

Introducción:

¿por qué hay tantos tipos de árboles tropicales?

Egbert C. Leigh, Jr. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, República de Panamá

La diversidad de árboles en el bosque húmedo es uno de los aspectos más sobresalientes de la biología tropical (Cuadro 1). Entre los 150 ó 220 árboles, de más de 20 cm de diámetro a la altura del pecho, que hay en una sola hectárea, se pueden contar entre 50 y 100 especies diferentes (Richards, 1952, Whitmore, 1984). Wallace (1878, p. 65) se asombró con esta diversidad; Dobzhansky descuidó por un tiempo sus amadas *Drosophila* para estudiarla (Dobzhansky, 1950, Pires, Dobzhansky y Black, 1953), y muchos otros han tratado de explicarla. La diversidad y complejidad del bosque tropical son el tema de esta sección, y telón de fondo para las demás. Resulta apropiado revisar las innumerables explicaciones de esta diversidad, aunque

sólo sea para resaltar nuestra ignorancia.

Nuestra explicación de la diversidad tropical depende de la explicación general de la diversidad, de la cual existen dos categorías generales (MacArthur y Connell, 1966). La primera supone que la diversidad está limitada por la cantidad de especies que pueden coexistir en equilibrio o sea, la cantidad de especies que caben en el hábitat. La segunda supone que la diversidad está limitada por las oportunidades para la especiación, y que será mayor en circunstancias que faciliten la formación de nuevas especies, o en ambientes que les den más tiempo a las especies nuevas para acumularse sin ser perturbadas por cambios catastróficos.

I. COEXISTENCIA Y DIVERSIDAD

Si dos especies que comparten el mismo hábitat tratan de vivir en la misma forma, una tendrá menos éxito que la otra y será desalojada (Volterra, 1931; Gause, 1934, 1935; Hutchinson, 1978). Una especie sobrevive si puede evitar que sus competidoras la desalojen, o sea si aventaja a los competidores en algún aspecto de los medios de supervivencia que aprovecha. Con frecuencia, para lograr la superioridad competitiva bajo ciertas condiciones, es necesario sacrificar la capacidad de competir en condiciones diferentes (Levins, 1968), por aquello de que "el que mucho abarca poco aprieta" (N. de T. "Jack of all trades, master of none" en el original) (MacArthur y Connell, 1966). Por ejemplo, en poblaciones de las moscas de la fruta, *Drosophila*, la selección artificial de individuos que viven mucho tiempo y que pueden reproducirse en la vejez, tiene la consecuencia de producir tasas bajas de reproducción en las moscas jóvenes (Rose y Charlesworth, 1981). Esta consecuencia refleja la "pleiotropía antagónica" entre la reproducción temprana y la longevidad: la selección para aumentar la una, por fuerza disminuye la otra. Si esto ocurre también entre los mamíferos, como parece ser el caso (Rose, 1983), la capacidad para reproducirse con rapidez en un ambiente temporalmente libre de restricciones es incompatible con una forma de vida en que la experiencia lograda por la longevidad puede ser

esencial para la supervivencia de un individuo o de toda la tropa, como parece ocurrir con los coatíes (*Nasua narica*) (Russell, en este volumen). Los ejemplos de interacciones del "genotipo y el ambiente" se multiplican; un genotipo que aparece superior en un ambiente, aparece inferior en otro (Via y Lande, 1985). Por ejemplo, en un insecto cuyas orugas comen arvejas y tomates, los genotipos que se desarrollan más rápidamente en las arvejas no lo hacen en los tomates (Via, 1984). Tal incompatibilidad entre diferentes adaptaciones permite que diferentes especies coexistan, y que cada una persiga alguna de estas formas incompatibles de vida.

La cantidad de especies, que pueden coexistir en equilibrio en un ambiente dado, refleja la cantidad de formas en que las plantas y animales pueden sobrevivir en ese ambiente o sea, la cantidad de nichos ecológicos que ese hábitat puede ofrecer. Si esto es así, la mayor diversidad de los trópicos probablemente implica que, o bien los hábitats tropicales ofrecen oportunidades adicionales de supervivencia cualitativamente nuevas que no existen en las zonas templadas, o que las condiciones del trópico permiten que las especies repartan los medios disponibles de vida más minuciosamente (MacArthur, 1969, 1972).

¿Cómo pueden las plantas "repartir su ambiente"? ¿Qué factores permiten la coexistencia de tantas especies vegetales? Se han sugerido dos respuestas básicas: primero, que las plantas difieren respecto a las condiciones físicas

Cuadro 1. Diversidad de árboles en lotes pequeños.

Lugar	Tamaño del lote en ha.		Clase de tamaño de los árboles		
			> 10	> 20	> 30
Bosque <i>Quercus-Carya</i> , Missouri	1.0	N	340.5	167.8	87.5
		S	20.5	13.8	8.5
Bosque mésico maduro, sureste de Texas	1.0	N	335	181	99
		S	15	9	7
Meseta, isla de Barro Colorado	1.0	N	417	158	85
		S	93	55	36
Km 30 de la carretera, Manaos - Itacotiara, Brasil	1.0	N	—	214	126
		S	—	100	63
Bukit Lagong, Malasia	0.81	N	401	204	103
		S	150	103	62

Número de árboles (N) y número de especies (S) en lotes seleccionados de diferentes bosques tropicales y de zona templada. Los datos de Missouri son promedios de cuatro lotes contiguos de una hectárea, y fueron comunicados personalmente por Carol Hampe; los datos del sureste de Texas representan un solo lote y son comunicación personal del Dr. P.A. Harcombe; los datos de la isla de Barro Colorado corresponden a promedios de 50 lotes contiguos de una hectárea, y son de Foster y Hubbell (en este volumen); los datos de Brasil representan un solo lote y son de Prance y otros (1976); los datos de Malasia representan un solo lote y son de Wyatt-Smith (1966).

en las que mejor crecen, tales como luz, humedad, tipo de suelo y situación en el bosque, así que la diversidad vegetal refleja la diversidad de hábitats disponibles para las plantas. Segundo, que los animales desempeñan un papel definitivo en la conservación de la diversidad vegetal por las hojas, frutos y semillas que consumen, o por su influencia en la polinización y diseminación. En este capítulo exploraremos ambas ideas en detalle.

A. Variedad de hábitats y diversidad de especies

¿Será posible que la competencia mantenga la diversidad llevando a la especialización diferencial en los diversos niveles de condiciones físicas, como Ashton (1969) y Walter (1973) lo sugieren? ¿Tiene cada especie un hábitat central, o sea, uno en el que es superior a todos los competidores allí presentes? En el mundo vegetal parece haber mucho campo para esta subdivisión del hábitat. Algunas especies parecen adaptadas al dosel, y otras son especialistas de sotobosque; las semillas de algunas especies deben ser diseminadas en algún claro grande para que germinen y crezcan; otras pueden desarrollarse en un claro formado por la muerte de un solo árbol (Hartshorn, 1980), y otras tienen más éxito en la sombra (E. Schupp, comunicación personal). Algunas plantas están adaptadas a los filos, otras a las laderas y otras a las orillas de los arroyos o pantanos (Hubbell y Foster, 1986).

Antes de preguntar si la especialización en los microhábitats apropiados explica por qué la diversidad de árboles es tanto mayor en el trópico, debemos averiguar cómo la diversidad del hábitat permite la coexistencia de las especies.

1. Coexistencia en los diferentes niveles físicos

La base fisiológica para la especialización en el hábitat comienza a ser evidente. Las hojas que crecen a pleno sol muestran mayores tasas máximas de fotosíntesis que las de la misma especie que crecen en la sombra, pero las hojas de sombra muestran menores tasas de respiración y pueden, por lo tanto, lograr mayores ventajas en la sombra profunda que las hojas "de sol", que necesitan luz (Loach, 1967). La tasa máxima de fotosíntesis de una hoja está controlada por su contenido enzimático, especialmente de la enzima carboxilante (Medina 1971, citado en Mooney y Gulmon 1979). La abundancia de estas enzimas, sin embargo, sobrecarga los presupuestos energéticos de las hojas de sombra, porque estas enzimas implican grandes costos de producción y mantenimiento. Esto significa, inevitablemente, que cada hoja debe "elegir" entre adaptarse a la sombra o explotar la exposición al sol. Inclusive esta capacidad de elegir implica un costo; las hojas de las plántulas de especies de sol, cultivadas en

cierta cantidad de luz, muestran mayores tasas de fotosíntesis que especies tolerantes de la sombra, cultivadas en la misma cantidad de luz; pero en la sombra, las hojas de las especies de sol muestran mayores tasas de respiración que las especies tolerantes de la sombra (Loach, 1967). En efecto, en el bosque húmedo malayo, las hojas de las copas de árboles maduros que sobresalen del dosel muestran una tasa máxima de fotosíntesis por unidad de área foliar, de 1.5 a 4 veces superior a la de las hojas del sotobosque, la que a su turno es tres veces mayor que la de las hojas de la hierba del suelo del bosque (Koyama 1978, 1981). Las hojas de la hierba del suelo del bosque pueden aprovechar cantidades de luz equivalentes a la cuarta parte o a la mitad de la luz que los árboles más altos necesitan (Koyama 1978). Así, parece haber pleiotropía antagónica entre las tasas de respiración de las hojas de sombra y las tasas de fotosíntesis al sol. La selección para bajar una implica sacrificar algo de la otra y viceversa.

También empezamos a comprender por qué algunas especies están restringidas a las laderas y otras a las cimas. Durante la estación seca, la meseta del centro de la isla de Barro Colorado es más seca que las laderas. Peter Becker (comunicación personal) encontró que, casi al final de la estación seca de 1985, el contenido de humedad (por peso) del suelo al borde de la meseta era definitivamente inferior al de la ladera contigua, a un metro de distancia. Estas diferencias son importantes para la vegetación. Becker también encontró que, durante la estación seca de 1985, los árboles jóvenes y los arbustos de la meseta sufrían más por escasez de agua (juzgando por su potencial hídrico, la presión atmosférica negativa necesaria para extraer agua de la base de una hoja recién cortada: Scholander y otros, 1965) que coespecíficos del mismo tamaño, de las laderas.

Existen innumerables razones para esperar incompatibilidad entre la tolerancia de una planta a la sequía, y su capacidad para funcionar eficazmente en condiciones libres de sequía. Las plantas necesitan dióxido de carbono para la fotosíntesis. Para absorberlo, deben abrir los estomas, los poros de la superficie inferior, por los que pierden vapor de agua. La mayoría de las plantas resistentes a la sequía aseguran un suministro adecuado de humedad desarrollando raíces profundas y costosas, o restringiendo la cantidad de humedad que liberan. Las plantas controlan la pérdida de humedad soltando las hojas en épocas de sequía, si las pueden reponer, o desarrollando hojas más impermeables y, por tanto, más costosas, que conservan la humedad en formas que restringen la fotosíntesis. Chabot y Bunce (1979, Figura 14.2) graficaron la fotosíntesis neta como función del potencial hídrico de las hojas de cinco especies de árboles que crecen cerca de Ithaca, Nueva York. Cuando había abundante agua disponible, la fotosíntesis neta de los tres árboles caducifolios varió inversamente con el grado de estrés de sequía en el que podían hacer la fotosíntesis, y con el grado de estrés al que estaban sometidos por la sequía de sus hábitats normales.

