

La dinámica del bosque y la diversidad arbórea

Nigel M. Asquith

Introducción

El bosque húmedo y lluvioso tropical es un sistema dinámico. La polinización, la diseminación y la germinación forman parte de la experiencia diaria, al igual que la muerte y la caída de los grandes árboles del dosel. Los ríos y los riachuelos no cesan de erosionar riberas y de depositar, corriente abajo, una rica capa de sedimentos que servirá de sustrato a nuevos árboles. Cada bosque es un verdadero mosaico de "parches", unos más jóvenes, otros más viejos, pero todos consecuencia de perturbaciones naturales (un derrumbe, un huracán, la caída de un árbol) ocurridas en tiempos distintos. Y al interior de cada parche, los árboles adultos, los brinzales y las plántulas compiten ferozmente por los recursos disponibles. El objetivo de este capítulo es, precisamente, analizar la dinámica poblacional de los árboles del bosque neotropical y examinar las hipótesis que se han planteado para explicar la coexistencia de un número tan alto de especies vegetales a escalas espaciales que muchas veces no sobrepasan las pocas decenas de hectáreas.

La diversidad de los bosques neotropicales es, sin duda, excepcional (ver, por ejemplo, Tabla 3.3); sin embargo, la explicación a este fenómeno aún elude a los ecólogos. Prácticamente toda hipótesis que surge debe enfrentar otra hipótesis, muchas veces contraria, pero igualmente posible (Leigh *et al.* 1993). Las hipótesis planteadas hasta el momento pueden separarse en dos grandes grupos: las que ponen énfasis en las interacciones bióticas (Janzen 1970, Connell 1971, Chesson & Warner 1981), y las que consideran que el ambiente abiótico (Ashton 1969, Gentry 1982, Wright 1992) y las perturbaciones ambientales (Connell 1978) juegan un papel fundamental. Haciéndoles frente a estas hipótesis, hasta cierto punto deterministas, se encuentra la de Hubbell (1979), quien considera que las probabilidades que tiene un árbol de morir, o de ser reemplazado, no dependen de su biología, y

que la alta diversidad de árboles que presenta el bosque neotropical obedece, más bien, a un equilibrio aleatorio entre especiación y extinción.

Este capítulo consta de cuatro secciones: (1) se comentan, en primer lugar, los principales patrones de diversidad del bosque neotropical; (2) se describe el proceso de sucesión vegetal como impulsor de la diversidad vegetal; (3) se examina la forma en que la diversidad de árboles logra mantenerse gracias a la interacción entre las diferentes especies del bosque, y (4) se explora la forma en que la diversidad arbórea puede perderse debido a la fragmentación.

Patrones generales de diversidad arbórea en los bosques neotropicales

Gradientes ambientales

De acuerdo con Gentry (1988), la riqueza (número) de especies de las comunidades de plantas neotropicales varía según cuatro gradientes ambientales: de precipitación, de suelos, altitudinal y latitudinal. En cuanto al gradiente de precipitación, si bien la riqueza de especies vegetales muestra una correlación positiva con la precipitación anual absoluta (Gentry 1982), es posible que en el neotrópico la diversidad no esté determinada directamente por la cantidad de lluvia, sino más bien por la duración –y la intensidad– de la estación seca. En efecto, en el neotrópico la precipitación y la duración de la estación seca muestran una correlación negativa muy marcada, de manera que, por lo menos en la Amazonia, la riqueza de especies de árboles es mayor en sitios donde no sólo llueve mucho, sino todo el año. Sin embargo, la relación entre diversidad y precipitación parece ser asintótica en sus límites superiores (cerca de los 4 000 mm de precipitación anual).

Los nutrientes del suelo, en cambio, parecen ser menos importantes que la precipitación, o que los factores biogeográficos, en la determinación de la riqueza de especies vegetales neotropicales –salvo cuando los suelos son muy poco fértiles–

(ver capítulos 4 y 9). El nutriente que más se puede correlacionar con la riqueza de especies es el fósforo, pero aún así se trata de una correlación débil. De hecho, aunque algunos datos provenientes de los bosques de Borneo sugieren que la mayor riqueza de especies se observa donde los nutrientes muestran un nivel intermedio –tal y como lo predijo Tilman (1982)– no existe ningún tipo de evidencia que señale, de manera contundente, que los bosques neotropicales sigan ese patrón (Gentry 1988). La riqueza de especies de los bosques tropicales hace gala, más bien, de una aparente independencia de la calidad del suelo (Clinebell *et al.* 1995). Con todo, no cabe duda de que a escala regional (cientos a miles de hectáreas) los nutrientes del suelo favorecen la diversidad, pues contribuyen a crear un mosaico de sustratos de fertilidad variada en los que se asientan diferentes tipos de bosque (Tuomisto *et al.* 1995; ver capítulo 9).

