

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE POBLACIONES DE PLANTAS EN UN BOSQUE ANDINO

por

Cristián Samper K.¹ & Martha Isabel Vallejo²

Resumen

Samper, C. & M. I. Vallejo: Estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque andino. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **31** (118): 57-68, 2007. ISSN 0370-3908.

Los bosques tropicales se caracterizan por tener una alta riqueza y diversidad de especies. Existen diversas hipótesis sobre los factores que determinan el origen y mantenimiento de esta riqueza, las cuales han sido estudiadas a través de una red global de parcelas permanentes. Este es el primer estudio de gran escala sobre la estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque montano, a través de una parcela permanente establecida en la Reserva Natural La Planada (Nariño, Colombia). La parcela ha permitido el seguimiento de más de 130,000 árboles y arbustos pertenecientes a 240 especies de plantas a lo largo de cinco años. Los resultados revelan una tasa de mortalidad de plantas de 3.65%/año y una tasa de reclutamiento de 3.52% anual, mientras que el área basal y biomasa de la parcela incrementó en cerca del 5% en cinco años. Los bosques montanos de los Andes presentan una dinámica de poblaciones muy alta y tasas de crecimiento bajas comparadas con bosques tropicales en zonas bajas.

Palabras clave: Ecología, bosque andino, demografía, plantas.

Abstract

Tropical forests are characterized by having high species richness and diversity. There are several hypotheses to explain the origin and maintenance of diversity, which have been studied through a global network of plots. This is the first large scale study on the structure and dynamics of plant populations in a montane forest, through the establishment of a permanent plot at La Planada Nature Reserve (Nariño, Colombia). This plot has enabled the monitoring of more than 130,000 trees and shrubs of 240 species for five years. The results indicate that the average mortality rate is 3.65%/yr and an average recruitment rate of 3.52%/yr; the basal area and biomass increased 5% over five years. Montane forests in the Andes are more dynamic and have slower growth rates compared to lowland tropical forests.

Key words: Ecology, montane forest, demography, plants.

¹ National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. P.O. Box 37012, Washington, DC, 20013, Estados Unidos.

² Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Diagonal 27 No. 15-09, Bogotá, Colombia.

Los bosques tropicales se caracterizan por tener una alta riqueza y diversidad de especies, lo cual ha generado un gran interés por parte de biólogos en determinar los mecanismos que han llevado al origen y mantenimiento de esta alta diversidad (**Richards**, 1952). La mayor parte de los estudios se han centrado en comparaciones de la composición florística a lo largo de gradientes latitudinales o distintas escalas especiales (**Gentry** 1982). Solamente en las últimas dos décadas hemos comenzado a comprender la estructura y dinámica de estos bosques, a través del uso de parcelas permanentes de gran escala para estudiar los cambios en poblaciones a lo largo del tiempo (**Hubbel & Foster** 1986, **Losos & Leigh** 2004). Los resultados han demostrado que los bosques tropicales son ecosistemas que presentan poblaciones de plantas muy dinámicas, con altas tasas de reclutamiento y mortalidad (**Hubbell & Foster** 1990, **Condit et al.** 1999).

La diversidad de especies puede ser analizada a distintas escalas especiales, desde diversidad local hasta diversidad entre continentes. Uno de los factores que determinan la composición florística esta relacionada con la historia evolutiva, biogeografía e historia de la región de estudio (**Crane et al.** 1995, **Morley** 2000). Dentro de una misma región biogeográfica encontramos diferencias a lo largo de gradientes latitudinales, que se encuentran correlacionados con factores biofísicos como suelos o precipitación (**Gentry** 1982, **Ashton** 1997, **Condit et al.** 2002). Sin embargo, encontramos que existe una gran variación en la diversidad de especies a nivel local, lo cual lleva a preguntarse cuáles son los mecanismos que determinan la coexistencia de tantas especies en un espacio reducido. Por ejemplo, los bosques del sureste Asiático puede presentar más de 1000 especies de árboles en un área menor a 50 hectáreas, la mayor parte de las cuales son poco abundantes o raras (**Losos & Leigh** 2004).

Se han planteado diversas hipótesis para explicar la coexistencia de especies en bosques de alta diversidad (**Hubbell** 2001, **Wright** 2002). Una de las hipótesis que más atención ha recibido plantea que la diversidad se mantiene debido a limitaciones en la dispersión de semillas y mortalidad dependiente de la densidad de semillas y plántulas (**Janzen** 1970). Otra hipótesis plantea que la alta diversidad se encuentra asociada con una mayor heterogeneidad de ambientes, lo cual ha llevado a una mayor especialización de las especies (**Grubb** 1977, **Rickefs** 1977). En este sentido, una de las predicciones es que la mayor diversidad debe presentar en los bosques que presentan una tasa de perturbación intermedia (**Connell** 1978, **Tilman** 1994). Estos avances teóricos han generado una serie de hipótesis que han sido estudiadas a través de una red global de parcelas permanentes a largo plazo en bos-

ques tropicales (**Losos & Leigh**, 2004). Este trabajo presenta los resultados de la primera parcela de gran escala establecida en un bosque tropical montano, que a la vez nos permite una comparación de la estructura y dinámica de poblaciones de plantas entre bosques de zona baja y un bosque Andino.

Metodología

Este estudio se llevó a cabo en la Reserva Natural La Planada, una reserva privada fundada en 1982 por el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) y la Fundación para la Educación Superior (FES), y está ubicada en la vertiente occidental de la Cordillera Occidental de los Andes, al sur occidente de Colombia muy cerca de los límites con Ecuador (1°17' N, 78°15' W). Antes de ser declarada Reserva Natural, los primeros predios que conformaron La Planada fueron utilizados para el aprovechamiento selectivo de especies maderables (e.g. *Symplocos* sp, Symplocaceae; *Ocotea* spp, *Aniba* spp, Lauraceae), y la explotación de especies para producir carbón de leña (varios géneros de la familia Melastomataceae, *Otoba lehmanii*, Myristicaceae, *Alchornea* spp, Euphorbiaceae, *Billia rosea*, Hippocastanaceae, entre otras). La reserva cuenta con una alta diversidad y endemismo en la flora (**Mendoza Cifuentes & Ramírez Padilla** 2000).

La Reserva Natural La Planada se extiende como una depresión alargada siguiendo la dirección de la cordillera Occidental. En la región abundan las rocas diabásicas y fluvio-volcánicas del Terciario-Cuaternario. La variación en altitud de la reserva va desde 1300 hasta 2100 msnm. El relieve general lo conforman dos planicies extensas, cuatro cerros que se levantan en promedio unos 200 m sobre la planicie, y dos cañones pronunciados. Las aguas que nacen en los cerros son recogidas en numerosas quebradas que tienen un curso lento y sinuoso con pobre drenaje, creando zonas cenagosas en el área de la planicie. Estas condiciones hacen que se acumule gran cantidad de materia orgánica por la lenta descomposición del material vegetal, en contraste con las áreas más pendientes de los cerros donde se presentan derrumbes que dejan expuesta la base rocosa, favoreciendo los eventos de sucesión vegetal (**Samper**, 1992).

