

ESPECIALIZACIÓN EDÁFICA EN PLANTAS DE LA AMAZONÍA PERUANA

EDAPHIC SPECIALIZATION BY PLANTS IN THE PERUVIAN AMAZON

Paul V. A. Fine¹, Italo Mesones², Roosevelt García-Villacorta³, Zachariah J. Miller³, Douglas C. Daly⁴ y Phyllis D. Coley⁵

RESUMEN

Este estudio es una investigación comprensiva de la especialización por hábitat en plantas de los bosques tropicales y del papel de los herbívoros. Pusimos a prueba la hipótesis de que la alta presión de herbivorismo en los bosques tropicales intensifica las diferencias a lo largo de gradientes edáficos y causa una especialización por hábitat de escala más fina en las plantas. El sistema de estudio fue el mosaico de suelos sobre arena blanca pobres en nutrientes y de suelos de arcilla ricos en nutrientes en la Amazonía peruana. Planteamos la hipótesis de que el suelo empobrecido de arena blanca crea una fuerte presión selectiva hacia defensas de las plantas. Una alta inversión en defensas influye negativamente en el crecimiento, y de este modo las especies de arena blanca muy bien defendidas deberían ser superadas competitivamente en tipos de suelos más fértiles. Al mismo tiempo, plantas sin una inversión alta en defensas deberían estar excluidas por los herbívoros de los bosques sobre arena blanca. Inventarios en diferentes hábitats revelaron que la especialización edáfica es un patrón común en muchos grupos de árboles tropicales. Más aún, la especialización edáfica ha jugado un papel importante en la diversificación de las Burseraceas en la Amazonía, habiéndose producido especializaciones para cada tipo de suelo, muchas veces e independientemente. En relación con el papel de los herbívoros, descubrimos que los especialistas de arena blanca tienen una mayor resistencia a los herbívoros, y una tasa de crecimiento más baja. De este modo, los herbívoros acentúan las diferencias de los hábitats y, por tanto, incrementan las probabilidades de que la heterogeneidad edáfica produzca especialización por hábitat.

Palabras clave: diversidad beta, gradiente ecológico, balances, especialización de hábitat, herbivorismo, experimento de trasplante recíproco, especiación ecológica, arena blanca.

ABSTRACT

This study is a comprehensive investigation of habitat specialization by plants in tropical forests and the role of herbivores. We tested the hypothesis that high herbivore pressure in tropical forests intensifies the differences along edaphic gradients and causes finer-scale habitat specialization in plants. The study system was the mosaic of nutrient-poor white-sand and nutrient-rich clay soils in the Peruvian Amazon. Impoverished white-sand soil is hypothesized to create strong selective pressure for plant defenses. A high defense investment trades off against growth and thus highly defended white-sand species should be out-competed in more fertile soil types. At the same time, plants without a high defense allocation should be excluded from white-sand forests by herbivores. Inventories of different habitats revealed that edaphic specialization is a common pattern in many groups of tropical trees. Moreover, edaphic specialization has played an important role in the diversification of the Burseraceae in the Amazon, with specialization to each soil type arising multiple times independently. Concerning the role of herbivores, white-sand specialists were found to have a higher herbivore resistance, and

1 Departamento de Biología, Universidad de Utah, Salt Lake City, UT 84112/Departamento de Ecología y Evolución, Universidad de Michigan, Ann Arbor, MI 48109-1048/Departamento de Biología Integrativa, Universidad de California, Berkeley, CA 94720. paulfine@berkeley.edu

2 Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, Iquitos, Perú

3 Departamento de Ecología y Evolución, Universidad de Michigan, Ann Arbor, MI 48109-1048

4 Instituto de Botánica Sistemática, Jardín Botánico de Nueva York, Bronx NY 10458

5 Departamento de Biología, Universidad de Utah, Salt Lake City, UT 84112

a slower growth rate. Thus, herbivores accentuate habitat differences and thereby increase the potential for edaphic heterogeneity to produce habitat specialization.

Keywords: beta diversity, ecological gradient, trade-offs, habitat specialization, herbivorism, reciprocal transplant experiment, ecological speciation, white sand

1. INTRODUCCIÓN

Norteamérica Templada contiene alrededor de 600 especies de árboles, y los bosques Neotropicales albergan más de 17 000 (Fine, 2001). Se han lanzado muchas hipótesis tratando de explicar esta enorme discrepancia en diversidad, incluyendo diferencias en la edad del bosque lluvioso frente a los biomas templados, la estabilidad y benignidad del clima, y el incremento de las interacciones bióticas, entre otras. Pero cualquier explicación mecanicista debe incluir una razón de por qué debería haber una tasa más alta de especiación o una tasa más baja de extinción para árboles de bosques tropicales (Dobzhansky, 1950). Aquí exploramos una forma en la que los árboles tropicales deberían tener una tasa más alta de especiación que los árboles templados.

Gentry (1989) defendió que los especialistas edáficos en la familia leñosa de las Bignoniaceae, en los bosques tropicales, contribuyen con un tercio como mínimo en la biodiversidad total de la familia, y se atrevió a especular que el mismo fenómeno era importante para muchos grupos de plantas tropicales. Como ejemplo, citó los resultados de varios transectos de vegetación en un mosaico de sitios inundables y de tierra firme de arcilla y arena blanca en los alrededores de Iquitos, Perú, donde él había encontrado una superposición muy baja en composición de especies entre hábitats diferentes. ¿Es posible que los árboles de los trópicos tengan una mayor propensión para ser especialistas edáficos en comparación con los árboles de los bosques templados?

La idea de Gentry es intrigante, porque se piensa que la zona templada es tan heterogénea edáficamente, sino más que los trópicos (Fischer, 1960). ¿Por qué debería haber, por tanto, más especialistas edáficos en los trópicos? Una razón por la cual los árboles de la zona templada podrían no ser muy especializados al tipo de suelo es el hecho de que los glaciares cubrieron esta zona varias veces en los últimos millones de años. Cualquier árbol que estuviera restringido a un tipo raro de suelo podría extinguirse si los glaciares expandiesen su territorio sobre este suelo particular. Pero no todas las áreas templadas fueron glaciares, y no hay indicios de que las áreas de la zona templada no cubiertas por glaciares alberguen especialistas edáficos. ¿Habría algún factor adicional acerca de los bosques tropicales y sus suelos que los hagan más proclives a favorecer la especialización edáfica en árboles?

Los árboles tropicales están sujetos a un incansable ataque de sus enemigos naturales, mientras que los enemigos de los árboles de la zona templada son eliminados a menudo por la creciente severidad y la incapacidad de predecir los cambios del clima (Janzen, 1970). Ciertamente, una revisión de la literatura publicada confirmó que las tasas de herbivorismo fueron mucho más altas en los bosques tropicales que en los bosques templados (Coley and Barone, 1996). Si los herbívoros son más abundantes y predecibles en los trópicos, significa que el impacto del herbivorismo debe constituir una presión selectiva fuerte y constante en los bosques tropicales. Por tanto, si el herbivorismo es un fenómeno constante y predecible y algunos suelos contienen un nivel alto de recursos y otros un bajo nivel de recursos, entonces las plantas en un ambiente bajo en recursos deberían sufrir una fuerte selección por defensas vegetales, habida cuenta de que los costos de la reposición del tejido perdido por causa de un enemigo serían mucho más altos (Janzen, 1974). Estas defensas deberían no solo costar directamente a la planta, sino que la energía gastada en ellas debería prevenir a la planta de competir contra plantas con niveles de defensas más bajos (y por tanto con tasas más rápidas de crecimiento) en hábitats con niveles de recursos más altos (Coley et al. 1985). Si en la zona templada la presión de los herbívoros no es tan fuerte o predecible, las plantas podrían vivir tanto en suelos de bajos como de altos recursos, quizás con alguna clase de estrategia intermedia entre crecimiento y defensa y competir lo suficientemente bien como para persistir en ambos hábitats. Aquí hay una forma en la que los suelos tropicales, aunque similares a los suelos templados en la cantidad total de heterogeneidad abiótica, podrían ser percibidos por las plantas como más divergentes. Mi hipótesis es que la presión fuerte y constante de los herbívoros interactúa con la heterogeneidad abiótica existente y promueve un grado más alto de especialización edáfica en los trópicos.

La idea de que las plantas tropicales deberían exhibir una fidelidad más alta a un tipo de suelo en comparación con las plantas templadas recuerda la comparación de Janzen (1967) de las fluctuaciones de temperatura en las montañas y valles tropicales y templados, donde él hizo la observación: «Mientras que las variaciones estacionales y diarias en Costa Rica son menores que las de la mayoría de las áreas en Estados Unidos, también son simultáneamente mucho más predecibles... Esto conduce directamente a la idea de que cuanto más predecible el ambiente, el menor cambio en este ambiente debe funcionar como una barrera inmediata o de largo plazo a la dispersión. Esto debería ser importante en la comprensión de la mayor fidelidad de las plantas y animales tropicales a los hábitats espaciales y temporales separados por diferencias aparentemente menores en las condiciones físicas (en comparación con los hábitats templados)» (Janzen, 1967, p. 245).

De este modo, las montañas y las llanuras tropicales, aunque cuando no son más disímiles en términos de sus condiciones abióticas, permiten una especialización a una escala más fina porque el clima es más predecible. No mencionado por Janzen, pero implícito en su hipótesis, es el caso de hábitats similares abióticamente (por ej., las cumbres de montañas) que están espacialmente aislados unos de otros, rodeados de hábitats desfavorables que son las barreras que promueven la especiación alopátrica. Alternativamente, Endler (1977) predijo que la especiación a través de gradientes ambientales marcados podría ocurrir incluso sin aislamiento espacial, habida cuenta de que los dos hábitats seleccionados para rasgos divergentes morfológicamente en las dos poblaciones y los híbridos de los dos especialistas incipientes en hábitats estarán en desventaja selectiva. Así como es más probable que las plantas tropicales se especialicen en un determinado rango altitudinal, es más probable que los árboles tropicales se conviertan en especialistas edáficos que los árboles templados, incluso aunque no haya una heterogeneidad abiótica extra en los trópicos. Este fenómeno resulta del hecho de que los climas tropicales mantienen una presión de plagas continua, intensa y predecible, que intensifica las diferencias a lo largo de gradientes abióticos, y causa una especialización de hábitat a una escala más fina al magnificar las diferencias entre hábitats. Predigo que los suelos con baja y alta disponibilidad de recursos estarán habitados por especialistas edáficos estrechamente relacionados, producidos por una especiación impulsada por el hábitat, bien sea resultado de barreras espaciales para el flujo de genes (quizás durante un cambio climático que separó poblaciones en diferentes tipos de suelos) o debido a especiación parapátrica a causa de una baja capacidad de adaptación (fitness) de los híbridos entre poblaciones que llegaron a adaptarse localmente a un tipo de suelo u otro.

Este artículo revisa mi investigación en la especialización edáfica de árboles a través de un agudo contraste edáfico en bosques sobre arena blanca y arcilla en la Amazonía peruana. Para examinar la hipótesis desarrollada arriba, primero investigo el patrón comunitario de la especialización edáfica en bosques de arena blanca comparando 15 inventarios de árboles en parcelas de arena blanca con 15 parcelas en sitios no de arena blanca a través de la Amazonía peruana (Parte Uno). Aquí me pregunto: ¿Cuán diferentes son los bosques de arena blanca de los bosques sobre otros tipos de suelos? ¿Cuántos árboles diferentes son endémicos a los bosques de arena blanca? A continuación investigo la función que cumple la especialización edáfica en la diversificación de un género de árboles tropicales comunes, *Protium* (Burseraceae), mapeando la especificidad de hábitat de esta especie en una filogenia basada molecularmente (Parte Dos). ¿Ha evolucionado la especialización edáfica de forma repetida e independiente en este grupo de árboles? ¿Son taxones hermanos los especialistas edáficos de diferentes tipos de suelo, como ha predicho la hipótesis de la especiación impulsada por el hábitat? En la Parte Tres pongo a prueba la hipótesis de que la presión de herbívoros interactúa con las diferencias en tipo de suelo para promover la especialización por hábitat en árboles que son endémicos a los bosques de arena blanca y bosques de arcilla. ¿Intensifican los herbívoros las diferencias entre tipos de suelos? Fue conducido un experimento de trasplante recíproco que manipuló la presencia de herbívoros para probar si: (1) las plantas especialistas pueden crecer en un tipo de suelo divergente, (2) que los herbívoros, atacarán selectivamente a los especialistas adaptados a suelos con muchos recursos, y (3) que los especialistas de suelos pobres en nutrientes estarán bien defendidos de los herbívoros pero tendrán tasas de crecimiento más bajas. Finalmente, examino si los especialistas en arena blanca y arcilla emparejados filogenéticamente tienen diferente tasas de crecimiento y rasgos defensivos, consistentes con un hipotético balance entre ambos.

2. MATERIAL Y MÉTODO

Nuestra hipótesis es que el clima tropical permite una fuerte presión de herbívoros, constante y predecible, que intensifica las diferencias por gradientes edáficos y promueve la especialización en plantas. Esta hipótesis genera tres predicciones: una, que la especialización edáfica debería ser un patrón común para muchos grupos de árboles tropicales; dos, que las especialistas edáficas de suelos distintos serán especies hermanas; y tres, que en un experimento los herbívoros impondrán especialización para las plantas en hábitats con bajos recursos. Para probar estas predicciones, se realizó un estudio en los bosques sobre arena blanca y arcilla en la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, cerca de Iquitos, Perú.

Primero se realizaron inventarios en seis bosques sobre arena blanca en Loreto. Las composiciones de especies en arena blanca fueron comparadas con inventarios de árboles en otros tipos de suelos para investigar la especialización edáfica. Segundo, se realizó un análisis filogenético de la tribu Protieae de la familia Burseraceae, un grupo diverso de árboles Neotropicales. Hemos tratado de probar si las especies eran especialistas o generalistas a suelos distintos, y hemos mapeado la asociación de hábitat en la filogenia para preguntarnos cuántas veces la especialización por hábitat ha evolucionado independientemente en el clado. Tercero, para determinar si un balance o compromiso entre crecimiento y defensa antiherbívoros fuerza la especialización en esos dos tipos de suelos, conducimos un estudio de trasplante recíproco con plántones de 20 especies y seis géneros, de pares filogenéticamente independientes de árboles especialistas edáficos, y manipulamos la presencia de herbívoros. Medimos la tasa de crecimiento, la supervivencia, el herbivorismo y las defensas de cada especie para comprobar si hay un balance entre la inversión de crecimiento contra defensa que explica la especialización edáfica en estas plantas.