En la cordillera de los Andes, la diversidad disminuye conforme aumenta la altitud (Gentry 1988) y, a elevaciones medias, como se desprende del estudio de las aves (Terborgh 1977), si bien no se da un aumento en la diversidad de especies vegetales, sí se observan cambios estructurales importantes, como por ejemplo, que cerca de los 1 800 m las hemiepífitas reemplazan a las lianas (ver p. ej., Lieberman *et al.*, 1996 para Costa Rica). Por otra parte, pese a que en los bosques andinos la diversidad arbórea disminuye significativamente por encima de los 3 000 m de elevación, su diversidad es mayor que la que presentan los bosques templados de bajura (Gentry 1988).

Patrones biogeográficos

Se tiene claro, entonces, que existe una correlación positiva entre la cantidad de especies que se puede encontrar en un bosque neotropical y la precipitación y la elevación que caractericen al sitio. Pero eso no explica cómo lograron evolucionar tantas especies. Hasta finales de la década de 1960 se creía que los bosques tropicales habían permanecido inalterados durante milenios. En un ambiente sin oscilaciones estacionales significativas,

geológicamente estable y prácticamente libre de extinciones, se acumulaban, poco a poco, las nuevas especies (Fisher 1960). Las especies evolucionaban por selección natural para evitar la competencia y, precisamente por eso, se pensaba, se fueron especializando en nichos ecológicos cada vez más restringidos. De esa forma, consideraron algunos investigadores, se creó un ecosistema complejo, integrado y de gran eficacia productiva (Ashton 1969). Sin embargo, casi una década después, este paradigma –de un ambiente tropical estable– fue cuestionado por Haffer (1969) quien, para explicar la gran riqueza de especies y el alto grado de endemismo que muestran ciertas zonas de la región amazónica, planteó su ya famosa “hipótesis de los refugios”.

De acuerdo con Haffer, los bosques amazónicos sufrieron varias fragmentaciones durante la época del Pleistoceno. A medida que avanzaban los glaciares, la precipitación disminuyó notablemente, las sabanas se expandieron y los bosques quedaron reducidos a unos cuantos “refugios” aislados. Fue en esos refugios, precisamente, donde tuvo lugar la especiación. Una vez que el clima volvió a tornarse lluvioso, los bosques volvieron a expandirse y las nuevas especies irradiaron a través de la cuenca del Amazonas. A partir de su formulación, esta hipótesis se ha ido ampliando para cubrir otros grupos taxonómicos (inicialmente había sido formulada para aves). Sin embargo, y pese a lo atractiva que resulta la hipótesis de los refugios para explicar la gran diversidad que se observa en algunas zonas de la Amazonia, se le han detectado algunas posibles fallas (Bush 1994). Investigadores como Nelson *et al.* (1990), por ejemplo, consideran que los patrones de endemismo que muestran algunas familias de plantas en la Amazonia no responden necesariamente a causas ecológicas, sino que son simplemente el resultado de una colecta sesgada (ver una discusión en el capítulo 4). Lo mismo afirman algunos estudios filogenéticos realizados con ciertas especies de ranas y aves exclusivas de ciertos bosques: al parecer su origen no se remonta al Pleistoceno, como sugeriría la hipótesis de los refugios, sino mucho más atrás, a hace unos 25 millones de años (Lynch 1988).

Los datos paleoecológicos recopilados por Paul Colinvaux, Mark Bush, y sus colegas proporcionan evidencia aún más contundente en contra del modelo de los refugios. En efecto, la presencia en las tierras bajas de Ecuador de granos de polen fósiles de especies que actualmente ocupan las montañas es señal de que en esas zonas las condiciones climáticas no solo variaron mucho durante el Pleistoceno, sino que en ocasiones fueron mucho más frescas que las modernas (Bush *et al.* 1990). Así pues, muchos de los bosques de bajura no fueron, de ninguna manera, “refugios estables” colmados de taxones típicos de bajura y en proceso de especiación, sino bosques de clima frío carentes de un equivalente florístico moderno (Recuadro 2.2). Al parecer, la migración continua a la que se vieron sometidas las especies (por el enfriamiento) y no necesariamente por la falta de precipitación (propuesta por Haffer) fue el factor que más contribuyó a generar una alta riqueza de especies que se observa en ciertas zonas de la Amazonia, en particular en el occidente, cerca del piedemonte andino (Bush 1994, Colinvaux *et al.* 1996; ver más detalles de esta controversia en el capítulo 2). Ahora bien, es muy posible que la hipótesis de Haffer (1969) adolezca de algunos errores, pero debe reconocérsele que fue él quien introdujo la idea de que, a lo largo de toda su historia, el bosque neotropical se ha visto sujeto a perturbaciones agudas, y los datos de Bush (1994) y Colinvaux *et al.* (1996) aunque en buena medida critican la teoría de Haffer, apoyan su idea fundamental: que la perturbación pudo ser un elemento crucial, no sólo para la evolución, sino también para el mantenimiento de la diversidad de los bosques neotropicales. En las próximas secciones se estudiará más a fondo este planteamiento.