Los suelos de La Planada son derivados de materia orgánica y cenizas volcánicas como inceptisoles, saturados de Aluminio en el horizonte superficial (>60 %). Esta razón, sumada a los altos niveles de precipitación registrados (promedio ~ 4600 mm/año, hacen que los suelos de La Planada sean muy ácidos y pobres en nutrientes, por lo que se descarta la posibilidad de que hayan tenido algún tipo de aprovechamiento agrícola en épocas ante-

rios. En el horizonte superficial también se encuentran altos contenidos de carbono orgánico atribuido a las bajas temperaturas (13-23°C) y a la baja tasa de mineralización de la materia orgánica por la formación de complejos estables con la alófana –mineral resultante de la transformación de la ceniza volcánica–. La capacidad de intercambio de cationes a pH 7.0 es alta y las concentraciones de fósforo (P) y bases intercambiables (Ca, Mg, K y Na) son bajas debido a la lixiviación por acción de las aguas lluvias.

La parcela fue establecida en 1996 y se encuentra ubicada en un bosque maduro en el área mejor conservada de la Reserva. En un estudio de suelos recientemente realizado en la parcela, se encontró que la textura dominante es franco-limosa, pese a que en algunos sectores se encontraron suelos franco-arcillo-limosos, y se registró un pH promedio de 4,46 (pH max de 5,64 y pH min de 3,08). El rango de elevación de la parcela es de 1796 a 1891 msnm, aunque la mayoría cae sobre una gran platea a 1800 msnm. (Vallejo *et al.* 2004). La parcela está atravesada de oriente a occidente por la quebrada El Tejón a la que confluyen otras quebradas menores (El Oso, La Calladita, Quebrada Juntas y El Mar).

Desde el establecimiento de la parcela en 1996 se han realizado dos censos de plantas leñosas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 1 cm., el primero en 1997 y el segundo entre 2002 y 2003. La metodología para el establecimiento de la parcela como para la realización de los censos se basó en la metodología descrita por Condit (1998), que consiste en marcar cada tallo con una placa de aluminio numerada, luego medirlo en su diámetro a la altura del pecho con la ayuda de una cinta diamétrica o un calibrador –dependiendo del grosor del tallo–, y finalmente ubicarlo en un mapa a nivel de cada cuadrante de 20 m x 20 m. Debido a las características estructurales propias del bosque de La Planada, como la alta densidad de tallos múltiples (>1000 tallos/ha en promedio), pertenecientes a palmas y helechos arbóreos se hicieron algunas modificaciones a los métodos como los que se describen a continuación.

Tallos múltiples: Se refiere a los tallos secundarios que nacen del tallo principal por debajo de 1,30 m. Durante el censo de 1997 no se diferenciaron los tallos múltiples, es decir que aunque fueron medidos en su DAP a 1.30 m de altura, no se marcaron por separado con una placa de aluminio. En algunos casos, las medidas registradas para los tallos múltiples eran mayores que las del tallo principal, razón por la que durante el censo de 2002 se marcaron con una letra adicional a la secuencia numérica para descartar posibles errores de medición del DAP en el tallo principal, y para que en los censos futuros las medidas de los tallos múltiples sean consistentes.

Presencia de zancos o raíces fúlcreas: Se pueden desarrollar en individuos de porte pequeño, pero su presencia está a menudo asociada con individuos grandes, en cuyo caso la altura de los contrafuertes o raíces sobrepasa los 1,3 m. En estos casos el individuo fue medido por encima de 1,30 m, pero cuando los contrafuertes sobrepasaban los 6 m, como ocurría en algunos individuos de Elaeocarpaceae, el diámetro se midió a la máxima altura que alcanzaba la escalera y se registró la altura de medición en el formato de campo.

Plantas que “caminan”: Se refiere a algunas especies de plantas que cambian de posición en el mapa a través del tiempo (e.g. *Cyathea planadae*, *Chamaedorea pinnatifrons*). Esto ocurre cuando durante un censo una planta cae dentro del bosque pero se mantiene viva y empiezan a producir rebrotes, muchas veces a varios metros de distancia del sitio de ubicación original. En el siguiente censo el tallo principal de la planta ha muerto (algunas veces sin dejar rastro) y sólo quedan algunos rebrotes que no pueden ser medidos porque no alcanzan el dap mínimo o la altura de medición de 1,30 m, en nuestro caso 1 cm., por lo que la planta se considera como rebrote sin medición (OR). En el siguiente censo algunos de los rebrotes que ya han alcanzado la altura mínima para tomar el DAP, miden menos que el tallo original. Estos casos se registraron con códigos especiales para descartar eventos de disminución del DAP por errores de medición, ya que son producto de las diferentes estrategias de sobrevivencia y crecimiento que presentan algunas especies y no por errores de medición.

Plantas estranguladoras: Cuando la unión entre la planta estranguladora y el hospedero no era muy evidente, ambos se midieron por separado en el lugar donde el tronco fuera cilíndrico, teniendo cuidado de anotar la altura a la que se tomó el diámetro. Pero, cuando la unión no permitía pasar la cinta diamétrica y registrar la medida a 1,30 m, ésta se tomaba por encima de 1,30 m, en algunos casos a alturas superiores a los 5 o 6 m. También se presentaron casos aislados donde la planta estranguladora empezó a crecer como tallo independiente del hospedero y luego se adhirió a él, algunas veces por encima y otras por debajo de 1,30 m. Sin embargo, pasado algún tiempo la unión entre el huésped y el hospedero fue más notable, llegando incluso a ser bastante intrincada.

Análisis de los datos

La diversidad de plantas en la parcela fue estimada utilizando el índice Fisher's Alpha,

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

donde S es el número de especies en una muestra de N individuos y a es una constante, Fisher's alpha, que es independiente de N . (Fisher *et al.*, 1943, Hubbell, 2001).

Nosotros calculamos las tasas demográficas, definidas como las tasas constantes de crecimiento poblacional obtenidas a partir la mortalidad y de reclutamiento mediante las siguientes fórmulas:

Para la mortalidad,

$$m = [\log(N0) - \log(S)] / [time1 - time0]$$

Para el reclutamiento,

$$r = [\log(N2) - \log(S)] / [time2 - time1]$$

y para la tasa de crecimiento poblacional

$$change = [\log(Nt) - \log(N0)] / t$$

donde t es el intervalo de tiempo entre censos, $N0$ y $N1$ son los tamaños poblacionales en el censo 0 y en censo 1 respectivamente, y S es el número de sobrevivientes en el tiempo t .

Para calcular la tasa de crecimiento promedio entre los dos censos se dividió el incremento diamétrico para cada árbol entre los censos, por el intervalo de tiempo (en años) entre las fechas en que fueron medidos. Los individuos cuya tasa de crecimiento anual fue mayor a 4 cm./año o cuya tasa relativa de crecimiento anual fue menor que -5% por año, no fueron incluidos en los análisis bajo el supuesto de que estos registros representan errores en la medición.

El área basal se calcula a partir de la fórmula

$$BA = \pi * (dbh / 2000)^2$$

Donde dbh está en mm y BA es el área basal retornada en metros (recordar que $\text{área basal} = \pi * r^2$, donde r es el radio de la circunferencia).