Lo mismo ocurrió con los dos pinos. Sin embargo, en todos los aspectos, los pinos parecieron menos eficaces que el roble con el que compartían el hábitat. Presumiblemente, los pinos y el roble pueden coexistir porque el roble tiene hojas sólo durante una temporada de crecimiento relativamente corta. En resumen, la capacidad de tolerancia a la escasez de agua por sequía o congelación del suelo, disminuye la capacidad para explotar las condiciones favorables.

Como es de esperarse, algunas especies de árboles de la isla de Barro Colorado aparecen principalmente en la meseta y otras están restringidas principalmente a las laderas (Hubbell y Foster 1986). Además, muchas de las especies concentradas en las laderas, en otras partes son características de bosques más húmedos que las que se encuentran principalmente en la meseta. Una especie, *Virola surinamensis*, parece estar restringida a las laderas porque en la meseta sus plántulas no sobreviven a la estación seca (Howe, comunicación personal).

Aparte de esto, el conflicto entre la explotación de condiciones favorables y el funcionamiento durante la sequía, también parece permitir una "subdivisión temporal" del hábitat. En la zona templada del norte, los árboles caducifolios y los perennifolios a veces coexisten; los de hojas perennes compensan la menor fotosíntesis durante la estación más favorable, con la fotosíntesis cuando los caducifolios están sin hojas. En la isla de Barro Colorado, unos pocos árboles del dosel que son caducifolios durante la mayor parte de la estación seca, crecen mezclados con los perennifolios. Quizás más exactamente, Becker (comunicación personal) ha encontrado que las especies de sotobosque cuyos árboles maduros son del mismo tamaño, tienen raíces de profundidad diferente y que, durante la estación seca, las especies de raíces pivotantes profundas sufren menos por la sequía que las que tienen raíces menos profundas. ¿Son las especies de raíces pivotantes más profundas, como las de hojas persistentes, menos eficaces durante la estación lluviosa?

La capacidad para sobrevivir en un suelo pobre está en conflicto con la capacidad para explotar uno rico (Chapin, 1980; Mooney y Gulmon, 1979). La variedad de suelos le ofrece oportunidad de explotación a una gran diversidad de especies (Ashton, 1964, 1969).

Finalmente, la capacidad para explotar nuevos hábitats poco poblados por competidores disminuye la capacidad de competir en los más poblados. Skellam (1951) demostró que si se abren claros en el bosque con regularidad, una especie nómada puede coexistir con una especie que la podría desalojar en un sitio dado. Para hacerlo, la especie nómada debe dispersarse con la necesaria eficacia para colonizar algunos de los claros antes que el competidor lo haga, y debe crecer y reproducirse antes que el competidor la desaloje. Dentro de una especie, con frecuencia ocurre pleiotropía antagónica entre la efectividad de diseminación de semillas y la capacidad competitiva

de las plántulas. Las semillas más grandes de *Virola surinamensis*, que producen plántulas más competitivas (Howe y Richter, 1982), son diseminadas con menor frecuencia (Howe y Vande Kerckhove, 1980). La incompatibilidad entre la diseminación de semillas y la competitividad de las plántulas también aparece en conjuntos de especies emparentadas (Werner, 1979). Ya hemos visto cómo la capacidad de fotosíntesis en condiciones favorables de luz es, por fuerza, incompatible con la capacidad de sobrevivir y crecer en la sombra. En el bosque húmedo de La Selva, en Costa Rica, los árboles jóvenes de balsa (*Ochroma lagopus*), que crecen sólo en claros grandes, tienen el doble de la capacidad de fotosíntesis (tasa máxima de fotosíntesis por unidad de área foliar a pleno sol) que los árboles jóvenes de *Bursera simarouba* y de *Hampea appendiculata*, que pueden colonizar claros de más de 200 m² (Oberbauer y Strain, 1984), menos iluminados que los más grandes (Chazdon y Fetcher, 1984). A su vez, los árboles jóvenes de estas dos especies tienen el doble de la capacidad de fotosíntesis que *Pentaclethra macroloba* y *Virola koschnyi*, que pueden crecer en la sombra (Oberbauer y Strain, 1984). La fotosíntesis rápida estimula el crecimiento rápido pero, en su afán por crecer, las especies pioneras desarrollan tallos de madera liviana y poco resistente (Putz y Milton, en este volumen; Putz, 1984b; Brokaw, 1987), e invierten relativamente poco en defensas químicas de las hojas que, por esto, son consumidas en mayor proporción (Coley, en este volumen). Todas estas características facilitan el crecimiento y la reproducción rápidas, pero disminuyen las perspectivas de vida. Por lo tanto, las plantas que las poseen muestran menor capacidad para defenderse de sus competidores.

Dado el conflicto inherente entre la capacidad de colonizar hábitats vacíos con rapidez y la capacidad de competir en lugares de mayor densidad, la teoría de Skellam sugiere que varias especies podrían coexistir si sacrificaran alguna de estas capacidades. En la isla de Barro Colorado, *Trema micrantha*, *Cecropia insignis* y *Miconia argentea* representan tres grados de "nomadismo" (Brokaw, 1987). Sus plántulas aparecen en claros de varios tamaños, pero *Trema* sobrevive siete años o más sólo en claros de más de 375 m², en los que pueden crecer hasta 7 m por año durante los primeros dos años de vida. *Cecropia* sólo sobrevive en claros de más de 245 m², en los que puede crecer hasta 4.9 m en un año, y *Miconia* puede sobrevivir en claros de más de 100 m² pero no crece más de 2.5 m en un año. Cada especie necesita claros de tamaños definidos, en los que aparece como la especie más alta (Brokaw, 1987). Todas estas plantas tienen semillas pequeñas que son dispersadas por diversos pájaros y murciélagos (Brokaw, 1987), y que permanecen latentes en el suelo por largo tiempo (Putz, 1983). Al contrario de lo que se espera, *Trema* tiene las semillas más grandes y la menor cantidad (25) de plántulas que germinan de semillas sepultadas, por cada muestra de 855 cm² de suelo de bosque viejo de

la isla de Barro Colorado, mientras que *Miconia* tiene las semillas más pequeñas y el mayor número de plántulas (342) que germinan por cada muestra de suelo del mismo tamaño (Robin Foster, comunicación personal; Putz, 1983).

Algunos claros son tan grandes que la colonización por competidores superiores es lenta. Donde estos claros aparecen regularmente, como en terrenos formados por la desviación del cauce de algún río tropical, un nómada no necesita ser de crecimiento rápido para coexistir con competidores superiores, aunque sí necesita ser bien diseminado. Así, algunos árboles como *Cedrela* sólo pueden colonizar campos abiertos, pero pueden crecer mucho y vivir largo tiempo (Brokaw, 1986; Foster y otros, 1986).

2. Especialización del hábitat y diversidad de los árboles tropicales

Como se ha visto, las diferentes condiciones físicas ofrecen gran variedad de medios para la coexistencia de las diferentes especies de árboles. Por otro lado, en la mayoría de los paisajes, tropicales o templados, hay montañas y llanuras aluviales, filos y hondonadas, lugares claros y sombreados y suelos fértiles y pobres, así que no parece haber razón alguna para creer que los ambientes tropicales sean más heterogéneos que los de otras partes. ¿Podrá la coexistencia en diferentes niveles físicos explicar por qué hay mayor diversidad de árboles en los bosques tropicales que en los de zonas templadas?

Si las diferencias del hábitat controlan la diversidad de árboles, existen varias razones por las que puede haber mayor diversidad en el trópico.

a. En el trópico, los rayos solares son más fuertes porque llegan más perpendicularmente, así que las diferencias entre luz y sombra, y humedad suficiente e insuficiente, pueden ser más marcadas y acentuar la heterogeneidad del ambiente físico, lo que facilita la coexistencia de mayor cantidad de especies (Terborgh, 1985; Ricklefs, 1977).

b. Si la mejor adaptación a una localización elegida en un nivel ambiental dado implica el sacrificio de otras capacidades, la competencia promueve la especialización hasta donde la variación ambiental lo permita. Los bosques tropicales tienen ambientes más estables, al menos en lo que respecta a la temperatura, y parece que son menos susceptibles a los incendios forestales que los de zona templada. Por lo tanto, el ambiente de los bosques tropicales facilita mayor especialización y la coexistencia de mayor cantidad de especies (MacArthur y Connell, 1966; MacArthur, 1972).

c. En el trópico, la temporada de crecimiento es más prolongada, y proporciona mayor energía para repartir los diferentes modos de vida (MacArthur y Connell, 1966).

Parece que la trayectoria, más alta, del sol tropical facilita el desarrollo de más "capas" de árboles en los bosques tropicales (Terborgh, 1985). Además, las trepa-

doras leñosas (lianas) son más predominantes en estos bosques y, como entrelazan los árboles, la variedad de tamaño de los claros formados por caída de árboles es mayor y, por tanto, el ambiente es más heterogéneo (Richards, 1952; Putz, 1984b; Strong, 1977). Como ya vimos, en la isla de Barro Colorado, varias especies de árboles pioneros se segregan en claros de diferentes tamaños (Brokaw, 1987). Por eso, es posible que más especies de árboles pioneros puedan coexistir en los bosques tropicales puesto que allí, la abundancia de lianas produce claros de tamaños más variados (Strong, 1977).

Sin embargo, el grado de repartición del hábitat en el bosque tropical no parece explicar la diversidad observada. En parte, esto puede reflejar nuestra ignorancia. Brokaw (1985, en este volumen), juzgando por el tamaño de los claros predilectos (aparte del requisito básico que tienen de claros de más de 150 m²), creyó que había poca segregación de pioneros, pero un análisis más detallado lo ha hecho cambiar de idea (Brokaw, 1987). Sin embargo, todavía persiste el interrogante de por qué tantas especies de árboles tropicales parecen indiferentes al tamaño de los claros o al tipo de hábitat. En un lote de cincuenta hectáreas, en el centro de Barro Colorado, Hubbell y Foster (1986) encontraron que de 153 especies de árboles o arbustos representados al menos por 100 tallos de más de 1 cm de diámetro, los individuos de 71 especies, incluyendo 18 de las 41 especies representadas por más de 1.000 tallos, están distribuidos al azar respecto a la altura del dosel, como si ni el aumento, ni la falta de luz solar influyeran en su germinación, desarrollo o supervivencia. Lo que es más intrigante aún, 75 de estas 153 especies, incluyendo 26 de las 41 más abundantes, son indiferentes al tipo de hábitat, y su distribución es igualmente densa en la meseta seca, las laderas más húmedas y en los ambientes, más húmedos aún, de los bordes de los arroyos, las hondonadas y el pantano. Catorce de las dieciocho especies más abundantes, indiferentes a la altura del dosel, también son indiferentes al tipo de hábitat. Como hemos visto, el fácil acceso a la luz y a la humedad es de importancia comprobada para la vegetación, y los diferentes grados de acceso a cualquiera de éstos favorecen diferentes adaptaciones. Puede ser que otros factores, que aún no hemos discutido, sean aún más importantes.