Cómo se acumula la diversidad

Sucesión primaria:
de cenizas calcinantes
a bosque tropical en 100 años

Ciertamente la admirable diversidad de que hacen gala los bosques neotropicales ha tardado milenios en evolucionar, pero, a escala local, es

impresionante la velocidad a la que puede acumularse. Si existe un buen acervo de plantas colonizadoras, todo suelo tropical recién expuesto puede, al cabo de unos cien años, albergar una vegetación boscosa relativamente diversa (ver capítulo 23).

Aunque no se encuentran en el neotrópico, las islas Krakatoa, situadas a 40 km de Java y Sumatra, en Indonesia, son un claro ejemplo de cómo a partir de un suelo desnudo se puede alcanzar la diversidad que caracteriza a un bosque tropical. El 27 de agosto de 1883, una enorme erupción volcánica destruyó dos terceras partes de la isla de Rakata y cubrió las dos islas vecinas, Panjang y Sertung, con cenizas volcánicas, calcinantes y esterilizantes (en algunas partes la acumulación de ceniza llegó a los 100 m de profundidad). Aunque difícilmente algo pudo haber sobrevivido a esa erupción, ya en 1886 las algas verde-azules, los helechos y las plantas herbáceas habían empezado el proceso de colonización, y a lo largo de las playas brotaban las plántulas típicas de la zona costera (Whittaker *et al.* 1989).

En efecto, la línea costera fue colonizada rápidamente por especies cuyas semillas llegaban por agua (ya en 1920 se observaban entre 50 y 60 especies), mientras que en el interior la diversidad aumenta más lentamente. Es más, allí todavía se observan grandes áreas dominadas por una sola especie, *Neonauclea calcyina* (Rubiaceae), y de hecho, desde que la erupción tuvo lugar, en todo el grupo Krakatoa (30 km²) se han registrado menos de 100 especies de árboles (Bush & Whittaker 1991). En cambio, a unos 60 km de distancia, en una isla menos alterada y en una parcela de 36 hectáreas se han registrado 211 especies de árboles (Kartawinata *et al.* 1985).

Está claro, entonces, que en el caso de Krakatoa y posiblemente en términos generales la acumulación de diversidad vegetal es un proceso supeditado a dos factores: primero, las semillas deben ser capaces de llegar al sitio, ya sea por medios bióticos o abióticos, y segundo, el sitio de llegada debe ser apto para la germinación. A este respecto, es evidente que las semillas que se dispersan a través del mar pueden cruzar fácilmente barreras de decenas de kilómetros; sin embargo, una semilla cuya dispersión depende de

un ave, un murciélago o un mamífero no volador tiene mucho menos probabilidades de recorrer una distancia considerable. Además, las aves, por ejemplo, necesitan sitios en los cuales pernoctar, y si faltan árboles, como ocurría en el interior de las islas, su visita se verá desalentada. Vemos entonces que, en Krakatoa por lo menos, el desarrollo de la diversidad vegetal ha dependido de una serie de vinculaciones jerárquicas con otros niveles tróficos, particularmente con aves y otros animales (Bush & Whittaker 1991, Whittaker *et al.* 1992).

Por otra parte, las islas Krakatoa también sirven para ilustrar el papel tan importante que juegan las perturbaciones naturales en la conformación de la diversidad regional. Veamos. En 1927, el surgimiento de un nuevo volcán hizo que gran parte de las islas Panjang y Sertung volvieran a quedar cubiertas de cenizas. Hasta ese momento, las tres islas habían seguido un proceso de sucesión relativamente similar en términos de composición florística. Sin embargo, la nueva perturbación hizo que la sucesión tomara una trayectoria diferente en Panjang y Sertung. Así, mientras que en Rakata el bosque de bajura se encuentra dominado por *Neonauclea calcyina*, en Panjang y Sertung las especies dominantes son *Timonius compressicaulis* (Rubiaceae) y *Dysoxylum gaudichaudianum* (Meliaceae) (Whittaker *et al.* 1989).

Ahora bien, aunque Panjang y Sertung comparten las dos especies dominantes, en otros aspectos son muy diferentes. Cada una, por ejemplo, comparte más del 50 % de las especies de árboles con las otras dos islas, y ambas comparten por lo menos otro 20 % con Rakata, pero entre sí, Panjang y Sertung, tienen menos de un 5 % de especies en común (Whittaker *et al.* 1989). Es más, si consideramos a Rakata (inalterada desde 1883) como la fuente de propágulos de las especies de árboles presentes en Panjang y Sertung, las similitudes (dominancia de especies) y las diferencias (menos de un 5 % de especies en común entre ellas) entre ambas islas se hacen aún más evidentes.

En fin, las islas Krakatoa son un buen ejemplo de que la diversificación de especies de árboles depende de otros niveles tróficos, pero además señalan dos cosas importantes: que algunos aspectos generales relativos al desarrollo de la

diversidad son predecibles (la riqueza de especies aumenta en función del tiempo) y que otros aspectos (las especies dominantes) son relativamente impredecibles (Whittaker *et al.* 1989; ver también el capítulo 23).