La tasa de ganancia y de pérdida de BA por hectárea se calculó como se describe a continuación:

$$\text{Tasa de ganancia de } BA = BA \text{ gained} / \text{time} / 25$$

$$\text{Tasa de pérdida de } BA = BA \text{ loss} / \text{time} / 25$$

donde,

$$\text{time} = \text{time2} - \text{time1}$$

$BA \text{ gained} = \text{sum}(BA2 - BA)$, de los individuos que sobrevivieron + reclutas

$BA \text{ loss} = \text{sum}(BA2 - BA)$, de los individuos que murieron + rebrotes sin medida, es decir los tallos rotos por debajo de 1,3 m.

Para calcular la ganancia y la pérdida de biomasa se usó la metodología propuesta por Chave *et al.* (2005) que emplea los datos del dbh , incluidos los tallos múltiples, la densidad específica de la madera (wsg), y el tipo de bosque de acuerdo con los niveles de precipitación y los periodos de sequía durante en el año. En el caso de La Planada el bosque fue calificado como "lluvioso". Los individuos cuya tasa de crecimiento anual fue mayor a 4 cm./año o cuya tasa relativa de crecimiento anual fue menor que -5% por año no fueron incluidos en los cálculos de la biomasa bajo el supuesto de que estos registros representan errores en la medición.

Resultados

Durante el primer censo realizado al establecer la parcela se identificaron 220 especies diferentes de plantas, pertenecientes a 140 géneros y 62 familias. La curva de acumulación de especies muestra que en las primeras 10 hectáreas se habían detectado más del 90% del total de especies (Figura 1). En total se ubicaron y marcaron 113,176 tallos con un $DAP \geq 1$ cm en 25 hectáreas, para un promedio de 4527 (± 403) tallos por hectárea. Si se tienen en cuenta únicamente los tallos con un $DAP \geq 10$ cm se incluyeron 14,384 árboles, con un promedio de 575 (± 48) árboles por hectárea. El área basal estimada es de 28.99 (± 2.07) m^2 por hectárea para tallos con $DAP \geq 1$ cm y de

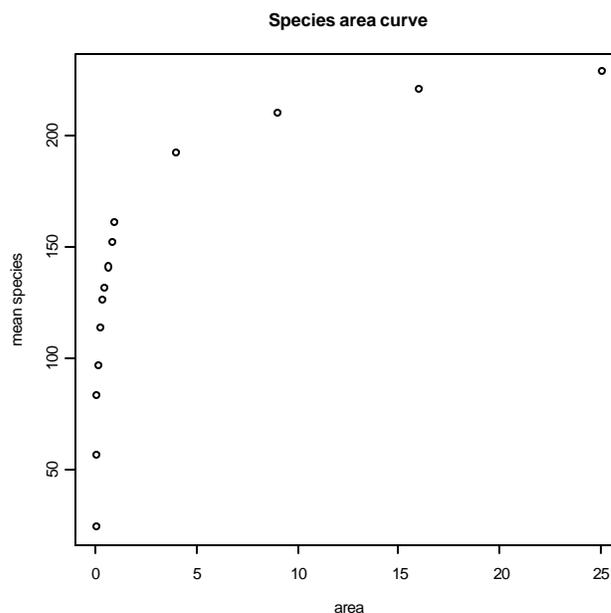


Figura 1. Curva de acumulación de especies de plantas con diámetro a la altura del pecho (DAP) = 1 cm.

23.41 (± 2.10) m² para los tallos con un DAP ≥ 10 . La biomasa estimada es de 165.33 (± 16.92) toneladas/ha para tallos con DAP ≥ 1 cm y de 148.77 (± 17.34) toneladas/ha para los tallos con un DAP ≥ 10 .

La familia dominante en la parcela es Rubiaceae, ya que representa 39,898 tallos (35% del total). La mayor parte de estos tallos pertenecen a una especie de arbusto dominante en el sotobosque, *Faramaea coffeoides* (17,198 tallos). Otras familias dominantes incluyen Melastomataceae, Arecaceae, Cyatheaceae y Lauraceae, cada una con más del 5% del total de tallos (Tabla 1). En total las 10 familias más abundantes representan un total de 89,202 tallos, equivalentes a un 78.8% del total, mientras que 75 especies se encuentran representadas por menos de cinco individuos en la parcela. El índice de diversidad de Fisher para el primer censo es de 25.72 si se tiene en cuenta todos los tallos con DAP ≥ 1 cm y de 26.89 para los tallos con un DAP ≥ 10 cm.

Durante el segundo censo realizado en la parcela permanente entre 2002 y 2003 se registraron un total de 240 especies. Es interesante anotar que ninguna especie, incluyendo las especies raras con menos de 5 individuos en el primer censo, desapareció en la parcela. Es posible que parte de este incremento se relacione con algunas especies que no fueron bien identificadas durante el primer censo. Sin embargo, nueve de las especies nuevas corresponden a formas arbustivas distintivas que regularmente crecen en bosque secundario en estadios tempranos y están asociadas con claros. El número total de tallos con

Tabla 1. Número de tallos para las 10 familias de plantas más abundantes en la parcela permanente de la Reserva Natural La Planada.

Familia	No. de individuos	% total
Rubiaceae	39898	35.25
Melastomataceae	9706	8.58
Arecaceae	9647	8.52
Cyatheaceae	6825	6.03
Lauraceae	6199	5.48
Euphorbiaceae	5003	4.42
Mimosaceae	4565	4.03
Myrtaceae	3436	3.04
Myristicaceae	2040	1.80
Bombacaceae	1883	1.66

DAP ≥ 1 cm disminuyó en un 7% (a 105,419) durante el mismo período. El índice de Fisher's alpha incrementó ligeramente si se tienen en cuenta todos los tallos (29.31 en 2003, comparado con 25.72 en 1997), pero si se consideran sólo los tallos ≥ 10 cm. el Fisher's alpha no presentó cambios significativos. El área basal y la biomasa se incrementaron en un 5% durante el mismo periodo (Tabla 2).

El establecimiento de la parcela y marcaje de cada uno de los individuos también nos permite estimar las tasas de mortalidad, reclutamiento y crecimiento de poblaciones plantas en la parcela. De los 113,176 individuos marcados en 1997 sobrevivieron 92,156, o sea que

Tabla 2. Cambios en la estructura del bosque de La Planada entre los censos de 1997 y 2002. Los resultados se presentan para todos los tallos con un DAP = 1 cm y para árboles con un DAP = 10 cm, incluyendo el número total y el promedio (y desviación estándar) por hectárea.

