie se encuentra limitada a un área específica.

Endófito Hongo que vive dentro de una planta aparentemente sana; los hongos pueden ser mutualistas, comensales o patógenos latentes.

Endogamia Entrecruzamiento de gametos con información genética muy similar.

Enfermedad Alteración negativa de las funciones o de la forma normales de una planta o animal causada por un agente persistente (i.e. un parásito), y que puede dañar o incluso matar al organismo afectado.

Epidemia Incremento rápido de la incidencia y severidad de una enfermedad en una población hospedera particular.

Epífita Planta que crece sobre otra planta, sin ser parásita de ésta.

Epifitosis Término sugerido para denominar los síntomas patológicos mostrados por un forofito y que supuestamente son atribuidos a la carga de epífitas.

Epígeo Aplícase a cualquier órgano vegetal que se desarrolla sobre el suelo.

Error por comisión Referido a teledetección: medida de la proporción de los píxeles clasificados incorrectamente en una categoría de cobertura entre todos los píxeles clasificados en esa categoría.

Error por omisión Referido a teledetección: medida de la proporción de píxeles de cierta categoría de cobertura que fueron clasificados incorrectamente entre todos los píxeles que en el terreno (o sea, en los campos de verificación) corresponden a dicha categoría.

Esclerófilo Se refiere a aquellas hojas de consistencia dura debido a la presencia de compuestos secundarios o compuestos estructurales especiales que le confieren resistencia a la herbivoría y retardan la descomposición.

Escudo de Guayana Formación geológica antigua en el norte de América del Sur, centrado en el sur de Venezuela, pero extendiéndose a partes de la Amazonia de Colombia, Brasil y las Guayanas

Espata Bráctea que envuelve la inflorescencia. Típico de la familia Araceae (*Anthurium*, *Dieffenbachia*).

Espora Estructura primordial de dispersión y latencia de los hongos; una o más células que constituyen una unidad discreta –pueden ser productos mitóticos o meióticos.

Estereopares Fotos aéreas con sobreposición espacial obtenidas en una misma línea de vuelo.

Estereoscopio Instrumento óptico que permite al observador distinguir en perspectiva tridimensional, objetos contenidos en el área de sobreposición de dos estereopares.

Estrangulador Una hemiepífita primaria que produce un sistema robusto de raíces, el cual eventualmente provee soporte y puede matar al hospedero (p. ej., *Ficus*).

Evapotranspiración Evaporación de agua desde y a traves de las plantas, y desde el suelo en una área determinada.

Exogamia Entrecruzamiento de gametos genéticamente muy diferentes.

Factor extrínseco Aquel que afecta y actúa de forma externa sobre los individuos de una población.

Factor intrínseco Aquel que afecta y actúa sobre los individuos de una población y que proviene de la población misma.

Fenología Ciclo anual de desarrollo y reproducción, es decir, producción de hojas, frutos y flores.

Fijación de nitrógeno Conversión biológica del N molecular (N_2) de la atmósfera a

compuestos nitrogenados (amonio) y otros compuestos orgánicos los cuales son utilizables en procesos biológicos.

Filogenia Historia ancestral o evolutiva de un grupo o linaje.

Fitoplasma Grupo de bacterias pequeñas y carentes de pared celular que viven en el sistema vascular de las plantas y que pueden causar enfermedades.

Flujo genético Movimiento uni- o bi-direccional entre poblaciones de genes bien sea como resultado de movimiento de gametos (polen), o de propágulos (frutos, semillas).

Fluorescencia de la clorofila Energía luminosa absorbida por los cloroplastos; no se utiliza en los procesos fotoquímicos y es emitida como fluorescencia. La fluorescencia *in vivo*, medida a 77°K es un criterio importante para detectar el funcionamiento del fotosistema II.

Forma de crecimiento Estructura morfológica de los individuos de una especie de planta. Por ejemplo, árboles, arbustos, hierbas, lianas, rosetas.

Forofito Arbol hospedero.

Fotoinhibición Reducción en la eficiencia del fotosistema II causada por una sobreexcitación del aparato fotosintético. La fotoinhibición puede obedecer a una disipación del exceso de energía luminosa (a través del ciclo de la xantofila) o a un daño irreversible causado por el exceso de luz.

Fotoperíodo Duración del tiempo diario en que algun organismo está expuesto a la luz.

Fructificación masiva Producción sincrónica de semillas que ocurre en individuos de una o más especies, en un ámbito local o regional, luego de más de un año de no reproducirse.

Función de Michaelis Menten Ecuación matemática que describe el comportamiento de saturación (velocidad de la reacción *vs*. concentración del sustrato) típico de las reacciones enzimáticas. La forma de la curva Michaelis Menten es directa y lineal al comienzo y luego es asintótica (la velocidad no varía al aumentar la concentración del sustrato). La curva de tasa de fotosíntesis *vs*. densidad de flujo de fotones se ajusta a una función Michaelis Menten.

Genotipo La constitución genética completa de un organismo, o la composición genética para uno o varios loci específicos.

Geomorfológico Relativo a las formaciones terrestres, como los valles o las montañas.

Germinación Si se refiere a hongos, crecimiento de hifas a partir de la espora de un hongo; las esporas deben recibir señales de una planta hospedera o contar con condiciones ambientales particulares para inducir la germinación.

Giberelinas Hormonas vegetales que tienen gran influencia sobre diversos aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas.

GPS Se refiere a un sistema global de posicionamiento por sus siglas en inglés ("Global Positioning System"). Este receptor utiliza señales de un conjunto de satélites artificiales para definir una posición geográfica en la tierra y se utiliza para la navegación, para localizar lugares de interés, o para hacer mapas de tipos de cobertura terrestre.

Grado Kelvin Una escala de temperatura "absoluta" o termodinámica, basada en la energía cinética de las moléculas de un gas ideal. Cero grados Kelvin equivale a –273 grados Centígrados.

Gremio Especies diferentes de plantas o animales que demandan niveles similares de algún recurso, por ejemplo luz (árboles pioneros o tolerantes a la sombra) o agua, o que realizan funciones ecológicas similares (p. ej., especies de aves frugívoras, nectarívoras, o insectívoras).

Hemiepífita Planta que es epífita solo en una etapa de su ciclo de vida.

Hemiepífita primaria Planta que es epífita solamente en los primeros estadios de su ciclo de vida.

Hemiepífita secundaria Planta que es epífita solamente en los ultimos estadios de su ciclo de vida.

Heterocigosis La proporción de loci examinados a nivel del individuo o de la población que poseen alelos diferentes. Es una medida de la diversidad genética.

Heterotrófico Organismo que obtiene energía consumiendo otros organismos o material orgánico.

Heterostilia Polimorfismo genético en el cual una población de plantas produce flores de dos o tres morfos que varían de forma recíproca en la longitud de anteras y pistilo. Las partes no reproductivas no varían.

Hifa En los hongos, cada uno de los elementos filamentosos que constituyen el aparato vegetativo, el micelio.

Hipocótilo La parte del eje del tallo que se halla por debajo de la inserción de los cotiledones.

Hipógeo Dícese de cualquier órgano vegetal que se halla dentro del suelo y/o que crece subterráneo.

Hipótesis de la disponibilidad de recursos Hipótesis que propone que lo que una planta invierte en defensas foliares contra la herbivoría depende de los recursos disponibles.

Hipótesis de la escasez-accesibilidad Hipótesis que sugiere que lo que una planta invierte en defensas foliares contra la herbivoría depende de la escasez de esa planta en un determinado hábitat, de la abundancia de herbívoros y de qué tan accesibles resultan los tejidos vegetales para los herbívoros.

Hipótesis de la notoriedad de las plantas Hipótesis que sugiere que la cantidad y el tipo de defensas químicas presentes en una planta dependen de qué tan obvia es ésta para los herbívoros en el tiempo y el espacio.

Holoepífita Planta que es epífita durante todo su ciclo de vida (epífita verdadera).

Hojarasca La capa superficial del mantillo consistente de hojas recientemente caídas, tallos, troncos, ramas, cortezas, flores y frutos.