Como se dijo anteriormente, pareciera que la acumulación de diversidad vegetal depende de los vínculos que se establezcan con otros grupos taxonómicos. Los dispersores de semillas, los polinizadores y los herbívoros (vertebrados e invertebrados) forman parte integral de la dinámica del bosque y su presencia resulta fundamental para el desarrollo y mantenimiento (como se verá más adelante) de la diversidad de especies de árboles. Cuando estos vínculos cobran forma, se puede decir que el proceso de construcción de diversidad es, en términos generales, predecible: las especies de árboles mejor adaptadas para colonizar suelos desnudos serán las primeras en establecerse, les seguirán las especies que requieren sombra para germinar. No obstante, el azar, o la dispersión accidental, son muchas veces los que deciden qué especie dominará en un bosque. No cabe duda de que el reclutamiento exitoso de muchos árboles tropicales no es otra cosa que el resultado de haber estado en el lugar adecuado y en el momento preciso.

El valle del río Manú: cuando la acumulación de diversidad resulta un proceso predecible

Aunque los patrones de riqueza y dominancia de especies observados en las islas Krakatoa sugieren que el desarrollo de la diversidad es apenas parcialmente predecible, no hay que olvidar que estas islas constituyen un ejemplo particular. Una “réplica” —esta vez en el neotrópico— del proceso de reconstrucción de diversidad lo encontramos en la Amazonia peruana, en el valle del río Manú, pero, en este caso, la ruta que sigue el proceso de colonización aparenta ser, más bien, predecible.

Al realizar su sinuoso recorrido, el río Manú erosiona hasta 50 m de material al año de su margen externa y lo deposita en su margen interna, donde se va formando un banco de arena

(Kalliola *et al.* 1987). La acumulación gradual de sedimentos en ese banco de arena indica que cuanto más nos alejemos del canal del río (en dirección perpendicular) más antiguo será el terreno que pisemos. La primera hierba en colonizar los sedimentos recién depositados es *Tessaria integrifolia* (Compositae), a partir de ahí, la sucesión primaria sigue una secuencia bastante regular de cambios en su composición florística.

El primer estadio, como ya dijimos, presenta una comunidad compuesta básicamente por *Tessaria*. Esa etapa es pronto reemplazada por un grupo de especies heliófitas que forman un dosel más alto y un sotobosque dominado por monocotiledóneas latifoliadas (musáceas, marantáceas). Poco a poco los árboles mejor adaptados a la sombra empiezan a sobrepasar a las monocotiledóneas hasta excluirlas y conformar un dosel dominado por *Ficus insipida* (Moraceae), *Guarea guidonia* (Meliaceae) y *Cedrela odorata* (Meliaceae). Al cabo de unos 75 años, el bosque de sucesión alberga árboles de 35 a 40 m de altura y presenta un gran número de individuos de porte considerable (Robinson & Terborgh 1997; ver también Foster *et al.* 1986 y Terborgh & Petren 1991).

Al igual que ocurre en las islas Krakatoa, en este estadio temprano de reconstrucción, la riqueza de especies vegetales es todavía pobre. Es más, sólo un 30 % de los fustes con tallos mayores a los 10 cm de diámetro a la altura del pecho son especies representativas de un bosque primario de la zona. De hecho, Robinson y Terborgh (1997) consideran que en el valle del río Manú un bosque primario puede tardar por lo menos 300 años en desarrollarse (a partir de una playa recién formada). Por lo tanto, la frecuencia con que ocurre un evento destructivo es crítica para el mantenimiento de la diversidad local. Si, por ejemplo, la acción del río (digamos, la apertura de un nuevo “brazo” o canal) destruye un rodal antes de que hayan pasado 300 años, la riqueza de especies se vería reducida antes de llegar a su máximo (bosque primario).

Como en cada meandro del río Manú se repite este proceso de sucesión primaria, un estudio comparativo entre los diferentes bosques primarios que se encuentran alejados de las

márgenes del río serviría para averiguar si el proceso de acumulación de diversidad es predecible o no en el tiempo y en el espacio. En efecto, Terborgh *et al.* (1996) evaluaron la composición de especies de tres bosques aluviales primarios situados cerca de la Estación Biológica de Cocha Cashu y la compararon con la de otros dos bosques, de igual estructura, situados a 30 y 39 km de distancia, respectivamente. Al hacer una comparación florística, se observó que la composición de especies y las características de dominancia que presentaban los cinco bosques eran muy similares. Pareciera entonces que, por lo menos en el Perú amazónico, el proceso mediante el cual cobra forma la composición de especies de un bosque neotropical es relativamente predecible (aunque el resultado bien podría ser el producto de una metodología sesgada, es decir, de una en la que las parcelas de estudio se han colocado en sitios "ideales"; ver una crítica en el capítulo 9). Esta situación contrasta con lo observado en Krakatoa y podría deberse a que en cada meandro del Manú se observa el mismo conjunto de especies de árboles colonizadores, la misma fauna de dispersores de semillas, los mismos herbívoros, los mismos polinizadores, los mismos procesos bióticos y abióticos, y todo dentro de una matriz de bosque continuo. Características tan predecibles generan, sin duda, resultados igualmente predecibles.

