

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 km² 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 Manaus (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 Manaus 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 Manaus 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 *Erismia 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 la 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 especies (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 Manaus, 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 Manaus 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 Manaus 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

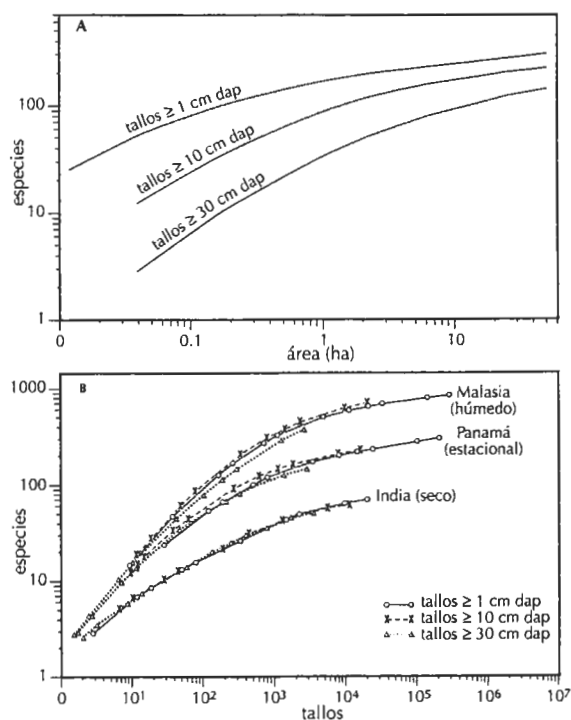


FIGURA 4.2 A. Curvas de número de especies por área para tres clases de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) en una parcela de 50 hectáreas en la Isla de Barro Colorado, en Panamá. B. Curvas de número de especies por individuo para tres parcelas de 50 hectáreas en distintas localidades. Nótese que 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 <i>et al.</i> 1999
Guayanas ¹	494 000	7 300	Boggan <i>et al.</i> 1997
Guayana venezolana	454 000	9 500	Berry <i>et al.</i> 1995
Ecuador	283 000	15 900	Jørgensen <i>et al.</i> 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 arbóreas 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 km²), 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 espécimen 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 de 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 Manaus, 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 Manaus: 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 Manaus. Cinco familias que están entre las veinte familias más numerosas en los otros tres lugares no tienen la misma posición prominente en Manaus, a saber: Araceae, Asteraceae, Piperaceae, Poaceae y Solanaceae. A nivel de género, la flora de Manaus 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, Manaus 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 Manaus, 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 nortea 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 Manaus (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 km²) 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 consititúan, 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 flóculas 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 coleccionar 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 composición 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. Cremers, & 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-individual 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-Yáñez, 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 *Erismia* (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 polinização do bacurizeiro (*Platonia insignis* Mart.) Clusiaceae. Embrapa-CPATU, Boletim de Pesquisa 170. Belém, Brazil.
- Mittermeier, R. A., N. Myers, C. Goetsch 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 Identificação 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. Niemelä, 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. Flórmula 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.