Hongos verdaderos Organismos del reino Fungi entre los que están los Ascomicetos, los Basidiomicetos, los Deuteromicetos y los Cigomicetos. No incluye a los Oomicetos ("moho") los cuales pertenecen al reino Protista.

Hospedero Planta (generalmente un árbol) que aloja epífitas sobre sus partes (ramas, tronco, hojas). En una simbiosis con microorganismos, es el socio de mayor tamaño, por lo general una planta o un animal; en el caso de una infección causada por patógenos, es el organismo que padece la enfermedad.

Humus La fracción medianamente estable en el tiempo de la materia orgánica del suelo que permanece luego de que la mayor parte de los residuos vegetales y animales se han descompuesto. Usualmente es de color oscuro.

Indicios Al hablar de enfermedades vegetales, se refiere a las estructuras reproductivas u otras estructuras visibles del patógeno.

Inducción fotosintética Período de tiempo requerido durante la fotosíntesis para que la conductancia estomática y la actividad enzimática de fijación de carbono atmosférico alcancen un estado de equilibrio, luego de un período de oscuridad o baja luminosidad.

Inducidas Defensas contra una enfermedad que, en una planta o un animal, se activan como respuesta a una infección patogénica o algún otro estímulo.

Infiltración La entrada vertical de agua en el suelo.

Infrarrojo-falso-color Película fotográfica que sustituye la detección de uno de los tres colores básicos del espectro visible contenidos en una foto a color típica (azul, verde y rojo) por la detección de una porción del espectro infrarrojo. También se refiere a las imagenes creadas por la combinación de dos bandas del espectro visible y una banda del espectro infrarojo contenidas en una escena digital.

Inmovilización Retención de nutrientes en forma orgánica por los microorganismos del suelo, impidiendo que estén disponibles por las plantas u otros organismos.

Inóculo Fuente de infección de plantas hospederas

causada por microbios; por lo general se trata de esporas o fragmentos de hifas.

Isótopo Especie del mismo elemento con el mismo número atómico, pero diferente masa atómica.

Isótopo estable Especie del mismo elemento con diferente masa atómica, el cual se encuentra en forma natural, y puede ser más o menos abundante que los otros tipos.

Laterita Una capa del subsuelo rica en hierro, común en suelos tropicales muy meteorizados y lixiviados la cual, luego de exponerse a los elementos por medio de la erosión, se vuelve irreversiblemente dura.

Liana Planta trepadora, generalmente leñosa, que se apoya en los árboles para llevar sus hojas al dosel.

Lignina Polisacárido asociado a la celulosa, que cumple funciones estructurales.

Limitación poblacional Cualquier factor que afecta el crecimiento de una población, imponiendo así un límite superior a los valores de densidad que ésta pueda alcanzar.

Lixiviación La remoción de compuestos en solución del suelo (lavado).

Locus El sitio en un cromosoma ocupado por un gen específico.

Longitud (largo) de onda La distancia medida entre dos crestas o picos de una onda.

Mantillo Materiales vegetales y materia orgánica, incluyendo hojarasca y humus, que se encuentran sobre el suelo mineral bajo vegetación de bosque.

Marcador genético Un lugar físico identificable en un cromosoma (p. ej., locus) cuyo grado de heredabilidad puede ser medida. Los marcadores pueden ser genes definidos o algún segmento de ADN que no tenga ninguna función en la codificación de proteínas. Una analogía sería una bandera que viene en diferentes colores y se puede identificar que color de bandera tiene cada individuo en la población.

Materia Orgánica del Suelo La fracción orgánica del suelo que incluye residuos vegetales y animales en varios estadios de descomposición, asi como también sustancias producidas por los diversos organismos que habitan en el suelo.

Metabolismo Acido de las Crasuláceas (CAM, en inglés) Metabolismo presente en aquellas plantas con alta eficiencia de uso de agua (propias de hábitats muy secos). Consiste en abrir los estomas y fijar el CO_2 por la noche (y no por el día), cuando las condiciones de humedad y temperatura son favorables para no perder demasiada agua. El CO_2 se almacena en las vacuolas y durante el día es transformado en carbohidratos durante la fotosíntesis.

Metabolismo fotosintético C_3 Metabolismo en donde el producto inicial de la fotosíntesis es un compuesto con 3 átomos de carbono (ácido 3-fosfoglicérico) a partir de CO_2 y H_2O y catalizado por la enzima carboxilante RuBP (ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa).

Metabolismo fotosintético C_4 Metabolismo en donde el producto inicial de la fotosíntesis es un compuesto con 4 átomos de carbono (ácido málico y/o aspártico) a partir de CO_2 y H_2O y catalizado por la enzima carboxilante PEP (fosfoenol piruvato carboxilasa). La gran mayoría de las especies con metabolismo C_4 son monocotiledóneas y bajo condiciones de alta luminosidad y temperatura ambiental poseen, en general, una mayor capacidad fotosintética y una mayor acumulación de biomasa que las especies con metabolismo C_3.

Metabolitos secundarios Compuestos químicos presentes en el material vegetal que no están relacionados con las principales funciones de la fisiología celular de la planta sino que son productos del metabolismo y que cumplen un papel importante en el combate contra los herbívoros.

Mecanismo próximo La "clave" o "señal" ambiental que estimula un proceso biológico. Por ejemplo, una disminución en la precipitación promueve la caída de hojas en especies caducifolias y un aumento estimula su producción al llegar las primeras lluvias.

Mecanismo último Las causas a nivel evolutivo, moldeadas por la selección natural, que se

cree han dado origen a un proceso biológico. Por ejemplo, producir hojas sincrónicamente justo después que comienza la estación lluviosa es beneficioso para la planta ya que sacia a los herbívoros y así reduce la cantidad de área foliar perdida en la población.

Meteorización Todo cambio físico o químico producido por los agentes atmosféricos en las rocas o cercano a la superficie de la tierra.

Micelio Red de hifas fúngicas.

Micología Estudio de los hongos y de los organismos parecidos a hongos, como los Oomicetos.

Micorrizas Ver **Ectomicorrizas** y **Micorrizas Vesículo-Arbusculares**

Micorrizas Vesículo-Arbusculares Simbiontes fúngicos que no forman vainas y cuyo micelio penetra en los tejidos radiculares de la planta hospedera y forma una especie de arbusto muy ramificado. Simbiosis generalmente mutualista; los hongos reciben carbono y la planta, a su vez, mejora su capacidad de absorber agua y nutrimentos.

Microclima El clima que prevalece en un área pequeña y por lo general estrictamente definida.

Micrositio (microhábitat) Espacio ocupado por un organismo o una hoja.

Mineralización La conversión de un elemento en forma orgánica a un estado inorgánico o mineral, como resultado de la descomposición microbiana en el suelo.

Modelo digital de elevación Imagen o archivo digital de tipo raster cuyos píxeles contienen los valores de elevación de los objetos terrestres.

Modelo nulo Una simulación por computadora que, a partir de datos de muestreo, genera una distribución aleatoria de observaciones que puede ser utilizada como hipótesis nula para compararla con otra distribución de valores observados. La distribución aleatoria se genera con el propósito de producir el patrón de distribución de una variable que se esperaría en ausencia de mecanismos o procesos ecológicos (por ejemplo, picos de floración de diferentes especies coexistentes en presencia o ausencia de polinizadores).

Morfoespecie Especimen reconocido como distinto de otros en una muestra, pero no identificable a nivel de especie debido a la falta de material reproductivo o por la falta de conocimiento taxonómico.

Mutualismo Simbiosis para beneficio mutuo del hospedero y del simbionte microbiano.

Nicho Límites ambientales dentro de los cuales los individuos de una especie pueden sobrevivir, crecer y reproducirse.

Nicho de regeneración Requerimientos específicos a cada especie a nivel de micrositio, en particular durante los primeros estadios del ciclo de vida de la planta

Nitrificación El proceso de oxidación bioquímica del amonio (NH_4) a nitrato (NO_3), mediado principalmente por bacterias autotróficas. Así, las bacterias nitrificantes les proveen de nitrato a las plantas.