La importancia de la intensidad de la perturbación

Hasta el momento se ha considerado a la perturbación como un punto de partida para la reconstrucción de diversidad. Más de cien años después del evento eruptivo que las "esterilizó", las islas Krakatoa presentaban menos de la mitad de las especies que se encontraban en una isla inalterada situada en sus cercanías (Bush & Whittaker 1991). Y ya mencionamos que incluso en un bosque aluvial como el del Amazonas, donde la disponibilidad de semillas y dispersores es prácticamente ilimitada, puede ser necesario esperar hasta unos 300 años para alcanzar la diversidad de un bosque primario (Robinson & Terborgh 1997).

No debemos olvidar, sin embargo, que además de su ocurrencia misma, la intensidad de la perturbación resulta igualmente relevante para el proceso de reconstrucción de la diversidad. En efecto, Uhl *et al.* (1988a), luego de estudiar una serie de pastizales abandonados en el Amazonas, señalaron que el grado de perturbación a que había sido sometida un área influía grandemente en la tasa de recuperación de la diversidad florística. Estos autores clasificaron los pastizales abandonados según el grado de alteración a que habían sido sometidos. Un "uso ligero" implicaba corta, quema y pastoreo de baja intensidad; un "uso moderado" comprendía ese mismo tratamiento, más eliminación de malezas y pastoreo moderado; y, finalmente, un "uso intensivo" implicaba varios episodios de corta y quema antes de que el área fuera totalmente "limpiada" en forma mecánica. Ocho años después de que los pastizales fueran abandonados la diversidad de árboles en los sitios más alterados era bajísima, pero, además, el área basal, la biomasa aérea y la altura del dosel eran mucho menores que en los sitios menos alterados (ver Fig. 23.1). Es evidente, pues, que el grado de alteración incide en el patrón de regeneración de un bosque; por eso, las alteraciones leves que tienen lugar en los bosques tropicales no deben ser siempre vistas como un simple "punto de partida" de un proceso de reconstrucción de diversidad. Deben ser vistas como parte integral de un proceso dinámico que opera a largo plazo. En efecto, como se discute en la próxima sección, algunos investigadores han llegado incluso a sugerir que las perturbaciones naturales y la diversidad del bosque tropical se encuentran indisolublemente ligadas.

Cómo se mantiene la diversidad

Son muchas las hipótesis que se han propuesto para explicar la gran diversidad de árboles que presentan los bosques neotropicales. En esta sección, con datos provenientes del neotrópico, se comentarán y evaluarán algunas de ellas. Sin embargo, antes de examinar los factores que intervienen en el mantenimiento de

la diversidad, es conveniente tomar en consideración las siguientes preguntas:

¿Es posible identificar las causas por las que la alta diversidad de los árboles se mantiene inalterada?, o ¿será esto el resultado de factores meramente fortuitos?

¿Qué procesos tienen más peso en la conservación de la diversidad?, ¿los bióticos o los abióticos?

Iniciamos el análisis de estas preguntas justo donde dejamos la sección anterior, examinando la función que cumplen las perturbaciones naturales en el bosque.

Los claros del bosque y la diversidad de árboles

La “hipótesis de las perturbaciones intermedias” (Connell 1978) propone que en términos de la composición de especies una comunidad nunca alcanza el equilibrio y que una diversidad alta es el resultado de un constante cambio en las condiciones del ecosistema (ver también Huston 1979). El modelo de la perturbación intermedia postula que la diversidad de especies alcanza su máximo cuando las perturbaciones ocurren a frecuencias e intensidades “intermedias”. Una alteración recurrente o muy intensa provocará un descenso en el número de especies que ocupan estos sitios perturbados en un sitio y en un momento dados (Denslow 1985) y lo mismo ocurrirá si la alteración es muy poco frecuente o de una magnitud mínima: las especies más competitivas simplemente desplazarán a aquellas que solo abundan en un sitio perturbado. En cambio, un nivel intermedio de perturbación minimizará tanto la pérdida local de ciertas especies adaptadas a crecer en sitios perturbados como la dominancia de otras, y, en consecuencia, maximizará la diversidad. La diversidad, entonces, tenderá a declinar en el intervalo entre una perturbación y otra (a menos que intervenga algún mecanismo especial), en tanto que la llegada de una nueva perturbación, al provocar un retroceso en el proceso de exclusión competitiva, o al eliminar a aquellos individuos

que impiden la colonización de otras especies, generará un aumento en la diversidad.