	1997		2002	
	≥ 1 cm	≥ 10 cm	≥ 1 cm	≥ 10 cm
<i>Abund/Densidad</i>				
25 ha	113176	14384	105419	15019
1 ha	4527.04 \pm 403.96	575.36 \pm 48.47	4216.76 \pm 262.79	600.76 \pm 39.83
<i>Area Basal (m²)</i>				
25 ha	724.82667	578.3422	765.98579	619.3988
1 ha	28.99 \pm 2.07	23.41 \pm 2.10	30.64 \pm 1.88	24.788 \pm 2.03
<i>Biomasa (tons)</i>				
25 ha	4133.328	3719.27	4359.264	3947.028
1 ha	165.33 \pm 16.92	148.77 \pm 17.34	174.37 \pm 17.03	157.881 \pm 17.80
<i>No. spp</i>				
25 ha	220	169	240	174
1 ha	149.92 \pm 8.097	84.76 \pm 6.89	154.16 \pm 8.77	86.04 \pm 5.94
<i>Fisher's alpha</i>				
25 ha	25.72	26.89	29.31	27.61
1 ha	29.85 \pm 1.95	27.51 \pm 2.89	31.45 \pm 2.24	27.56 \pm 2.56

desaparecieron 18.6% en cinco años. En el segundo censo también se ubicaron y marcaron 20,128 individuos nuevos. Con base en estos resultados es posible estimar que la tasa anual promedio de mortalidad es de 3.65% y la tasa anual de reclutamiento del 3.52%. La tasa de mortalidad fue menor si tenemos en cuenta individuos con un DAP ≥ 10 cm, pero la tasa de reclutamiento fue similar (Tabla 3). La tasa de mortalidad varía como función del tamaño de los individuos y las clases diamétricas más pequeñas tuvieron tasas de mortalidad altas de hasta 5% anual, mientras que las clases diamétricas con DAP ≥ 10 cm mostraron tasas de mortalidad menores al 2% anual (Figura 2).

Si se tienen en cuenta las especies representadas por más de 25 individuos en ambos censos, un total de 97 especies presentaron una reducción en el número de individuos, mientras que 55 especies presentaron un incremento (Anexo 1). La reducción más drástica se presentó en *Alloplectus schultzei* (Gesneriaceae), una planta trepadora del sotobosque, seguido por *Alchornea sp.1*

Tabla 3. Resumen de la dinámica de poblaciones de plantas en la parcela según tamaño diamétrico. N representa el número total de individuos en la parcela entre ambos censos.

DAP	N	Sobreviven	Nuevos	Mortalidad (% anual)	Reclutamiento (% anual)
≥ 1 cm	133242	92156	20132	3.65	3.52
≥ 10 cm	15015	12814	2201	1.98	3.12

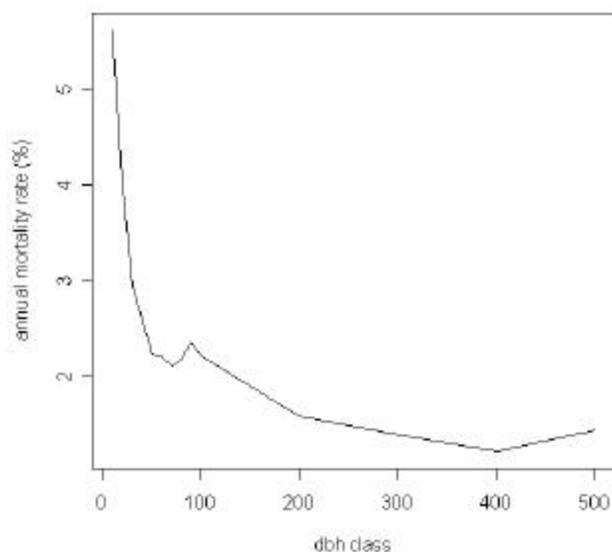


Figura 2. Tasa de mortalidad de individuos (%/año) como función del tamaño de la planta (mm DAP).

(Euphorbiaceae), *Miconia longifolia* (Meastomataceae) y *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae). En total 26 especies presentaron reducciones de más del 20% en sus poblaciones y 47 especies mostraron una reducción mayor al 10% en la parcela en cinco años. No se encontró ninguna correlación entre el tamaño de la población y las tasas de mortalidad. Los incrementos más importantes se presentaron en *Palicourea demissa* (Rubiaceae) y *Piper sp. 4* (Piperaceae). En total 11 especies presentaron incrementos mayores al 20% y 24 especies tuvieron incrementos superiores al 10% entre los dos censos.

El seguimiento de los individuos en la parcela también nos permite estimar las tasas anuales de crecimiento de cada tallo. La tasa promedio de crecimiento fue de 1.401 mm/año para todos los individuos, y de 2.678 mm/año para los individuos con un DAP ≥ 10 cm. Un análisis de la tasa promedio de crecimiento como función del diámetro muestra que los individuos de menor tamaño DAP < 10 cm. crecen menos de 1.5 mm/año, mientras que los individuos con DAP > 20 cm. crecen a tasas de 3 mm/año (Figura 3). No se encontró una relación entre la abundancia relativa de las distintas especies y la tasa de crecimiento (Figura 4). Visto a nivel de especies, encontramos que la mayoría de los arbustos de sotobosque, pertenecientes a géneros como *Palicourea*, *Faramea* y *Miconia*, dentro de las cuales se incluyen las dos especies más abundantes de la parcela (*Faramea coffeoides* y *Palicourea gibbosa*) presentaron bajas tasas de crecimiento. En el extremo opuesto, con diámetros grandes y bajas tasas de crecimiento, encontramos especies de dosel como *Sloanea sp* y *Pouteria sp*. Las especies que presentaron las mayores tasas de crecimiento pertenecen a árboles de dosel como *Vismia sp*, *Cecropia monostrachya*, *Brunellia sp*, *Trema micranta* y *Meriania sp*.

Discusión

Los bosques Andinos representan un ecosistema de alta diversidad y endemismo, principalmente de plantas epifitas asociadas con la presencia de niebla y alta humedad relativa (Uribe 1991, Churchil *et al.* 1995, Rangel, 1997). Los resultados de este trabajo demuestran que el bosque andino de La Planada presenta una alta dinámica de poblaciones de plantas, con una tasa de mortalidad promedio de 3.65% anual y una tasa de reclutamiento de 3.52% anual. Este resultado se debe principalmente a las poblaciones de arbustos del sotobosque, los cuales presentan tasas de mortalidad que pueden ser superiores al 5% anual. En muchos casos estos cambios se encuentran relacionados con daños mecánicos ocasionados por la caída de árboles y ramas, posiblemente ligados a la abun-

Anexo 1. Cambios poblacionales por especie en la parcela permanente de la Reserva Natural La Planada.
Solamente se muestran las especies con un número mayor a 25 individuos.