Orden de suelo La categoría de mayor nivel en el sistema jerárquico de clasificación de los suelos. Los atributos usados para distinguir entre órdenes diferentes son principalmente el grado de desarrollo y el tipo de los diferentes horizontes edáficos presentes. Luego vienen las categorías de subórden, grupo, subgrupo, familia y serie.

Ooespora Espora sexual (meiótica) de los Oomicetos.

Palinológico Perteneciente o relativo a la palinología, disciplina dedicada al estudio del polen.

Panmíctica Una población en donde cada individuo es potencialmente capaz de aparearse con cualquier otro individuo de la población.

Parasitismo Simbiosis en la que el simbionte microbiano resulta beneficiado y el hospedero perjudicado.

Patógeno Agente microbiano, usualmente un parásito, que puede causar enfermedad o muerte en su hospedero.

Patógeno facultativo Microorganismo que puede completar su ciclo de vida como saprotrófo sin causar enfermedad, pero que en condiciones apropiadas puede causar enfermedad.

Patógeno obligado Microorganismo que solamente puede crecer o completar su ciclo de vida como patógeno.

Patógeno oportunista Patógeno que por lo general únicamente causa enfermedad en aquellos hospederos que ya han sido debilitados o enfermados por otros agentes.

Percolación El movimiento vertical del agua a través del suelo. Se refiere generalmente al movimiento vertical de agua pero en suelos muy saturados.

Pioneras Especies de plantas que dependen de altos niveles de luz para germinar, o que son incapaces de perdurar como juveniles en el sotobosque. Las especies pioneras muestran una o varias de las siguientes características: latencia seminal, semillas pequeñas, crecimiento rápido, reproducción precoz. En ocasiones se utilizan los términos "heliófitas", "intolerantes a la sombra" y "dependientes de claros" como sinónimos.

Píxel Unidad mínima de una imagen raster que a su vez corresponde con un área (generalmente cuadrada) sobre la superficie terrestre. También se refiere a la unidad mínima de resolución de una imagen en pantalla. Este término proviene de la frase en inglés, "picture element".

Plasticidad fotosintética Ambito de posibles fenotipos que pueden ser expresados por un único genotipo, en respuesta a cambios en las condiciones ambientales.

Pleistoceno Epoca geológica de unos 2 millones de años a 10 000 años antes del presente.

Polarización Cuando se dice que la radiación (luz) está polarizada, significa que las ondas que la componen viajan en una sola dirección o un solo plano. La polarización ocurre cuando la luz, compuesta originalmente por ondas que viajan en muchas direcciones y perpendicular a su dirección de propagación, pasa a través de ciertas sustancias o cuando es reflejada por una superficie dada.

Polimorfismo Cuando se refiere a cuantificación de diversidad genética, es la proporción de genes con respecto al total de genes estudiados que tienen más de un alelo para un locus determinado a nivel de la población. Un gen se considera polimórfico si la frecuencia del alelo más común es menor que 0.95

Potencial hídrico Es el estado termodinámico del agua en un tejido determinado de la planta comparado con el del agua pura. Es igual a la diferencia en energía libre por unidad de volumen entre el agua presurizada (potencial de presión), y enlazada por osmóticos (potencial osmótico) o una matriz (macromoléculas o micropartículas; potencial mátrico), y la energía libre del agua pura (potencial hídrico igual a cero). El movimiento del agua a través de la planta o entre el suelo y la planta responde espontáneamente a diferencias en el potencial hídrico, de zonas de mayor potencial (valores negativos pero cercanos a cero) a zonas de menor potencial (valores negativos alejados de cero).

Potencial osmótico La diferencia en energía libre por unidad de volumen entre el agua pura y la energía libre del agua que contiene sustancias (iones u otras) en solución.

Presión de selección ver **Presión selectiva**

Presión selectiva Se refiere a un factor ambiental que trae como consecuencia un cambio a nivel genético en la población producto del proceso de selección natural y no producto del azar.

Procedimiento Monte Carlo Método matemático dirigido a obtener valores estimados de una cantidad dada por muestreo al azar. La cantidad deseada es en sí un parámetro estadístico y el muestreo se realiza sobre una población "artificial" que hasta cierto punto consiste en un modelo del sistema mismo a examinar. Por ejemplo, la fracción de partículas atómicas (digamos, neutrones) dada su distribución inicial en el tiempo y el espacio, que se esperaría penetraran hasta una profundidad determinada, en un medio de composición química conocida.

Prospección biológica Búsqueda en la naturaleza de compuestos químicos que

puedan ser útiles principalmente en medicina y agricultura.

Pudrición café Descomposición de la madera provocada por hongos que degradan la celulosa mucho más rápidamente que la lignina (de coloración oscura) por lo que la concentración de ésta última aumenta en la madera que queda por descomponer.

Pudrición blanca Descomposición de la madera provocada por hongos en la cual la lignina (de coloración oscura) se degrada tanto o mucho más rápido que la celulosa, lo que disminuye el contenido relativo de la misma en la madera remanente.

Punto de compensación de luz La densidad de flujo de fotones en la cual el intercambio neto de CO_2 entre la hoja y la atmósfera es cero. En este punto, la cantidad de CO_2 producto de la respiración iguala a la cantidad de CO_2 fijada por la fotosíntesis. El punto de compensación de luz en plantas que crecen bajo sol es mayor que el de plantas que crecen bajo sombra.

Raster Tipo de datos estructurados como un conjunto de celdas de información. Este es el tipo de datos generado por los sensores remotos digitales como Landsat, Spot y otros.

Reflectancia Cantidad de energía que es reflejada por un objeto luego de que esta incida sobre dicho objeto. El resto de la energía incidente puede ser transmitida o absorbida por el objeto.

Reclutamiento La adición de un nuevo individuo, de tamaño o clase de edad particular, a la población, por ejemplo a través de migración, crecimiento, o nacimientos.

Región fitogeográfica Un complejo característico de plantas y tipos de vegetación a gran escala. Dentro de la jerarquia biogeográfica a nivel mundial, una región fitogeográfica solo es subsidiaria a los dominios. Por ejemplo, regiones fitogeograficas dentro del "Dominio Neotropical" son la Región caribeña, Región amazónica, Región Guayana y Región andina.

Regulación estomática Mecanismos fisiológicos de la apertura y cierre de los estomas de una planta como respuesta a cambios ambientales e internos.

Regulación poblacional Cualquier factor que limita el crecimiento poblacional en función de la densidad existente. Constituye un subconjunto de los factores de limitación poblacional.

Rendimiento cuántico Una medida que expresa el grado en el que un proceso fisicoquímico depende del uso de la energía lumínica. En fotosíntesis, el rendimiento cuántico se define como el rendimiento de los productos fotosintéticos (usualmente, número de moléculas de O_2 producidas por segundo) dividido entre el número de cuantos (la cantidad de energía de un fotón) absorbidos por segundo.

Resistencia Capacidad que tiene la planta hospedera para impedir que un patógeno cause enfermedad; sólo se puede definir en relación con un patógeno en particular.

Resistencia hidraúlica Medida de la restricción al flujo del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera. Se puede calcular como el inverso de la conductancia.

Resolución espacial Medida de la separación lineal o angular entre dos objetos que un sensor puede distinguir.

Resolución espectral Número y dimensión de los intervalos de ondas electromagnéticas específicos que un sensor es capaz de detectar.

Resolución radiométrica Grado de sensibilidad de un sensor a las diferencias en nivel de energía reflejada o emitida desde los objetos hasta el sensor.

Resolución temporal Frecuencia con que un sensor obtiene datos sobre la misma área del planeta.

Retranslocación Paso de los nutrientes del follaje vivo al interior del tronco o raíces, durante la senescencia y previo a la caída de las hojas.

RGB Se refiere a un tipo de barrido digital ("scanning") en el que se pueden separar los tres componentes espectrales primarios (rojo, verde, azul) de una imagen.

Riqueza de especies El número de especies en una muestra, región o ecosistema.

Saprótrofo Microbio que obtiene su nutrición consumiendo materia orgánica muerta

Saturación de bases El grado de ocupación de los sitios de intercambio catiónico del suelo por cationes que no sean hidrógeno y aluminio. Se expresa como porcentaje del total de la capacidad de intercambio catiónico del suelo.