3. RESULTADOS

PARTE UNA. Una evaluación florística de los bosques de arena blanca de Perú

Introducción

Muchos botánicos, entre ellos Spruce (1908), han notado que los suelos de arena blanca en la cuenca amazónica albergan formaciones boscosas distintivas. Los bosques de arena blanca tienen un dosel más bajo, un sotobosque más iluminado y a menudo una capa de humus más gruesa que el bosque arquetípico encontrado en otros suelos de tierra firme (Anderson, 1981); (Medina & Cuevas, 1989). Adicionalmente, los bosques de arena blanca tienen fama de albergar muchas especies endémicas edáficamente (Ducke & Black, 1953); (Anderson, 1981; Gentry, 1986). Los suelos de arena blanca cubren aproximadamente el 3% de la cuenca amazónica, y son más comunes en la cuenca del río Negro de Venezuela y Brasil, así como en las Guyanas (Ter Steege et al. 2000a, b). Sin embargo, pequeños parches de arena blanca ocurren tan lejos hacia el oeste, como los Andes peruanos, contribuyendo al mosaico de hábitats heterogéneos que se encuentra en la Amazonía occidental (Tuomisto et al. 1995). Gentry (1981, 1986) supuso que la especialización edáfica desempeña un importante papel en la extraordinariamente alta diversidad general de la cuenca amazónica, y como ejemplo citó la baja superposición de especies entre los bosques de arena blanca y otros tipos de bosques cerca de Iquitos, Perú.

Pese a la atención que los bosques de arena blanca han recibido en Perú, como la *cause célèbre* para la especialización edáfica, han sido publicados muy pocos estudios florísticos respecto de los bosques de arena blanca del Perú, y todos han tenido lugar cerca de Iquitos. Por ejemplo, Gentry (1986) publicó solamente el total de especies de una comparación de tres transectos de 0.1 ha en arena blanca con transectos en otros tipos de suelos. Otros muchos estudios se han focalizado generalmente en las Melastomataceae y Pteridophyta de la región, y si sus patrones de diversidad se correlacionan con diferentes variables ambientales (incluyendo, pero no limitadas a, arena blanca) (Tuomisto et al. 1995; 2003) (Ruokolainen et al. 1997; 1998) (Tuomisto & Poulsen, 2000). Ruokolainen & Tuomisto (1998) inventariaron todos los árboles en tres parcelas de arena blanca (ca. 0.1 ha), y publicaron los datos como un apéndice. La evaluación más detallada de plantas de arena blanca en el Perú fue publicada por García-Villacorta et al. (2003); en ella intentaron clasificar diferentes tipos de bosques de arena

blanca de la Reserva Nacional Allpahuayo–Mishana, cerca de Iquitos, usando la composición de especies, la altura del dosel y las condiciones de drenaje del suelo.

Aquí presentamos datos de seis bosques de arena blanca separados geográficamente en el Perú, con el fin de ampliar la información disponible sobre la flora de arena blanca. Los objetivos de la presente contribución son proveer respuestas preliminares a las siguientes cuestiones:

- 1) ¿Cuán diversos son los bosques de arena blanca del Perú? ¿Cuáles son las especies más comunes? ¿Son semejantes en composición los bosques de arena blanca del Perú separados por cientos de kilómetros?
- 2) ¿Cuánta superposición en la composición de especies hay entre parcelas de bosques de arena blanca y parcelas de no arena blanca? (esto es, ¿cuántas especies de arena blanca son endémicas a los bosques de arena blanca?).

Inventarios de bosques de arena blanca

Entre 2001 y 2003 condujimos inventarios en 15 parcelas de arena blanca en seis localidades geográficas en la Región Loreto, Perú (Figura 1). Doce de las parcelas fueron de 0.1 ha (20 x 50 m) e incluyeron todos los árboles con tallos de más de 5 cm de diámetro a la altura del pecho (dap). Estas parcelas inventariaron varillales (García-Villacorta et al., 2003) o bosques con un dosel entre 10 y 20 m [bosque de caatinga forest (Anderson, 1981) o caatinga alta (Coomes & Grubb, 1996)]. Tres de las parcelas estuvieron localizadas en chamizal (o caatinga arbustiva), (Anderson 1981), que es un bosque raquíutico con el 99% de los árboles de menos de 10 m de altura, y con la mayoría de alrededor de 5 m de altura. Las parcelas de chamizal fueron de 10 m x 25 m (.025 ha) e incluyeron todos los tallos de más de 2.5 cm de dap. Fueron colectadas muestras de todas las especies encontradas en cada sitio, y los especímenes voucher fueron depositados en el Field Museum of Natural History Herbarium en Chicago, Illinois (F) y en el Herbario Amazonense (AMAZ) en la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, en Iquitos, Perú.

Comparando las parcelas de arena blanca con otras parcelas de tierra firme

Nigel Pitman proporcionó datos de 15 parcelas de Loreto, Perú (Figura 1, Tabla 1). Estas parcelas son inventarios de 14 sitios de tierra firme y de un bosque de pantano, y ninguno de ellos de bosques de arena blanca. Aunque el trabajo está todavía en marcha, estas parcelas permiten una razonable comparación de la superposición de especies entre arena blanca y otros tipos de suelos, en tierra firme, diferentes a arena blanca.

Fueron construidas dos matrices de similitud para comparar las treinta parcelas. La primera, $\beta_{sim} = a' i / a' i + \min(b' i, c' i)$, donde a' es el número de especies en común entre dos parcelas, b' es la especie que está solamente en la parcela vecina, c' es la especie en la parcela focal, y \min significa que uno escoge el menor de los dos números en paréntesis (Lennon et al. 2001). Esta ecuación incluye solamente los datos de presencia/ausencia, y es una modificación del índice de Sorenson que toma en cuenta las diferencias en la diversidad entre parcelas, con miras a disminuir la influencia que cualquier riqueza local de especies local pueda tener en la disimilitud.

El segundo índice que usamos es el índice de similitud de Steinhaus (Potts et al. 2002).

Debido a que las parcelas de arena blanca (AB) están generalmente compuestas de un pequeño número de especies bastante dominantes en relación con las parcelas fuera de arena blanca (parcelas NON), es probable que el índice de Steinhaus refleje con más exactitud la similitud y las diferencias entre todas las parcelas, especialmente si la misma especie domina diferentes parcelas de arena blanca.

Resultados y discusión

¿Cuán diferentes son los bosques de arena blanca del Perú?

Las parcelas de arena blanca en el Perú tienen una baja diversidad de especies en comparación con las otras parcelas de bosques de tierra firme. Hemos encontrado que solamente ocurren en las parcelas de AB 217 especies

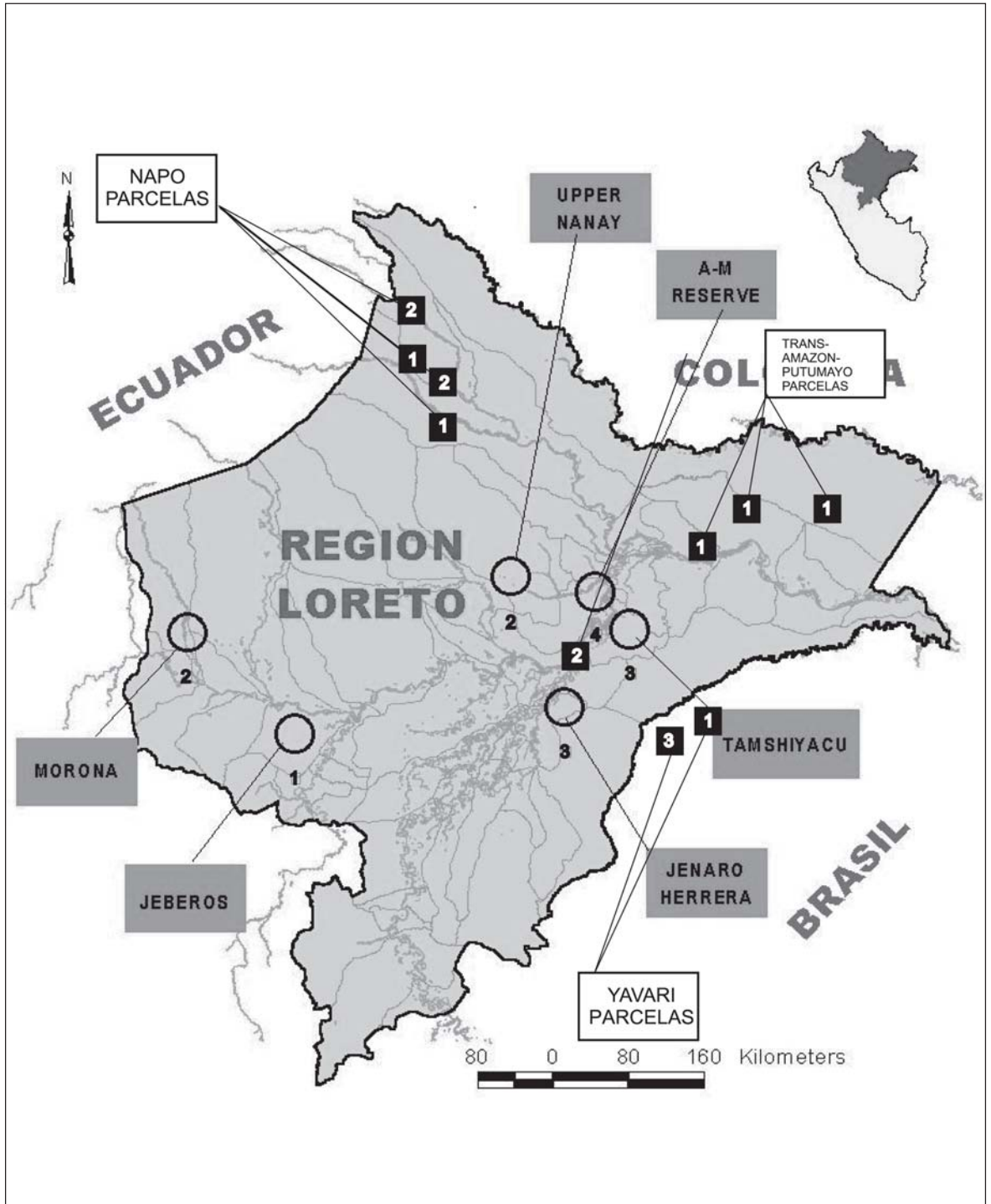


Figura 1: Mapa de Loreto, Amazonía peruana. Los círculos representan los sitios de bosque sobre arena blanca (con el número de parcelas por sitio). Los cuadrados negros son los sitios de parcelas de los otros tipos de hábitat. Ver Tabla 1 para más información.

Tabla 1: Sitios de Figura 1, códigos de parcelas, coordenadas, hábitats, y colectores. Los colectores que están en paréntesis solo revisaron las muestras en el herbario, no en el campo. Todas las colecciones de arena blanca fueron determinadas por P. Fine, R. García e I. Mesones, y todas las colecciones de otros tipos de hábitat fueron determinadas por N. Pitman.

Sitio	Código	Coordenadas	Hábitat	Colectores
Napo	PV7T	00°52'30" S 75°12'20" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	PV7P	00°53'04" S 75°12'52" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	VENC	01°08'14" S 75°01'06" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	SAMA	01°24'57" S 74°36'59" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	INLL	01°52'10" S 74°40'04" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	CURY	02°22'43" S 74°05'29" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Trans-Ama-Putu	YAGU	02°51'53" S 72°14'33" W	Tierra Firme	M. Ríos, N. Dála (N. Pitman)
Trans-Ama-Putu	MARO	02°57'56" S 72°07'40" W	Tierra Firme	N. Pitman, I. Mesones, M. Ríos
Trans-Ama-Putu	APAY	03°07'00" S 72°42'45" W	Tierra Firme	N. Pitman, I. Mesones, M. Ríos
Yavarí	CURC	05°03'05" S 72°43'42" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Beltrán, C. Vriesendorp
Yavarí	BUET	04°50'04" S 72°23'25" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Beltrán, C. Vriesendorp
Yavarí	BUES	04°50'04" S 72°23'25" W	Swamp	N. Pitman, C. Vriesendorp
Yavarí	LAGP	04°28' S 71°46' W	Tierra Firme	R. García (N. Pitman)
Allpahuayo-Mishana	QBL1	04°21'33" S 73°09'32" W	Tierra Firme	M. Ríos, N. Dávila (N. Pitman)
Allpahuayo-Mishana	QBL2	04°21'33" S 73°09'26" W	Tierra Firme	M. Ríos, N. Dávila (N. Pitman)
Allpahuayo-Mishana	AMA	03°56'82" S 73°25'43" W	White-sand	I. Mesones (P. Fine, R. García)
Allpahuayo-Mishana	AMB	03°56'62" S 73°24'67" W	White-sand	I. Mesones (P. Fine, R. García)
Allpahuayo-Mishana	AMC	03°56'52" S 73°24'42" W	White-sand	I. Mesones (P. Fine, R. García)
Allpahuayo-Mishana	AMD	03°56'30" S 73°26'20" W	White-sand	I. Mesones (P. Fine, R. García)
Upper Nanay	ANV	03°43'89" S 74°07'58" W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Upper Nanay	ANC	03°43'87" S 74°07'20" W	WS (chamizal)	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Tamshiyacu	TA1	03°59' S 73°04'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Tamshiyacu	TA2	03°59' S 73°04'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Tamshiyacu	TAC	03°59' S 73°04'W	WS (chamizal)	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Jenaro Herrera	JH1	04°51' S 73°36'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones, R. García
Jenaro Herrera	JH2	04°51' S 73°36'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones, R. García
Jenaro Herrera	JHC	04°51' S 73°36'W	WS (chamizal)	P. Fine, I. Mesones, R. García
Jeberos	JEB	05°18' S 76°16'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Morona	MOP	04°16' S 77°14'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Morona	MOB	04°16' S 77°14'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)

entre 3 326 individuos. Más aún, nuestro promedio de diversidad de parcelas fue de 43.5 especies por parcela, sugiriendo que incluso con más muestreo en otros bosques de arena blanca, el total de especies no subiría mucho más. En contraste, las parcelas NON contenían 1 569 especies, entre 8 321 individuos, con un promedio de 232 especies, aunque los totales de especies están con certeza inflados debido al alto número de morfoespecies en la hoja de datos. Pitman (2000) encontró 1 077 especies en total, entre 9809 individuos en total, en 15 parcelas en el Parque Nacional Yasuni, Ecuador, y el número promedio de especies/ha fue de 239. En Manu encontró 693 especies entre 8 291 individuos, con una diversidad al nivel de parcela de 171 especies.

La baja diversidad para las parcelas de AB ha sido reportada en la Amazonía oriental y central, habiendo estimado Anderson (1981) 25 especies de 10 cm dap por ha cerca de Manaus, Brasil. En Venezuela, un transecto de 0.1 ha de bosque de arena blanca tuvo 35 especies de 5 cm dap (el mismo tamaño de parcela y límite de diámetro que nuestro estudio) (Coomes and Grubb, 1996). En Guyana han sido reportadas 62 especies de árboles de 10 cm dap por ha (Ter Steege et al. 2000a). Reportes previos, cerca de Iquitos, mostraron totales de diversidad al nivel de parcelas de más de 100 especies para bosques de arena blanca (Gentry, 1986) (Ruokolainen & Tuomisto, 1995). Creemos que esta discrepancia resulta del hecho de que sus parcelas cubrieron más de un tipo de suelo, ya que Gentry (1986) usaba estrechos transectos de cinturón de 500 m de longitud, y Ruokolainen and Tuomisto (1995) reportan un porcentaje de arena en sus análisis de suelo de solamente el 80% para las parcelas de «arena blanca» cerca de Iquitos, y su lista de especies carece de muchas de las especies dominantes en nuestra hoja de datos de AB.