B. Enemigos naturales y diversidad de especies

¿Pueden las plantas coexistir gracias a que poseen diferentes medios para defenderse de herbívoros y enfermedades? Las enfermedades, insectos y mamíferos son causa de muerte para las plantas. En este siglo, el castaño y el olmo americanos han sido prácticamente extinguidos por las enfermedades (Dethier, 1976). Las hormigas *Atta* pueden devastar jardines tropicales, y los escarabajos

Popilla japonica o las polillas *Portherra dispar* pueden devastar jardines o bosques norteamericanos. Grandes poblaciones de elefantes han dañado algunos parques nacionales de África oriental (Laws 1970). Naturalmente, las plantas deben defenderse de estas amenazas; en efecto, disuaden a sus enemigos naturales desarrollando características que causan dolor, o que las hacen demasiado duras, venenosas, o difíciles de infectar o comer (Coley, en este volumen; Milton, en este volumen; Smith, en este volumen; Burdon, 1982), o demasiado difíciles de encontrar (Gilbert, 1982).

En contraste con el de los gradientes físicos, nuestro problema consiste ahora en demostrar cómo la presión de los herbívoros facilita la coexistencia de plantas diferentes. Si lo logramos, será fácil explicar por qué la presión de las plagas mantiene una mayor diversidad de especies en el trópico. El ambiente tropical, más estable, facilita que haya más plagas activas todo el año; también facilita que haya mayor variedad de plagas más especializadas.

Para demostrar cómo la presión de los herbívoros facilita la coexistencia de diferentes especies vegetales se necesitan dos etapas: primero, debemos demostrar cómo la selección promueve diversas defensas en las plantas; también que los herbívoros y enfermedades que pueden vencer algunas de estas defensas, generalmente carecen de la capacidad para vencer otras. Así, diferentes defensas son vulnerables a diferentes conjuntos de especialistas. Segundo, debemos demostrar que donde hay abundancia y diversidad de herbívoros, éstos no permiten la sobrea-bundancia de una especie por mucho tiempo, pero que los herbívoros que restringen la abundancia de una especie no pueden evitar que aparezcan nuevas especies con defensas diferentes. Dado el caso, si los herbívoros mantienen la escasez de una especie, a la vez permiten que muchas especies coexistan (Gillett, 1962; Janzen, 1970; Connell, 1971). Ambas etapas de este argumento son admisibles, pero ninguna de las dos ha sido comprobada.

1. ¿Requieren algunas defensas de herbívoros especializados?

La selección natural de plantas silvestres debe favorecer defensas nuevas que los herbívoros aún no puedan contrarrestar (Ehrlich y Raven, 1965), así como la selección artificial de plantas cultivadas favorece los genotipos con nuevas defensas que las plagas no puedan penetrar. Igualmente, la selección natural debe favorecer a los herbívoros que puedan penetrar estas defensas y por lo tanto, aprovechar fuentes de alimento aún no utilizadas (Ehrlich y Raven, 1965), como efectivamente ha sucedido con las plagas (Dethier, 1976) y enfermedades (Burdon, 1982) de los cultivos.

Como la selección siempre favorece las nuevas defensas, no todas serán compartidas por todos los miembros del linaje de una planta en un momento dado. De hecho,

las defensas variables pueden ser de mucha utilidad. En Colorado (EE.UU.), las orugas de la mariposa licaénida *Glaucopsyche lygdamus* consumen las yemas de las flores de los lupinos. Estas orugas aparecen con mucha menor frecuencia en *Lupinus caudatus* que en *Lupinus floribundus*, y no se desarrollan tan bien en la primera, en la que cada uno de sus individuos contiene tres o cuatro alcaloides diferentes, pero diferentes individuos contienen diferentes tipos de alcaloides. Las orugas se desarrollan mejor en la segunda, que contiene la misma cantidad (total) de alcaloides, pero cada individuo contiene las mismas nueve clases de compuestos diferentes (Dolinger y otros, 1973). Gracias a esta diversidad de defensas, ningún herbívoro consume todas las especies; algunos son excepcionalmente especializados (Janzen, 1981). ¿Hasta qué punto la capacidad de penetrar una defensa excluye la capacidad de penetrar otra? ¿Se le puede atribuir la diversidad de plantas y herbívoros a la selección recíproca que el uno le impone al otro (Ehrlich y Raven, 1965)? Para responder, mostraré primero un ejemplo que ilustra la diversidad de factores involucrados, y luego examinaré hasta qué punto se puede generalizar a partir de estas inferencias.

La mayoría de los animales necesita digerir proteínas, y las proteasas son algunos de los medios que necesitan para hacerlo. Enzimas como la tripsina y la quimotripsina descomponen las proteínas en péptidos menores. Los inhibidores de las proteasas (que impiden que los humanos digieran frijoles crudos de soja o negros) son una de las defensas que las semillas de las leguminosas tienen para defenderse de los depredadores. Las larvas de los escarabajos brúquidos pueden desarrollarse en las semillas de las leguminosas y alimentarse de ellas, porque sus intestinos no dependen de las proteasas (Janzen, 1977a). Consecuentemente, estas larvas tienen acceso a un suministro de alimentos nutritivos, bien protegidos de la mayoría de los demás herbívoros. Sin embargo, este acceso tiene su costo. Sólo pueden digerir polipéptidos de cadena corta y aminoácidos libres.

El gorgojo brúquido, *Caryedes brasiliensis*, pone los huevos en las semillas de la trepadora *Dioclea megacarpa*; las larvas sólo comen estas semillas, aunque el 13% de su peso consiste en L-canavanina, que muchos animales confunden con el aminoácido L-arginina, con resultados desastrosos (Rosenthal, Dahlman y Janzen, 1978). Las larvas viven de estas semillas sólo porque la enzima ligadora de proteínas, arginil-tRNA sintetasa, puede diferenciar entre arginina y canavanina, y porque de la canavanina puede derivar nitrógeno para sintetizar proteínas. Para hacerlo, los gorgojos necesitan buena cantidad de algunas enzimas raras. Utilizan la enzima arginasa para hidrolizar L-canavanina a urea y a L-canalina, y ureasa para formar CO₂ y amoníaco de la urea. También descomponen L-canalina, neurotoxina que las enzimas pertinentes de muchos animales confunden con L-ornitina, en amoníaco y el aminoácido homoserina (Rosenthal, Dahlman y Jan-

zen, 1978; Rosenthal, Hughes y Janzen, 1982). Esta capacidad asegura una fuente de alimento excelente a los gorgojos, que es, además, tan venenosa para otros animales, que las larvas pueden disfrutar de un hábitat en el que pueden vivir y alimentarse con relativa seguridad. Por otro lado, puede ser que la abundancia de enzimas raras que los gorgojos necesitan para usar este alimento exija que las larvas renuncien a otras enzimas que les facilitarían el acceso a otros alimentos, o a colores o químicos protectores que pudieran necesitar en otras circunstancias. Además, los requisitos alimenticios de las larvas son tan especializados, que las hembras necesitan de estímulos muy específicos para poner los huevos en las semillas apropiadas; puede ser que estos estímulos les impidan a los gorgojos usar otras fuentes de alimento que podrían ser adecuadas para las larvas. Muchos insectos han evolucionado tácticas para seleccionar dónde poner huevos, o qué comer, que parecen impedirles usar algunas fuentes apropiadas de alimento (Dethier, 1970).

Diferentes semillas de leguminosas tienen defensas diferentes. Las semillas de *Enterolobium cyclocarpum*, el conocido árbol de sombrío de las fincas costarricenses, contienen albizina; las semillas de la trepadora leñosa *Mucuna andreana* contienen L-Dopa; las de *Caesalpinia crista*, ácido gamma metil glutámico; las de *Schizolobium parahybum*, esquizolobina; las de *Canavalia maritima*, canavanina, y así sucesivamente. Ninguna de las especies enumeradas es atacada por los brúquidos en la naturaleza. Las larvas de los brúquidos *Mimosestes sallei*, que viven normalmente en las semillas del árbol *Acacia farnesiana*, que contienen cantidades variables de tres clases de cianógenos (Siegler, Conn y Janzen, 1979), no pueden vivir en las semillas de ninguna de las leguminosas enumeradas antes (Janzen, 1975a). Muchas de las defensas químicas de las semillas de leguminosas, especialmente de las que no son atacadas por los brúquidos en la naturaleza, repelen o envenenan a las orugas de *Prodenia eridania* (Noctuidae), aunque la digestión de estas orugas polífagas es notoriamente efectiva para desintoxicar insecticidas (Rehr, Bell, Janzen y Feeny, 1973). Existen brúquidos cuyas larvas se desarrollan en varias especies de leguminosas, al parecer de química muy diferente, pero éstos son la excepción (Janzen, 1975a). El brúquido "generalista" *Callosobruchus maculatus*, cuyo principal hospedero es la arveja *Vigna unguiculata*, la pasa muy mal en la mayoría de las leguminosas. Las crías pudieron introducirse y sobrevivir en las semillas de sólo 2 de las 65 especies sometidas a la prueba, aunque 35 de éstas son consumidas por los brúquidos en la naturaleza. *C. maculatus* no soporta ninguna de las 7 especies de otras familias, aunque todas son atacadas en la naturaleza. Las larvas de *Callosobruchus* son incapaces de penetrar las cubiertas de muchas de estas semillas, pero aún si se les retiran las cubiertas para que lo logren, son incapaces de producir adultos que puedan salir de la semilla (Janzen, 1977b).

¿Con qué frecuencia deben afrontar los animales, o los patógenos, la necesidad de elegir las habilidades necesarias para penetrar las defensas de diferentes plantas? Esta cuestión se puede enfocar preguntando si, dentro de una especie de herbívoro, los genotipos más apropiados para explotar una de las plantas de alimento son menos apropiados para explotar otras. En el grado en que esto ocurra, las poblaciones tienen un potencial inexplorado para diversificarse en especies más especializadas.

Hasta el momento hay poca evidencia de lo anterior. *Synchytrium decipiens* es un hongo patógeno que sólo ataca la trepadora leguminosa anual *Amphicarpaea bracteata*. Las lianas enfermas muestran mayor mortalidad y menor producción de semillas (Parker, 1985). Parker encontró que los *Synchytrium* del lago Defiance, en Illinois, infligían fuertes daños a las lianas del lugar que habían sido inoculadas, mientras que la mayoría de las que habían sido transplantadas de lugares distantes (de 1 a 100 km) e inoculadas posteriormente por los *Synchytrium* del lago, no eran dañadas, a pesar de que en sus lugares de origen, los *Synchytrium* les causaban daños considerables. Además, en el lago Defiance, diferentes progenitores muestran grandes variaciones en su capacidad de producir descendientes resistentes a los patógenos locales. Entonces, parece que los *Synchytrium* se han especializado en plantas hospederas del ambiente más próximo, a expensas de su capacidad para atacar plantas de lugares distantes; también parece que tienen grandes posibilidades de seguir cambiando.