Saturación de luz Limitación durante la fotosíntesis a la fijación de CO_2 por cuestiones enzimáticas (más que por procesos fotoquímicos).

Semilla Su definición botánica sería "óvulo maduro y fertilizado de una planta que produce flores", pero los ecólogos a menudo utilizan este término como sinónimo de diáspora.

Septa Paredes transversales presentes en las hifas fúngicas; no son paredes cerradas por lo que las hifas son funcionalmente cenocíticas.

Sicono Inflorescencia cerrada en forma de urna, característica de las plantas del género *Ficus*.

Simbionte Se aplica a los dos miembros de una simbiosis, pero por lo general se refiere al miembro más pequeño, o sea al microbio.

Simbiosis Asociación íntima entre dos especies; significa que "viven juntos".

Síndrome Grupo de características morfológicas, fisiológicas o de comportamiento, compartidas por especies con estrategias ecológicas similares o gremios.

Síntoma Manifestación de enfermedad en la planta hospedera; puede ser necrosis, clorosis, enanismo, rendimiento reducido, o crecimiento hipertrófico.

Sustrato Cuando se refiere a microorganismos, el material orgánico en el que un microbio vive y el cual consume.

Tabla digitalizadora Tabla sobre la cual se coloca un mapa o foto de donde se desea extraer información espacial. Esta información espacial, en forma de coordenadas, se transfiere a un computador con un marcador tipo ratón ("mouse") o tipo pluma.

Tasa de transpiración Pérdida de vapor de agua de las hojas por unidad de área foliar y por unidad de tiempo. Se expresa generalmente con las unidades: mol H_2O m^{-2} s^{-1}.

Taxonomía Disciplina dirigida a producir un sistema jerárquico de clasificación organísmica, que mejor refleje la totalidad de semejanzas y diferencias entre organismos.

Taxón Grupo o entidad taxonómico.

Tectónica de placas Teoría que propone que la corteza terrestre se compone de secciones semirígidas cuyo movimiento provoca sismos y erupciones volcánicas, y la deriva de los continentes.

Teoría de dinámica de parches Marco conceptual utilizado para describir la heterogeneidad en el tiempo y el espacio de los recursos utilizados por los organismos. Fenómenos que generan esta heterogeneidad son por ejemplo, los claros del dosel del bosque producidos por la caída de árboles, lo que crea ambientes con mucha y poca luz en un área definida y que son utilizados diferencialmente por distintas especies.

Thallus Micelio vegetativo de un hongo.

Transpiración Flujo de vapor de agua de las hojas al aire, el cual se realiza a través de los estomas.

Trayectoria poblacional Una representación gráfica que muestra el cambio de estado de dos o más variables en función del tiempo (aunque éste último no se presenta explícitamente).

Tricomas Estructuras epidérmicas en forma de pelos o escamas que funcionan como órganos de absorción en las hojas.

Vector Animal, a menudo un insecto, que transporta un patógeno hacia un nuevo hospedero.

Velamen Capa especializada en las raíces de muchas orquídeas y aráceas, la cual consiste de células muertas y es a la vez permeable y aislante.

Verdecer tardío Alteración en el desarrollo de las hojas en expansión según la cual la maquinaria fotosintética no se incorpora funcionalmente a la hoja sino hasta que ésta madura. Esto reduciría el costo que representa sufrir herbivorismo en las hojas jóvenes.

Virulencia Habilidad relativa para causar enfermedad en una planta hospedera; debe discutirse en relación con la resistencia del hospedero.

Volatilización Paso de compuestos químicos o elementos a la forma gaseosa, por ejemplo luego de la quema del suelo.

Xeromorfismo Conjunto de características morfológicas de una planta como adaptación a condiciones secas, que incluyen cutículas gruesas, hojas pequeñas, suculencia, estomas hundidos, y algunas veces espinas.

Zooespora Espora móvil, flagelada y asexual de los Oomicetos; capaz de nadar en el agua que corre o en los poros saturados del suelo.

Indice

A

Abies 72,74
Abies amabilis 268,270,451
Acacia 50,482
Acacia auriculiformis 165,304,326
Acacia crassicarpa 304,
Acacia mangium 449,461
Acalypha diversifolia 315
aclimatación 230,231,232,235,663
Acnistus arborescens 543
Acromyrmex 471
Aecidium farameae 446
Aechmea magdalenae 228
Agouti paca 330,331,579
albura 253,255,257,259,260,264,663
Alchornea 73,594,598,
Alnus 46,53,72,458,498
Alnus acuminata 280,602
Alocasia brisbanensis 235
Alocasia macrorrhiza 140,243,248,249

aloenzimas 300,304,308,312,313,314,317,318,663

Allouata palliata 569

Alouatta seniculus 355,372,400,569

Alseis blackiana 319,320,321,395,468

Altamira, Brasil 608,611

Alto Yunda, Colombia 412,415,416

Amaranthus 361

Amazilia tzacatl 510

Amazonia 48,49,50,51,52,54,69,71,83,85,89,90,106, 147,150,152,154,156,179,184,194,196,198,205, 410, 415,486,561,566,568,579,582,598,599,604, 603,612,632,640,668

Anacardium excelsum 258,260,262,272,277

Anastrepha 540,547

Anastrepha serpentina 544,546

Anaxagorea crassipetala 208

Andira inermis 390,510

anfibios 128,160,281,398,532,569,595

Aniba duckei 410,412

Annona 273,277

Annona glabra 278,287

Annona muricata 410,412

Anolis 483

Anthracothorax 509

Anthurium 70,91,668

Antidesma cuspidatum 236

Antirrhoea tricantha 229

Apeiba membranacea 362

Apis mellifera 504,517,580

aptitud genética 311,350,483,488,500, 664,666

Aragoa 46

árbol hospedero 70,253,273,274,276,277, 279,287,444,668,669,670

Ardisia compressa 543

Ardisia escallonioides 305

Argentina 60,62,322,580

Argyrodendron peralatum 124,232

Argyroxiphium sandwichense 126

arquitectura hidráulica 252,266,288,424

Artibeus jamaicensis 390

Asclepias syriaca 504,552

Astrocaryum mexicanum 304,310,311

Astrocaryum standleyanum 339,390

Astrocaryum vulgare 598

Ateles geofroyii 390

Atta 200,280,282,358,471

Atta cephalotes 471

Atta colombica 201,471

Attalea butyracea 339,351

Avicennia germinans 447

B

bacterias 120,176,289,438,444,457,458,532, 547,669

Bactris major 339

Bactrocera jarvisi 547

Bactrocera oleae 547

Bactrocera opiliae 247

bahía de Buenaventura 68

bahía de Jiquilisco 68

banco de semillas 275,358,362,364,365,599, 664

Beilschmiedia 72

Beilschmiedia pendula 236,452

Belice 49,61,71,107,564

Bertholletia excelsa 71,156,172,304

Besleria solanoides 497

Betula occidentalis 266

biomasa 25,31,32,120,170,172,180,185,212,243,244 534,595,596,598,600,606,612,613,615,632,634, 639,640

Bocas del Toro, Panamá 69

Boissoneaua 509

Bolivia 59,60,70,180,279,566

Bombax macrophyllum 179

Bora, indios 598

Boscia albitrunca 554

bosque aluvial 202,203,382

bosque de inundación 202,203,204

bosque de pantano 202,203,204,211

bosque de tabonuco 32,99,108,110,111,112

bosque de tierra firme 172,182,200,202,203, 204,207,416

Bosque Experimental de Luquillo, Puerto Rico 468

bosque montano 43,44,46,49,117,235,272, 274,279,305,359

bosque seco 53,272,283,307,309,322,466, 472,474,477,496,508,510

bosque secundario 124,171,172,193,204,253

bosques de galería 44

bosques de manglar 66,628

bosques húmedos 48,50,52,54,55,74,117,120,124, 126,139,167,187,202,204,274,377,385,387,400 408,409,411,418,419,434,443,446,466,472,496, 498,516

bosques inundables 67

bosques perhúmedos 66,67,69,70,73,74

bosques subhúmedos 66,67,71,72,74

Botryodiplodia theobromae 449

Botryosphaeria dothidea 445,447

Brasil 53,59,60,65,71,85,86,92,151,153,154,155,172, 173,180,204,410,418,471,506,517,520,564,568, 603,633,668