Género	Especie	Familia	No. Individuos		Cambio	%
			1997	2002-2003		
<i>Alloplectus</i>	<i>Schultzei</i>	Gesneriaceae	336	45	0.13	-86.61
<i>Alchornea</i>	<i>sp_1</i>	Euphorbiaceae	95	39	0.41	-58.95
<i>Miconia</i>	<i>Longifolia</i>	Melastomataceae	1064	495	0.47	-53.48
<i>Psychotria</i>	<i>Aubletiana</i>	Rubiaceae	38	18	0.47	-52.63
<i>Blakea</i>	<i>sp_1</i>	Melastomataceae	39	19	0.49	-51.28
<i>Faramea</i>	<i>sp_5</i>	Rubiaceae	1053	546	0.52	-48.15
<i>Blakea</i>	<i>Eriocalyx</i>	Melastomataceae	102	55	0.54	-46.08
<i>Piper</i>	<i>sp_1</i>	Piperaceae	290	161	0.56	-44.48
<i>Carica</i>	<i>Microcarpa</i>	Caricaceae	33	19	0.58	-42.42
<i>Topobea</i>	<i>Pittieri</i>	Melastomataceae	43	25	0.58	-41.86
<i>Ficus</i>	<i>Apollinaris</i>	Moraceae	31	19	0.61	-38.71
<i>Saurauia</i>	<i>Micayensis</i>	Actinidaceae	80	50	0.63	-37.50
<i>Schefflera</i>	<i>sp_2</i>	Araliaceae	190	119	0.63	-37.37
<i>Ficus</i>	<i>sp_1</i>	Moraceae	299	192	0.64	-35.79
<i>Psychotria</i>	<i>Rufiramea</i>	Rubiaceae	29	19	0.66	-34.48
<i>Miconia</i>	<i>Minutiflora</i>	Melastomataceae	738	495	0.67	-32.93
<i>Palicourea</i>	<i>Stipularis</i>	Rubiaceae	2126	1527	0.72	-28.17
<i>Clusia</i>	<i>sp_1</i>	Clusiaceae	425	306	0.72	-28.00
<i>Henriettea</i>	<i>Ramiflora</i>	Melastomataceae	1318	959	0.73	-27.24
<i>Cordia</i>	<i>Cylindrostachya</i>	Boraginaceae	286	215	0.75	-24.83
<i>Centronia</i>	<i>Ruizii</i>	Melastomataceae	434	328	0.76	-24.42
<i>Ossaea</i>	<i>sp_2</i>	Melastomataceae	119	90	0.76	-24.37
<i>Pleurothydium</i>	<i>sp_1</i>	Lauraceae	33	25	0.76	-24.24
<i>Siparuna</i>	<i>Subscandens</i>	Monimiaceae	733	564	0.77	-23.06
<i>Ocotea</i>	<i>Hirtostyla</i>	Lauraceae	254	197	0.78	-22.44
<i>Tournefortia</i>	<i>Gigantifolia</i>	Boraginaceae	27	21	0.78	-22.22
<i>Cecropia</i>	<i>Monostachya</i>	Cecropiaceae	693	560	0.81	-19.19
<i>Geonoma</i>	<i>Undata</i>	Arecaceae	959	776	0.81	-19.08
<i>Ladenbergia</i>	<i>Macrocarpa</i>	Rubiaceae	224	184	0.82	-17.86
<i>Bathysa</i>	<i>Obovata</i>	Rubiaceae	726	603	0.83	-16.94
<i>Cyathea</i>	<i>Planadae</i>	Cyatheaceae	4939	4127	0.84	-16.44
<i>Ficus</i>	<i>Andicola</i>	Moraceae	421	352	0.84	-16.39
<i>Morus</i>	<i>Insignis</i>	Moraceae	156	131	0.84	-16.03
<i>Symplocos</i>	<i>Hiemalis</i>	Symplocaceae	88	74	0.84	-15.91
<i>Schefflera</i>	<i>Lasiogyne</i>	Araliaceae	555	467	0.84	-15.86
<i>Allophylus</i>	<i>Excelsus</i>	Sapindaceae	228	192	0.84	-15.79
<i>Inga</i>	<i>sp_1</i>	Leguminosae	923	780	0.85	-15.49
<i>Faramea</i>	<i>sp_4</i>	Rubiaceae	214	184	0.86	-14.02
<i>Alchornea</i>	<i>Triplinervia</i>	Euphorbiaceae	2031	1750	0.86	-13.84
<i>Miconia</i>	<i>sp_5</i>	Melastomataceae	907	783	0.86	-13.67
<i>Ceiba</i>	<i>Rhodostyla</i>	Bombacaceae	45	39	0.87	-13.33
<i>Faramea</i>	<i>Calyprata</i>	Rubiaceae	1724	1503	0.87	-12.82
<i>Palicourea</i>	<i>Standleyana</i>	Rubiaceae	881	770	0.87	-12.60
<i>Clavija</i>	<i>Laplanadae</i>	Theophrastaceae	48	42	0.88	-12.50
<i>Solanum</i>	<i>Nudum</i>	Solanaceae	104	91	0.88	-12.50
<i>Piper</i>	<i>Imperialis</i>	Piperaceae	154	135	0.88	-12.34
<i>Palicourea</i>	<i>Gibosa</i>	Rubiaceae	7077	6214	0.88	-12.19
<i>Ilex</i>	<i>Yurumanguinis</i>	Aquifoliaceae	74	65	0.88	-12.16
<i>Sloanea</i>	<i>sp_1</i>	Elaeocarpaceae	129	114	0.88	-11.63
<i>Ficus</i>	<i>sp_5</i>	Moraceae	35	31	0.89	-11.43
<i>Saurauia</i>	<i>Parviflora</i>	Actinidiaceae	1096	972	0.89	-11.31
<i>Ocotea</i>	<i>Floccifera</i>	Lauraceae	2245	1997	0.89	-11.05

Continuación Anexo 1.