Las parcelas de AB, en el Perú, a menudo tienen una superposición substancial en composición de especies, y este patrón se mantiene tanto si uno compara parcelas adyacentes en el mismo bosque de AB, o bosques de AB tan distantes como Jeberos y Allpahuayo–Mishana (Figura 2). Más aún, entre las 37 especies que aparecen en la lista de las diez especies más comunes para cada uno de los seis sitios, 17 de ellas ocurren más de una vez, y cinco de ellas ocurren tres veces en diferentes sitios de AB (Tabla 2). Estas 37 especies dominan las parcelas de AB, y constituyen un increíble 70% de todos los individuos. (Tabla 2). Las diez primeras especies en las parcelas de AB fueron todas muy comunes, y constituyen más del 52% del total de individuos. En contraste, las diez primeras especies NON constituyeron el 13.4% del total. En 30 parcelas de 1 ha en el Parque Nacional Yasuni, Ecuador, y dentro y en los alrededores del Parque Nacional del Manu, Perú, las especies más comunes con un amplio margen fueron la palmera *Iriartea deltoidea*, que constituyó el 7.3% del total de árboles (Pitman, 2000). Es claro que los bosques de AB están dominados por un menor número de especies, y que esta dominancia es probablemente el principal factor condicionante del patrón de baja diversidad al nivel de parcela.

Nuestra conclusión preliminar, a partir de estos resultados, es que los bosques de arena blanca parecen tener baja diversidad, están dominados por un grupo de 17 especies, y que las parcelas de bosques de arena blanca, distantes cientos de kilómetros, son tan similares entre sí como lo pueden ser otras parcelas distantes apenas unos cientos de metros.

Superposición en composición de especies entre parcelas de arena blanca y de no arena blanca

Parcelas de AB y NON son diferentes unas de otras. Esto se ve reflejado en el hecho de que existen nombres locales para los bosques de arena blanca en cada país amazónico en que se encuentran (Anderson, 1981). Pero, ¿cuán diferentes son? Esta pregunta no tiene una respuesta clara porque, hasta donde sabemos, nadie ha formalizado un vocabulario estándar ni métodos estadísticos para definir rigurosamente la similitud entre comunidades con diferente composición de especies. El nivel de similitud entre los bosques de AB y NON que aquí reportamos depende de qué índice usamos para estimarla. La mayoría de las comparaciones entre AB-NON han usado hasta ahora el índice de Jaccard, y han reportado similitudes de 0.10-0.20 (Ruokolainen & Tuomisto 1998) (Duivenvoorden et al. 2001). Sin embargo, el índice Jaccard (= número de especies compartidas/número total de especies en una parcela A+ número total de especies en parcela B) puede dar valores que implican cambios extremadamente bajos cuando se comparan parcelas de baja diversidad con parcelas de alta diversidad. Por ejemplo, si uno compara una parcela A con 300 especies con una parcela B con 30, incluso si todas las 30 especies son compartidas, el índice de Jaccard calculará una similitud de menos de 0.10. Sin embargo, el índice corregido de Sorenson ²sim que usamos aquí está también lejos del ideal. Retrocediendo a nuestro ejemplo

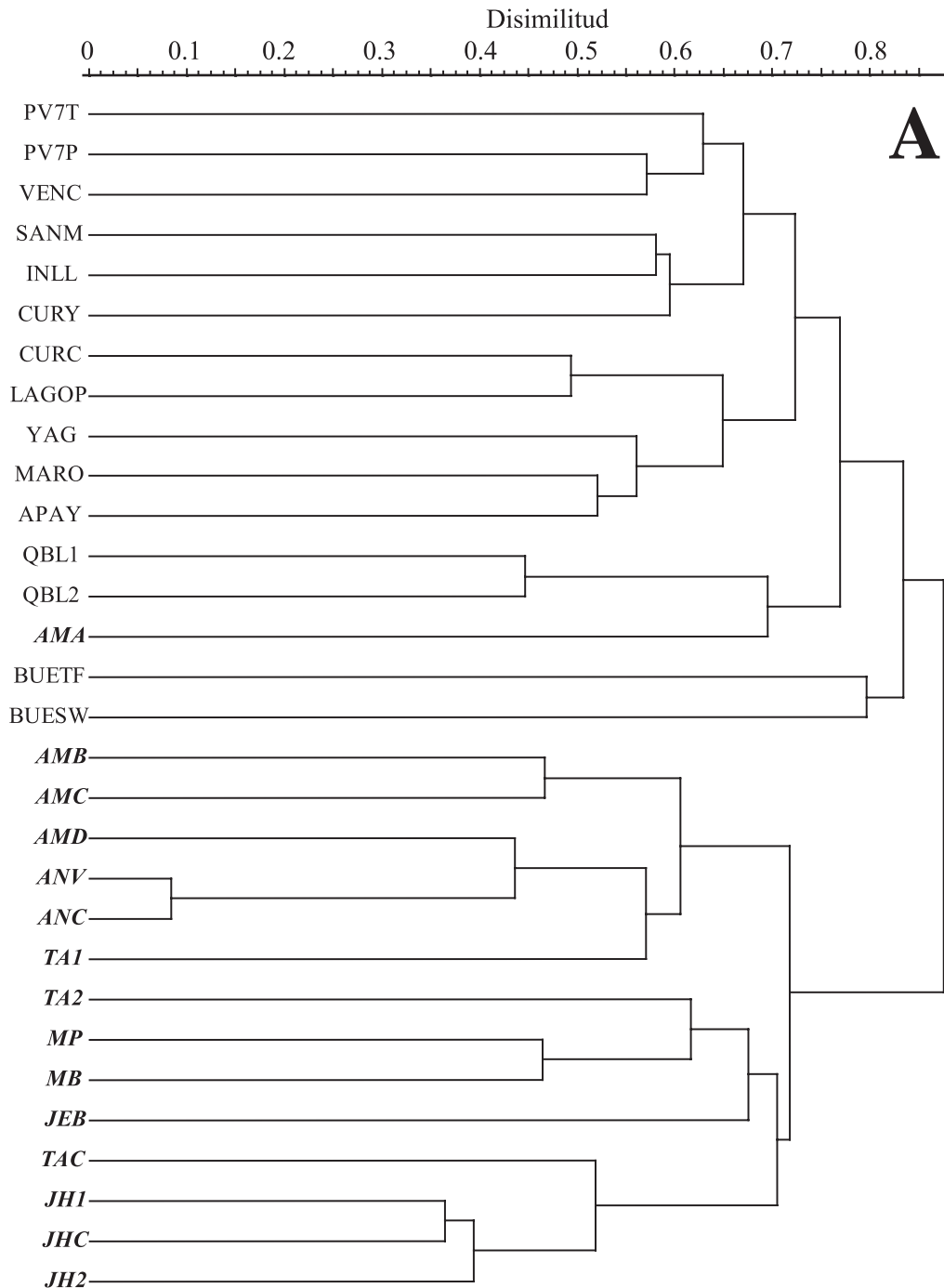
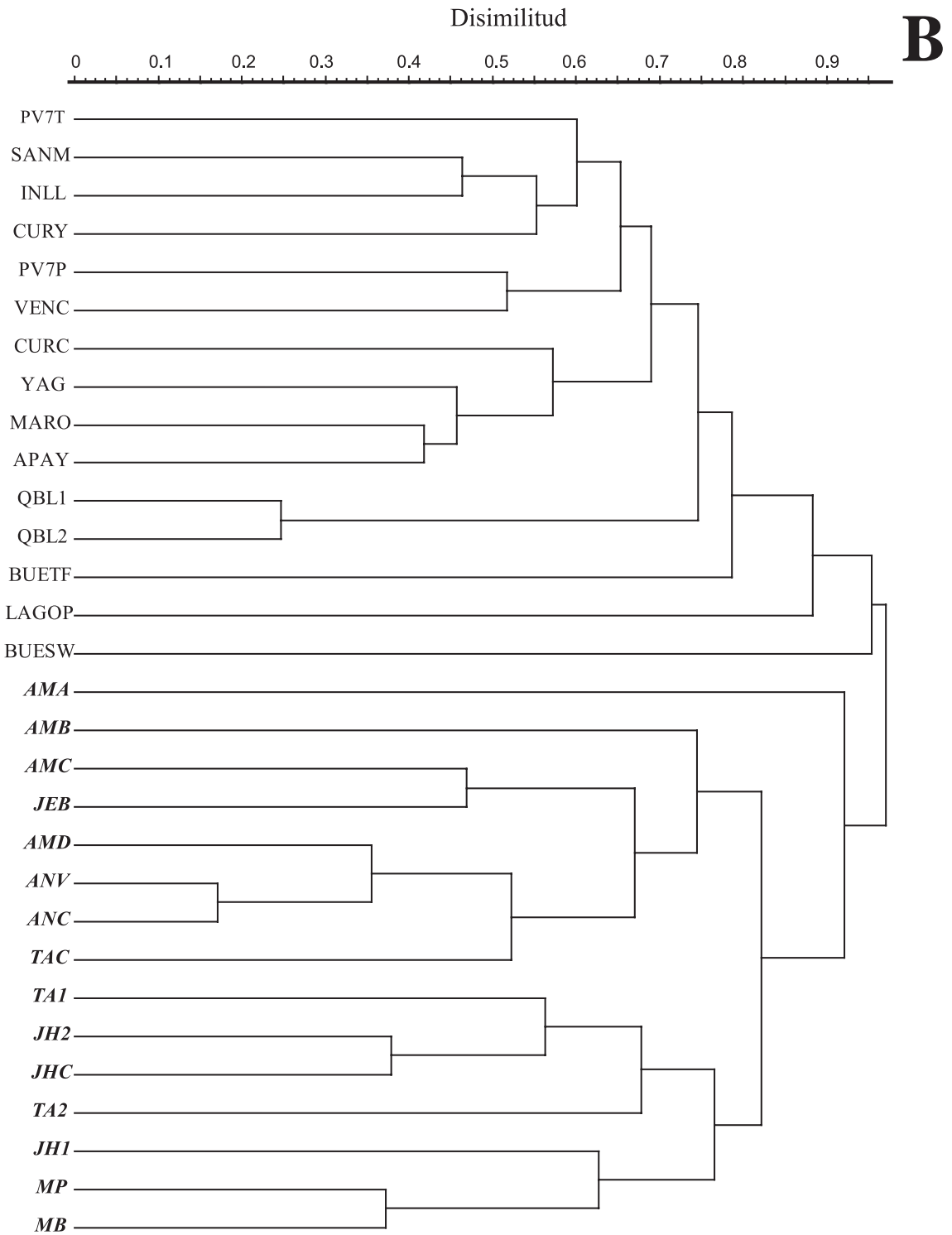


Figura 2: A) Análisis cluster, agrupación de vinculación-promedio («average-linkage clustering») usando los datos de presencia/ausencia (índice Sorensen modificado) de las 15 parcelas de AB y las 15 parcelas NON (de otros tipos de suelos) en Loreto, Perú. B) Análisis cluster, agrupación de vinculación-promedio usando los datos de presencia y abundancia (índice de Steinhaus) de las 15 parcelas de AB y las 15 parcelas NON (de otros tipos de suelos) en Loreto, Perú. Las letras mayúsculas de las parcelas en el dendrograma indican los sitios (ver Tabla 1). Las parcelas de AB están indicadas en cursivas negritas.



hipotético, la similitud de las dos parcelas sería de 1.00, aunque 270 de las 300 especies no ocurran en la parcela B. Mientras que el uso de la menor diversidad de especies como el punto de comparación es una mejora sobre el índice de Jaccard, la aceptación de este índice implica que tanto la baja como la alta diversidad de especies de las parcelas son resultado de algún factor extrínseco, en vez de que se deban a la dominancia competitiva de especies particulares. Si asumimos que todas las especies tienen la misma probabilidad de llegar a cada parcela, los patrones de recambio de las especies deberían ser evaluados comparando tanto la composición de especies como la dominancia particular de cada especie. Así, el índice de similitud de Steinhaus (que usa el número de individuos de las especies compartidas) parece ser la estimación más adecuada del recambio de especies entre estas tres alternativas.

Pitman (2000) encontró una similitud remarcable en la composición de especies entre Yasuní y Manu, bosques distantes en más de 2 000 km. Hubo 42 especies comunes a ambos bosques (con densidades de tallos de más de un individuo por ha). Él extrapola este patrón como una evidencia de que los bosques a lo largo y ancho del Amazonas eran predecibles, y dominados por una oligarquía de especies relativamente comunes. De modo interesante, solo dos de las 42 especies en esta lista (*Oenocarpus bataua* (Arecaceae) and *Micropholis venulosa* (Sapotaceae) y *Micropholis venulosa* (Sapotaceae) ocurren alguna vez en la hoja de datos de AB. Pero nuestros resultados no desmienten esta hipótesis, porque Manu y Yasuní están en suelos de arcilla relativamente fértiles (que cubren una amplia área en la Amazonía occidental) y nuestras parcelas estaban en arena blanca pobre en nutrientes (que cubre menos del 1% de la Amazonía peruana). En cambio, parece que las parcelas de AB están dominadas por una «oligarquía» propia (Tabla 2).

Tuomisto et al. (1995) sugieren que la Amazonía occidental está compuesta de más de 100 «biotopos» diferentes, cada uno de los cuales alberga una composición única de especies de plantas que se asocia estrechamente a las variables ambientales. Si el modelo de biotopos reflejase de forma apropiada los patrones de diversidad de los bosques amazónicos, uno podría predecir que cada parcela tendría una baja superposición en composición de especies, y que diferentes asociaciones de especies dominarían cada parcela. Mientras que encontramos que las parcelas de bosques de arena blanca son ciertamente bastante diferentes unos de otros (Figura 2), todas las seis localidades estuvieron dominadas por la misma asociación de especies (Tabla 2). Deberíamos enfatizar que nuestras parcelas fueron escogidas para incluir todas las diferentes clases de bosques de arena blanca, incluyendo tanto varillales como chamizales, áreas bien drenadas y áreas mal drenadas, etc. (c.f. García-Villacorta et al. 2003).