Rausher (1984) ha criado larvas de los escarabajos *Deloyala guttata* (Chrysomelidae: Cassidinae) en dos especies de enredaderas de *Ipomea*: Convolvulaceae de Carolina del Norte, cuyas hojas son consumidas por estas larvas. Una *Ipomea* es nativa y otra exótica. Rausher crió generaciones de escarabajos que encontró en cada una de las especies de *Ipomea*: unas, en la especie de la que los padres se alimentaban usualmente, y otras, en la otra. Los primeros fueron más fecundos que los segundos, como si éstos hubieran tenido que hacer sacrificios para vivir en la planta extraña. Rausher también cruzó escarabajos obtenidos en ambas especies de *Ipomea*, y crió la mitad de las larvas de cada reproducción en cada especie de planta. Las familias cuyas larvas estaban más ajustadas a una especie (a juzgar por varias medidas de crecimiento y de eficiencia digestiva) tendían a tener larvas bien ajustadas a la otra; en este experimento no pareció haber sacrificios.

En contraste, experimentos semejantes llevados a cabo con la mosca polífaga *Liriomyza sativae* (Agromyzidae) mostraron que, en promedio, las crías de moscas que crecían en tomates se desarrollaron tan bien en las arvejas cercanas, como las crías de moscas criadas en las arvejas (Via, 1984). Sin embargo, cuando las moscas de los tomates fueron cruzadas con las de las arvejas, y la mitad de las crías de cada reproducción se desarrolló en cada uno de estos alimentos, las familias que se desarrollaron más

rápida (en promedio) en los tomates, lo hicieron más lentamente en las arvejas y viceversa, aunque no hubo concesiones en el peso de las ninfas. Al parecer, algunos sacrificios son necesarios para progresar en los tomates o en las arvejas, pero la rotación de cultivos que se practica en Carolina del Norte impide la evolución de poblaciones definidas, adecuadas para cada planta (Via, 1984).

Es sorprendente que las comparaciones entre conjuntos de especies emparentadas no produzcan respuestas más definitivas. Cuando se criaron larvas de diferentes insectos en hojas de *Heliconia imbricata*, las orugas de las polillas generalistas *Sabine* sp. y *Metraga* sp. (Limacodidae) y *Megalopyge* sp. (Megalopygidae) asimilaron menor proporción de los alimentos consumidos y retuvieron menor cantidad del nitrógeno derivado de los alimentos, que las orugas de las mariposas brasólicas *Caligo memnon* y *Opsiphanes tamarindi*, más especializadas. A la vez, las brasólicas eran menos eficaces que las barrenadoras (o minadoras) de hojas *Chelobasis perplexa* y *Cephaloleia consanguinis*, que sólo viven en las hojas enrolladas de *Heliconia imbricata* (Cuadro 2, compilado de los Cuadros 2 y 3 de Auerbach y Strong, 1981). Estos resultados concuerdan con los esperados. En un experimento de diseño complementario, las orugas de la mariposa *Lycenidae*, *Glaucopsyche lygdamus*, que viven en las yemas de las flores de los lupinos de Colorado, crecen con mayor rapidez y sobreviven mejor en *Lupinus floribundus*, la planta en que aparecen normalmente, que en *Lupinus bakeri* que contiene un alcaloide diferente, aunque *L. floribundus* contiene cuatro

veces más alcaloides e incluye nueve tipos diferentes, mientras que *L. bakeri* sólo contiene uno (Dolinger y otros, 1973). Este resultado también fue el esperado. Por otro lado, las orugas de las polillas satúrnidas que se especializan en hojas de los árboles de zona templada *Ailanthus altissima* y *Liriodendron tulipifera* respectivamente, no se desarrollan mejor en el follaje de sus árboles predilectos que las orugas de las satúrnidas que tienen dietas más amplias, inclusive las orugas que no se alimentan normalmente de estas dos especies de árbol (ver Cuadro 4 de Scriber y Feeny, 1979). ¿A qué se deben estos contrastes?

Algunas plantas, y partes de las mismas, se defienden con toxinas tales como alcaloides; para poder consumir buena cantidad de estas plantas de una vez, los herbívoros necesitan "tácticas" digestivas especializadas. Otras plantas se defienden con sustancias químicas como taninos y otros compuestos fenólicos, o con abundante fibra dura que las hace menos digeribles, pero les exige menor especialización digestiva a sus consumidores (Gilbert, 1979; Freeland y Janzen, 1974; ver también Milton, en este volumen). Las plantas que tienen más toxinas y compuestos fenólicos en sus hojas se defienden menos con alcaloides u otras toxinas semejantes; hasta cierto punto, estos son métodos alternos de defensa (Janzen y Waterman, 1984). En general, las hierbas, arbustos y lianas de etapas primarias de sucesión tienden a defenderse con alcaloides o látex, u otros compuestos tóxicos de bajo peso molecular. Diferentes subfamilias y géneros de mariposas de sabor desagradable y colores brillantes, de la clase que sirve de modelo para los "complejos" de mimetismo, están restringidas, cada una, a una familia diferente de estas plantas (Ehrlich y Raven, 1965); algunas de las mariposas de ese grupo que adquieren su mal sabor de los compuestos nocivos de su alimentación tienden a ser especialistas (Gilbert, 1979). Por otro lado, los árboles, con mayor frecuencia defienden sus hojas con un alto contenido de taninos o fibras que exigen menor especialización. Esto puede explicar los resultados inquietantes de los experimentos de Scriber y Feeny (1979) (Gilbert, 1979).

El contraste entre estos dos tipos de defensa y el grado de especialización que atraen, se puede demostrar en una comparación de esfingidas y satúrnidas del Parque Nacional de Santa Rosa, al noroccidente de Costa Rica (Janzen, 1981; Janzen y Waterman, 1984). En este parque hay una estación seca que dura uno o dos meses más que la de Barro Colorado, y su bosque, aunque diverso (Hubbell, 1979), sólo tiene 20 m de altura. Allí, las esfingidas tienden a ser especialistas; de las 22 especies enumeradas por Janzen (1981, Cuadro 1), 15 se han encontrado en otras tantas especies hospederas, 5, en cada una de dos especies hospederas, una en tres especies, y una, en cuatro. Las plantas que sirven de alimento a las orugas de una esfingida dada, siempre son de la misma familia. Las orugas satúrnidas tienen gustos más universales: una especie dada de satúrnida generalmente se alimenta de más de

Cuadro 2. Eficacia de asimilación y de utilización de nitrógeno de varias larvas en hojas de *Heliconia imbricata*.

Especie	Eficacia de asimilación	Eficacia de utilización de nitrógeno
<i>Sibine</i> sp. (generalista)	19	33
<i>Sibine apicalis</i> (generalista)	16	32
<i>Metraga</i> sp. (generalista)	23	27
<i>Megalopyge</i> sp. (generalista)	14	21
<i>Caligo memnon</i> (intermedia)	24	47
<i>Opsiphanes tamarindus</i> (intermedia)	27	52
<i>Cephaloleia consanguinis</i> (especialista)	50	51
<i>Chelobasis perplexa</i> (especialista)	73	61

La eficacia de asimilación es el porcentaje de alimentos ingeridos que no son defecados.

La eficacia de utilización de nitrógeno es $100 \times$ (el aumento del peso total de nitrógeno en las larvas, dividido por la cantidad de nitrógeno ingerido).

Las cifras que aparecen en este cuadro son promedios de las que aparecen en los Cuadros 2 y 3 de Auerbach y Strong (1981).

Cuadro 3. Características de los hospederos de satúrnidas y esfíngidas.

Cantidad de especies de:	Arboles grandes	Arboles medianos	Arboles pequeños	Lianas	Arbustos
Consumidas por esfíngidas	6	5 1/2	3 1/2	1	3
Consumidas por satúrnidas	13	8	1	1/2	2 1/2

Cantidad de especies con contenidos de taninos condensados en hojas maduras entre:	0-1/4%	1/4-1/2%	1/2-1%	1-2%	2-4%	4-8%	8-16%	más de 16%
Consumidas por esfíngidas	4	2	2	3	3	3	1	1
Consumidas por satúrnidas	0	2	1	2 1/2	1/2	6	6	6

Los datos son del Cuadro 1 de Janzen y Waterman (1984). Las especies que aparecen en ese cuadro entre dos categorías de tamaño, tienen un valor de 1/2 cada una.

dos especies de planta hospedera, que con frecuencia son de dos o más familias. Una, *Hylesia lineata*, ha sido vista alimentándose de 47 especies de 19 familias diferentes (Janzen, 1984); siete de las 19 especies de las plantas que sirven de alimento a las esfíngidas cuya química foliar ha sido analizada, y dos de 25 plantas que sirven de alimento a las satúrnidas, contienen alcaloides; 5 de las 19 plantas hospederas de esfíngidas producen abundante látex, mientras que ninguna de las plantas hospederas de las satúrnidas produjo látex (Janzen y Waterman, 1984). En comparación con los hospederos de las esfíngidas, los de las satúrnidas contienen concentraciones mayores de taninos condensados, y la mayoría tienden a ser árboles grandes (Cuadro 3).

Con mayor frecuencia, las partes menos duraderas de estos árboles, y de otras plantas, como semillas y hojas jóvenes, se defienden con toxinas que exigen sistemas digestivos especializados (Gilbert, 1979). En Santa Rosa, los insectos que se desarrollan en semillas maduras tienden a alimentarse de una o dos especies cada uno (Janzen, 1981). Así que, se esperaba que los herbívoros especialistas tuvieran efectos desproporcionados sobre las semillas y las plántulas. Si estos herbívoros influyen en la diversidad de árboles, esta influencia pesará principalmente sobre la reproducción y el reclutamiento de árboles.

2. ¿Facilitan los herbívoros especializados la coexistencia de diferentes especies de árboles?

Para muchas especies, alcanzar la etapa de "árbol joven" es algo crítico en su historia de vida. Así como la zonifi-

cación de los manglares refleja la diseminación diferencial de las "semillas" de mangle por las variaciones de las mareas (Rabinowitz, 1978), la distribución de los árboles tropicales puede reflejar en gran medida la distribución de los lugares en que las semillas pueden germinar y desarrollarse sin ser comidas (cf. Janzen, 1970). Los herbívoros especializados pueden permitirles coexistir a diversas especies de árboles:

a. Destruyendo las semillas o grupos de plántulas de una especie abundante, permitiendo así que otras especies, cuyas semillas y plántulas los especialistas no pueden consumir, crezcan en la cercanía.

b. Destruyendo las semillas o plántulas cercanas al árbol paterno, o donde se encuentran aglomeradas, pero no encontrando las que están más lejos o más aisladas de sus coespecíficos, y manteniendo así a los individuos maduros de sus especies predilectas lo suficientemente apartados para que árboles de otras especies puedan crecer entre ellos.

c. Defoliando árboles maduros y jóvenes de especies abundantes, lo que permite que llegue mayor cantidad de luz al suelo del bosque para que las plántulas de las especies inmunes puedan crecer lo suficiente para reponer los árboles de las especies que son defoliadas con frecuencia, cuando éstos mueran.

d. Haciendo que una especie de árbol produzca semillas a mayores intervalos para que, en los años en que un árbol de esta especie no suelta fruto, otras especies puedan ocupar los claros de luz que se forman en la cercanía.

e. Favoreciendo mayor sensibilidad de la tasa reproductiva a las variaciones ambientales, lo que hace que las

semillas y plántulas de un árbol sean fuente menos confiable y predecible de alimento. Las especies pueden coexistir si el resultado de sus esfuerzos de reproducción responde de diferentes maneras a las variaciones ambientales.