Género	Especie	Familia	No. Individuos		Cambio	%
			1997	2002-2003		
<i>Ocotea</i>	<i>sp_2</i>	Lauraceae	368	328	0.89	-10.87
<i>Besleria</i>	<i>solanoides</i>	Gesneriaceae	1281	1142	0.89	-10.85
<i>Styrax</i>	<i>guyanensis</i>	Styracaceae	90	81	0.90	-10.00
<i>Ocotea</i>	<i>sp_5</i>	Lauraceae	181	163	0.90	-9.94
<i>Weinmannia</i>	<i>sp_1</i>	Cunoniaceae	31	28	0.90	-9.68
<i>Beilschmiedia</i>	<i>alloiophylla</i>	Lauraceae	1385	1255	0.91	-9.39
<i>Hyeronima</i>	<i>Oblonga</i>	Euphorbiaceae	2400	2189	0.91	-8.79
<i>Meliosma</i>	<i>sp_1</i>	Sabiaceae	46	42	0.91	-8.70
<i>Billia</i>	<i>Rosea</i>	Hippocastanaceae	1701	1558	0.92	-8.41
<i>Dicksonia</i>	<i>sellowiana</i>	Cyatheaceae	167	153	0.92	-8.38
<i>Cupania</i>	<i>sp_1</i>	Sapindaceae	101	93	0.92	-7.92
<i>Cedrelinga</i>	<i>sp_1</i>	Leguminosae	78	72	0.92	-7.69
<i>Miconia</i>	<i>sp_8</i>	Melastomataceae	375	348	0.93	-7.20
<i>Miconia</i>	<i>Affinis</i>	Melastomataceae	658	613	0.93	-6.84
<i>Meriania</i>	<i>tomentosa</i>	Melastomataceae	1145	1073	0.94	-6.29
<i>Myrcianthes</i>	<i>rhopaloides</i>	Myrtaceae	57	54	0.95	-5.26
<i>Faramea</i>	<i>Coffeoides</i>	Rubiaceae	17198	16475	0.96	-4.20
<i>Gutteria</i>	<i>chocoensis</i>	Annonaceae	645	618	0.96	-4.19
<i>Nectandra</i>	<i>Lineata</i>	Lauraceae	76	73	0.96	-3.95
<i>Calatola</i>	<i>costaricensis</i>	Icacinaceae	1390	1336	0.96	-3.88
<i>Trichilia</i>	<i>sp_1</i>	Meliaceae	509	490	0.96	-3.73
<i>Aniba</i>	<i>megaphylla</i>	Lauraceae	81	78	0.96	-3.70
<i>Psychotria</i>	<i>Sylvivaga</i>	Rubiaceae	280	270	0.96	-3.57
<i>Cestrum</i>	<i>ochraceum</i>	Solanaceae	168	162	0.96	-3.57
<i>Inga</i>	<i>Ruiziana</i>	Leguminosae	1962	1893	0.96	-3.52
<i>Meriania</i>	<i>Máxima</i>	Melastomataceae	484	467	0.96	-3.51
<i>Panopsis</i>	<i>suaveolens</i>	Proteaceae	29	28	0.97	-3.45
<i>Ruagea</i>	<i>Glabra</i>	Meliaceae	89	86	0.97	-3.37
<i>Faramea</i>	<i>oblongifolia</i>	Rubiaceae	2369	2290	0.97	-3.33
<i>Dussia</i>	<i>Lehmannii</i>	Leguminosae	648	627	0.97	-3.24
<i>Pouteria</i>	<i>sp_1</i>	Sapotaceae	31	30	0.97	-3.23
<i>Couepia</i>	<i>platycalyx</i>	Chrysobalanaceae	237	230	0.97	-2.95
<i>Alchornea</i>	<i>coelophylla</i>	Euphorbiaceae	356	346	0.97	-2.81
<i>Daphnopsis</i>	<i>Anomala</i>	Thymelaeaceae	80	78	0.98	-2.50
<i>Inga</i>	<i>sp_4</i>	Leguminosae	1079	1054	0.98	-2.32
<i>Otoba</i>	<i>Lehmannii</i>	Myristacaceae	1993	1951	0.98	-2.11
<i>Pachira</i>	<i>Patinoi</i>	Bombacaceae	96	94	0.98	-2.08
<i>Myrcia</i>	<i>Fallas</i>	Myrtaceae	1358	1331	0.98	-1.99
<i>Ocotea</i>	<i>sp_3</i>	Lauraceae	256	251	0.98	-1.95
<i>Eschweilera</i>	<i>caudiculata</i>	Lecythidaceae	1260	1244	0.99	-1.27
<i>Salacia</i>	<i>Gigantea</i>	Celastraceae	855	846	0.99	-1.05
<i>Aniba</i>	<i>parviflora</i>	Lauraceae	254	252	0.99	-0.79
<i>Gymnosporia</i>	<i>Gentriy</i>	Celastraceae	132	131	0.99	-0.76
<i>Vismia</i>	<i>sp_1</i>	Clusiaceae	289	287	0.99	-0.69
<i>Prestoea</i>	<i>acuminata</i>	Arecaceae	4353	4323	0.99	-0.69
<i>Ocotea</i>	<i>camphoromoea</i>	Lauraceae	187	187	1.00	0.00
<i>Geissanthus</i>	<i>occidentalis</i>	Myrsinaceae	346	346	1.00	0.00
<i>Matisia</i>	<i>Bolivarii</i>	Bombacaceae	1711	1725	1.01	0.82
<i>Eugenia</i>	<i>anastomosans</i>	Myrtaceae	1079	1094	1.01	1.39
<i>Eugenia</i>	<i>sp_2</i>	Myrtaceae	295	300	1.02	1.69

Continuación Anexo 1.

Género	Especie	Familia	No. Individuos		Cambio	%
			1997	2002-2003		
<i>Ocotea</i>	<i>sp_4</i>	Lauraceae	333	339	1.02	1.80
<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>Puchury-minor</i>	Lauraceae	250	255	1.02	2.00
<i>Macrolobium</i>	<i>colombianum</i>	Leguminosae	1733	1771	1.02	2.19
<i>Guarea</i>	<i>Glabra</i>	Meliaceae	161	165	1.02	2.48
<i>Licania</i>	<i>veneralensis</i>	Chrysobalanaceae	399	409	1.03	2.51
<i>Conostegia</i>	<i>apiculata</i>	Melastomataceae	1176	1206	1.03	2.55
<i>Inga</i>	<i>villosissima</i>	Leguminosae	183	188	1.03	2.73
<i>Prunus</i>	<i>recurviflora</i>	Rosaceae	180	185	1.03	2.78
<i>Miconia</i>	<i>Bella</i>	Melastomataceae	664	684	1.03	3.01
<i>Sapium</i>	<i>Stylare</i>	Euphorbiaceae	96	99	1.03	3.13
<i>Carapa</i>	<i>guianensis</i>	Meliaceae	1081	1115	1.03	3.15
<i>Solanum</i>	<i>deflexiflorum</i>	Solanaceae	62	64	1.03	3.23
<i>Casearia</i>	<i>zahlbruckneri</i>	Flacourtiaceae	154	159	1.03	3.25
<i>Psychotria</i>	<i>Allenii</i>	Rubiaceae	973	1010	1.04	3.80
<i>Naucleopsis</i>	<i>Naga</i>	Moraceae	698	725	1.04	3.87
<i>Tabernaemontana</i>	<i>panamensis</i>	Apocynaceae	109	114	1.05	4.59
<i>Psidium</i>	<i>Ooideum</i>	Myrtaceae	194	203	1.05	4.64
<i>Miconia</i>	<i>laetivirens</i>	Melastomataceae	231	242	1.05	4.76
<i>Cyathea</i>	<i>sp_5</i>	Cyatheaceae	62	65	1.05	4.84
<i>Myrcia</i>	<i>multiflora</i>	Myrtaceae	149	157	1.05	5.37
<i>Cyphomandra</i>	<i>hartwegii</i>	Solanaceae	35	37	1.06	5.71
<i>Elaeagia</i>	<i>Utilis</i>	Rubiaceae	4255	4506	1.06	5.90
<i>Palicourea</i>	<i>Garciae</i>	Rubiaceae	46	49	1.07	6.52
<i>Alsophila</i>	<i>Enguetii</i>	Cyatheaceae	179	195	1.09	8.94
<i>Miconia</i>	<i>lonchophylla</i>	Melastomataceae	77	84	1.09	9.09
<i>Rondeletia</i>	<i>Reflexa</i>	Rubiaceae	42	46	1.10	9.52
<i>Stephanopodium</i>	<i>angulatum</i>	Dichapetalaceae	489	536	1.10	9.61
<i>Cyathea</i>	<i>caracasana</i>	Cyatheaceae	1102	1209	1.10	9.71
<i>Ficus</i>	<i>cervantesiana</i>	Moraceae	138	152	1.10	10.14
<i>Aiphanes</i>	<i>erinaceae</i>	Arecaceae	3286	3623	1.10	10.26
<i>Posoqueria</i>	<i>coriaceae</i>	Rubiaceae	64	71	1.11	10.94
<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>sp_2</i>	Lauraceae	82	91	1.11	10.98
<i>Myrcia</i>	<i>Molis</i>	Myrtaceae	169	190	1.12	12.43
<i>Banara</i>	<i>guianensis</i>	Flacourtiaceae	95	107	1.13	12.63
<i>Cyathea</i>	<i>Ulei</i>	Cyatheaceae	154	174	1.13	12.99
<i>Cestrum</i>	<i>megalophyllum</i>	Solanaceae	227	257	1.13	13.22
<i>Critoniopsis</i>	<i>occidentalis</i>	Compositae	446	512	1.15	14.80
<i>Chrysochlamys</i>	<i>sp_1</i>	Clusiaceae	134	154	1.15	14.93
<i>Cybianthus</i>	<i>Sprucei</i>	Myrsinaceae	474	549	1.16	15.82
<i>Pourouma</i>	<i>Bicolor</i>	Cecropiaceae	732	861	1.18	17.62
<i>Oreopanax</i>	<i>sp_1</i>	Araliaceae	38	45	1.18	18.42
<i>Alsophila</i>	<i>erinaceae</i>	Cyatheaceae	120	144	1.20	20.00
<i>Cecropia</i>	<i>angustifolia</i>	Cecropiaceae	27	33	1.22	22.22
<i>Aegiphila</i>	<i>novogranatensis</i>	Verbenaceae	46	58	1.26	26.09
<i>Chamaedorea</i>	<i>Linearis</i>	Arecaceae	33	42	1.27	27.27
<i>Piper</i>	<i>longispicum</i>	Piperaceae	105	138	1.31	31.43
<i>Chamaedorea</i>	<i>pinnatifrons</i>	Arecaceae	865	1144	1.32	32.25
<i>Xanthosoma</i>	<i>sp_1</i>	Araceae	63	84	1.33	33.33
<i>Solanum</i>	<i>lepidotum</i>	Solanaceae	85	116	1.36	36.47
<i>Cyathea</i>	<i>halonata</i>	Cyatheaceae	42	58	1.38	38.10
<i>Piper</i>	<i>sp_4</i>	Piperaceae	69	101	1.46	46.38
<i>Palicourea</i>	<i>demissa</i>	Rubiaceae	84	126	1.50	50.00