Nuestros resultados, junto con los de Pitman et al. (2001), pintan así un paisaje mucho más amplio de los hábitats boscosos de la Amazonía occidental. Los bosques de arena blanca, proclamados como el tipo más distintivo de bosque de tierra firme de la Amazonía (Anderson 1981, Gentry 1986) contienen todavía un número substancial de especies que también ocurren en suelos más fértiles. Incluso si usamos un criterio mínimo para comparar las parcelas de AB con las NON (considerando todas las morfoespecies de AB como endémicas a los bosques de AB), podríamos todavía encontrar más de un tercio de las especies de AB apareciendo en las parcelas NON. Creemos que los reportes previos de la baja superposición entre los bosques de arena blanca y los bosques de no arena blanca han sido subestimados de forma inapropiada por el uso del índice de Jaccard. Por ejemplo, si uno agrupa todos los datos de las 15 parcelas de AB y las 15 NON en una comparación AB vs. NON, el índice de Jaccard calcula una similitud de 0.12 entre AB y NON. Sin embargo, con los mismos datos, el α sim calcula una similitud de 0.46 entre los dos. Claramente, es indispensable que sea desarrollada una metodología estándar para comparar parcelas de baja y alta diversidad de especies antes que podamos evaluar, de forma apropiada, el nivel de similitud entre bosques de arena blanca y de no arena blanca.

Podemos concluir que, aunque los bosques de arena blanca son ciertamente «distintos» de los bosques sobre suelos más fértiles, son distintos debido a la baja diversidad y a la composición de sus especies dominantes, antes que debido a su composición general de especies.

¿Cuántas especies son endémicas a los bosques de arena blanca?

De las 217 especies en la hoja de datos de AB, 100 de ellas también ocurren en la hoja de datos NON, usando el criterio que elegimos para comparar las morfoespecies no estandarizadas. Sin embargo, sería prematuro etiquetar las 117 especies que no ocurren en la hoja de datos NON como endémicas a AB, habida cuenta de que 15 parcelas

Tabla 2: Las 12 familias más importantes en las 15 parcelas de arena blanca. Las letras C, V y B significan que la familia también está en una de las 12 listas más importantes de Colombia (Caquetá, Duivenvoorden et al. 1997), Venezuela (La Esmeralda, Coomes and Grubb, 1996); y Brasil (Manaus, Anderson, 1981).

Familia	Número de especies	Número de individuos	% total de individuos
Clusiaceae ^{CVB}	7	890	26.8
Malvaceae (s.l) ^{CV}	3	482	14.5
Fabaceae ^{CVB}	31	476	14.3
Sapotaceae ^{CVB}	12	154	4.6
Rubiaceae ^B	12	139	4.2
Sapindaceae	5	133	4.0
Elaeocarpaceae ^C	4	122	3.7
Arecaceae ^{CV}	7	120	3.6
Annonaceae	14	87	2.6
Myrtaceae ^{VB}	11	80	2.4
Euphorbiaceae ^{CVB}	7	78	2.3
Lauraceae ^{CV}	19	65	2.0
Otros (35)	85	498	15.0

NON son una muestra muy pobre de todos los hábitats diferentes a arena blanca que existen en la Amazonía occidental. Por tanto, hemos comparado nuestra lista de AB con la Flora Ecuatoriana publicada (Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador, Jorgensen & León-Yáñez, 1999). Los bosques de arena blanca nunca han sido reportados en el Ecuador; de este modo, si una especie de nuestra lista AB aparece en la flora del Ecuador, no debería ser considerada un endémico a AB. Hemos encontrado que 111 de las 217 especies ocurren en el Ecuador (usando el mismo criterio que arriba, hemos incluido las 29 morfoespecies de nuestra lista). Cuando estábamos compilando la lista del Catálogo del Ecuador con la lista de AB y NON, hemos encontrado que el número de endémicos a AB (especies que no ocurren ni en la hoja de datos NON ni en el Catálogo del Ecuador) ha sido reducido a 78 especies (36% del total) (ver Apéndice). Veintiuna especies adicionales de AB aparecieron en la lista NON, pero no en el Catálogo del Ecuador. Podría argüirse que se deben clasificar estas especies como especialistas facultativos de arena blanca, ya que muchas de ellas son extremadamente comunes en las parcelas de arena blanca, raras en las parcelas NON y no aparecen en absoluto en el Ecuador, donde la arena blanca está ausente. Por ejemplo, *Tachigali paniculata* (Fabaceae), que es la décima especie más común de AB, fue registrada 67 veces en las parcelas de AB (3 326 árboles), pero solamente tres veces en los 8 321 árboles en la hoja de datos NON.

Nuestra conclusión preliminar es que poco más de un tercio de las 217 especies son endémicas de arena blanca. Estas 78 especies no ocurren en las parcelas NON ni ocurren en el Catálogo de la Flora del Ecuador. Creemos que este es un estimado conservador, ya que muchas de las 29 morfoespecies colectadas en los bosques de AB probablemente son nuevas especies o endémicas de arena blanca de la Amazonía occidental. Por ejemplo, la 17ª especie más común en nuestras parcelas de arena blanca fue descrita recientemente como una nueva especie, *Tovomita calophyllophylla* (Clusiaceae) (García-Villacorta & Hamel, 2004). Una de las colectas de nuestros inventarios en Jeberos rindió un nuevo género para el Perú (*Hortia*, Rutaceae). Es importante recalcar cuán escasas son las colecciones de plantas hechas en cualquiera de los bosques de arena blanca en el Perú, especialmente en los bosques de arena blanca distantes de Iquitos.

Nos gustaría enfatizar que nuestro estimado de la superposición en composición de especies fue muy conservadora, ya que asumimos que las hojas de datos de AB y NON tenían el número máximo de morfoespecies en común. Más aún, podría haber unas cuantas especies crípticas escondidas en la hoja de datos, inflando artificialmente la superposición entre tipos de bosques. Por ejemplo, dos especies de *Protium* (Burseraceae), *P.*

calanense (encontrada en arena blanca) y *P. aracouchini* (nunca encontrada en arena blanca), son casi idénticas morfológicamente, y frecuentemente son agrupadas como una sola especie (Daly, 1987). Descubrimos que estas dos especies tenían una divergencia en la secuencia molecular que es substancialmente grande (>3%), más grande que muchos otros pares estrechamente relacionados de especies morfológicamente distintas dentro del género *Protium*. En esta misma línea, hay tres especies en nuestra lista que sugerimos deberían ser investigadas por diversidad críptica, y cuyos grupos deberían ser objeto de un análisis de filogenia molecular, *Ferdinandusa chlorantha* (Rubiaceae), *Euterpe catinga* (Arecaceae) y *Dendropanax umbellatus* (Araliaceae). Estas tres especies son potencialmente endémicas de AB y no ocurren en ninguna de las parcelas NON. Lo que es más intrigante acerca de estas tres especies es que el Catálogo del Ecuador las reporta como ausentes de los bosques amazónicos de tierras bajas. *Ferdinandusa* y *Euterpe* son reportadas solamente de grandes elevaciones en los Andes (1000-1500 m), mientras que *Dendropanax* es reportada de la costa pacífica, al otro lado de los Andes.

Comparando los bosques de arena blanca del Perú con los de la Amazonía oriental

Diez de las doce familias más comunes de los bosques de arena blanca del Perú aparecen en las listas de las familias más importantes en los bosques de AB más al este, de acuerdo a fuentes publicadas en Colombia, Brasil y Venezuela (Tabla 3). Una familia en particular, la Clusiaceae, domina los bosques de arena blanca a lo largo y ancho de la Amazonía. A diferencia de la familia Frabaceae, que domina en todas partes de la Amazonía (Gentry, 1988), la familia Clusiaceae no aparece entre las 12 primeras familias en las parcelas en suelos no de arena blanca, sugiriendo que hay algo en el sustrato de arena blanca que promueve altas poblaciones de árboles de Clusiaceae.

Tabla 3: Las diez especies más dominantes para cada sitio en la Figura 1. El número de parcelas de cada sitio está en paréntesis al lado del nombre del sitio. Especies en negrita están en la lista por más que un sitio.

Morona (2)		
Arecaceae	Euterpe catinga	41
Fabaceae	Tachigali paniculata	35
Monimiaceae	Siparuna guianensis	28
Sapotaceae	Chrysophyllum sanguinolentum ssp. sanguinolentum	17
Fabaceae	Maclobium microcalyx	17
Sapindaceae	Matayba inelegans	16
Myristicaceae	Virola calophylla	12
Humiriaceae	Sacoglottis ceratocarpa	12
Annonaceae	Oxandra aff. asbeckii	9
Euphorbiaceae	Hevea guianensis	9
Jeberos (1)		
Fabaceae	Parkia igneiflora	31
Icacinaceae	Emmotum floribundum	26
Sapotaceae	Chrysophyllum sanguinolentum ssp. sanguinolentum	25
Apocynaceae	Macoubea sprucei	16
Aquifoliaceae	Ilex aff. andarensis	14
Euphorbiaceae	Hevea guianensis	14
Sapindaceae	Matayba inelegans	14
Clusiaceae	Tovomita calophyllophylla	13
Sapotaceae	Pouteria lucumifolia	11
Sapotaceae	Pouteria cuspidata ssp. cuspidata	11

Jenaro Herrera (3)

Clusiaceae	Caraipa tereticaulis	164
Clusiaceae	Hapocalthra cordata	77
Clusiaceae	Calophyllum brasiliense	70
Myrtaceae	Marlierea caudata	26
Rubiaceae	Platycarpum orinocense	26
Burseraceae	Protium subserratum ssp. subserratum	25
Annonaceae	Bocageopsis canescens	25
Sapindaceae	Cupania diphylla	19
Monimiaceae	Siparuna guianensis	19
Clusiaceae	Tovomita calophyllophylla	17

Tamshiyacu (3)

Clusiaceae	Caraipa utilis	209
Clusiaceae	Hapocalthra cordata	125
Malvaceae sl	Pachira brevipes	92
Clusiaceae	Caraipa tereticaulis	33
Sapindaceae	Matayba inelegans	21
Rubiaceae	Platycarpum orinocense	21
Fabaceae	Tachigali paniculata	11
Clusiaceae	Tovomita calophyllophylla	11
Fabaceae	Macrolobium sp. 2	11
Elaeocarpaceae	Sloanea robusta c.f.	11

Alto Nanay (2)

Malvaceae sl	Pachira brevipes	96
Clusiaceae	Caraipa utilis	73
Elaeocarpaceae	Sloanea robusta c.f.	68
Fabaceae	Dicymbe uaiparuensis	58
Sapindaceae	Cupania diphylla	37
Rubiaceae	Ferdinandusa chlorantha	23
Arecaceae	Mauritiella armata	17
Fabaceae	Macrolobium microcalyx	13
Araliaceae	Dendropanyx palustris	12
Fabaceae	Dimorphandra macrostachya ssp. glabrifolia	12

Allpahuayo-Mishana (4)

Malvaceae sl	Pachira brevipes	271
Clusiaceae	Caraipa utilis	53
Fabaceae	Dicymbe uaiparuensis	48
Araliaceae	Dendropanyx umbellatus	30
Arecaceae	Euterpe catinga	26
Fabaceae	Tachigali ptychophysco	22
Sapotaceae	Chrysophyllum sanguinolentum ssp. sanguinolentum	22
Fabaceae	Parkia igneiflora	21
Elaeocarpaceae	Sloanea robusta c.f.	20
Rubiaceae	Pagamea guianensis	17

Para poder examinar la similitud en las parcelas de AB del Perú con parcelas de AB en la Amazonía oriental y central y en las Guayanas, se necesita comparar listas completas de especies, pero hasta donde sabemos, no hay un solo registro publicado de una lista del nivel de parcela en bosques de arena blanca en la Amazonía oriental o en las Guayanas. Adicionalmente, la mayoría de nuestras comparaciones de herbario fueron llevadas a cabo en el Field Museum (F) y en el Missouri Botanical Garden (MO), que tienen extensas colecciones de árboles de la Amazonía occidental, pero no poseen tantas colecciones de áreas de bosques de arena blanca en la Amazonía central y oriental. Es bastante posible que muchas especies de arena blanca (pero más probablemente morfoespecies sin nombrar) sean las mismas en los bosques de arena blanca del Perú y los bosques de arena blanca localizados más al este. Ciertamente, especies de nuestra lista de AB como *Mauritia carana* (Arecaceae) han sido reportadas de bosques de AB en Colombia, Brasil y Venezuela (Anderson, 1981) (Coomes & Grubb, 1996) (Duivenvoorden et al. 2001). Por otro lado, incluso en la cuenca del río Negro ha sido reportado que los bosques de arena blanca son extremadamente disímiles en composición (Anderson, 1981). De este modo, la caracterización de la flora de AB en Sudamérica sigue siendo una avenida de estimulante investigación para el futuro.

Conservación de bosques amazónicos: El objeto de los esfuerzos de futuras investigaciones botánicas

La mayor parte de la investigación botánica actual en la Amazonía está centrada en un creciente número de inventarios de árboles (Ter Steege et al. 2003). Mientras que acumular datos sobre regiones en las que no se han realizado colectas es un objetivo ciertamente laudable, se necesita poner mucha atención para comprender la diversidad de parcelas de árboles que han sido ya inventariadas. La mayoría de esos árboles languidecen como morfoespecies sin identificar, o simplemente como especies nombradas de forma trágica o dudosa de géneros y familias sin especialistas taxonómicos en la actualidad (por ej. Nyctaginaceae). ¿Cómo podemos comparar extensas redes de parcelas a través de un continente entero cuando apenas tenemos una pequeña idea de las identidades de las especies de árboles? Son las especies de apariencia similar especialistas crípticos de hábitat o endémicas locales? ¿O algunos taxones morfológicamente distintos están exhibiendo plasticidad fenotípica? Estas últimas cuestiones solamente pueden ser contestadas con monografías sistemáticas asociadas con estudios de filogenia molecular y genética de poblaciones, aunque solamente un puñado de grupos de árboles tropicales es actualmente el objeto de cualquier programa de investigación activa en algún laboratorio.

Conclusiones

Nosotros tenemos ahora una base de datos preliminar con la que podemos describir la flora arbórea de los bosques sobre arena blanca del Perú. Los bosques de arena blanca son diferentes de otros bosques amazónicos en tierra firme, en buena medida debido a su baja diversidad al nivel de parcela y a la dominancia por un grupo de 17 especies que agrupan a la mayoría de todos los individuos. Esperábamos que la flora de arena blanca estuviese compuesta principalmente por especialistas de arena blanca, ya que la arena blanca es extremadamente pobre en nutrientes en relación con otros suelos de tierra firme en la Amazonía. Por un lado, nuestra predicción se cumplió, ya que la mayoría de los individuos en las parcelas de AB son endémicos a los bosques de AB, o al menos mucho más comunes en las parcelas de AB que en las parcelas NON («especialistas facultativos en AB»). Por otro lado, fue sorprendente que fuesen encontradas en las parcelas de AB tantas especies diferentes de árboles comunes en otros tipos de suelos más fértiles. Mientras que sus números podrían estar posiblemente inflados debido a la diversidad críptica, parece aceptable estimar que alrededor de la mitad del número total de especies que encontramos en todas las parcelas de AB se debe a las especies más comunes en otros suelos. Nosotros especulamos que muchas especies poseen rasgos que les permitan la supervivencia en suelos de arena blanca, pero muy pocas especies poseen rasgos que les permitan llegar a ser dominantes. Este fenómeno resulta, en el patrón que encontramos, de escasa superposición en composición de especies entre las parcelas NON y AB, de especies que fueron comunes en AB, paralela con una superposición substancial de especies de parcelas NON y AB que fueron raras en las parcelas de AB y estuvieron presentes en las parcelas NON.