C. Ventajas de la escasez

Los forrajeros y consumidores de semillas, con frecuencia infligen devastación. En una colección aleatoria de 532 endocarpos de la palma *Scheelea zonensis* de la isla de Barro Colorado, el 99.4% de las semillas habían sido consumidas por brúquidos o mamíferos (Wright, 1983). La reproducción de *Dipteryx panamensis* de Barro Colorado, parece haber sido casi aniquilada por los mamíferos; *Dipteryx* se reproduce con abundancia en lugares cercanos de tierra firme donde hay menor cantidad de mamíferos (De Steven y Putz, 1984). Las orugas destruyen la cosecha de semillas de *Apeiba membranacea* de Barro Colorado con regularidad (Oppenheimer, en este volumen); una combinación de plagas de insectos por poco acaba con la reproducción de *Cassia grandis* (Janzen, 1971) y de *Sterculia apetala* (Janzen, 1972) en el noroccidente de Costa Rica. Hace mucho se ha notado que los monocultivos son más propensos a sufrir grandes ataques de insectos y enfermedades que las plantas de las comunidades naturales (Elton, 1958; Gillett, 1962; Burdon, 1982; Dethier, 1976). Además, las especies de árboles que hace poco fueron abundantes, o lo son actualmente, son atacadas por más especies de insectos que sus vecinos más escasos (Southwood, 1961; Strong, 1974; Strong y otros, 1977; Gillett, 1962). Aunque es difícil encontrar mejor apoyo cuantitativo para la idea de que la escasez les ayuda a las plantas a protegerse de consumidores especializados, es razonable pensar que la distribución más diseminada y la menor abundancia de plantas de una especie dada hacen que los herbívoros especializados las encuentren con menor facilidad. Los cultivos de genotipos heterogéneos, o de especies diferentes, con frecuencia se siembran mezclados para disminuir la presión de las plagas (Burdon, 1982) y, como analogía temporal, la rotación de cultivos parece obstaculizar la evolución de herbívoros especializados (Via, 1984).

D. Forrajeros de plántulas, consumidores de semillas, enfermedades y espaciación de plantas coespecíficas

Como es de esperar de los medios utilizados por las plantas para dispersar las semillas (Howe, en este volumen), los consumidores de semillas, los forrajeros de plántulas y las enfermedades son más destructivas si la víctima se encuentra cerca de la planta paterna. Connell (1978), Clark y Clark (1984) y Connell y otros (1984) son algunos de los

que han estudiado la evidencia de este fenómeno. Hasta el momento no hemos podido predecir cuántas especies puedan coexistir en virtud del grado de consumo diferencial de semillas o plántulas que se encuentran cerca de las plantas paternas. Las diferentes opiniones de Hubbell (1980) y Becker y otros (1985) revelan algunos de los problemas que debemos afrontar al respecto. Supondré que la mortalidad diferencial contribuye a la diversidad de los árboles si la distancia mediana entre la planta paterna y las plántulas que han sobrevivido un año es superior a la distancia mediana de diseminación de semillas (Clark y Clark, 1984), y si la distancia mediana desde la planta paterna hasta las plántulas sobrevivientes es mayor que el doble del diámetro de la copa del árbol paterno. La segunda condición verifica si la mortalidad de semillas y plántulas realmente facilita que árboles de otras especies crezcan entre un árbol paterno y su descendiente sobreviviente.

Se sabe que varias especies de árboles cumplen estos requisitos. En la isla de Barro Colorado, el 0.04% de las plántulas marcadas de *Virola surinamensis* que se encontraban debajo del árbol paterno sobrevivieron doce semanas (contadas a partir de su germinación), mientras que el 1.78% de las plántulas germinadas de semillas que habían sido alejadas 45 m del árbol paterno sobrevivieron el mismo tiempo. Así, la diseminación a 45 m del árbol paterno implica una perspectiva de supervivencia 44 veces mayor (Howe, Schupp y Westley, 1985). Las muertes que ocurren bajo la copa del árbol paterno se deben, en gran parte, al gorgojo curculiónido *Conotrachelus* sp., que mata las plántulas o las hace susceptibles de ser dañadas por mamíferos. Como el diámetro medio de las copas de *Virola* es de 12 m, y como los dispersores de semillas con frecuencia alejan las semillas de *Virola* de 20 a 50 m (Howe y Vande Kerckhove, 1981), el patrón observado de mortalidad y dispersión dejaría espacio para que otras especies de árboles pudieran crecer entre los de *Virola*.

Las enfermedades también pueden mantener a una especie de árbol, escasa y dispersa. En Barro Colorado, las plántulas de dos árboles de *Platypodium elegans*, especie que, en promedio, tiene copas de 16 m de diámetro, tenían probabilidades de sobrevivir un año a 55 m de distancia del árbol paterno, 11 a 40 veces mayores que las que tenían de sobrevivir cerca de la copa o debajo de ella; las plántulas de otro árbol mostraron mayores probabilidades (9 veces) de sobrevivir a 20 m del árbol paterno que cerca de él; la supervivencia de las plántulas de un cuarto árbol fue casi independiente de la distancia del árbol paterno (Augsburger, 1983a, Figura 2). Los brúquidos, roedores y hongos dañaron las semillas que se encontraban cerca de estos últimos dos árboles, quizás haciendo escasear las plántulas lo suficiente para salvarlas de los ataques de los especialistas. En todo caso, la diseminación de semillas fue ventajosa para todos cuatro (Augsburger, 1983b). Debajo de las copas de los árboles paternos, la mayoría de

las plántulas fueron muertas por un hongo que causa la "muerte descendente". Las esporas de este hongo parecen infectar el suelo donde las plántulas enfermas son abundantes, y este efecto parece perdurar un año cuando menos. La mortalidad por hongos es mucho menor a cierta distancia de los árboles paternos. La distancia mediana de diseminación de estos cuatro árboles fue de 10 a 23 m, y la distancia mediana entre los árboles jóvenes y el árbol maduro más próximo fue de 40 a 50 m (Augspurger, 1983b). Todas las plántulas de un quinto árbol cuya copa era de 16 m, y se encontraba en la sombra a 30 m de distancia del tronco paterno, murieron dentro del año siguiente a su germinación. La distancia mediana entre el árbol paterno y las plántulas que sobrevivieron más de un año fue de 60 m, cuando menos (Augspurger, 1984, Figura 2).

El episodio del *Platypodium*, sin embargo, presenta nuevas complicaciones. En los claros de luz, las plántulas de *Platypodium* mueren poco por acción de los hongos, sin importar la distancia que los separe del árbol paterno; estas plántulas muestran una supervivencia muy superior a las que crecen al lado del árbol paterno en la sombra, y un poco mayor que las que crecen lejos del árbol paterno, pero también en la sombra (Augspurger, 1984). Augspurger hizo un seguimiento de la diseminación de semillas y la mortalidad de las plántulas de ocho árboles de ocho especies diferentes. Las plántulas de tres de éstos sobrevivieron sólo en claros de luz. Aunque las plántulas de estas tres especies que se encontraban cerca del árbol paterno murieron, este resultado es atribuible al tamaño reducido de la muestra. Si ella hubiera tomado sus muestras en un año en que se formaron claros de luz cerca de los árboles paternos, habría encontrado que las plántulas sobrevivían mejor cerca de ellos. Por otro lado, la necesidad de diseminar semillas en los claros de luz favorece una diseminación más efectiva de semillas (Augspurger, 1984), y puede ser que esta diseminación acentúe la diversidad en un bosque en que las plántulas de otras especies sufren fuera de toda proporción si se encuentran cerca, una de otra o de los árboles paternos.

Es fácil encontrar múltiples ejemplos de mayor mortalidad en la cercanía de los árboles paternos o de las plántulas hermanas, y también ejemplos que demuestran que las plántulas hermanas están protegidas si forman parte de una población densa (Burgess, 1975). ¿Cuánto contribuye el consumo diferencial de plántulas agrupadas a la diversidad de los árboles?

El estudio de diseminación de semillas y supervivencia de plántulas en nueve árboles de nueve especies diseminadas por el viento, efectuado por Augspurger (1984), representa un enfoque a este interrogante. En tres especies, la mortalidad en las cercanías del árbol paterno fue lo suficientemente alta para que árboles de otras especies pudieran crecer entre los árboles paternos y sus descendientes sobrevivientes. En otras tres, las plántulas sólo

sobrevivieron en claros de luz.

El estudio de regeneración de plántulas en dos bosques húmedos australianos llevado a cabo por Connell, Tracey y Webb (1984) representa otro enfoque a la cuestión. Ellos se preguntaron si las especies escasas de árboles derivaban alguna ventaja reproductora de su escasez. Encontraron que, en general, las plántulas sufrían mayor mortalidad cuando los árboles más próximos eran coespecíficos, aunque los árboles jóvenes no eran afectados. Desafortunadamente no fue posible juzgar si la mayor mortalidad de las plántulas cercanas a sus coespecíficos era suficiente para mantener la diversidad de los árboles. Connell y otros investigadores (1984) también encontraron que entre los árboles del sotobosque y del "subdosel", las especies más escasas se reproducían mejor (más plántulas producidas por adulto, que sobrevivían varios meses). Este resultado implica un verdadero desequilibrio de la abundancia de árboles del sotobosque y del subdosel; la versión del equilibrio de la hipótesis de Janzen sólo implica que una especie dada se reproduce con mayor éxito en la medida en que sea escasa, lo que también implica que, en equilibrio, cada especie logrará reponerse reemplazando apenas el grado de abundancia que sus enemigos naturales le permitan, y la abundancia y el éxito reproductor de las diferentes especies no se correlacionarán.

Connell y otros investigadores (1984) no encontraron tal correlación entre la abundancia y la tasa de reproducción de los árboles del dosel. Es posible que este resultado sólo implique que la abundancia de estos árboles ya se encuentra en equilibrio. Por otro lado, la composición de especies de los árboles del dosel del bosque húmedo australiano refleja el tipo de hábitat, mientras que allí, los árboles de sotobosque no lo hacen (Webb y otros, 1970). Ashton no cree que los depredadores de semillas acentúen la diversidad de dipterocarpaceas, los principales árboles de dosel de Malasia, pues sus "depredadores son bien conocidos y ni siquiera a nivel genérico son específicos." (Ashton, 1977, p. 694); también cree que las categorías taxonómicas estrechamente emparentadas de árboles de dosel son ecotípicamente diferentes respecto al sitio, fisonomía o fisiología (Ashton, 1977, p. 697). Lo mismo puede ocurrir en otros bosques tropicales.

E. Explosión de insectos y diversidad de los árboles

No sabemos cuánto contribuyen las explosiones de insectos defoliadores a la diversidad de árboles. Sin duda, su aporte es importante. Las explosiones de insectos con frecuencia defolian extensamente especies o grupos de especies de árboles tropicales (Smith, en este volumen; Janzen, 1981, 1984). Al duplicarse o triplicarse la cantidad de luz que una plántula recibe, pueden aumentar sus

perspectivas de supervivencia y crecimiento (Howe, Schupp y Westley, 1985). Por lo tanto, tales explosiones deben favorecer el crecimiento de especies inmunes a tales insectos.