En comparación con la destrucción que causa una erupción volcánica o una inundación, la caída de un árbol, y el consiguiente claro que se abre, es una perturbación de carácter “intermedio”, tanto en el tiempo (sucede a intervalos de varias décadas en un punto dado del bosque) como en el espacio (por lo general el área de dosel que se abre no sobrepasa los pocos cientos de m²). Y sin embargo, este tipo de perturbación favorece, en gran medida, la regeneración de especies arbóreas pioneras demandantes de luz. La hipótesis de la perturbación intermedia de Connell postula, entonces, que la apertura de claros en el bosque y la habilidad de ciertas especies de prosperar en ellos favorece un nivel de diversidad mucho más alto (a escala local y regional) que el que se presentaría si faltaran esas perturbaciones. Un nivel intermedio de perturbación en el bosque implica que siempre habrán sitios recién perturbados (claros), ocupados típicamente por especies pioneras, otros de edad intermedia, y zonas de dosel cerrado (ocupados típicamente por especies no pioneras). Esto permite que más especies puedan coexistir que si hubiesen ya sea muchos claros o mucho dosel cerrado.

Hartshorn (1978) fue uno de los primeros investigadores en considerar el papel de los claros en la dinámica de los bosques neotropicales. Sus estudios sugieren la existencia de una serie de factores que determinan la colonización exitosa de un claro: el momento de apertura, la proximidad de las fuentes de semillas, el tamaño del claro, las condiciones del sustrato y la relación entre la planta colonizadora y los herbívoros. Hartshorn (1980) dividió *a priori* las especies arbóreas del bosque en dos grandes grupos, “especies que toleran la sombra” y especies que “no toleran la sombra”, según sus requerimientos de luz para regenerar. Las especies que no toleran la sombra dependen de los claros para reproducirse, y se les llama comúnmente “especies pioneras”. Las especies que toleran la sombra, en cambio, no dependen de los claros para regenerar y se les conoce como “especies primarias”. Es importante destacar que

aunque muchas especies no encajan perfectamente dentro de esos dos grupos, algunas (aunque no la mayoría) sí se pueden clasificar dentro de uno u otro (Hartshorn 1980; ver además los capítulos 6 y 10).

Desde la década de 1980 la investigación sobre la dinámica del bosque neotropical se ha dedicado a estudiar muchos aspectos relacionados con los claros, entre ellos, la definición de sus límites espaciales (ver capítulo 6), la frecuencia de creación, el tamaño de la apertura del dosel, la dependencia de distintas especies de plantas a la presencia de un claro, su papel en la depredación de semillas, su efecto sobre los nutrientes del suelo y el crecimiento de raíces, y su injerencia en la tasa de mortalidad de los árboles remanentes (p. ej., Augspurger 1984, Cintra & Horna 1997, Brandani *et al.* 1988, Brokaw 1985, 1987, 1990; Denslow 1980, 1987; Hartshorn 1978, 1980, 1990; Orians 1982, Ostertag 1998, Schupp & Frost 1989, Uhl *et al.* 1988b, Vitousek & Denslow 1986, Young & Hubbell 1991).

Por ejemplo, como la muerte de un árbol, y su consiguiente caída, puede resultar en un claro, algunos investigadores han evaluado la tasa de mortalidad de los árboles del neotrópico como un índice de formación de claros en el tiempo (Swaine *et al.* 1987, Hartshorn 1990). En un

rodal, la mortalidad anual de los árboles oscila, normalmente, entre un 1 y un 2 % del total de fustes (≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho; d.a.p.) (Tabla 16.1; ver también Pelissier & Riera 1993) y ha llegado incluso a un 3%, mortalidad máxima registrada en la Isla de Barro Colorado, Panamá, durante y después de la sequía inducida por el fenómeno de El Niño de 1982-1983 (Hubbell & Foster 1990, Condit *et al.* 1992b, Condit *et al.* 1995). En la Isla de Barro Colorado, la tasa de formación de claros alcanza un promedio anual cercano al 1 % del área considerada y la abertura promedio es de unos 100 m². La tasa de recambio —el número de años que en promedio transcurren entre una caída y otra en un mismo punto— ronda los 100 años: en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, son unos 118 años (Hartshorn 1978), en la Isla de Barro Colorado, unos 114 (Brokaw 1990), en el bosque nublado de Monteverde, Costa Rica, unos 95 (Lawton & Putz 1988) y en San Carlos de Río Negro, en la Amazonia venezolana, unos 104 años (Uhl & Murphy 1981) (ver también Kapos *et al.* 1990, Korning & Balsev 1994). Estos estimados suponen que cada punto del bosque es igualmente susceptible de formar un claro; sin embargo, se ha demostrado que la caída de un árbol no es un proceso totalmente aleatorio en el espacio. En efecto, los árboles que se encuentran