Brosimum alicastrum 71,107,305

Brotogeris jugularis 543

Brunellia 73

Buchenavia grandis 180

Buddleja cordata 362

Bursera simaruba 69,107,277

C

caatinga 348,479

cacería 50,57,210,357,397,398,562

Caesalpinia echinata 180

Calathea 91

Calathea inocephala 238

Calathea latifolia 510

Calophyllum longifolium 304,307,310,399,516

Calvaria major 396,542,545

Calyptrogyne ghiesbreghtiana 542

Callithrix 543

Campeche, México 107

Campinas, Brasil 412

Campnosperma panamensis 69

Campylocentrum tyrridion 285,296

Campylopterus 240,509

capa límite 126,252,262,263,265,267,669

capacidad de intercambio catiónico 195,605,665

capacidad fotosintética 226,228,229,230,231,233, 235,236,239,244,245,283,286,665,671

Carapa guianensis 304

Carapa nicaragüensis 69,206

Carapa procera 303,304,322,391

carbón 30,97,102,103,104,105,111

Carollia brevicauda 543

Carpinus 72

Casearia arborea 109,112

Casearia corymbosa 579

Cassia 506,566

Castanea dentata 451

Castanospermum australe 233

Casuarius casuarius 397

Catasetum viridiflavum 283,284,410,413,426

catena 65,200,207,665

Cattleya 289

Caularthron bilamellatum 281,285

Cavanillesia 598,361,385

Cavanillesia platanifolia 304,306

Cavendishia 41,73

cavitación 266,424,664,665

Cebus 543

Cebus olivaceus 574

Cecropia 106,237,361,366,385,446,482,594,595,598 610

Cecropia insignis 363,414,479

Cecropia longipes 238,258,261,263,

Cecropia obtusifolia 239,241,305,317,362,366

Cecropia schreberiana 112,235,236

Cedrela odorata 107,305,381

Ceiba 253,385,598

Ceiba pentandra 70,273,277,286,304,311

Celaenodendron mexicanum 72

Centris 510

Centrolobium robustum 180

Centropogon 499

Cephalotes 277

Ceratitis 540,547

Ceratitis capitata 546

Cercocebus 543

Ceroxylon quindiuense 453

Cerro de la Muerte, Costa Rica 510

Cestrum racemosum 543

Cladosporium 496

Claoxylon sandwicense 124

Clarkia concinna 575

claros del dosel 121,354,362,393,442,537,592,675

clasificación de bosques 60,63

clasificación espectral de imágenes 634,637,643

clasificación supervisada de imágenes 635

Cleogonus 390,541

Clibadium 594

Clidemia octona 241

Clusia 70,74,227,254,276,280,286

Clusia rosea 280

Clusia uvitana 275,276,282,284,285,286,288,289

Cnidosiolus urens 307

Cocha Cashu, Perú 91,330,382

Coeligena 508

coevolución 494,499,500,665

Coffea arabica 238

Colombia 34,45,46,47,48,59,60,61,64,68,69,72,74,85 147,151,152,153,177,182,183,409,411,416,453 508,509,520,548,561,565,566,568,582,600,610 668

Combretum farinosum 512

composición florística 26,32,43,46,61,64,72,83,85, 101,125,209,210,290,334,336,364,380,392,451 582,592,598,600,601,605,607,610

conductancia estomática 238

conductividad hidráulica 158,266,288

Conocarpus erecta 68

Conostegia cinnamomea 241

Corcovado, Costa Rica 66,68,412,414

Cordia 355,598,599

Cordia alliodora 304,307,310,516,522,608

Cordia multispicata 602

cordillera central de Colombia 582

cordillera de Los Andes 21,29,43,45,47,48,49,52,61 62,69,74,88,89,91,378,565

cordillera de Talamanca 61,73,74

cordillera de Yanachaga 62

cordillera Neo-Volcánica 61

cordillera oriental de Colombia 561

Cornus 72

Cosmibuena macrocarpa 286

Costa Rica 35,43,49,65,67,71,73,89,122,125,126,130, 156,171,175,178,183,188,197,205,212,229,230, 236,244,274,281,303,309,353,359,363,378,384, 390,391,398,416,422,447,454,455,471,496,497, 498,505,508,520,546,579,601,604,605,608,611

Couepia bracteosa 410,412

Couma utilis 410,412

Couroupita guianensis 506

Crescentia alata 71

Cryphonectria parasitica 451

Cryptophlebia 545

Cuaternario 45,47,50,52,62

Cuba 71,72

Cuencas Experimentales de Bisley, Puerto Rico 108, 111

Cupressus 74

Cupressus lusitanica 74

Cyanerpes 277

Cyclocephala 506

Cyrilla racemiflora 103,108

Chaco Serrano, Argentina 322,519

Chajul, México 413

Chiloschista usneoides 285

Chlorospingus ophtalmicus 543

Chocó, Colombia 22,48,61,69,87,88,90,147,205

Chusquea subtesselata 74

D

Dacryodes excelsa 32,99,108,109,110,112

Dacus cacuminatus 543

Darién, Panamá 68,106,594

Dasyprocta 330,390,391

Dasyprocta leporina 71

Dasyprocta punctata 331,426,579

defaunación 50,398

defensas cualitativas 473,478

defensas cuantitativas 473,478

defensas físicas 473,474

defensas químicas 433,455,472,473,474,478,481487 488

defensas vegetales 466,474

déficit hídrico 237,238,241,252,256,261,265,267,666

densitómetro de Lemmon 134

depredación 298,353,354,356,366,395,397,398,424, 426,433,485

depredación de semillas 320,352,353,354,367,600, 603,615

depresión por endogamia 501,666

depresión por exogamia 501,666

derrumbes 24,26,27,29,31,32,33,98,177,200,348,362, 377,593

descomposición de la madera 439,454,674

desplazamiento de fenologías 517

Dicranopteris 593

Didymopanax morototoni 226

Didymopanax pittieri 289

Dieffenbachia 506,515,668

Dieffenbachia longispatha 515

Diglossa 502

Dimerandra emarginata 275,282,283,284,285

Diploglottis diphyllogstegia 243

*Dipteryx oleifera*304

Dipteryx panamensis 352,399,453,502,517

Dischidia major 282

diseño experimental 23,213,214,567,576

dispersión de polen 297,300,301,306,308,309,311 316,318,319,320

dispersión secundaria de semillas 356,367

disponibilidad de alimento 329,331,332,334,337,339

disponibilidad de nutrientes 168,178,182,183,184,534 607

diversidad de especies 27,36,84,87,88,98,197,224,443 450,562,568,570,667

diversidad genética 297,299,300,301,302,311,312, 313,314,316,318,320,448,458,673

domacios 482,488

Dominica 148,151,159

Doryfera 509

dosel 49,72,74,100,122,124,125,127,131,133,134 136,150,152,156,159,223,226,234,238,243,251,2 60,263,265,267,272,273,281,284,289,319,320,33 6,348,349,350,353,355,360,377,381,393,394,399 412,413,416,418,421,442,447,456,467,468,476, 482,484,498,536,566,570,592,598,604,611,614, 615,670,675