F. Cosechas intermitentes de semillas y diversidad de árboles

Janzen (1971, 1974) ha propuesto que la producción intermitente de grandes cosechas de semillas protege mejor de los depredadores de semillas que la producción de cosechas anuales más pequeñas. Aun cuando miembros diferentes de la misma especie fructifiquen asincrónicamente, la fructificación intermitente tiene dos ventajas. Primero, impide que los árboles acumulen su propia población residente de consumidores especializados de semillas, obligando así a los depredadores de semillas a desplazarse a otros árboles para encontrar alimentos en los años en que no fructifican. Segundo, al acumular recursos por varios años antes de reproducirse, cuando se reproducen, pueden producir más frutos que los que sus depredadores pueden comer (Janzen, 1975a). Janzen (1971, 1972) argumenta que los árboles de *Cassia grandis* y *Sterculia apetala*, dos especies que tienen depredadores efectivos de semillas, disminuyen sus pérdidas porque fructifican en años alternos. Sin embargo, la evidencia más reveladora que Janzen (1975b) ha presentado es la comparación del ciclo reproductor del árbol de *Hymenaea courbaril* en Costa Rica, donde tiene un depredador de semillas efectivo, con la reproducción del mismo árbol en Puerto Rico, donde no tiene depredadores de semillas. En los bosques de Costa Rica, del lado del Pacífico, *Hymenaea courbaril* no produce frutos antes de que su tronco alcance 50 cm de diámetro; entonces produce una cosecha de 100 a 500 vainas de semillas cada tres o cinco años. De 30 a 100 de estas vainas son destruidas por el gorgojo curculiónido *Rhinochenus*. Parece como si un árbol esperara hasta poder producir una gran cosecha de frutos, porque si se reproduce antes, los gorgojos consumen toda su cosecha. En Puerto Rico, donde no hay gorgojos, los árboles de *Hymenaea courbaril* tienden a producir frutos cuando su tronco alcanza 10 cm de diámetro, y luego se reproducen todos los años; los árboles pequeños producen de 10 a 30 vainas cada uno, y los grandes, de 200 a 300. Parece que los depredadores de semillas son el factor de selección que causa la reproducción intermitente que les permite a los árboles jóvenes de otro tipo, presumiblemente de otras especies, ocupar claros cerca de un árbol de *Hymenaea* en los años en que éste no produce semillas.

G. Variabilidad ambiental y coexistencia

En la sección anterior vimos que la impredecibilidad o la irregularidad de las cosechas de fruto puede servir para

disminuir las pérdidas ocasionadas por los depredadores de semillas. Dicha irregularidad se puede lograr por medio de mayor sensibilidad en las respuestas a las variaciones ambientales que ocurren de un año a otro. Supongamos ahora que la producción anual de plántulas per cápita de cada especie varía en forma diferente en años sucesivos en respuesta a las variaciones ambientales. Como los árboles viven mucho tiempo, la población de una especie dada disminuye sólo ligeramente en los años en que no se reproduce, pero una especie escasa que se reproduzca con éxito en el año en que la mayoría de sus competidores lo hacen en forma deficiente, puede duplicarse o triplicarse con facilidad, para compensar muchos años de reproducción deficiente. Chesson y Warner (1981) señalaron que como la respuesta diferencial de reproducción a las variaciones ambientales les da la mayor ventaja a las especies escasas, estas diferencias pueden acentuar la diversidad de especies.

La idea de Chesson y Warner es muy atractiva. Los árboles tropicales muestran marcadas diferencias en los polinizadores que atraen, los medios que usan para diseminar y defender sus semillas, y el régimen de precipitación que más les conviene para la producción de flores y frutos (Augspurger, en este volumen; Foster, en este volumen; Howe, en este volumen). Es como si la novedad misma fuera premiada. Cada una de estas diferencias afecta la respuesta del éxito reproductivo a las variaciones ambientales. En efecto, en la isla de Barro Colorado, la producción de semillas de las diferentes especies de árboles varía en forma diferente de un año a otro (Cuadro 4).

La respuesta reproductiva diferencial a los cambios ambientales parece influir mucho menos en la conservación de la diversidad, que el consumo diferencial de semillas y plántulas que se encuentran cerca de los árboles paternos. Sin embargo, las diferencias aleatorias de la respuesta a los cambios ambientales parecen ser casi tan efectivas para la conservación de la diversidad como la clara segregación temporal de la reproducción (ver apéndice de esta sección). En la medida en que los consumidores especializados de semillas favorecen la reproducción intermitente de las especies que comen, la selección resultante puede hacer que dichas especies respondan en formas diferentes a los cambios ambientales. Esta respuesta proporciona otra ventaja, que puede ser decisiva para el destino de algunas especies escasas.

II. EXPLICACIONES HISTORICAS DE LA DIVERSIDAD DE LOS ARBOLES

¿Hay mayor diversidad en el trópico porque la ausencia de catástrofes le ha dado tiempo a la diversidad para aumentar, o porque la especiación es más rápida allí, así que la diversidad tropical aumenta con mayor rapidez?

Cuadro 4. Caída de frutos de especies seleccionadas de árboles de la isla de Barro Colorado, en años sucesivos.

Especie	Año						
	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985
<i>Dipteryx panamensis</i>		11.8	3.2	18.6	29	13.4	6.4
<i>Virola surinamensis</i>	2082	8579	3990	5612	2420		
<i>Gustavia superba</i>		6	2	10			
<i>Quararíbea asterolepis</i>			44	85	0	16	22
<i>Faramea occidentalis</i>			—	+	+	—	+

Los datos de *Dipteryx* corresponden al número de frutos caídos por metro cuadrado de copa, y son de Glanz y otros (en este volumen); los de *Virola surinamensis* corresponden a la cantidad mediana de frutos por árbol y son de una comunicación personal de Henry Howe; los datos de *Gustavia superba* corresponden a la cantidad media de frutos por árbol, medidos en 1982, y calculados en otros años por medio de comparación de tasas de germinación de plántulas con las de 1982, y son comunicación personal de Victoria Sork; los datos de *Quararíbea asterolepis* representan el promedio de la cosecha anual de frutos maduros y no maduros en 9 trampas de fruto y se basan en las trampas de frutos colocadas debajo de nueve árboles maduros; estos datos provienen del Programa de Ciencias Ambientales y fueron suministrados por Donald Windsor. Los datos de *Faramea occidentalis* aparecen como + para los años de caída abundante de frutos, y como - para los años de caída escasa de frutos; la producción escasa de frutos es por lo menos un orden de magnitud inferior que la producción abundante. Los datos de *Faramea* son comunicación personal de Eugene Schupp.

A. Diversidad tropical y ausencia de catástrofes

Fischer (1960) argumentó que la gran diversidad de la flora y la fauna tropicales se debe a que no han sido sometidas a tantas extinciones catastróficas en el pasado como sus contrapartes de zona templada. Fischer creía que los hábitats húmedos tropicales eran más perdurables y estables porque:

1) El clima tropical es predominante en todo el mundo, inclusive ahora (cf. Terborgh, 1973).

2) Las condiciones húmedas tropicales casi siempre estuvieron más generalizadas en el pasado que ahora (Dorf, 1960).

Cuando propusieron un ciclo de 32 millones de años para la diversidad de organismos de altamar, Fischer y Arthur (1977) mostraron que estas fluctuaciones de diversidad ocurrían en correlación con la severidad y estacionalidad del clima cerca de los polos. La evidencia presentada por ellos sugirió que, en efecto, las condiciones tropicales eran mucho más permanentes, mientras que los climas de zona templada eran temporales, quizás demasiado efímeros para permitir la evolución de una gran diversidad de plantas y animales apropiados.

Estudios más recientes sugieren que el clima de las regiones tropicales puede ser notablemente inestable. Hoy día, las dunas de arena y los desiertos asociados cubren cerca del 10% de la tierra entre los 30° N y los 30° S, pero hace 18.000 años, cubrían el 50% de esta zona, y los bosques húmedos y sabanas sólo eran una franja ecuatorial angosta (Sarnheim, 1978). Hace 11.000 años, la vegeta-

ción de las tierras bajas de Guatemala consistía de matorrales de juníperos y sabanas; los bosques húmedos que hoy día cubren esa zona han surgido desde entonces, y su origen es prácticamente desconocido (Leyden, 1984).

Durante el pleistoceno, tales cambios del clima tropical estaban asociados a las glaciaciones polares (Livingstone, 1975), que a su vez reflejan los cambios cíclicos de la órbita de la Tierra alrededor del Sol (Hays y otros, 1976). Estos ciclos orbitales afectan la distribución de la energía solar sobre la superficie terrestre. La Tierra rota sobre un eje que no es perpendicular al plano de la órbita terrestre y se desvía en un ángulo que hoy día es de 23 1/2°, y que varía entre 22.1° y 24.5°, según un ciclo de 41.000 años (Kerr, 1978). A mayor "oblicuidad" del eje de rotación, mayor la diferencia entre invierno y verano. El eje de rotación de la Tierra también gira sobre la vertical una vez cada 21.000 años, produciendo alternaciones cíclicas en el hemisferio que se inclina hacia el Sol cuando la Tierra está más cerca de él. La órbita de la Tierra varía desde el círculo hasta la elipse con una longitud superior a su anchura en el 3%, en períodos de 100.000 a 400.000 años, lo que produce leves diferencias en la energía total que la Tierra recibe del Sol cada año (Kerr, 1983), y modula el efecto de los otros ciclos.

Estas variaciones cíclicas de la órbita terrestre con frecuencia han ocasionado cambios cíclicos del clima. En la última parte del período triásico, hace más de 200 millones de años, una gran cadena de lagos, semejantes a los que existen hoy en el África oriental, aparecían desde Virginia hasta Nueva Escocia. A juzgar por las "varvas" anuales de los sedimentos, estos lagos se redujeron considerablemente o se secaron del todo cada 21.800 años, y

después se llenaron de nuevo. Su profundidad máxima varió en ciclos de 101.400 y 418.000 años (Olsen, 1984). Cuando comenzaron a llenarse de nuevo, a su alrededor crecía una especie de conífera; a medida que se llenaron, la flora de los alrededores se diversificó; aparecieron helechos, cicadáceas y equisetales que desaparecieron cuando los lagos se secaron otra vez (Olsen y otros 1978); los niveles del lago presumiblemente reflejaban el clima. Estos ciclos continuaron por cuarenta y cinco millones de años, hasta ya entrado el jurásico (McCune y otros 1984).

Las rocas calizas del triásico halladas en una ciénaga tropical de los Alpes, sugieren una oscilación de 15 m del nivel del mar en períodos de 20.000 y 100.000 años, lo que quizás refleje la remoción y liberación de agua de mar por glaciaciones lejanas (Fischer, 1964, 1975, 1982). Los depósitos de carbonatos en las calizas pelágicas de Italia registran uno o varios ciclos de 20.000 a 100.000 años, que perduraron durante sesenta millones de años, desde mediados del cretácico hasta terminar el eoceno. Estos ciclos pueden reflejar un ciclo de productividad orgánica dominada por el clima, y/o pueden también, o en su lugar, reflejar ciclos de la proporción de esqueletos de carbonato de microorganismos pelágicos que se disolvieron antes de fosilizarse (Arthur y Fischer, 1977).