TABLA 16.1 Mortalidad de árboles y vida media del rodal en diferentes bosques neotropicales

| Sitio | Tamaño (ha) | Diámetro mínimo (mm) | Período | Número de fustes | Mortalidad anual (%) | Vida media (años) |
|---|-------------|----------------------|---------|------------------|----------------------|-------------------|
| Isla de Barro Colorado, Panamá | 50.0 | 80 | 1982-85 | 27 746 | 3.04 | 22.8 |
| Estación Biológica La Selva, Costa Rica | 12.4 | 100 | 1969-82 | 5 623 | 2.03 | 34.2 |
| Estación Biológica La Selva | 12.4 | 100 | 1982-85 | 5 530 | 2.00 | 34.6 |
| Manaos, Brasil | 5.0 | 100 | 1981-86 | 3 125 | 1.16 | 59.8 |
| Manú, Perú | 1.0 | 100 | 1974-85 | 587 | 1.73 | 40.2 |
| San Carlos de Río Negro, Venezuela | 1.0 | 100 | 1975-80 | 786 | 1.02 | 68.1 |
| San Carlos de Río Negro | 1.0 | 100 | 1980-85 | 803 | 1.34 | 51.8 |

(Fuente: Hartshorn 1990). La vida media de rodal se refiere al número de años al cabo de los cuales se espera que haya muerto el 50% de los individuos de la parcela, y se calcula con base en la tasa de mortalidad anual.

más cercanos a la orilla de los claros tienen más probabilidades de caer que aquellos que se encuentran más alejados –además de que tienden a caer hacia el centro del claro preexistente– (Young & Hubbell 1991). De esta forma, algunos sitios pueden permanecer en “fase de claro” por largos períodos, mientras otros pueden permanecer sin formar claros por períodos igualmente largos. Esto podría explicar por qué algunos claros tienden a “expandirse” y a estar agrupados en vez de encontrarse distribuidos al azar (p.ej., Lawton & Putz 1988). (Es importante notar que los estimados de mortalidad que se muestran en la Tabla 16.1 provienen de bosques en donde la acción de perturbaciones como huracanes es extremadamente rara).

Siguiendo a Hartshorn (1980), algunos investigadores han propuesto la existencia, más bien, de grupos funcionales de árboles: unos, especializados en regenerar solamente en claros grandes (p. ej., *Ceiba*, *Cavanillesia*, *Ficus*, *Swietenia*), otros, que no necesitan claros tan grandes (*Cecropia*, *Jacaranda*, *Ochroma*, *Trema*) y otros, en condiciones de dosel cerrado. De manera que la continua formación de claros –de distintos tamaños– permitiría la coexistencia de un gran número de especies de árboles. La diferencia en la cantidad de luz disponible que se observa en función del tamaño del claro sugiere, además, que la formación de claros puede propiciar una gran diversidad de especies. Así pues, la coexistencia de muchos de los árboles del bosque húmedo y lluvioso neotropical se debe, por lo menos en parte, a que los árboles han distribuido sus requerimientos fisiológicos de acuerdo al tamaño de los claros del bosque (Denslow 1980).

Partiendo de esta hipótesis, conocida también como la hipótesis de los “nichos especializados”, Clark *et al.* (1993) procedieron a evaluar, en la Estación Biológica La Selva, el ambiente de luz del sotobosque en el que crecían 424 individuos (0.5 m a 1.5 m de alto) de nueve especies de árboles (incluidas dos especies pioneras de *Cecropia*). Aparentemente todos los individuos de las nueve especies crecían en sitios relativamente oscuros–las condiciones de luz oscilaron para todas las especies entre un 0 % y un 25 % con respecto a condiciones de dosel

abierto– pero un análisis más detallado reveló que cada especie ocupaba un rango de luminosidad diferente, aún dentro de este estrecho rango. Este estudio sugiere, entonces, que los árboles de los bosques neotropicales pueden ordenarse, en términos de sus requerimientos de luz, a lo largo de un continuo –fenómeno ya señalado por otros investigadores (Brokaw 1987, Denslow 1987, Pacala *et al.* 1996)–, y que categorizaciones tan gruesas como “pionero”, “tolerante a la sombra”, “especialista en claros grandes”, “especialista en claros pequeños” no son del todo correctas como esquemas de clasificación (existe, además, un argumento de tipo fisiológico que va en contra de este tipo de clasificación; ver capítulo 10). Pero, por otra parte, se tiene la posición de otro grupo de investigadores que considera que la distribución de las especies de árboles del bosque neotropical con respecto a la luz no se ajusta a un continuo de condiciones, sino que es más bien uniforme y que muchas especies, por no decir la mayoría, son funcionalmente equivalentes en lo que respecta a sus requerimientos lumínicos, tal y como se describe a continuación.