dancia de plantas epífitas (Samper, 1992). Es importante resaltar que muchas de las especies de arbustos dominantes en el sotobosque presentan daños mecánicos frecuentemente y poseen la habilidad de rebrotar. En este sentido, es posible que los resultados obtenidos representen una tasa más alta, ya que algunos de los individuos “muertos” son en realidad individuos que presentan daños físicos, pero pueden rebrotar más adelante. Esto también se puede apreciar en el hecho de que la mayor parte de las especies que presentaron las reducciones más importantes de población entre los dos censos son especies del sotobosque.

Otro resultado interesante de este estudio es que a pesar de la reducción en el número promedio de tallos en la parcela, el área basal y biomasa estimada presentó un incremento cercano al 5%. Durante el periodo de estudio el número total de tallos en la parcela se redujo en cerca de 7,000, pero el número de tallos con un DAP > 10 cm. presentó un incremento leve (de 14384 a 15019). Los resultados demuestran que los árboles con DAP > 200 mm presentan tasas de crecimiento superiores a 3 mm/año, y la mayor parte de los individuos en la parcela se encuentran en clases dímétricas inferiores. Como se mencionó anteriormente, la reserva ha estado sujeta a distintos tipos de intervención hacia varias décadas. En algunas zonas cercanas a la administración el bosque fue talado para dar paso a potreros que están en un estado de regeneración avanzada, mientras que en otras zonas más lejanas se presentó extracción selectiva de algunas especies maderables.

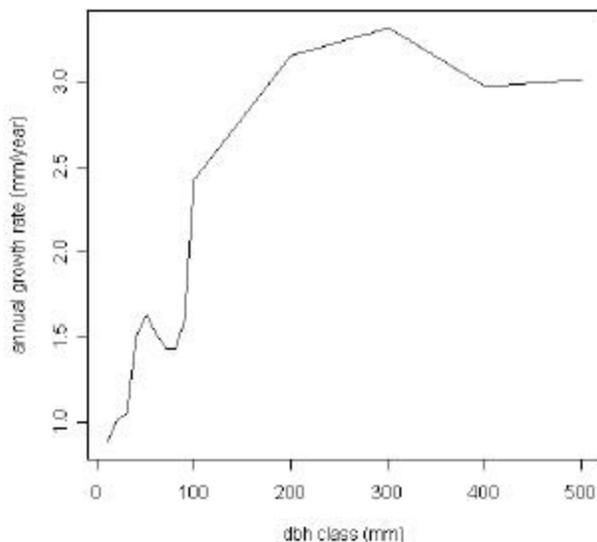


Figura 3. Tasa de crecimiento anual (mm/año) como función del tamaño de la planta (mm DAP).

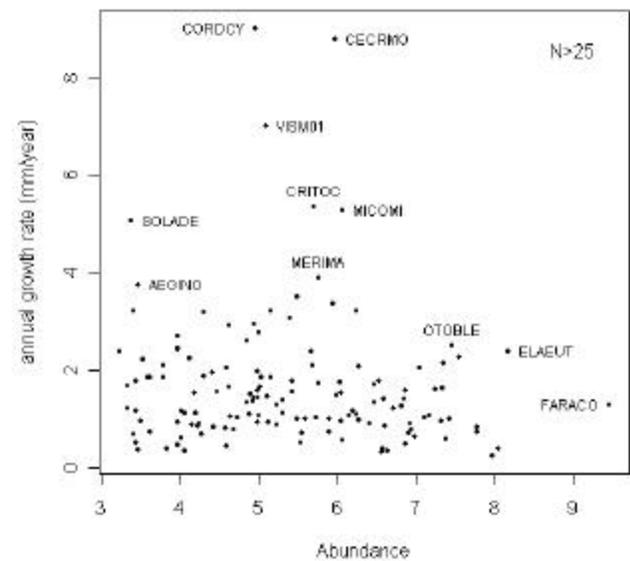


Figura 4. Tasa de crecimiento de las distintas especies (mm/año) como función de la abundancia relativa de cada especie, para las especies que presentaron más de 25 individuos en la parcela.

Este cambio sugiere que este bosque todavía se encuentra en un proceso de sucesión hacia un bosque maduro, en el cual los árboles más grandes todavía están creciendo y no han llegado a un equilibrio.

Uno de los objetivos de este estudio es la comparación de la dinámica de poblaciones de plantas con otros bosques tropicales de zonas bajas. Quizás el bosque tropical mejor estudiado está ubicado en la Isla de Barro Colorado (Panamá), donde existe una parcela de 50 hectáreas establecida en 1982 por el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (Hubbell & Foster, 1990). La parcela de Barro Colorado es más grande (50 hectáreas) y presenta un número mayor de especies (304), pero el número promedio de tallos, área basal y diversidad son similares. La mayor diferencia se presenta en la estructura del bosque, ya que el bosque de Barro Colorado presenta una mayor altura del dosel y una mayor proporción de árboles grandes. El área basal de los árboles con un DAP > 60cm es de 10.8 m² en Barro Colorado, comparado con 2.9 m² para La Planada.

Los resultados de Barro Colorado han demostrado una tasa de cambio cercana al 2% anual, la cual puede presentar incrementos importantes durante épocas de sequía causadas por el fenómeno de El Niño (Condit *et al.* 1999). Es interesante anotar que la tasa de cambio poblacional en La Planada es sustancialmente más alta (Tabla 4). También es interesante anotar que las tasas promedio de creci-

miento de árboles en Barro Colorado es más alta que en La Planada, debido principalmente a que los árboles más grandes pueden presentar tasas de crecimiento más altas (Condit *et al.* 1999).