Dota, Costa Rica 74

Drimys 53

Dryobalanops lanceolata 231,235,242

Dysoxylum gaudichadianum 380

E

ecología del paisaje 559,580
Ecuador 48,52,67,69,86,89,148,161,228,274,379,418 516
Echeverria gibbiflora 515
efecto de elevación de masas (Massenerhebung) 34
efecto de masa 211
efectos de borde 559,566,571,574,576,578
eficacia del dispersor 357,358,359
eficiencia de uso de agua 667
eficiencia en el uso de nutrientes 167,178,180,182
El Niño 29,60,148,209,332,384,395,418
El Salvador 63,64,67
Elaeis oleifera 394
Eleutherodactylus 570
embolismo 266,667
endemismo 83,84,85,91,274,668
endófitos 445,456,668
endogamia 322,496,507,571,266,268
Enterobacter 547
Enterolobium cyclocarpum 61,304,307,309,310,350
epífitas 63,70,88,100,181,205,668,669
Epiphyllum phyllanthus 287,288
Erioscelis 506
Erisma japura 85
erosión 31,32,61,161,187,205,319,320,562,566,593 671
Erythrina costaricensis 310
Erythrina costaricensis var. *panamensis* 417
Erythrina fusca 72
Erythrochiton gymnanthus 445
escorrentía 149,154,157,562,605
Eschweilera 91
Eschweilera ovata 180
esfuerzo reproductivo 275,334,337,338
Española, isla 72
especiación por aislamiento 52
especiación por hibridización 52,54
especie "piedra angular" 578,579
especies caducifolias 63,223,253,256,335,411,413 671
especies perennifolias 70,223,238,257,264,414,422 481
espectro electromagnético 126,129,130,626,634,636
Espeletia 46,75,156
Espeletiopsis 46
Estación Biológica El Verde, Puerto Rico 108,111
Estación Biológica La Selva, Costa Rica 66,68,73,88,123,125,131,151,179,180,201,206 210,213,384,385,386,390,409,411,416,483,498 498,505
estadística circular 425
Eucalyptus 157,356,486
Eucalyptus marginata 451
Eucalyptus pelllita 305
Eucalyptus urophylla 305
Eugenia 46,47,510
Eugenia stipitata 410,412
Euglossa imperialis 510
Euphonia 538
Euphorbia forbessi 124
Euterpe oleracea 598
Eutoxeres aquila 499
evaporación 26,126,148,255,596,668
evapotranspiración 26,64,147,149,151,152,156,159 160,201,253,267,666,668
Exaerete smaragdina 50
exogamia 301,303,304,305,309,311,316,507,666,668
extinción secundaria 396

F

Faramea occidentalis 446,315
fenología foliar 408,410,411,424
fenología reproductiva 408,410,415,417,418
fertilización 178,236,494,495,496,607

Ficus 91,254,276,312,315,385,413,424,500,507,543 579

Ficus burtt-davyi 312

Ficus citrifolia 305

Ficus costaricana 317

Ficus crassiuscula 280

Ficus dugandii 305,310

Ficus insipida 226,261,263,258,315,339,381

Ficus nymphiifolia 305

Ficus obtusifolia 236,305,310

Ficus perforata 305

Ficus pertusa 289,305

Ficus popenoei 305,310

Ficus stupenda 276

Ficus trigonata 289

Ficus yoponensis 414,417

fijación de carbono 124,125,225,237,283,285,594,670

fijación de nitrógeno 175,668

filogenia 348,349,420,669

fisiografía 22,24,61

fitocromos 127,360,361

fitolitos 102

Florisuga 509

flujo caulinar 149,150,151,251

flujo de polen 308,318,514

flujo del follaje 149,150,151,157

flujo genético 210,299,300,301,309,313,318,319,323 315,434,458,513,515,536,669

fotografía hemisférica 133,134,135,240,241

fotografías aéreas 102,111

fotointerpretación 628

fotoperíodo 298,420,421,669

fotosíntesis 117,119,120,123,130,138,177,223,225 229,231,232,235,236,237,242,260,282,283,472 504,532,545

fotosistemas 235,245,668

fragmentación 322,323,378,396,397,399,401,519,521 564

frugívoros 50,70,322,330,332,339,355,357,419,531 533,534,536,537,538,539,540,542,544,546,548 549,565,567,577,582

Fusarium 446,452

G

ganancia de carbono 223,226,229,231,233,238,239, 242,284,285,286

Gaultheria 73

Geranium 46

germinación de semillas 117,127,138,366,397,537

glaciaciones 45,46,48,49,50,52,85

Gleichenia 593

Gmelina arborea 263

Goethalsia meiantha 125,605

golfo de Fonseca 68

golfo de Guayaquil 68

golfo de San Miguel 68

golfo Dulce 408

Gondwana 91

Gonocalyx 73

Gonzalagunia rosea 543

Gorotire Kayapó, indios 598

Goupia 598

GPS (global positioning system) 214,635,669

gradientes ambientales 21,24,25,33

Granada 470

gremios 348,357,392,393,398,411,414,421,563,567 569,582,669

Guanacaste, Costa Rica 62,471,569

Guánica, Puerto Rico 71

Guarea 20

Guarea glabra 390

Guarea guidonia 111,381

Guatemala 49,63,64,71,74,107,289

Guayana Francesa 158,390,411,413,418,468,517,568 572

Gustavia 351

Gustavia superba 315,410,413,422,475

Guyana 30,61,132,147,151,153,154,156,157,180,205 322,346,348,411,413

Guzmania 282

Guzmania monostachya 285,287,288

H

Haití 64

Hamelia patens 503,512

Hampea appendiculata 607

Hedyosmum 46

Heliconia 91,106,499,505

Heliocarpus 361

Heliocarpus appendiculatus 241

Heliodoxa 509

Hepatica nobilis 275

Hesperia comma 576

Heteromys 356,391

Heterotrichum 594

Hevea brasiliensis 304

hidrología 145

hipótesis de la arquitectura sexual 518

hipótesis de la disponibilidad de recursos 331,478,479 480,481,670

hipótesis de la escasez-accesibilidad 481,670

hipótesis de la limitación de polinización 511

hipótesis de la notoriedad de la planta 478,670

hipótesis de las perturbaciones intermedias 298,383 387,393

hipótesis de los refugios 52,379

hipótesis del balance entre el nitrógeno y el carbono 487

hipótesis del depredador satisfecho 353,

hipótesis del polinizador compartido 425,426

hipótesis del reclutamiento limitado 392,393

Hirtella triandra 543

hojarasca 112,152,169,175,176,178,182,185,288,362 455,568,570,593,594,611,613,615

Holoceno 45,105,148

Honduras 64,71,73,289

hongos 27,352,436,437,440,443,445,455

hormigas cortadoras 200,280,358,469,471

hotspot 84,92

humus 168,181,185,186,273,364,670

Hura 49

Hura crepitans 356

huracanes 27,29,60,99,170,200,251,277,594,595

Hybanthus prunifolius 353,393,410,413,414,417,422 426,477,546

Hydnophytum 282

Hyeronima alchorneoides 179,180

Hymenaea aurea 180

Hymenaea courbaril 390,400

Hypericum 46,74

I

igapó 202,203

Igarapé-Açu, Brasil 608

Ilex 47

imágenes de radar 636

imágenes multiespectrales 628

incendios 27,30

índice de diversidad alfa 86,87

índice de iluminación de copas 132

índice de luz del claro 133

índice *G* (de condiciones lumínicas del bosque) 131 132

índice NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) 634

infiltración 154,157,173,670

Inga 91,110,111,598

insectívoros 565,568,577,577,582,595

insectos chupadores 470,488

insectos frugívoros 536,537,539,541,542,544,549

Instituto Internacional de Dasonomía Tropical, Puerto Rico 109

intercepción 150,152,154,251

intercepción de la luz 226,239,240

Ipomoea batatas 517

Iquitos, Perú 89,92,207

Iriartea deltoidea 102,210

Iscozacín, Perú 62

Isertia hankeana 510

Isla de Barro Colorado, Panamá 62,69,70,88,91,131 132,146,147,159,199,208,252,257,300,313,316 321,346,351,360,365,366,384,389,392,395,400 409,413,414,416,418,443,455,468,469,471,477 478,565,604