PARTE DOS. La contribución de la heterogeneidad edáfica a la evolución y diversidad de los árboles Burseraceae en la Amazonía occidental

Introducción

Muchos autores han propuesto que la gran diversidad de hábitats contribuye a la gran riqueza de especies en los bosques tropicales (Gentry, 1981; 1986; 1988) (Tuomisto et al. 1995; 2003) (Clark et al. 1998; 1999) (Condit et al. 2002). Ciertamente, las evaluaciones han documentado cambios substanciales en la composición de especies de árboles a través de hábitats y han correlacionado estos cambios con diversas condiciones abióticas, por ejemplo, la altitud, el tipo de suelo o la gradiente pluvial (Gentry, 1986; 1988) (Tuomisto et al. 1995) (Ruokolainen et al. 1997) (Davies et al. 1998) (Webb & Peart, 2000) (Potts et al. 2002) (Pyke et al. 2002). Las evaluaciones por sí mismas, sin embargo, no han sido capaces de ilustrar cómo la heterogeneidad ambiental podría contribuir a la diversificación. La hipótesis de que la heterogeneidad ambiental realmente conduce a la especialización por hábitat en plantas, no ha sido probada rigurosamente con datos sobre la especificidad de plantas individuales a un hábitat particular en una región entera, a la par con las relaciones filogenéticas de árboles especialistas de hábitats en los bosques húmedos tropicales. Tal aproximación es crítica para probar las conexiones causales de los patrones ecológicos de asociación de hábitats con la base evolutiva de la especialización en un hábitat (Ricklefs & Schluter, 1993).

Aquí mapeamos la asociación de hábitat dentro de una filogenia de un clado diverso de árboles amazónicos, para evaluar el papel de la heterogeneidad ambiental en el origen de la diversidad regional de este grupo. Si la especialización por hábitat no es conductora de la diversificación en un clado, esperamos encontrar, o bien que la mayoría de las especies estarán asociadas con más de un hábitat, o bien que los especialistas de hábitat estarán agrupados filogenéticamente entre ellos (esto es, son los parientes más cercanos entre sí). En este último caso, la evidencia podría ser consistente con una hipótesis de que la especialización por hábitat causó la división inicial de los linajes, pero que la mayor parte de los eventos de diversificación subsiguientes fueron causados por eventos alopatricos vía dispersión y/o vicarianza. Por el contrario, si encontramos que los especialistas de hábitat han evolucionado repetida e independientemente, esto podría señalar a un rol más recientemente y activo de la heterogeneidad ambiental en el proceso de diversificación.

Examinamos la contribución de la especialización por hábitat a la diversidad regional de ocho bosques extendidos en más de 2 000 km a lo largo de la Amazonía occidental e incluyendo tres hábitats edáficos encontrados en toda la tierra firme en la cuenca amazónica: bosques de arena blanca, bosque de terraza (también conocidas como de arena marrón), y bosques de arcilla. Las composiciones de especies de plantas son distintivas en cada uno de esos hábitats a lo largo de los trópicos, definida como una mayor superposición en composición de especies en parcelas localizadas dentro de cada uno de los hábitats que entre ellos (Ashton, 1976) (Guillamet, 1987) (Tuomisto et al. 1995) (Swaine, 1996) (Ruokolainen et al. 1997) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998) (Daly & Mitchell, 2000) (Ter Steege et al. 2000a; 2000b) (Potts et al. 2002). Un componente importante de esta flora en la cuenca amazónica pertenece a la tribu Protieae de las Burseraceae (Daly, 1987) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998) (Pitman, 2000). Nosotros, por tanto, escogimos este grupo monofilético para investigar la especialización edáfica.

Preguntamos primero hasta qué grado cada especie de la Amazonía occidental de las Protieae podría ser clasificada como especialista edáfica, y qué hábitat edáfico particular ocupa. Luego hemos reconstruido una filogenia con base molecular de la especie, y hemos mapeado la asociación de hábitat en la filogenia para preguntarnos cuántas veces la especialización por hábitat ha evolucionado independientemente en el clado.

Organismos de estudio

La monofilia de la tribu Protieae Engl., consistente en los géneros *Protium* (ca. 120 spp.), *Crepidosperrum* (5 spp.), y *Tetragastris* (9 spp.) ha sido sustentada por el análisis filogenético (Clarkson et al. 2002) (Weeks et al. 2005). La base morfológica para separar estos géneros es débil (Daly 1987; 1989), de modo que todos son incluidos en este estudio. Las especies de *Crepidosperrum* y *Tetragastris* están restringidas a los Neotrópicos, mientras que aquellas de *Protium* son pantropicales, con siete especies reconocidas en los Paleotrópicos. Hemos muestreado 35 de las cerca de 40 especies de Protieae que se conoce ocurren en las tierras la Amazonía baja occidental, y todas las especies encontradas en nuestros inventarios forestales. Estas incluyen tres especies

de *Crepidospermum*, una especie de *Tetragastris*, y 31 de cerca de 70 especies de *Protium* conocidas de la Amazonía. En nuestro estudio filogenético hemos incluido una especie de América Central, una especie de Madagascar, y tres especies de las Guayanas. Este esfuerzo abarca todas las secciones reconocidas de *Protium* (Daly, 1987; 1989; 1992) (Harley & Daly, 1995).

Hábitats

El bosque de tierra firme en la Amazonía no puede ser considerado un solo hábitat homogéneo (Tuomisto et al. 1995). Para examinar la especificidad de hábitat para las Protieae, evaluamos tres hábitats edáficos comunes que, según se ha informado, albergan floras distintas en la Amazonía: bosques de arena blanca, bosques de terrazas, y bosques de arcilla (Anderson, 1981) (Guillamet, 1987) (Tuomisto et al. 1995) (Ruokolainen et al. 1997) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998) (Daly & Mitchell, 2000) (Ter Steege et al. 2000a; 2000b). Los diferentes orígenes de la arena blanca, las formaciones de terrazas y los suelos de arcilla resultan de la compleja historia geológica de la Amazonía occidental, que incluye repetidas incursiones marinas y eventos tectónicos masivos; estos últimos culminaron en el levantamiento de la cordillera de los Andes y produjeron grandes cambios en la dirección de los principales sistemas fluviales de la región (Räsänen, 1987) (Hoorn, 1993; 1994) (Burnham & Graham, 1999).

La arena blanca se deriva de sedimentos erosionados de arenisca de origen Precámbrico, que fueron depositados por ríos que drenaban al oeste antes del levantamiento de los Andes. Compuestas principalmente por cuarzo, carecen casi por completo de nutrientes (Huber, 1995) (Ter Steege et al. 2000a). Estas formaciones ocurren en pequeños parches en la Amazonía occidental; es una cuestión abierta si la mayoría de estos depósitos son en el presente remanentes en su localización pre-andina, o si han sido transportados subsiguientemente por sistemas fluviales más recientes (Jukka Salo, pers. comm.). En la Amazonía occidental, los bosques de arena blanca aparecen en islas pequeñas, raramente más extensas que unos pocos kilómetros cuadrados, excepto en la cuenca del río Negro, donde se reporta que son bastante extensos (10-100 km²) (Huber, 1995). En conjunto, comprenden aproximadamente el 3% del área total de la cuenca Amazónica (Ter Steege et al. 2000a). El bosque de arena blanca, también conocido como caatinga amazónica, es quizás el hábitat edáfico más distintivo florísticamente de la Amazonía, con muchas especies endémicas (Anderson, 1981). La extrema pobreza de nutrientes (Medina & Cuevas, 1989) (Coomes, 1997) (Coomes & Grubb, 1998), causa que los árboles tengan un dosel reducido en relación con otros tipos de suelos, contribuyendo a la apariencia física única de estos bosques. Las formaciones de arena blanca se diferencian fácilmente de las formaciones de terrazas gracias a su color blanco o blanco grisáceo, y al contenido casi puro de arena cuarcítica.

Las formaciones de terrazas se derivan de arenas y gravas de origen andino depositadas por ríos del Plioceno y del Pleistoceno después del levantamiento andino (Hoorn, 1993; 1994). Estos suelos son arenosos, mezclados con algo de barro, limo y arcilla. Tienen color marrón, naranja o amarillo, y a menudo se los llama en la literatura suelos de «arena marrón» (Tuomisto & Ruokolainen, 1994) (Ter Steege et al. 2000a). Dado que los suelos de terraza frecuentemente incluyen muchos tipos de sedimentos diferentes a la arena, nos referiremos a ellos a lo largo del texto como suelos de terraza. Estos suelos tienen similar retención de nutrientes a los suelos de arena blanca, pero tienen una disponibilidad mayor de nutrientes, y son de algún modo intermedios en fertilidad entre los suelos de arena blanca y los de arcilla (Kauffman et al. 1998) (Ter Steege et al. 2000a). Aunque recientes en origen, ha habido probablemente grandes áreas en la Amazonía occidental cubiertas por suelos de apariencia y fertilidad similares antes del levantamiento de los Andes (Struwe et al. 1997).

Los suelos de arcilla de la Amazonía occidental (conocidos como la formación Solimoes o Pebas) se han originado por la erosión de las rocas metamórficas cretáceas que quedaron expuestas durante el levantamiento de los Andes (Hoorn, 1993). La deposición de sedimentos ocurrió en pantanos y lagos someros, así como en estuarios causados por las intrusiones marinas desde el Caribe, como indican los fósiles marinos y el polen de mangles encontrados cerca de Iquitos. Las arcillas de la formación Pebas ocupan topográficamente las áreas más bajas, habiendo sido depositados encima de ellas los suelos de las terrazas más recientes. Las arcillas de la formación Pebas son típicamente de color gris, púrpura o rojo. Estas arcillas tienen un contenido de nutrientes más alto en relación con los otros dos tipos de suelos, y tienen una capacidad de retención de nutrientes más alta, debido a la mayor capacidad de intercambio de cationes de la arcilla (Duivenvoorden, 1995) (Kauffman et al. 1998) (Ter Steege et al. 2000a).

Bosques muestreados

Hemos muestreado seis bosques en el departamento de Loreto, Amazonía norperuana (Figura 1), y uno en el Parque Nacional Yasuní, en la Amazonía ecuatoriana. La especialización edáfica entre especies de *Protieae* fue estudiada intensivamente en la Reserva Nacional Allpahuayo – Mishana, al suroeste de Iquitos, Perú (Figura 3). Esta reserva comprende mayormente bosques de tierra firme que son un mosaico de hábitats de arena blanca, terrazas y arcilla (Vásquez, 1997). También visitamos otros seis bosques en la Amazonía noroccidental, para investigar si las asociaciones edáficas encontradas entre las especies en Allpahuayo–Mishana son congruentes con hábitats a cientos de kilómetros de distancia. En todos los bosques citados arriba colectamos todos los árboles de *Burseraceae* que encontramos, y los especímenes voucher de todas las especies fueron depositados en los herbarios del New York Botanical Garden (NY), y/o el Field Museum of Natural History (F) y la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (AMAZ). Para añadir datos sobre la asociación de hábitat en las *Protieae* en la Amazonía occidental, Nigel Pitman contribuyó con una lista de especies de *Protieae* de su red de 13 parcelas de una hectárea estandarizadas taxonómicamente y establecidas por John Terborgh, Percy Núñez y otros en el bosque de tierra firme del interior y del área de influencia del Parque Nacional Manu, en el suroccidente del Perú.

Especificidad de hábitat y distribución de *Protieae*

Fueron determinadas las asociaciones de hábitat de *Protieae* con bosques de arena blanca, terraza y arcilla en 67 parcelas, en 18 sitios diferentes dentro de Allpahuayo – Mishana para cada uno de los tres hábitats (28 parcelas, 9 sitios en arena blanca, 5 sitios en arena marrón, y 24 parcelas, 6 sitios en arcilla). Cada sitio incluyó un máximo de cuatro parcelas. Los sitios nunca estuvieron a menos de 100 m de distancia entre sí, y los 18 sitios estuvieron distribuidos dentro de un área de 1 500 ha (Figura 3). Las parcelas fueron de 1 000 m² de tamaño, y rectángulos de 20 X 50 m (todas las parcelas de arena blanca y terraza, y la mitad de las parcelas de arcilla) o cinturones de 200 X 5 m (dado que la mitad de los sitios de arcilla ocurren como fajas a lo largo de quebradas). Fueron marcados en cada parcela todos los individuos de más de 0.5 m en altura de los géneros *Protium*, *Crepidospermum*, y *Tetragastris*, identificados y colectados si fue necesario. Representantes de cada especie fueron colectados como vouchers para extracción de DNA.

Para caracterizar el grado de la especificidad de hábitat en cada especie, usamos el Test Exacto de Fisher con los datos de presencia/ausencia de cada especie para todas las parcelas. Este test evita el problema de que los árboles a menudo ocurren en patrones espaciales noindependientes (Clark et al. 1999) (Plotkin et al. 2000) (Harms et al. 2001), y es muy conservador para muestras de tamaño pequeño (Zar, 1999). Fuimos así capaces de incluir todas las (cuatro) especies más raras, excepto una en el análisis estadístico. Fue analizada la asociación de cada especie con cada uno de los tipos de hábitat, y el Test Exacto de Fisher da valores de significancia tanto para asociación como para la no-asociación con cada hábitat particular. Las asociaciones de hábitat observadas en la reserva fueron también examinadas en otros siete bosques y se colectaron muestras de todas las especies de *Burseraceae* en cada tipo de hábitat de cada bosque para determinar si la especificidad de hábitat permanecía constante a través del rango de la especie. Adicionalmente, con el muestreo adicional fuimos capaces de señalar las asociaciones de hábitat para las cuatro especies raras en Allpahuayo–Mishana. En el Parque Nacional Yasuní, en el Ecuador, el tercer autor colectó una muestra en gel de sílice para cada especie de *Protieae* encontrada en la Parcela de Dinámica de Bosques de 50 ha.

Estudio filogenético: genes usados en métodos de análisis y secuenciamiento

Fueron secuenciadas para análisis filogenético la región espaciadora transcrita interna (ITS, según siglas en inglés) y la región espaciadora transcrita externa (ETS) de la región de repetición del DNA nuclear ribosomal (ver Fine et al. 2005 para métodos detallados). Fuimos capaces de secuenciar 35 especies por secuencias ITS y 25 especies por secuencias ETS. El análisis combinado incluyó 40 especies; 30 de estas fueron secuenciadas tanto por ITS como por ETS, y en ocho de las cuales fuimos capaces de obtener solamente secuencias ITS, y en otras dos fuimos capaces de obtener solamente secuencias ETS.