Tabla 4. Comparación de la estructura y dinámica de un bosque Andino (La Planada) y un bosque tropical de zona baja (Barro Colorado, Panamá).

	La Planada	Barro Colorado
Área de estudio	25 ha.	50 ha.
Número de especies	240	305
Número de tallos/ha	4527	4581
Fisher's alpha	29.3	34.6
Área Basal	28.99	32.01
Tasa de mortalidad (%/año)	3.65	2.64
Tasa de reclutamiento (%/año)	3.52	2.87

Los resultados derivados de la red global de parcelas muestran una gran variabilidad entre bosques tropicales, pero al mismo tiempo comenzamos a ver ciertos patrones emergentes (Losos & Leigh, 2004). El análisis de los patrones de distribución espacial de especies dentro de las parcelas sugiere que la diversidad local se puede explicar como resultado de la especialización con ciertos tipos de suelos o hábitats por algunas especies (John *et al.* 2007). En algunas parcelas se han comenzado a incluir datos sobre la dispersión de semillas y la mortalidad de plántulas, lo cual ha confirmado que existen presiones fuertes sobre el reclutamiento dependientes de la densidad de individuos (Harms *et al.* 2000). La variación entre parcelas también ha demostrado que la diversidad se puede explicar por diferencias en variables biofísicas y que la tasa de cambio está relacionada con la intensidad de cambios en estos gradientes (Condit *et al.* 2002). Es evidente que para comprender estos patrones de diversidad necesitamos complementar la red de parcelas y tener datos a más largo plazo. Este estudio sugiere que los bosques montanos presentan diferencias importantes con relación a los bosques de zonas bajas, pero se hace necesario contar con otras parcelas en zonas montañosas. Como primer paso ha establecido una parcela similar en un bosque montano en Doi Inthanon, Tailandia (Kanzaki *et al.* 2004) la cual presenta un número menor de especies, un área basal mayor y una diversidad más baja que La Planada, pero todavía no se ha realizado un segundo censo que nos permita establecer la dinámica de poblaciones. El uso de este tipo de parcelas de gran escala, integradas en una red global, nos permite contestar

muchas preguntas básicas y aplicadas para comprender los mecanismos que determinan la composición, estructura y dinámica de los bosques tropicales.

Agradecimientos

Un estudio de esta escala a largo plazo involucra un gran número de personas e instituciones, sin las cuales los resultados de este artículo no serían posibles. La Fundación FES y la reserva natural La Planada han sido fundamentales para contar con el acceso y protección del área de estudio. Un especial agradecimiento para todo el personal de la reserva que ha apoyado este trabajo durante casi una década. El establecimiento de la parcela fue financiado por el Instituto Alexander von Humboldt y el segundo censo fue financiado por la Fundación Mellon a través del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Muchas personas han participado en el estudio de esta parcela a lo largo de los años, entre ellas Constanza Ríos, Joel Tupac Otero, Humberto Mendoza y Gilbert Oliva, así como varios equipos de campo de la vecina comunidad de San Isidro. Por último, nuestros sinceros agradecimientos a Richard Condit, Elizabeth Losos y Suzanne Loo de Lao por su apoyo y orientación durante el análisis de los datos como parte de la red global de parcelas Center for Tropical Forest Science (CTFS) del Instituto Smithsonian.

Bibliografía

- Ashton, P. S. 1997. South Asian evergreen forests: some thoughts towards biogeographic re-evaluation. *Tropical Ecology* 2:71-180.
- Chave, J, C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, D. Eamus, H. Fölster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.-P. Lescure, H. Puig, B. Riéra, T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- Churchill, S. P., E. Baslev, E. Forero & J. Luteyn. (eds.). 1995. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. New York Botanical Garden, New York.
- Crane, P. R., E. M. Friis & K. R. Pedersen. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- Condit, R. 1998. Tropical Forest Census Plots. Springer-Verlag, Berlin.
- _____, P. S. Ashton, N. Manokaran, J. V. LaFrankie, S. P. Hubbell & R. B. Foster. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, 354: 1739-1748.
- Condit, Richard S., Pitman, Nigel C. A., Leigh, Jr., Egbert Giles, Chave, Jerome, Terborgh, John W., Foster, Robin B., Núñez Vargas, Percy, Aguilar, Salomón, Valencia, Renato, Villa Muñoz, Gorky, Muller-Landau, Helene C., Losos, Elizabeth

- C. & Hubbell, Stephen P.** 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* **295**: 666-669.
- Connell, J. H.** 1978. Diversity in tropical forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- Fisher, R. A., A. S. Corbet & C. B. Williams.** 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample in an animal population. *Journal of Animal Ecology* **12**: 42-58.
- Gentry, A. H.** 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* **15**: 1-85.
- Grubb, P.** 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **52**: 107-145.
- Harms, K. E., S. J. Wright, O. Calderón, A. Hernández & E. A. Herre.** 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**: 493-495.
- Hubbell, S. P.** 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- _____ & **R. B. Foster.** 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. Páginas 522-541 en A.H. Gentry (ed.) *Four Neotropical Forests*. Yale University Press, New Haven.
- Janzen, D. H.** 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* **128**: 147-149.
- John, R., J. W. Dalling, K. Harms, J. B. Yavitt, R. F. Stallard, M. Mirabello, S. P. Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo & R. B. Foster.** 2007. Soil nutrients influence distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 864-869.
- Kanzaki, M., M. Hara, T. Yamakura, T. Ohkubu, M. N. Tamura, K. Sri-ngernyuang, P. Sahnalu, S. Teejuntuk & S. Bunyavejchewin.** 2004. Doi Inthamon Forest Dynamics Plot, Thailand. Páginas 474-481 en Losos, E. & E.G. Leigh, Jr. (eds). *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a large scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago.
- Losos, E. & E. G. Leigh, Jr. (eds).** 2004. *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a large scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mendoza-Cifuentes H. & B. Ramírez Padilla.** 2000. *Flora de La Planada: Guía Ilustrada de Familias y Géneros*. Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Morley, R. J.** 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. Wiley, Chichester.
- Rangel, O. (ed.).** 1997. *Colombia Diversidad Biótica, Volumen II. Tipos de vegetación de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Richards, P. W.** 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R. E.** 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* **111**: 376-381.
- Samper, C.** 1992. *Natural Disturbance and plant dynamics in an Andean cloud forest*. Doctoral Dissertation, Harvard University.
- Tilman, D.** 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**: 2-16.
- Uribe, C. (ed.).** 2001. *Bosques de Niebla de Colombia*. Banco de Occidente, Cali.
- Vallejo, M.I., C. Samper, H. Mendoza & J.T. Otero.** 2004. La Planada Forest Dynamics Plot, Colombia. Páginas 517-526 en Losos, E. & E.G. Leigh, Jr. (eds). *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a large scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wright** 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**: 1-14.

Recibido el 24 de enero de 2007

Aceptado para su publicación el 15 de marzo de 2007