A fines del precámbrico y comienzos del cámbrico aparecieron otros ciclos que reflejaban variaciones de la órbita terrestre durante una época de marcadas glaciaciones: durante el carbonífero, al comienzo de otra semejante y en el cretáceo (Fischer, 1982, 1984). En suma, estos ciclos aparecen con frecuencia en los registros de fósiles y, al menos algunos, influyeron drásticamente en el clima. Los climas tropicales probablemente son sometidos a menos catástrofes causadas por los cambios de clima que los hábitats que se encuentran más cerca de los polos; después de todo, una glaciación es más destructiva que una sequía, pero no hay razón para suponer que los hábitats tropicales hayan sido inmunes a los cambios violentos de clima.

B. Sequía cíclica y especiación en el trópico

Más recientemente, Haffer (1969, 1974), Vuilleumier (1971) y Prance (1982) han propuesto que la diversidad de especies es tan grande en la Amazonia y otros ambientes de bosque húmedo, porque la sequías recurrentes del pleistoceno restringieron periódicamente al bosque húmedo y a su fauna a refugios aislados. Probablemente, las poblaciones se diferenciaron en su aislamiento, a veces hasta tal punto que cuando se diseminaron durante el siguiente período lluvioso y se mezclaron con sus antiguos parientes, éstos no los reconocieron como parientes y rehusaron aparearse con ellos, o si lo hicieron, los híbridos resultantes fueron tan inferiores, que la selección favoreció el

apareamiento con individuos del mismo refugio. La consecuencia de cualquiera de estas alternativas sería la especiación. En efecto, Haffer y Prance le atribuyen la diversidad biológica del trópico a la inestabilidad del clima.

Sin embargo, se duda sobre los medios utilizados por Haffer (1969), Prance (1982) y otros para identificar los refugios a los que se retiraron el bosque húmedo y su fauna en los períodos de sequía; los mismos métodos llevaron a conclusiones erróneas sobre la existencia y localización de refugios contra la glaciación en América del Norte (Livingstone, 1982). Lo que es más importante, tales ciclos climáticos no parecen ser condición necesaria para la diversidad tropical. Los árboles son igualmente diversos en Nueva Guinea, donde el bosque húmedo no fue restringido periódicamente a refugios aislados (Walker, 1982), como el amazónico. Esto no nos debería sorprender; las poblaciones aisladas no necesariamente divergen (Ehrlich y Raven, 1969), ni los diferentes sectores de una población de distribución continua, dejan, por esto, de divergir (Endler, 1977).

C. Polinizadores, selección sexual y especiación en los bosques tropicales

La variedad de polinizadores disponibles en los bosques tropicales podría facilitar la especiación de las plantas allí, ofreciéndoles mayor selección sexual o sea, que les ofrece mayor variedad de medios por los que las plantas pueden competir para fertilizar los óvulos de plantas coespecíficas. La selección sexual parece causar divergencias rápidas entre poblaciones animales aisladas (Eberhard, 1985). La selección sexual sobre los polinizadores mismos podría ampliar la tasa de divergencia de las poblaciones tropicales (Kiestler, Lande y Schemske, 1984). Esta posibilidad ha recibido poca atención pero, con toda probabilidad, estos mecanismos desempeñan un papel más importante en la diversificación de plantas vegetales que la restricción periódica de poblaciones vegetales a refugios aislados.

III. UNA HIPOTESIS NULA DE LA DIVERSIDAD DE LOS ARBOLES TROPICALES

Como se puede deducir inclusive de esta revisión selecta, no existe un consenso claro de por qué hay tantos tipos de árboles tropicales. Algunos creen que se debe a la cantidad de especies que pueden coexistir; otros, que se debe al tiempo o a la oportunidad que la fauna y flora tuvieron para diversificarse. Algunos piensan que las plantas se diversifican principalmente respecto a las condiciones físicas que prefieren; otros, que la presión de las plagas desempeña un papel preponderante en la conservación

menores que los esperados de una tasa de especiación u de $1/2 \times 10^{-7}$, que es consistente con la diversidad amazónica en general, y seis veces menor que los esperados de una tasa de especiación u de $1/2 \times 10^{-5}$. La desviación principal entre la realidad y la hipótesis nula parece ser la diversidad inesperadamente elevada de muchos bosques. Es como si la consecuencia principal de las diferencias entre especies fuera una ventaja para la novedad, que hace que muchas especies nuevas tengan probabilidades mucho mayores de sobrevivir que las esperadas del azar.

LITERATURA CITADA

- Abramowitz, M. y I. A. Stegun.
1964. *Handbook of Mathematical Functions*. Washington, D.C.: National Bureau of Standards.
- Arthur, M. A. y A. G. Fischer
1977. Upper Cretaceous - Paleocene magnetic stratigraphy at Gubbio, Italy. I. Biostratigraphy and sedimentology. *Geological Survey of America Bulletin* 88: 367-371.
- Ashton, P. S.
1964. *Ecological Studies in the Mixed Dipterocarp Forests of Brunei State*. Oxford: Oxford University Press.
1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 155-196.
1977. A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64: 694-705.
- Auerbach, M. J. y Strong Jr., D. R.
1981. Nutritional ecology of *Heliconia* herbivores: experiments with plant fertilization and alternate hosts. *Ecological Monographs* 51: 63-83.
- Augspurger, C. K.
1983a. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.
1983b. Offspring recruitment of tropical trees, changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distances, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
1990. Una señal para la floración sincrónica. Pp. 203-220 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Becker, P.F., L.W. Lee, E.D. Rothman y W.D. Hamilton
1985. Seed predation and the coexistence of tree species: Hubbell's models revisited. *Oikos* 44: 382-390.
- Brokaw, N. V. L.
1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
1987. Gap-phase regeneration of three pioneer species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75: 9-19.
1990. Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. Pp. 163-171 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Burdon, J. J.
1982. The effects of fungal pathogens on plant communities. Pp. 99-112 en *The Plant Community as a Working Mechanism*, ed. E.I. Newman. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Burgess, P. F.
1975. *Silviculture in the Hill Forests of the Malay Peninsula*. Research Pamphlet No. 66, Forest Research Institute, Kepong, Malaysia.
- Chabot, B.F. y J.A. Bunce
1979. Drought-stress effects on leaf carbon balance. Pp. 338-355 en *Topics in Plant Population Biology*, eds. O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven. New York: Columbia University Press.
- Chapin, F. S. III
1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Chazdon, R. L. y N. Fetcher
1984. Light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chesson, P. L. y R. R. Warner
1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist* 117: 923-943.
- Clark, D. A. y D. B. Clark
1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation on the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Coley, P. D.
1990. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. Pp. 191-200 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E.G. Leigh, Jr. y otros.
- 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 *Dynamics of Numbers in Populations*. Wageningen, the Netherlands: Centre for Agricultural Publication and Documentation.
1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J. H., J. G. Tracey y L. J. Webb
1984. Compensatory recruitment, growth and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.
- Crow, J. F. y K. Aoki
1984. Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 81: 6073-6077.
- De Steven, D. y F. E. Putz
1984. Impact of mammals on recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panamá. *Oikos* 43: 207-216.
- Dethier, V. G.
1970. Chemical interaction between plants and insects. Pp.

- 83-102 en *Chemical Ecology*, eds. J. B. Sondheim y E. Simeone. New York: Academic Press.
1976. *Man's Plague? Insects and Agriculture*. Princeton, N.Y.: Darwin Press.
- Dobzhansky, Th.
1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- Dolinger, P. M., P. R. Ehrlich, W. L. Fitch y D. E. Breedlove
1973. Alkaloid and predation patterns in Colorado lupine populations. *Oecologia* 13: 191-204.
- Dorf, E.
1960. Climatic changes of the past and present. *American Scientist* 48: 341-364.
- Eberhard, W. G.
1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven
1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
1969. Differentiation of populations. *Science* 165: 1228-1232.
- Elton, C. S.
1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Methuen and Co.
- Endler, J. A.
1977. *Geographic Variation, Specification and Clines*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Fischer, A. G.
1960. Latitudinal variations in organics diversity. *Evolution* 14: 64-81.
1964. The Lofer cyclothems of the Alpine Triassic. *Kansas Geological Survey Bulletin* 169: 107-149.
1975. Tidal deposits, Dachstein limestone of the north-Alpine Triassic. Pp. 235-242 en *Tidal Deposits, A Casebook of Recent Examples and Fossil Counterparts*, ed. R. N. Ginzburg. New York: Springer Verlag.
1982. Long-term climatic oscillations recorded in earth history. Pp. 97-104 en *Climate in Earth History* Washington, D.C.: National Academy Press.
1984. The two Phanerozoic supercycles. Pp. 129-150 en *Catastrophes in Earth History*, eds. W.A. Berggren y J. A. Van Couvering. Princeton, N. J.: Princeton University Press.
- Fischer, A. G. y M. A. Arthur
1977. Secular variations in the pelagic realm. Pp. 19-50 en *Deepwater Carbonate Environments*, eds. H. E. Cook y P. Enos. Tulsa, OK: Society of Economic Paleontologists and Mineralogists.
- Fisher, R. A.
1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics* 7: 355-369.
1943. A theoretical distribution for the apparent abundances of different species. *Journal of Animal Ecology* 12: 54-57.
- Foster, R. B.
1990. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. Pp. 219-241 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
1990. Hambruna en la isla de Barro Colorado. Pp. 271-284 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Foster, R. B., J. Arce B. y T. S. Wachter
1986. Dispersal and the sequential plant communities in amazonian Peru floodplain. Pp. 357-370 en *Frugivores and Seed Dispersal*, eds. A. Estrada y T. M. Fleming. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers.
- Foster, R. B. y N. V. L. Brokaw
1990. Estructura e historia de la vegetación de la isla de Barro Colorado. Pp. 113-127 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Foster, R. B. y S. P. Hubbell
1990. Estructura de la vegetación y composición de especies de un lote de cincuenta hectáreas de la isla de Barro Colorado. Pp. 141-151 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Fox, J. E. D.
1973. *A Handbook to Kabili - Sepilok Forest Reserve*. Sabah Forest Record No. 9. Kuching, Malaysia: Borneo Literature Bureau.
- Freeland, W. J. y D. H. Janzen
1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* 108: 269-289.
- Gause, G. F.
1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore, MD: Williams and Wilkins.
1935. *Verifications Experimentales de la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie*. Paris: Hermann et Cie.
- Gilbert, L. E.
1979. Development of theory in the evolution of insect-plant interactions. Pp. 117-154 en *Analysis of Ecological Systems*, eds. D. Horn, R. Mitchell y D. Stairs. Columbus, OH: Ohio State University Press.
1982. The coevolution of a butterfly and a vine. *Scientific American* 247(2): 110-121.
- Gillett, J. B.
1962. Pest pressure, an underestimated factor in evolution. *Systematic Association Publication* 4: 37-46.
- Haffer, J.
1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
1974. *Avian Speciation in Tropical South America*. Cambridge, MA: Nuttall Ornithological Club.
- Hartshorn, G. S.
1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12, suplemento: 23-30.
- Hays, J. D., J. Imbrie y N. J. Shackleton
1976. Variations in the earth's orbit: pacemaker of the Ice Ages. *Science* 194: 1121-1132.
- Howe, H. F.
1990. Producción de frutos y actividad animal de dos árboles.

Pp. 259-269 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh Jr. y otros

Rica. *Journal of the Kansas Entomological Society* 57: 490-514.