En la Isla de Barro Colorado, se comparó el desempeño demográfico (supervivencia, crecimiento, reclutamiento) de los juveniles de 108 especies de árboles en un ambiente de claro con respecto a un sitio sombreado. Al finalizar el estudio, se concluyó que las especies se podían clasificar en cuatro grupos: especies pioneras, especies de sotobosque, especies de desempeño mediocre y especies generalistas. El grupo más grande lo conformaban las especies generalistas (79 de 108), grupo que, aunque sobrevivía bien en ambos ambientes, mostraban un crecimiento pobre y un bajo reclutamiento per cápita (por adulto reproductivo) (Welden *et al.* 1991). La evidencia acumulada, entonces, pareciera ir en contra, por lo menos en los bosques de Barro Colorado, de una repartición de hábitats, a nivel de especie, en función de la luz. En otras palabras, no apoya la hipótesis de que los nichos especializados son los responsables de la alta diversidad que muestran los bosques neotropicales. Obviamente, aún resta resolver si las discrepancias entre el estudio de Welden *et al.*

(1991) y el de Clark *et al.* (1993) obedecen a diferencias biológicas o simplemente a diferencias metodológicas.

Otro estudio realizado en la Estación Biológica La Selva parece confirmar lo encontrado por Welden y sus colaboradores en Barro Colorado. En efecto, Lieberman *et al.* (1995) encontraron que de un total de 104 especies de árboles (≥ 10 cm d.a.p.) 90 presentaban a sus individuos distribuidos aleatoriamente a lo largo de un amplio espectro de condiciones de luz. Es decir, no había especificidad aparente en cuanto a los requerimientos de luz y el "generalismo" parecía ser la regla. Estos autores llegaron a la conclusión de que más que un alto grado de especificidad con respecto a la luz, prevalecía la amplitud ecológica (la metodología usada por Lieberman y sus colaboradores en este estudio se explica en el capítulo 6).

Clark y Clark (1992), por su parte, argumentan que al comparar ciertas clases de tamaños similares (juveniles o individuos adultos) las diferencias entre especies, en términos de sus requerimientos de luz, podrían ser mínimas, lo que concuerda con los estudios de Welden *et al.* (1991) (centrados en juveniles) y Lieberman *et al.* (1995) (centrados en adultos). En cambio cuando se comparan diferentes clases de tamaño dentro de una misma especie, las diferencias, en términos del ambiente luminoso que ocupa cada individuo, pueden ser notorias. En otras palabras, existe una relación entre el tamaño del individuo y el ambiente en el que se desenvuelve (Clark & Clark 1992). Estos autores proponen que esta repartición "ontogenética" de la luz es un mecanismo que, en definitiva, favorece la coexistencia de un gran número de especies de árboles. Por ejemplo, cuando un individuo de la especie X tiene entre 1 y 3 m de altura puede ser igualmente tolerante a la sombra que un individuo del mismo tamaño de la especie Y; sin embargo, cuando el tamaño del individuo de la especie Y tiene entre 3 y 6 m de altura, puede por el contrario, ser menos tolerante a la sombra que un individuo de la especie X de igual porte.

Denslow y Hartshorn (1994) insisten en que

la hipótesis de los nichos especializados (propuesta originalmente por ellos) no necesariamente implica que cada especie estará restringida a un microhábitat único y estático. La fugacidad de los microambientes creados por los claros (un claro se abre repentinamente sobre un punto del bosque que tal vez ha estado por décadas bajo sombra y luego se cierra en cuestión de meses o pocos años) le resta valor a la suposición de que la distribución de las plantas (en un tiempo y espacio dados) es un indicador de sus requerimientos de luz, tal y como lo muestran los estudios anteriores. Ciertamente todas las especies de árboles reaccionan favorablemente ante la apertura de un claro en el dosel, pero al mismo tiempo todas deben ser capaces de tolerar la sombra, y con toda seguridad todo árbol que ha logrado llegar al dosel habrá experimentado, a lo largo de su vida, múltiples episodios de apertura y cierre de claros. Pero incluso si aceptamos que la formación de claros juega un papel importante en el mantenimiento de la diversidad arbórea de los bosques neotropicales (afirmación que resulta obvia para especies que dependen de un alto grado de luminosidad para germinar y reproducirse) es muy posible que los juveniles de la gran mayoría de las especies de árboles se encuentren distribuidos aleatoriamente en el tiempo y en el espacio, es decir, tanto donde hay claros como donde no los hay (Denslow & Hartshorn 1994).

De hecho, además de la luminosidad, existen otros factores que a escala local y regional inciden en la distribución de especies. Entre ellos figuran, la humedad y los nutrientes (Wright 1992), la elevación (Lieberman *et al.* 1996) y el tipo de suelo (Duivenvoorden 1996; Clark *et al.* 1998; ver además el capítulo 9). Tilman (1982, 1985), por ejemplo, considera que la posibilidad de que varias especies en pugna por los mismos recursos coexistan obedece a la habilidad particular de cada una de ellas de reducir sus necesidades nutritivas a un nivel más bajo que el de sus competidores. Aunque todavía resta verificar esta idea en los bosques tropicales, no cabe duda de que se trata de una explicación bastante factible acerca de la coexistencia de