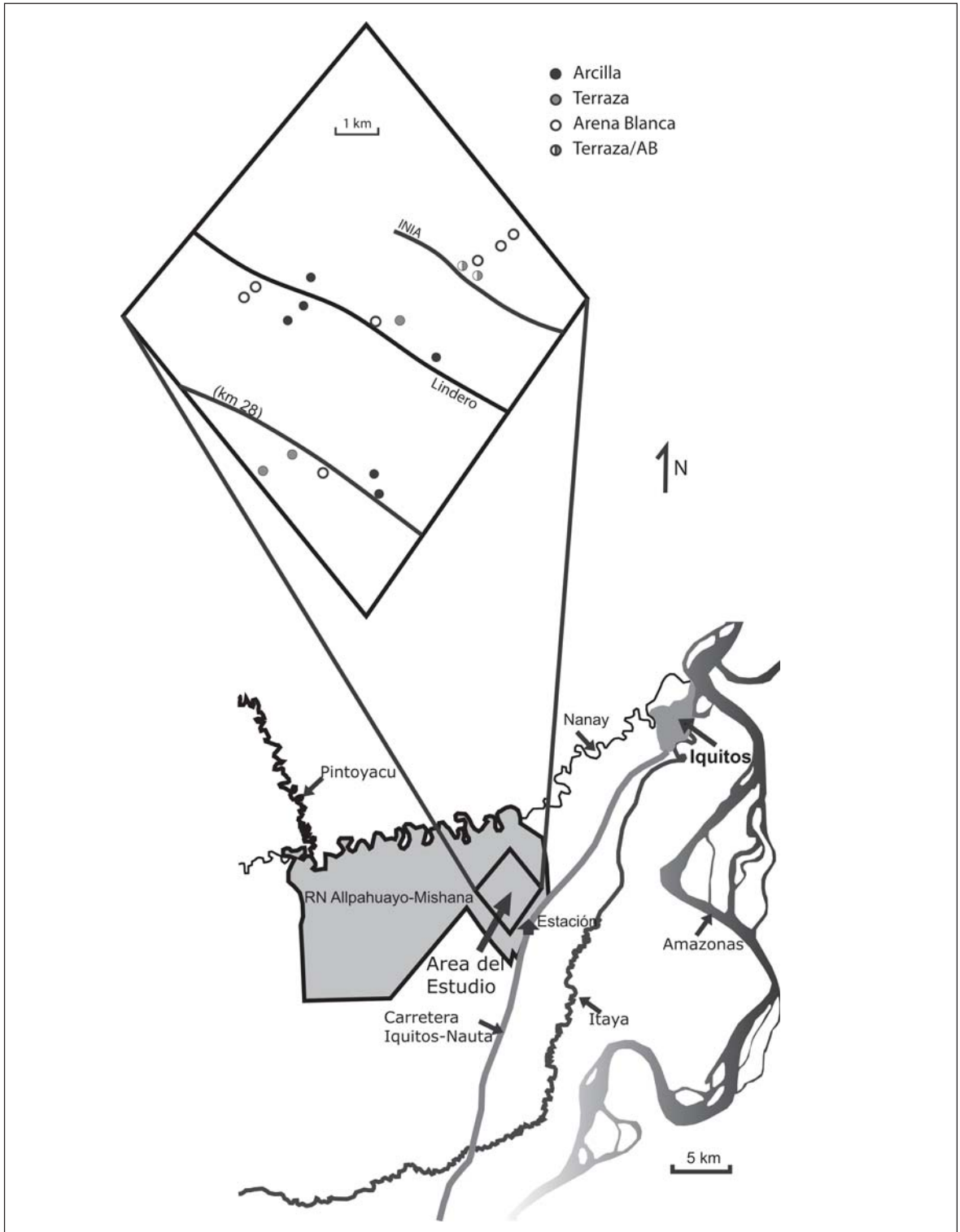


Figura 3: Mapa de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana cerca de Iquitos. El diamante detalla el área de los 18 sitios para los inventarios de las Burseraceae. Los círculos negros, grises y blancos representan sitios que son de arcilla, terraza y arena blanca, respectivamente.

Para 12 de las 40 especies fueron secuenciados entre dos y cuatro especímenes por especie. Los especímenes identificados como la misma especie fueron realmente los parientes más cercanos entre sí, y las accesiones siempre se diferenciaron entre 0-1% de divergencia de secuencia no corregida para ITS o ETS. Por tanto, para los análisis combinados, fue usada solamente una accesión por especie para reducir el tiempo del análisis.

Usamos tres especies de *Bursera* como grupos externos, porque *Bursera* fue identificada entre los parientes más cercanos de *Protium*, *Crepidospermum* y *Tetragastris* en un análisis filogenético reciente (Weeks et al. 2005). Hemos descargado secuencia de DNA de *Bursera* por ITS del GenBank (AF080024, AF080026, AF080030) así como las secuencias ETS publicadas en Weeks et al. (2005) para incluirlas en nuestro alineamiento de secuencia y análisis filogenético.

Evolución de la asociación de suelos

La asociación de hábitat en plantas resulta de un conjunto complejo de caracteres correlacionados, todos los cuales pueden ser considerados en conjunto con un rasgo extrínseco de una especie (c.f. Webb et al. 2002). Para cada especie, la asociación de suelos fue puntuada como un carácter discreto: arena blanca (varillal) (V), terraza (T), arcilla (A) o cualquier combinación de los tres. El número de cambios fue mapeado en un árbol de consenso estricto de los 55 árboles más parsimoniosos. Las reconstrucciones asumieron la parsimonia de Fitch y la optimización de transformación acelerada (ACCTRAN). Favoreciendo reversiones sobre paralelismos, se considera que ACCTRAN es la aproximación más conservadora para estimar los orígenes independientes de rasgos (Maddison & Maddison, 2001).

Resultados y discusión

La mayoría de las especies de Proteaceae son especialistas de hábitat: especificidad de hábitat en Allpahuayo – Mishana.

Hemos encontrado 1 158 individuos de 29 especies diferentes de árboles de *Crepidospermum*, *Protium* y *Tetragastris* en nuestras 67 parcelas en Allpahuayo–Mishana (Tabla 4). Veinticinco especies ocurrieron en un número insuficiente de parcelas para evaluarlas con los Tests Exactos de Fisher. De estas 25 especies, 21 estuvieron asociadas de forma significativa con un solo hábitat, tres estuvieron asociadas con dos hábitats, y una no estuvo asociada de forma significativa con un hábitat (asociándose con otros dos por defecto). De las especialistas de hábitat, una especie fue especialista de arena blanca, 10 fueron especialistas de terraza, y 10 fueron especialistas de arcilla. Dos de las cuatro no especialistas estuvieron asociadas con suelos de arcilla y terraza, y dos estuvieron asociadas con suelos de arena blanca y terraza. Aunque tres especies fueron encontradas en suelos de arena blanca, terraza y arcilla, ninguna de las tres estuvo significativamente asociada con al menos uno de estos tipos de hábitat. Adicionalmente, individuos maduros de estas tres especies nunca fueron encontrados en parcelas de hábitat no asociado (Tabla 4). Así, ninguna especie fue clasificada como generalista completa (asociada con los tres hábitats), y ninguna especie fue asociada con la combinación de hábitats de arcilla y arena blanca.

Especificidad de hábitat en la Amazonía occidental

En total, incluyendo Allpahuayo–Mishana y todos los demás bosques evaluados en la Amazonía occidental, hemos colectado 35 especies en total de *Crepidospermum*, *Protium* y *Tetragastris*, añadiendo seis nuevas especies a nuestro total de Allpahuayo–Mishana (Tabla 5). Comparando los resultados de Allpahuayo–Mishana con los otros siete bosques de la Amazonía occidental en la Figura 1 (más Yasuní y Manu), 21 de las 25 especies que también ocurrieron en los otros bosques fueron colectadas en los mismos hábitats con los que fueron asociadas estadísticamente en Allpahuayo–Mishana. Cuatro de estas especies fueron encontradas en hábitats adicionales, aunque tres de ellas, *Protium hebetatum*, *P. trifoliolatum* y *P. guacayanum*, fueron también encontradas en hábitat de terraza en Allpahuayo – Mishana, pero no estuvieron asociadas significativamente con él. Hemos añadido entonces la asociación de terraza a estas especies para el puntaje de caracteres (Tabla 4). La cuarta especie, *P. opacum*, fue colectada en dos bosques diferentes de arena blanca. En cada caso fue colectado solamente un individuo, y *P. opacum* no fue designada como asociada con arena blanca, debido a que

Tabla 4: Asociaciones de hábitat en Allpahuayo-Mishana. Números en negritas (los números de parcelas en que una especie fue colectada) son asociaciones positivas y significativas con un tipo de hábitat (prueba Fisher’s Exact), y * indica el nivel de significancia (* <0.05, ** <0.01, ***<0.001). Los * sin negrita indican asociaciones negativas que son significativas (prueba Fisher’s Exact). NS = NO SIGNIFICATIVA.

	Hábitat			Total parcelas	Total árboles	Asociación edáfica
	Varillal	Terraza	Arcilla			
# Parcelas	28	15	24	67	1157	
ESPECIES						
<i>Protium heptaphyllum ssp ulei</i>	10***	0	0**	10	75	V
<i>Protium rubrum</i>	1	0	0	1	1	raro, NS
<i>Protium calanense</i>	6	4	0**	10	47	(V/T)
<i>Protium subserratum ssp subserratum</i>	20*	12*	4***	36	225	V/T
<i>Crepidospermum pranceii</i>	0	3**	0	3	3	T
<i>Protium altsonii</i>	0*	4*	3	7	8	T
<i>Protium crassipetalum</i>	0***	11***	2	13	45	T
<i>Protium decandrum</i>	0	4**	0	4	16	T
<i>Protium divaricatum ssp krukoffii</i>	0	4**	0	4	8	T
<i>Protium ferrugineum</i>	3*	10***	6	19	40	T
<i>Protium gallosum</i>	0	3**	0	3	5	T
<i>Protium grandifolium</i>	0	3*	1	4	15	T
<i>Protium klugii</i>	1*	9***	1*	11	34	T
<i>Protium pallidum</i>	0	2	2	4	9	raro, NS
<i>Protium paniculatum</i>	4	10***	0***	14	111	T
<i>Protium amazonicum</i>	0***	8*	13**	21	46	T/A
<i>Protium opacum</i>	0***	10*	17***	27	144	T/A
<i>Protium divaricatum ssp. divaricatum</i>	0	1	3	4	4	raro, NS
<i>Protium guacayanum</i>	0***	7	11*	18	52	A
<i>Protium hebetatum</i>	0**	3	6*	9	16	A
<i>Protium trifoliolatum</i>	0***	2	11***	13	20	A
<i>Crepidospermum goudotianum</i>	0**	0	8***	8	19	A
<i>Crepidospermum rhoifolium</i>	0	0	5**	5	5	A
<i>Protium glabrescens</i>	0	0	5**	5	13	A
<i>Protium nodulosum</i>	0***	3	24***	27	207	A
<i>Protium krukoffii</i>	0***	3	17***	20	57	A
<i>Protium sagotianum</i>	0***	0*	13***	13	15	A
<i>Protium tenuifolium</i>	0	0	1	1	4	A, NS
<i>Tetragastris panamensis</i>	0*	0	6**	6	11	A

Tabla 5: Lista de especies de Proteaceae de los ocho bosques en Figura 3. Las «X» en negrita son árboles con más de 4 m de altura. Las X's son árboles colectados con flores o frutos o con muchos plántones. Las (X)s son especies que fueron colectadas en un hábitat, pero no fueron asociaciones significativas (ver Tabla 4). Las asociaciones de esta tabla fueron utilizadas en los análisis de la reconstrucción de carácter (Figura 3 y Figura 4).

Especies	Asoc. suelo	Varillal = Arena blanca				Terraza				Arcilla						
		AM	JH	Tam.	Jeb.	TB	AN	JH	Tam.	Jeb.	TB	AN	AM	Tam.	Yas.	Manu
<i>Protium rubrum</i>	V	X		X												
<i>P. heptaphyllum ulei</i>	V	X			X											
<i>P. calanense</i>	VT	X	X						X		X					
<i>P. laxiflorum</i>	VT		X	X	X											
<i>P. subserratum</i>	VT	X	X	X	X				X		X		(X)			
<i>Crepidospermum pranceii</i>	T				X											
<i>P. alisonii</i>	T				X								(X)			
<i>P. apiculatum</i>	T								X							
<i>P. crassipetalum</i>	T	(X)			X				X		X		(X)			
<i>P. divaricatum subsp. kruckoffii</i>	T				X											
<i>P. decandrum</i>	T				X											
<i>P. elegans</i>	T								X		X					
<i>P. ferrugineum</i>	T	(X)			X				X		X		(X)			X
<i>P. gallosum</i>	T				X				X							
<i>P. grandifolium</i>	T				X				X				(X)			
<i>P. klugii</i>	T	(X)			X											
<i>P. pallidum</i>	T				(X)				X		X		(X)			
<i>P. paniculatum</i>	T	(X)			X				X		X					
<i>P. urophyllidium</i>	T				X				X							
<i>P. amazonicum</i>	TA				X				X				X		X	X
<i>P. divaricatum subsp. div.</i>	TA				(X)				X		X		(X)			
<i>P. guacayanum</i>	TA				(X)				X		X		X			
<i>P. hebetatum</i>	TA				(X)				X		X		X			
<i>P. opacum</i>	TA				X								X			
<i>P. trifoliolatum</i>	TA				(X)				X		X		X		X	X
<i>C. goudotianum</i>	A												X		X	
<i>C. rhoifolium</i>	A												X		X	X

Continúa Tabla 5

Especies	Asoc. suelo	Varillal = Arena blanca			Terraza			Arcilla						
		AM	JH	Tam. Jeb.	TB	AN	AM	JH	Tam. Jeb.	TB	AN	AM	Tam.	Yas. Manu
<i>P. aidanum</i>	A													X
<i>P. aracouchini</i>	A													X
<i>P. glabrescens</i>	A										X			X
<i>P. nodulosum</i>	A										X			X
<i>P. krukoffii</i>	A						(X)				X			X
<i>P. sagotianum</i>	A						(X)				X			X
<i>P. tenuifolium</i>	A										X			X
<i>Tetragastris panamensis</i>	A										X			X

estas dos colectas representaron menos del 1% de nuestras observaciones de *P. opacum* en suelos de terraza y arcilla. Las cuatro especies raras de Allpahuayo – Mishana que no pudieron ser evaluadas con el Test Exacto de Fisher fueron registradas en otros bosques de la Amazonía occidental, y en los mismos hábitats edáficos en los que fueron encontradas en Allpahuayo – Mishana. Hemos usado así evidencia adicional para designar asociaciones de suelos para estas especies.