isótopos estables 254,255,256

J

Jacaranda 598,385

Jacaranda copaia 304

Jamaica 29,34,63,134,177,183,200,496

Juglans major 350

Juniperus 74

Juniperus standleyi 74

K

Ka'apor, indios 598

Khaya nyasica 110

L

La Niña 418

Laetia 598,611

Lafresnaya 509

lago de Maracaibo 34,48

lago de Valencia 52

lago Gatún 333,335,338,392,397,398,399,565,580

lago Guri 400,574,575

lago La Yeguada 49

lago Pata 52,54

lago Quexil 52

lago Titicaca 51,52

Laguncularia racemosa 68

Landsat 89,629,630,631,632,633,634,636,638,639 640,641,643,674

Larix decidua 257

latencia de semillas 358

latencia innata 364

Laysperesia 546

Lecythis ampla 244

Lecythis pisonis 180,506

lianas 70,73,88,100,226,253,363,378,393,409,410,413 564,671

Licania 48,91

limitación en la dispersión 347

lixiviación 168,173,182,288,671

Lonchocarpus pentaphyllus 351

longevidad de las semillas 365,599,600

Los Tuxtlas, México 397,398,409,411,412,415,416 444

Luehea seemannii 69,229,238,258,261,263,264

Luquillo, Puerto Rico 30,32,98,103,104,109,110,111 183,468,610

luz roja 122,127,360

luz roja-lejana 127,360,362

Lycopersicum esculentum 544

Lycopersicum pimpinellifolium 545

Lycopodium 593

Lymantria dispar 482

Lysianthes synanthera 543

lluvia de semillas 363

lluvias convectivas 62,146

M

Mabea occidentalis 546

Macadamia integrifolia 545

Macleania 73

Macropygia phasianella 543

Magnolia splendens 110

mal del talluelo 446,450

Malus 545

Malvaviscus arboreus 307

mamíferos 73,128,210,329,389,390,398,470,498,563, 568,569,579

mamíferos herbívoros 397,470,474,579

Managua, Nicaragua 28

Manaos, Brasil 83,84,86,91,92,153,154,384,412,471 519,566,570

Manicaria saccifera 69

Manilkara bidentata 108,110

Manilkara zapota 71,107,544

mantillo 175,187,670

mar Caribe 24,36,47,51,59,160,593,594,595

Marabá, Brasil 155,156,172

marcador genético 300,671

materia orgánica del suelo 168,202,605,606,670,671

Mauritia flexuosa 69

Maximiliana maripa 598

Melanerpes formicivorus 575

Melanoplus spretus 571

Melastoma malabathricum 183

Mérida, Venezuela 34

Metabolismo Acido de las Crasuláceas 227,257,282,671

metabolitos secundarios 472,665,671

metapoblación 581,582

Metrosideros polymorpha 183

México 59,60,71,91,107,228,234,283,366,470,496 506,515,520602,613

Miconia 46,183,356,366,419,446,543

Miconia argentea 363

Miconia centrodesma 410,419,422

micorrizas 180,181,207,236,281,457,672

Micromelum minutum 243

Minquartia guianensis 454

Mioceno 47,48,53

modelo de Janzen y Connell 354,388,389,395,450,484

modelos teóricos de sucesión 593

Monstera 70

Montañas Azules, Jamaica 34,134

Monteverde, Costa Rica 131,160,279,281,384,509 515,518,543

Mora oleifera 68

Morelia spilota 576

Musa 112

Myoprocta 356,390,391,397

Myrcia deflexa 111

Myrica faya 607

Myrsine 46

N

Nasua narica 332

néctar 417,499,500,503,5077,512,569

nectarios extraflorales 482,474

nectarívoros 505,507,569,582

Nectria 453

Neea amplifolia 543

Neonauclea calcyina 380

Nicaragua 28,60,68,69,595

nutrientes 25,29,31,35,117,167,168,169,170,172,173 175,177,178,184,185,195,196,198,235,281,288 378,539,607,613

nutrientes limitantes 181,183

nutrientes, mecanismos de retención 179

Nyssa 72

O

Ocotea endresiana 537

Ocotea tenera 304,495

Ocotea whitei 394

Octotoma 282

Ochroma 361,385,598,610

Ochroma pyramidale 362,424

Oenocarpus mapora 394,399

Omalanthus novo-guinensis 243

Opuntia 486

órdenes de suelos 195

Ostrya 72

Ovis canadensis 574

P

Palicourea gibbosa 548

palmas 69,70,102,111,279,412,413,417,453,542,545 598

Panamá 49,73,85,121,153,159,173,175,209,226,237 256,258,263,281,285,312,315,330,333,360,366 390 391,424,447,450,459,517,579,604,610

pantanal 61

Panthera onca 330

Paragominas 603

Paraguay 601

páramo 46,47,74,256,509,612

Paraqueiba sericea 412

Parinari 48

Parkinsonia aculeata 72

Parmotrema sulphuratum 281

Parque Metropolitano, Panamá 258

Parque Nacional Manú, Perú 90,91,347,417,470

Passiflora 91

Passiflora pittieri 410,412,421

Passiflora vitifolia 501

patógenos 27,439,440,441,445,448,451,458,672

patrones fenológicos 410,444,481,603

Pavonia dasipetala 501

Pelliciera rhizophorae 68

Pentaclethra macroloba 69,125,232,315,316,356,605

Pentagonia 475

Pentagonia macrophylla 417

percolación 157,184,673

Peromyscus 336,339

Perú 59,60,62,85,89,148,161,204,274,384,411,418

Pestalotiopsis 452

Phaethornis 509

Phaethornis guy 509

Phaethornis syrmatophorous 509

Pheidole 356

Phellinus apiahynus 448

Phellinus swietenii 447,453

Phellinus weirii 451

Philodendron 70

Phoebe 73

Phomopsis 452

Phylloporia chrysita 447

Phytelephas 351

Phytelephas aequatorialis 352

Phytolacca rivinoides 236

Phytophthora cinnamomi 451

Picea rubens 101

Picramnia latifolia 394

Pilea 106

Pinus 74,157,158,173

Pinus caribaea 171,449

Pinus caribaea var. *bahamensis* 305

Pinus caribaea var. *hondurensis* 305

Pinus kesiya 305

Pinus maximinoi 72,305

Pinus oocarpa 72,305

Pinus pinaster 257

Pinus strobus 101

Piper 91,183,230,233,243,352,361,542,543,546,594

Piper aequale 234

Piper amalago 305

Piper arieianum 229,230,243,244,410,412,483

Piper auritum 234,239,362

Piper sancti-felicis 229,230,231,232,243,244

Piper umbellatum 362

Pithecellobium elegans 244,303,304,307,310,515

Pithecellobium pedicellare 304

píxel 629,630,631,636,637,673

plantaciones forestales 186,187,582,602,603

Platanus 72

Plathymenia foliolosa 179

Platypodium 356

Platypodium elegans 304,307,310,319,321,442,449

Pleistoceno 22,45,48,49,50,52,54,55,85,105,106,379 673,

Podocarpus 46,74,85

Podocarpus oleifolius 74

polen 44,49,52,297,301,306,307,311,312,320,493 495,496,497,501,503,505,512,513,514,515,517 519,520,521

polinización 275,300,307,357,377,306,318,417,425 434,493,494,495,496,498,499,501,502,519,520 532

polinizadores 128,275,297,300,306,309,310,317,320 323,381,417,425,426,493,496,498,500,503,507 511,512,513,514,517,519,521

Polylepis 46,47,74

Polypodium crassifolium 284,285,287

Polypodium phyllitidis 288

Populus balsaminifera 266

Poraqueiba sericea 410

Poulsenia armata 414

Pourouma cecropiifolia 410,412

Prestoea montana 111

Prioria copaifera 68

Procnias tricarunculata 537

producción de frutos 303,309,312,322,331,338,415 418,531,542,547,549

productividad primaria 170,171,177,204,284,286,388 613,615

Proechimys semispinosus 297,330,332,333,334,335 336,337,338,339,567,575

Proechymis 297,356,391

prospección biológica 459,486,673

Protium 91

Protium panamense 399

Proyecto Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque, Brasil 567

Prunus 91

Prunus mahaleb 399

Psammisia 73

Pseudobombax 49,253

Pseudobombax septenatum 424

Psiguria warscewiczii 307

Psychotria 318,410,422

Psychotria faxlucens 305

Psychotria gracilis 534,548

Psychotria horizontalis 233,417,484

Psychotria marginata 229,238

Pterocarpus officinalis 68

Puerto Bermúdez, Perú 62

Puerto Rico 109,110,171,173,235,236,457,470,483 610,611

Pythium 446,452

Q

Quararibea asterolepis 304,315,468,482

Quassia amara 315,512

Quercus 46,47,49,74,278,456,498

Quercus copeyensis 73,610

Quercus costaricensis 73,610

Quercus oleoides 72

R

radiación solar 24,51,117,121,122,126,130,146,154 177,225,235,241,418,577,626

raíces 120,134,171,177,196,236,239,254,260,266, 271,280,281,287,438,458,596,598,612,613,668