- Howe, H. F. y W. M. Richter
1982. Effects of seed size on seedling size in *Viola surinamensis*: a within and between tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.
- Howe, H. F., E. W. Schupp y L. C. Westley
1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Viola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Howe, H. F. y G. A. Vande Kerckhove
1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210: 925-927.
1981. Removal of wild nutmeg (*Viola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62: 1093-1106.
- Hubbell, S. P.
1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- Hubbell, S. P. y Foster, R. B.
1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. Pp. 25-41 en *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, eds. S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. Pp. 205-231 en *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, ed. M. Soulé. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Hutchinson, G. E.
1978. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Janzen, D. H.
1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
1971. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. *Ecology* 52: 964-979.
1972. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53: 350-361.
1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
1975a. Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. Pp. 154-186 en *Evolutionary Strategies of Parasitic Insect and Mites*, ed. P. W. Price. New York: Plenum Press.
1975b. Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. *Science* 189: 145-147.
1977a. The interaction of seed predators and seed chemistry. Pp. 415-428 en *Comportement des Insectes et Milieu Trophique*, ed. V. Labeyrie. Paris: CNRS.
1977b. How southern cowpea weevil larvae (Bruchidae: *Callosobruchus maculatus*) die on nonhost seeds. *Ecology* 58: 921-927.
1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
1984. Natural history of *Hylesia lineata* (Saturniidae: Hemileucinae) in Santa Rosa National Park, Costa
- Janzen, D. H. y P. G. Waterman
1984. A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 439-454.
- Kerr, R. A.
1978. Climate control: how large a role for orbital variations? *Science* 201: 144-146.
1983. Orbital variation - ice age link strengthened. *Science* 219: 272-274.
- Kiester, A. R., R. Lande y D. W. Schemske
1984. Models of coevolution and speciation in plants and their pollinators. *American Naturalist* 124: 220-243.
- Koyama, H.
1978. Photosynthetic studies in Pasoh Forest. *Malayan Nature Journal* 30: 253-258.
1981. Photosynthetic rates in lowland rain forest trees of peninsular Malaysia. *Japanese Journal of Ecology* 31: 361-369.
- Laws, R. M.
1970. Elephants as agents of habitat and landscape change in Africa. *Oikos* 21: 1-15.
- Levins, R.
1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Leyden, B. W.
1984. Guatemalan rain forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 81: 4856-4859.
- Livingstone, D. A.
1975. Late quaternary climatic changes in Africa. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 249-280.
1982. Quaternary geography of Africa and the refuge theory. Pp. 523-536 en *Biological Diversification in the Tropics*, ed. G. T. Prance. New York: Columbia University Press.
- Loach, K.
1967. Shade tolerance in tree seedlings I. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. *New Phytologist* 69: 273-286.
- MacArthur, R. H.
1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 19-30.
1972. *Geographical Ecology*. New York: Harper and Row.
- MacArthur, R. H. y J. H. Connell
1966. *The Biology of Populations*. New York: John Wiley and Sons.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson
1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N. J.: Princeton University Press.

- McCune, A. R., K. S. Thomson y P. E. Olsen
1984. Semionotid fishes from the Mesozoic Great Lakes of North America. Pp. 27-44 en *Evolution of Fish Species Flocks*, eds. A. A. Echelle y L. Kornfield. Orono, ME: University of Maine at Orono Press.
- Medina, E.
1971. Effect of nitrogen supply and light intensity during growth on the photosynthetic capacity and carboxydismutase activity of leaves of *Atriplex patula* ssp. *hastata*. *Carnegie Institute of Washington Yearbook* 70: 551-559 (citado por Mooney y Gulmon 1979).
- Milton, K.
1990. Calidad dietética y regulación demográfica de una población de monos aulladores *Alouatta palliata*. Pp. 357-373 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros
- Mooney, H. A. y S. L. Gulmon
1979. Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. Pp. 316-337 en *Topics in Plant Population Biology*, eds. O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson y P. H. Raven. New York: Columbia University Press.
- Nagylaki, T.
1974. The decay of genetic variability in geographically structured populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 71: 2932-2936.
- Oberbauer, S. F. y B. R. Strain
1984. Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *Photosynthesis Research* 5:227-232.
- Olsen, P. E.
1984. Periodicity of lake-level cycles in the late Triassic Lockatong formation of the Newark Basin. Pp. 129-146 en *Milankovitch and Climate*, eds. A. L. Berger y otros. Boston: D. Riedel Publishing Co.
- Olsen, P. E., C. L. Remington, B. Cornet and K. S. Thomson.
1978. Cyclic changes in late Triassic lacustrine communities. *Science* 201: 729-733.
- Oppenheimer, J. R.
1990. *Cebus capucinus*: ámbito doméstico, dinámica de población y relaciones interespecíficas. Pp. 337-356 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Parker, M. A.
1985. Local population differentiation for compatibility in an annual legume and its host-specific fungal pathogen. *Evolution* 39: 713-723.
- Peet, R. K. y N. L. Christensen
1980. Hardwood forest vegetation of the North Carolina Piedmont. *Veroff Geobot. Inst.ETH. Stiftung Rubel*.
- Piperno, D.
1990. Fitólitos, arqueología y cambios prehistóricos de la vegetación en un lote de cincuenta hectáreas de la isla de Barro Colorado. Pp. 153-156 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Pires, J. M., Th. Dobzhansky y G. A. Black
1953. An estimate of the number of species of trees in an Amazonian forest community. *Botanical Gazette* 114: 467-477.
- Poore, M. E. D.
1968. Studies in Malaysian Rainforest I. The forest on the Triassic sediments in Jengka forest reserve. *Journal of Ecology* 56: 143-196.
- Prance, G. T.
1982. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. Pp. 137-157 en *Biological Diversification in the Tropics*, ed. G. T. Prance. New York Columbia University Press.
- Prance, G. T., W. A. Rodrigues y M. F. da Silva
1976. Inventario florestal de um hectare de mata de terra firme de estrada Manaus - Itacoatiara. *Acta Amazonica* 6: 9-35.
- 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.
1984a. How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* 16: 19-23.
1984b. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Putz, F. E. y K. Milton
1990. Tasas de mortalidad de los árboles en la isla de Barro Colorado. Pp. 157-162 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Rabinowitz, D.
1978. Early growth of mangrove seedlings in Panama, and a hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *Journal of Biogeography* 5: 113-133.
- Rausher, M. D.
1984. Tradeoffs in performance on different hosts: evidence from within and between-site variation in the beetle *Deloyala guttata*. *Evolution* 38: 582-595.
- Rehr, S. S., E. A. Bell, D. H. Janzen y P. P. Feeny
1973. Insecticidal amino acids in legume seeds. *Biochemical Systematics* 1: 63-67.
- Ricklefs, R. E.
1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111: 376-381.
- Richards, P. W.
1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rose, M. R.
1983. Theories of life-history evolution. *American Zoologist* 23: 15-23.
- Rose, M. R. y B. Charlesworth
1981. Genetics of life history in *Drosophila melanogaster* II. Exploratory selection experiments. *Genetics* 97: 187-196.
- Rosenthal, G. A., D. L. Dahlman y D. H. Janzen
1978. L-caniline detoxification: a seed predator's biochemical mechanism. *Science* 202: 528-529.

- Rosenthal, G. A., C. G. Hughes y D. H. Janzen
1982. L-canavanine, a dietary nitrogen source for the seed predator *Caryedes brasiliensis* (Bruchidae). *Science* 217: 353-355.
- Russell, J. K.
1990. Influencia de las fluctuaciones alimentarias sobre le época de reproducción de los coatíes (*Nasua narica*). Pp. 481-499 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Sarnthein, G.
1978. Sand deserts during glacial maximum and climatic optimum. *Nature* 272: 43-46.
- Sawyer, S.
1977. Asymptotic properties of the equilibrium probability of identity in a geographically structured population. *Advances in Applied Probability* 9: 268-282.
1979. A limit theorem for patch sizes in a selectively neutral migration model. *Journal of Applied Probability* 16: 482-495.
- Scholander, P. F., H. T. Hammel, E. D. Bradstreet y E. A. Hemmingsen.
1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Scriber, J. M. y P. Feeny.
1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. *Ecology* 60: 829-850.
- Siegler, D. S., E. E. Conn y D. H. Janzen
1979. Cyanogenesis in *Acacia farnesiana*. *Phytochemistry* 18: 1389-1390.
- Skellam, J. G.
1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196-218.
- Smith, N. G.
1990. El porqué de la migración del lepidóptero diurno *Urania fulgens* (Uraniidae: Geometroidea). Pp. 415-432 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Southwood, T. R. E.
1961. The numbers of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* 30: 1-8.
- Strong Jr., D. R.
1974. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous communities: the pests of cacao. *Science* 165: 1064-1066.
1977. Epiphyte loads, treefalls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* 4: 215-218.
- Strong Jr., D. R., E. D. McCoy y J. R. Rey
1977. Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane. *Ecology* 58: 167-175.
- Terborgh, J. W.
1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist* 107: 481-501.
1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *American Naturalist* 126: 760-776.
- Thorington Jr., R. W.
1975. Tree mapping program. Pp. 192-222 en 1974 *Environmental Monitoring and Baseline Data: Tropical Studies*, ed. D.M. Windsor. Smithsonian Institution, Washington, D.C., informe mimeografiado.
- Thorington Jr., R. W., B. Tannenbaum, A. Tarak y R. Rudran
1990. Distribución de los árboles de la isla de Barro Colorado: una muestra de cinco hectáreas. Pp. 129-140 en *Ecología de un Bosque Tropical*, eds. E. G. Leigh, Jr. y otros.
- Vaughan, R. E. y P. O. Wiehe
1941. Studies on the vegetation of Mauritius. III. Structure and development of the upland climax forest. *Journal of Ecology* 29: 127-160.
- Via, S.
1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore I. Genotype-environment interaction in larval performance on different host species. *Evolution* 38: 881-895.
- Via, S. y R. Lande
1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-552.
- Volterra, V.
1931. *Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie*. Paris: Gauthier-Villars.
- Vuilleumier, B. S.
1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173: 771-780.
- Walker, D.
1982. Speculations on the origin and evolution of the Sunda-Sahel rain forests. Pp. 554-575 en *Biological Diversification in the Tropics*, ed. G. T. Prance. New York: Columbia University Press.
- Wallace, A. R.
1878. *Tropical Nature and Other Essays*. London: Macmillan (citado por Hubbell 1979.)
- Walter, H.
1973. *Vegetation of the Earth in Relation to Climate and the Eco-Physiological Conditions*. Heidelberg: Springer-Verlag.
- Watterson, G. A.
1974. Models for the logarithmic species abundance distribution. *Theoretical Population Biology* 6: 217-250.
- Webb, L. J., J. G. Tracey, W. T. Williams y G. N. Lance.
1970. Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities. V. A comparison of the properties of floristic and physiognomic-structural data. *Journal of Ecology* 58: 203-332.

Whitmore, T. C.
1984. *Tropical Rain Forests of the Far East*. Oxford: Oxford,
University Press.

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.

Wyatt-Smith, J.
1966. *Ecological Studies on Malayan Forests, I*. Research Pam-
phlet No. 52, Forest Research Institute, Kepong, Ma-
laysia.