En total, hemos encontrado 35 especies de Protieae, de las cuales 26 fueron especialistas designados en un tipo de suelo (74%): dos especialistas de arena blanca, 14 especialistas de terraza, y 10 especialistas de arcilla. Hubo tres especies asociadas con terraza/arena blanca, y seis asociadas con terraza/arcilla, ninguna especie asociada con arcilla/arena blanca y ninguna especie que estuviese asociada con los tres tipos de suelos. En resumen, casi tres cuartas partes de las especies estuvieron asociadas con un solo tipo de hábitat, con las restantes asociadas con (o encontradas en) dos de los tres hábitats, y ninguna especie que fuese un generalista estadísticamente significativo. La mayoría de las especies de Protieae son especialistas de hábitat, tal como se define aquí.

Casi tres cuartas partes de las 35 especies de Protieae muestreadas en este estudio estuvieron asociadas con un único tipo de suelo. Mientras que las floras y flóculas publicadas de la Amazonía raramente diferencian entre hábitats de tierra firme, haciendo así imposible la comparación la especificidad de hábitat con ellas, enumeran muchas especies de Protieae como asociadas con diferentes hábitats, incluyendo bosques de arena blanca (incluyendo *heptaphyllum* subsp. *ulei* and *P. subserratum*), tepuis, bosques nublados, bosques de galería en sabana, y hábitats inundables (Daly, 1997) (Vásquez, 1997) (Ribeiro et al. 1999). Los datos de nuestra evaluación indican que en la Amazonía occidental la heterogeneidad edáfica, combinada con las asociaciones especie-hábitat no aleatorias, contribuye a la alta diversidad de las especies de Protieae. Por ejemplo, un área con solamente un tipo de suelo de tierra firme, tal como el Parque Nacional Yasuní [que ha sido señalado entre los sitios de más alta diversidad alfa en los Neotrópicos (Pitman, 2000)] tiene menos de la mitad del número total de especies de Protieae en comparación con Allpahuayo – Mishana (Tabla 5).

Hemos encontrado que los patrones de especialización edáfica documentados en Allpahuayo – Mishana fueron altamente congruentes con bosques distantes cientos, e incluso miles, de kilómetros (Tabla 5). Los árboles Burseraceae son dispersados generalmente por aves, lo que resulta en una amplia distribución para muchas especies (Daly, 1987). Incluso los taxones especialistas en arena blanca como *P. heptaphyllum* subsp. *ulei* ocurren en hábitats de islas de arena blanca a lo largo de la mayor parte de la cuenca amazónica (Daly, 1987; 1997). Mientras las limitaciones en la dispersión pueden ser relevantes en la comprensión de los cambios en composición de especies en áreas distantes para otros grupos de árboles tropicales (Hubbell et al. 1999), nuestros datos indican que estas limitaciones en la dispersión no cumplen un papel en la determinación de los patrones ecológicos a gran escala de la especialización por hábitat en las Protieae.

Otros estudios en una variedad de escalas a través de los trópicos han documentado cambios en la composición de especies de plantas entre sitios con suelos de arena blanca, terraza y arcilla. Duivenvoorden (1995) encontró que la similitud florística fue más alta entre parcelas de arena blanca, que entre parcelas de arena blanca, terraza y arcilla que cubrían más de 200 km a lo largo del río Caquetá, en Colombia. Ter Steege et al. (2000a) exploraron una red de 51 parcelas de una hectárea a lo largo de Guyana en busca de asociación de hábitat entre sitios de arena blanca, arena marrón (análoga a suelos de terraza), y arcilla. Encontraron que cerca de la mitad de las 238 especies tuvieron asociaciones significativas, bien sea con suelos de arena blanca o bien sea con suelos de arena marrón (los sitios de arcilla no fueron incluidos en este análisis). Potts et al. (2002) pusieron a prueba el recambio de especies en 12 sitios localizados en un área de 500 km X 150 km de Borneo, y encontraron diferencias significativas entre sitios de arcilla y sitios arenosos. Mientras que muchas especies fueron encontradas solamente en una parcela, para las 60 que fueron colectadas en múltiples parcelas, el 72% estuvo restringido a hábitats de arena o de arcilla. Estudios que evaluaron recambio de especies en helechos, Melastomataceae y árboles en siete sitios localizados en un área de 200 X 300 km en la Amazonía occidental encontraron que los patrones de similitud florística de los siete sitios están agrupados en tres *clusters* que corresponden a hábitats de arena blanca, terraza y arcilla (Tuomisto et al. 1995) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998). Finalmente, varios otros estudios de pequeña escala han comparado listas de especies en sitios de arcilla, arena blanca o terraza y encontraron escasa o ninguna superposición entre hábitats para helechos, Melastomataceae y Lauraceae (Young & León, 1989) (Van der Werff, 1992) (Tuomisto & Ruokolainen, 1994). Esta separación de sitios y de grupos taxonómicos sugiere que

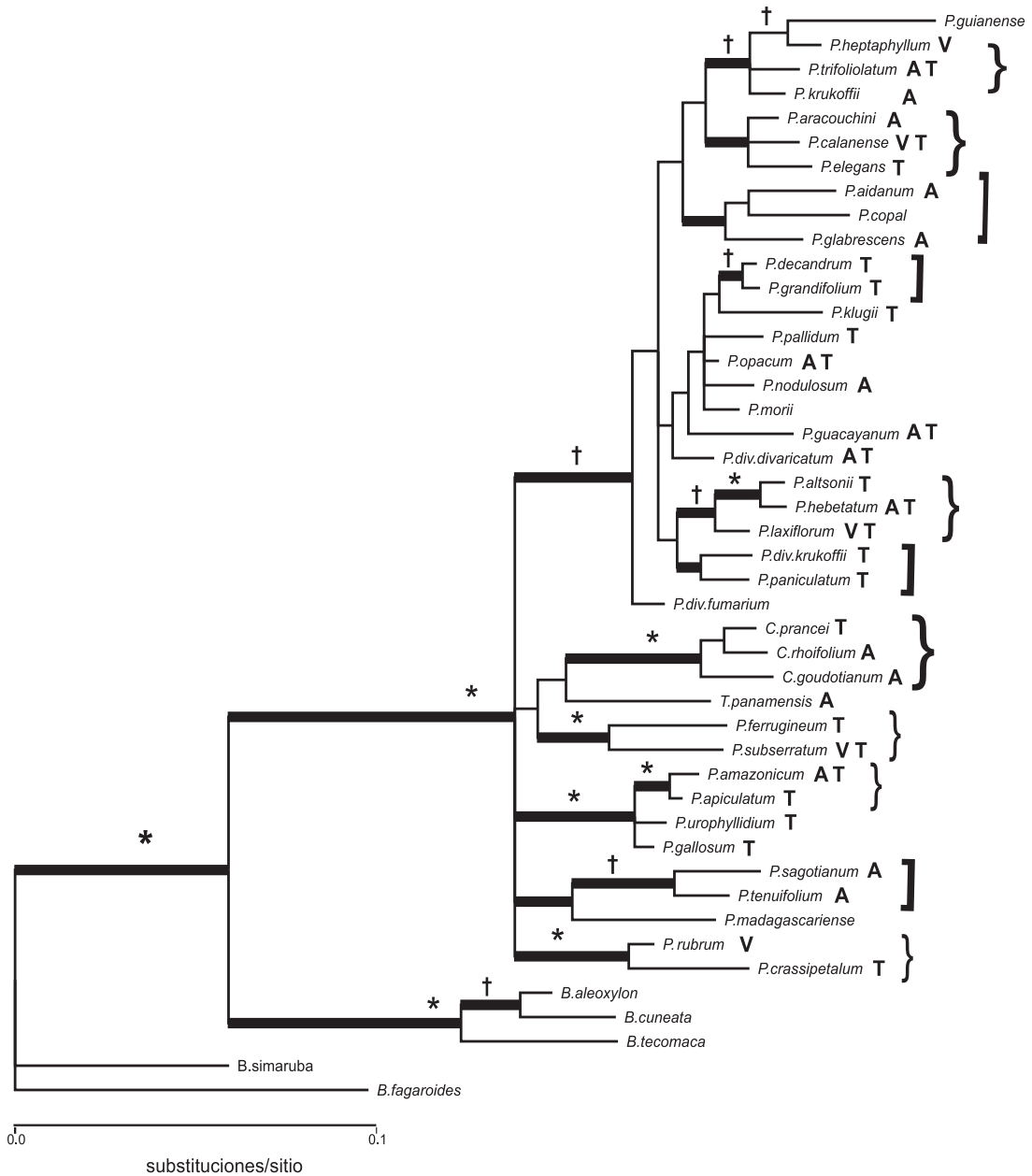


Figura 4: Árbol filogenético «Consenso de regla de mayoría» de todos los análisis filogenéticos Bayesianos (ver Fine et al. 2005). Las probabilidades posteriores de 95% o más son resaltadas con ramas en negrita. Los valores «bootstrap» de máxima parsimonia son mapeados en los mismos nodos, * para valores de apoyo «bootstrap» de más del 95%, y † de más del 80%. A, T y V representan a las asociaciones de hábitat Arcilla, Terraza y Varillal (Arena Blanca). Los grupos hermanos entre paréntesis con «{« incluyen más de un tipo de especialista edáfico, mientras que los grupos hermanos entre paréntesis con «[« incluyen grupos con la misma asociación edáfica. Los nombres genéricos para los taxones están abreviados. Ver la Tabla 5 para los nombres completos de las especies y los géneros.

la especialización por hábitat en suelos de arena blanca, terraza y arcilla es un patrón común en grupos de plantas tropicales, y no está confinada a árboles Burseraceae.

La asociación ancestral de suelos en las Protieae y su relación con la Geología

Las optimizaciones de caracteres son consistentes con la hipótesis de que la asociación con suelos de terraza fue el estado ancestral en las Protieae (Figura 4). Sin embargo, el hecho de que hay muchos taxones faltantes en nuestro análisis (de áreas fuera de la Amazonía) significa que los estados ancestrales que hemos inferido podrían cambiar con datos adicionales, ya que la espina del árbol filogenético cuenta con un soporte reducido. Pese a eso, la reconstrucción de los estados de carácter concuerda en muchas formas con la historia de los suelos de arena blanca, terraza y arcilla en la Amazonía occidental.

La mayor parte de las especies de Protieae tiene una distribución amazónica (Daly, 1987). Combinando los datos de secuencia molecular con fósiles fechados de Protieae, Weeks et al. (2005) estimaron que la radiación de las Protieae ocurrió hace 25-50 millones de años. Este rango en la edad es largo, pero está datado antes del Mioceno (23.8 a 5.3 millones de años atrás), y por tanto, antes del levantamiento de los Andes. En el Mioceno temprano, la Amazonía occidental estaba recibiendo sedimentos desde el este, principalmente roca erosionada de los escudos de Guyana y del Brasil (Hoorn, 1993). Estas rocas areniscas tienen un origen principalmente en el Precámbrico, y los sedimentos derivados de ellas serán sin lugar a dudas de más baja fertilidad que las rocas más jóvenes datadas en el Cretáceo, que aparecerían en el Mioceno medio (Struwe et al. 1997). Por tanto, antes del levantamiento de los Andes, la mayoría del área en la Amazonía occidental debe haber estado cubierta de arenas blancas y otros depósitos similares a los suelos de arenas marrones de fertilidad intermedia encontrados hoy en los escudos de Guyana y del Brasil (Struwe et al. 1997).

Los suelos de arena blanca fueron con certeza más extensos en la Amazonía occidental (y en toda la cuenca amazónica) de lo que son hoy (Ab'Sáber, 1982) (Struwe et al. 1997). En este caso, se podría esperar que los taxones especialistas de arena blanca fuesen una rama más temprana en este clado, tal como se infiere en las Gentianaceae (Struwe et al. 1997). En contraste, la asociación con arena blanca es un rasgo derivado en las Protieae (Figura 4). Sin embargo, si la pérdida de grandes áreas de arena blanca fue acompañada por un incremento de la extinción de especialistas de arena blanca (o de cambios a otros hábitats), el estado plesiomórfico de la asociación con arena blanca podría ser oscurecido en nuestra reconstrucción del estado de carácter y en nuestro análisis filogenético.

En el Mioceno medio, el levantamiento de los Andes causó una inundación de sedimentos de origen más reciente y de mayor fertilidad en el noroeste de la Amazonía. Este evento representó la creación de un nuevo hábitat edáfico, la arcilla, que cubrió un área inmensa, desde la base de los Andes hasta más de 500 km al este (Hoorn 1993; 1994). Hoy, incluso aunque un área sustancial de la Amazonía occidental ha sido cubierta subsiguientemente con un suelo de terraza menos fértil (Hoorn, 1993), grandes áreas de arcilla relativamente fértil todavía cubren la mayoría de las tierras bajas entre 50 y 200 km de distancia al este de los Andes (Huston, 1994).

Así, la prevalencia de los especialistas de arcilla que surgen de unos ancestros asociados con suelo arenoso en las Protieae se corresponde con el gran incremento en área del hábitat de suelos de arcilla que comenzó en el Mioceno medio. Hay otros géneros ricos en especies en la Amazonía que son especialmente diversos en la Amazonía occidental. Por ejemplo, la radiación explosiva del género *Inga* (Fabaceae) fue datada como ocurriendo después del levantamiento de los Andes, y la mayoría de las especies de *Inga* ocurren en las colinas del piedemonte andino sobre suelos de arcilla (Richardson et al. 2001). A medida que sean desarrollados más estudios filogenéticos sobre otros grupos taxonómicos de plantas que tienen distribución panamazónica, podremos poner a prueba la hipótesis de que las especies en la Amazonía occidental asociadas con suelos de arcilla son derivadas recientemente.

Varios estudios de aves, primates y marsupiales amazónicos, en una variedad de diferentes escalas filogenéticas, han encontrado que las especies de la Amazonía occidental (o haplotipos) son derivados más recientes de clados que tuvieron distribuciones más tempranas en el bosque de la Amazonía central y en el bosque Atlántico (Silva & Oren, 1996) (Patton et al. 1997) (Bates et al. 1998) (Marks et al. 2002). Aun cuando estos estudios específicos

no investigaron los patrones de especialización edáfica dentro de regiones geográficas, se sabe que algunos otros animales son endémicos a hábitats edáficos en la Amazonía. En la última década han sido descubiertas seis nuevas aves en los bosques de arena blanca del Perú listados en la Figura 1 (Whitney & Álvarez, 1998) (Álvarez & Whitney, 2001) (Isler et al. 2001) (Álvarez, 2002) (Álvarez & Whitney, 2003). No han sido realizados todavía estudios moleculares de estas aves, y se desconoce si estas especies son antiguos especialistas de hábitat de un hábitat previamente más extendido o si son derivados recientemente.