rapaces 330,567,568,572,582

Raphia taedigera 69

Raphus cucullatus 396

Rattus rattus 67

razón rojo: rojo lejano 122,130

reciclaje de nutrientes 25,30,118,167,168,170,175 177,184,185,188,475,613

recursos pivotales 578,579

regeneración directa 595

República Dominicana 64

Reserva Ducke, Brasil 91,93,151,153,410,412

Rhagoletis 547

Rhagoletis pomonella 545

Rheedia edulis 350

Rhipsalis 70

Rhipsalis baccifera 287,288

Rhizobium 457

Rhizoctonia 446

Rhizophora mangle 68

Rinorea sylvatica 414,417

río Amazonas 61,86,145,202

río Caquetá 88,90,92,93,198

río Grande de Térraba 68

río Magdalena 48

río Manú 90,203,381

río Nanay 92

río Orinoco 34,48

río Palenque 88,272,274

riqueza de especies 47,63,66,67,69,72,87,90,272,274 378,381,387,391,559,564,599,602,609,610,615

Rollinia mucosa 410,412

Rondonia 53,566

roza y quema 118,167,174,181,184,185,596,605,610

S

Sabal palmetto 350

San Blás, Panamá 468

San Carlos de Río Negro, Venezuela 104,147,150,151 171,180,182,183,201,237,384

Sanicula europaea 275

Santarem, Brasil 103

Satyria 73

Saurauia 506

Sceloenopla 282

Scolecopeltidium mayteni 449

Scheelea rostrata 69

Scheelea zonensis 351,352,360,399

Schefflera 594

Seiurus aurocapillus 575

selva central del Perú 62

series de tiempo 159,425

Shorea congestiflora 304

Shorea leprosula 235,242

Shorea megistophylla 304,322

Shorea trapezifolia 61,72

Sierra Madre, México 61,72

Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia 600

Silba 546

Simarouba 598,599,611

Simarouba amara 244

síndrome de polinización 306,494,499

síndromes de dispersión de semillas 352,355

Siparuna tonduziana 241

sistema de apareamiento 297,301,302,303,318,320 313

Sistema de Información Geográfica 628,641

sistemas reproductivos de las plantas 275,495,497 501,513,520

Sitta europaea 576

Sloanea berteriana 108

Solanum 573,594,598,664

Solanum cordovense 543

Sorocea affinis 304

sotobosque 23,49,117,122,123,124,125,133,139,226 227,228,232,233,335,381,385,414,419,447,467 470,476,483,498,596,598,602,604,605,615

Spodoptera exigua 544,546

Spondias 598,667

Spondias mombin 107,258,261,263,304,307,309,310 316,322,516

Steatornis caripensis 536,538

Stemadenia donnell-smithii 305

Stemonoporus oblongifolius 304

Stryphnodendron microstachyum 180

Sturnira ludovici 543

sucesión 24,71,98,101,127,132,278,280,281,378,392 434,559,591,592,593,595,596,599,604,605

sucesión primaria 379,381

suelos 30,31,32,62,155,157,194,195,196,197,236,251 254,256,361,362,365,378,381,397,472,593,596 599,601,605,606,607,608,611

Surinam 153,154,180

Swartzia 91

Swartzia simplex 319,320,321,399

Swietenia 598,361,385

Swietenia macrophylla 71

Sylvia borin 538

Syngonium 70

T

Tabebuia 70,454

Tabebuia heterophylla 111

Tabebuia rosea 69

Tachigali versicolor 304,309,310,315,353,449

Tachigalia versicolor (= *Tachigali versicolor*) 353 449

tamaño de la semilla 298,345,346,347,348,349,352 603

Tamias 338

Tapirus terrestris 355

tasa de exogamia 303,304

Taxodium 74

Taxus 74

Tectona grandis 263

teoría de biogeografía de las islas 562,580

teoría de metapoblaciones 300,559,580,581,583

Terciario 43,45,47,48,50,54

terremotos 27,28,33

Tessaria integrifolia 381

Tetragastris panamensis 445,447,448

Theobroma 351

Theobroma cacao 485

Theobroma grandiflorum 410,412

Thuja occidentalis 257

Tibouchina 506

Tillandsia 287,289

Tillandsia deppeana 276

Tillandsia fasciculata 287,288

Tillandsia paucifolia 275

Timonius compressicaulis 380

Tobago 508

Tolumnia variegata 281

Toona australis 233,468

topografía 90,118,200,213,335,359,595,608

transpiración 29,127,130,149,152,156,157,223,233 238,253,257,259,262,264,265,267,287,424,675

Trema 106,385,598

Trema micrantha 241,366

Trema tomentosa 183

Trichilia 356

Trichilia cipo 479

Trichilia tuberculata 305,315,395,449

Trichospermum 610

Trichospermum mexicanum 239

Trigona 502,510

Trigonobalanus 85

Trinidad 508

Tsuga canadensis 101

Tsuga mertensiana 451

Turnera panamensis 417

Turpinia occidentalis 305,307,309,310,516

U

Ulmus 72

Ulmus mexicana 73

Uncaria tomentosa 227,486

Urera 237,594

Uromys caudimaculatus 397

V

Vaccinium 74

Valeriana 46

Vallea 46

variación genética 233,245

varillales 92

várzea 62,202,203

vecindario genético 513,515

Venezuela 26,46,47,51,59,60,61,62,85,89,92,147,173 175,182,390,398,449,496,520,601,605,668

Veracruz, México 412,570,602,611

verdecer tardío 473,475,676

Villa Colón, Costa Rica 409,412

Viola 514

Virola michellii 414

Virola nobilis 389,390,394,399

Virola sebifera 579

Virola surinamensis 350,352,367

virus 438

Vismia 598

Vochysia 598,599,611

Vochysia ferruginea 179,180,595,608

Vochysia guatemalensis 180

volcán Barva, Costa Rica 73

volcanes 28,67,73,380

Vouacapoua americana 391

W

Weinmannia 46,49,53

Weinmannia pinnata 610

X

Xanthosoma 506

xilema 152,154,253,256,259,260,266,280,424

Xylocopa 502,510

Y

Yanamono, Perú 67,86,387

YPLANT, modelo de simulación de ganancia de carbono 240,241

Yucatán, México 52,61,71,103,196

Z

Zea mays 106

Zona de Convergencia Intertropical 29,30,50,51,61 146

zonas de vida 26,64,65,193

Esta obra fue aprobada por el Consejo Editorial del LUR.

Dirigió la edición: Mario Castillo M.

Traducción: María Marta Kandler (capítulos 10,13,15,16,18,19, 23)
Manuel R. Guariguata (capítulos 2, 14; recuadros 2.2, 15.1, 15.2, 15.3, 15.4,16.1, 17.1, 22.1, 23.1, 23.2, 23.3, 23.4).
Gustavo H. Kattan (recuadro 22.2).

Revisión filológica: María Marta Kandler, Manuel R. Guariguata

Fotografía de portada y contraportada: Manuel R. Guariguata, Bosque Experimental de Luquillo, Puerto Rico; contraportada Darién, Panamá.

Diseño Gráfico: Felipe Abarca F.

Impreso por: Litografía e Imprenta LIL S.A.

Ecología y conservación de bosques neotropicales

© 2026 Manuel R. Guariguata y Gustavo H. Kattan
Editorial Tecnológica de Costa Rica
Tecnológico de Costa Rica

Esta obra se encuentra disponible en acceso abierto, con autorización de las personas titulares de los derechos correspondientes.

Se distribuye bajo la licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional:



Se permite compartir la obra, con el debido reconocimiento de la autoría y de la fuente editorial, para usos no comerciales y sin distribuir versiones modificadas, de conformidad con los términos de la licencia.

Los materiales de terceros identificados en la obra pueden estar sujetos a condiciones de uso diferentes.