La asociación de suelo ha evolucionado repetida e independientemente en las *Protieae*

Si la especialización edáfica fuese un rasgo conservador en las *Protieae*, el extremo podría ser un cambio por cada evento de especialización por hábitat, lo que significaría que la especialización en arena blanca, terraza y arcilla ha evolucionado solo una vez en el grupo. En el otro extremo de una pronunciada libertad evolutiva, la especialización edáfica podría haber evolucionado en cada simple evento de diversificación, y el número de cambios podría igualar el número de especies especialistas edáficas. Nuestros resultados caen entre estos dos extremos. Por un lado, hay instancias donde los taxones hermanos putativos comparten la misma asociación de suelos, obviando cualquier rol para la heterogeneidad edáfica en la diversificación para estas especies (si uno ignora la posibilidad de extinción) (Figura 5). Por otro lado, nuestros análisis filogenéticos indican que la asociación con cada uno de los tres tipos de suelo han evolucionado en forma independiente, múltiples veces, con taxones hermanos putativos asociados con tipos diferentes de suelos (Figura 5). En conjunto, los datos sugieren que la heterogeneidad ambiental está involucrada en el proceso de diversificación para muchas especies de *Protieae*, especialmente para las especies asociadas con arena blanca y arcilla.

Se está acumulando evidencia de que la repetida evolución independiente de taxones especialistas de hábitat dentro de grupos de especies estrechamente relacionados parece ser un fenómeno común en plantas. Por ejemplo, en las zonas mediterráneas extraordinariamente diversas de Sudáfrica y de Australia, más del 90 % de las especies endémicas son especialistas edáficas, muchas de las cuales pertenecen a géneros ricos en especies que incluyen múltiples especialistas edáficos en diferentes sustratos (Cowling et al. 1994). Estudios filogenéticos de plantas endémicas a los suelos serpentinos en California han encontrado que los especialistas serpentinos han evolucionado muchas veces dentro de varios géneros filogenéticamente distantes (Pepper & Norwood, 2001) (Rajakaruna et al. 2003) (Patterson & Givnish, 2004). Se descubrió que varias especies simpátricas de robles (*Quercus*), especialistas de hábitat, no eran los parientes más cercanos entre sí, indicando que la especialización por hábitat ha evolucionado repetidamente (Cavender-Bares et al. 2004). En un estudio filogenético de 20 especies de la liana *Melastomataceae Adelobotrys* de la cuenca amazónica, Schulman (2003) encontró tres pares de hermanas putativas con asociaciones edáficas divergentes. Estos ejemplos, junto con los resultados de nuestro estudio, señalan un rol activo de la heterogeneidad en el proceso de diversificación.

Mecanismos potenciales de especialización edáfica en la biota amazónica

Hay hipótesis en competencia a la división de un linaje en dos especies con diferentes tolerancias edáficas en la cuenca amazónica. La primera hipótesis, la Hipótesis del Refugio Edáfico, es una modificación de la «Hipótesis del Refugio en Desaparición» («Vanishing Refuge Hypothesis», (Vanzolini & Williams, 1981) (Moritz et al. 2000). Esta hipótesis plantea que los eventos climáticos causaron la fragmentación de bosque de tierras bajas y el aislamiento de las poblaciones entre sí en la Amazonía (Haffer, 1969) (Haffer & Prance, 2001). Si las poblaciones aisladas estuvieron confinadas a áreas con diferentes condiciones edáficas, la selección para adaptarse a los suelos locales en los refugios, combinada con el cese del flujo de genes desde otras poblaciones en tipos diferentes de suelos podría resultar en la diversificación por especiación alopátrica. Climas más húmedos posteriores podrían permitir la reexpansión en el rango de distribución y resultar en la superposición de distribuciones de los taxones hermanos recién separados, con cada una de las nuevas especies confinadas a tipos diferentes de suelos. No está claro si la cuenca amazónica realmente experimentó aridez o fragmentación del bosque durante los periodos glaciares, y es el objeto de un activo debate (Bush, 1994) (Colinvaux et al. 2000) (Van der Hammen & Hooghiemstra, 2000) (Haffer & Prance, 2001).

La segunda hipótesis, conocida como la Hipótesis del Gradiente (Gradient Hipotesis), plantea que la diversificación puede ocurrir sin aislamiento alopátrico. Si dos hábitats adyacentes seleccionan por diferentes rasgos en las dos

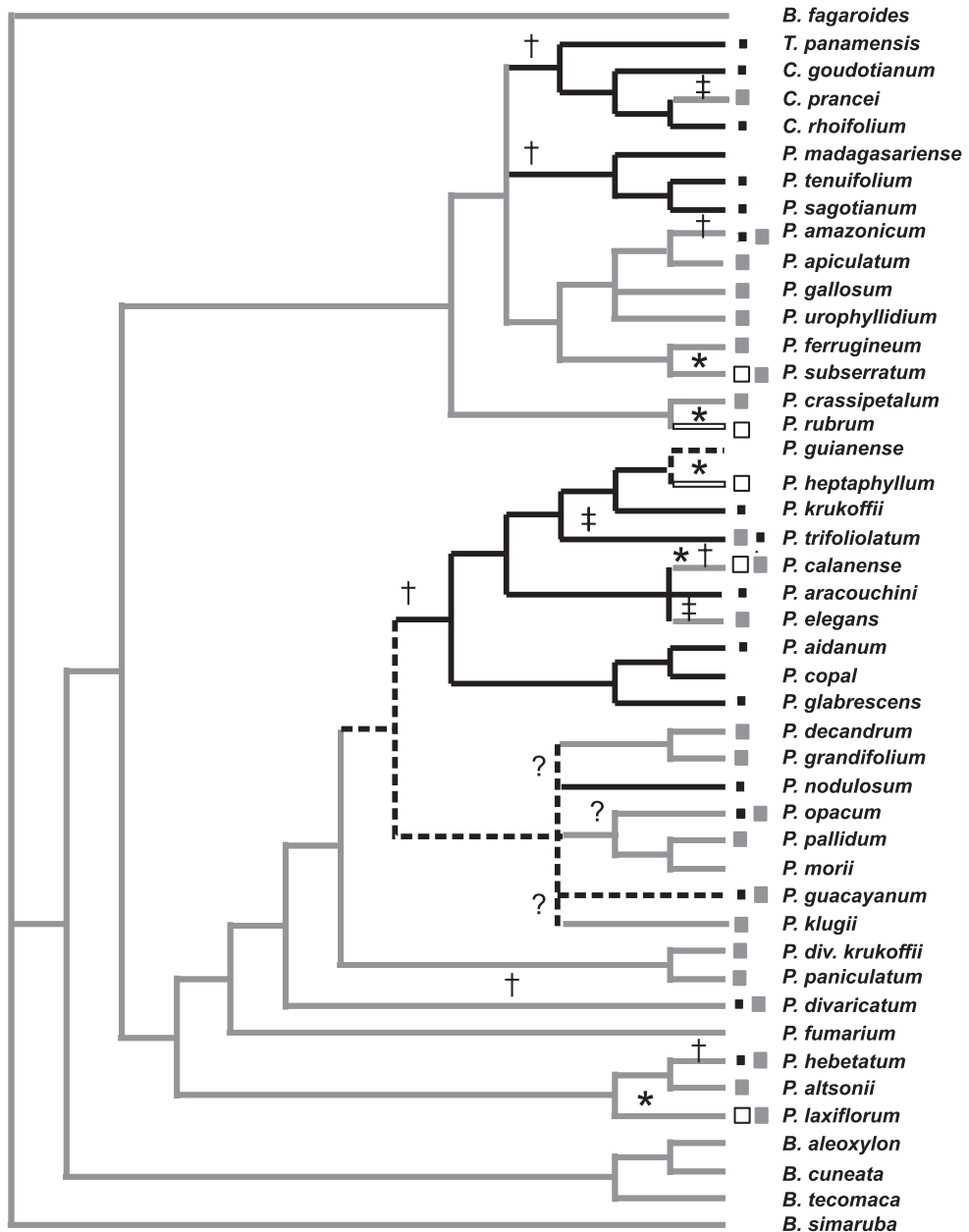


Figure 5: Optimizaciones de los caracteres basados en parsimonia para las asociaciones de arena blanca, terraza y arcilla mapeados en el árbol filogenético «consenso estricto» de los 55 árboles más parsimoniosos (ver Fine et al. 2005). Las cajas y líneas blancas representan asociaciones de arena blanca; las cajas y líneas grises representan asociaciones de terrazas; las cajas y líneas negras representan asociaciones con arcilla. El estado ancestral incierto es representado por una línea de puntos (...). * representa ganancias no ambiguas de asociaciones de arena blanca, ‡ representa ganancias de caracteres -no ambiguas- para asociaciones de terraza, y † ganancias de caracteres – no ambiguas- para asociaciones de arcilla, y ? representa asociaciones o bien de arcilla o bien de terraza (cualquiera es posible, dependiendo de la resolución de la incertidumbre en la reconstrucción del estado ancestral).

poblaciones, y los híbridos de las especies incipientes están en desventaja selectiva, las especies pueden entonces divergir como resultado de la especiación parapátrica a través de un gradiente ambiental pronunciado (Endler, 1977, 1982). Mientras que nuestros resultados son consistentes con las predicciones de la Hipótesis del Gradiente, las filogenias por sí solas no pueden servir como un test explícito para esta idea. En cambio, deberían ser vistos como un primer paso obligatorio en la evaluación del rol de la Hipótesis del Gradiente en un clado de especies especialistas de hábitat. Así, la decisión de qué modelo (el del Gradiente o el del Refugio Edáfico) parece que explica de forma más plausible los taxones hermanos con preferencias de suelos divergentes, depende de si los árboles pueden desarrollar realmente divergencias morfológicas y genéticas en la presencia de un flujo de genes. Hasta la fecha, esto no ha sido probado.

Los especialistas edáficos pueden haber surgido por los mecanismos descritos tanto por la Hipótesis del Gradiente como por la Hipótesis del Refugio Edáfico. En cualquiera de los casos, argumentamos que los escenarios de especiación que ignoran la contribución de la heterogeneidad edáfica son incompletos. El próximo paso será investigar los taxones hermanos individuales, derivados recientemente, que viven en hábitats adyacentes, pero diferentes (Figura 4). Estas parejas de especies, si actualmente están sufriendo especiación parapátrica, deberían exhibir divergencia morfológica o reproductiva, incluso en la presencia de un flujo de genes medible (Orr & Smith, 1998) (Moritz et al. 2000). Entonces, los experimentos de trasplante recíproco de árboles especialistas de hábitat (c.f. Fine et al. 2004) pueden revelar qué rasgos basados genéticamente son requeridos para la especialización edáfica. Además, las especies de *Protieae* que estaban asociadas con más de un hábitat podrían representar «ecotipos» que están sufriendo especiación incipiente. El incremento del muestreo filogenético, junto con los estudios de genética de poblaciones a través de ecotonos, podrían probar su utilidad en la comprensión del mecanismo por el cual la especialización en suelos impulsa la diversificación en la flora de la Amazonía.

Conclusiones

Este estudio representa un intento inicial de documentar la prevalencia de la especialización edáfica y de comprender los mecanismos detrás de la evolución de los especialistas edáficos en un grupo común y diverso de árboles amazónicos. Evaluaciones más completas a través del rango geográfico de esas especies refinarán probablemente nuestro conocimiento de la especialización edáfica, e incluso cambiarán algunas de nuestras caracterizaciones. Sin embargo, este esfuerzo es a la fecha uno de los estudios filogenéticos de mayor escala en cualquier grupo de los árboles amazónicos, y el único en centrarse específicamente en hábitats edáficos. En la Amazonía occidental, casi tres cuartas partes de las especies de *Protieae* muestreadas estuvieron asociadas con solo uno de los tres tipos de suelos evaluados—una fuerte evidencia de que la heterogeneidad edáfica incrementa la diversidad regional en este clado de árboles amazónicos—. Cuando examinamos los patrones filogenéticos de los especialistas edáficos, encontramos que las asociaciones de suelo han evolucionado repetida e independientemente, y que la heterogeneidad edáfica ha cumplido un papel importante en la diversificación de muchos grupos dentro de las *Protieae*. La presencia de múltiples taxones hermanos simpátricos putativos con asociaciones de suelo divergentes es consistente con ambos escenarios de especiación, alopátrica y parapátrica. Trabajos futuros deberían centrarse en los mecanismos de cómo el aislamiento reproductivo podría evolucionar en plantas especialistas edáficas.

PARTE TRES: El rol de los herbívoros en la evolución y mantenimiento de la especialización de hábitat en árboles

Introducción

La diversidad regional de especies en plantas surge, en parte, porque una determinada especie está restringida a un subconjunto de condiciones ambientales. Pero ¿cómo y por qué ocurre esta especialización en hábitat? La explicación más común es que los especialistas de hábitat están adaptados fisiológicamente a crecer en su particular ambiente abiótico y compiten con otras plantas que no están tan estrechamente adaptadas a las condiciones locales (Ashton, 1969) (Cody, 1978) (Bunce et al. 1979). Sin embargo, la interacción planta–herbívoro puede también contribuir a la evolución de la especialización por hábitat. Trabajos teóricos han demostrado que

los herbívoros pueden alterar las relaciones de competencia entre plantas, especialmente cuando hay heterogeneidad espacial de recursos (Louda et al. 1990) (Grover & Holt, 1998). Estudios empíricos al nivel de comunidad y población han documentado que los herbívoros pueden reducir las distribuciones potenciales de plantas, restringiéndolas a un subgrupo de hábitats que puedan tolerar fisiológicamente (Parker & Root, 1981) (Louda 1982; 1983) (Louda & Rodman, 1996) (Olf & Ritchie, 1998) (Carson & Root, 2000) (Harley, 2003). Así, los herbívoros pueden desempeñar un importante rol en la determinación de qué especie de planta domina en una comunidad, así como en qué hábitats una especie tendrá éxito.

Los bosques de tierras bajas cercanos a Iquitos, Perú, proporcionan un sistema ideal para el estudio de la especialización por hábitat y el rol de los herbívoros. Los bosques en el área de Iquitos crecen en un mosaico de tipos de suelos, incluyendo suelos de arcilla roja y suelos de arena blanca extremadamente infértiles (Kauffman et al. 1998). Los dos tipos de suelos se presentan inmediatamente adyacentes unos a otros, los límites están bien definidos, y cada tipo de suelo está asociado a una flora distintiva (Gentry, 1986) (Vásquez, 1997) (Fine, 2004). Los bosques de arena blanca tienen recursos mucho más limitados que los bosques de suelos de arcilla (Medina & Cuevas, 1989) (Coomes & Grubb, 1998) (Moran et al. 2000). La Teoría de la Disponibilidad de Recursos propone que las especies de recursos limitados tendrán tasas de crecimiento más lentas y niveles óptimos de defensas más altos, reflejando la reducida habilidad de una planta de recursos limitados para compensar los tejidos perdidos debido a herbivorismo (Janzen, 1974) (Coley et al. 1985) (Coley, 1987b). Así predecimos que las especies que crecen en bosques de arena blanca evolucionarán para destinar relativamente más recursos para defensa de las especies que crecen en los bosques de arcilla (Fine et al. 2004).

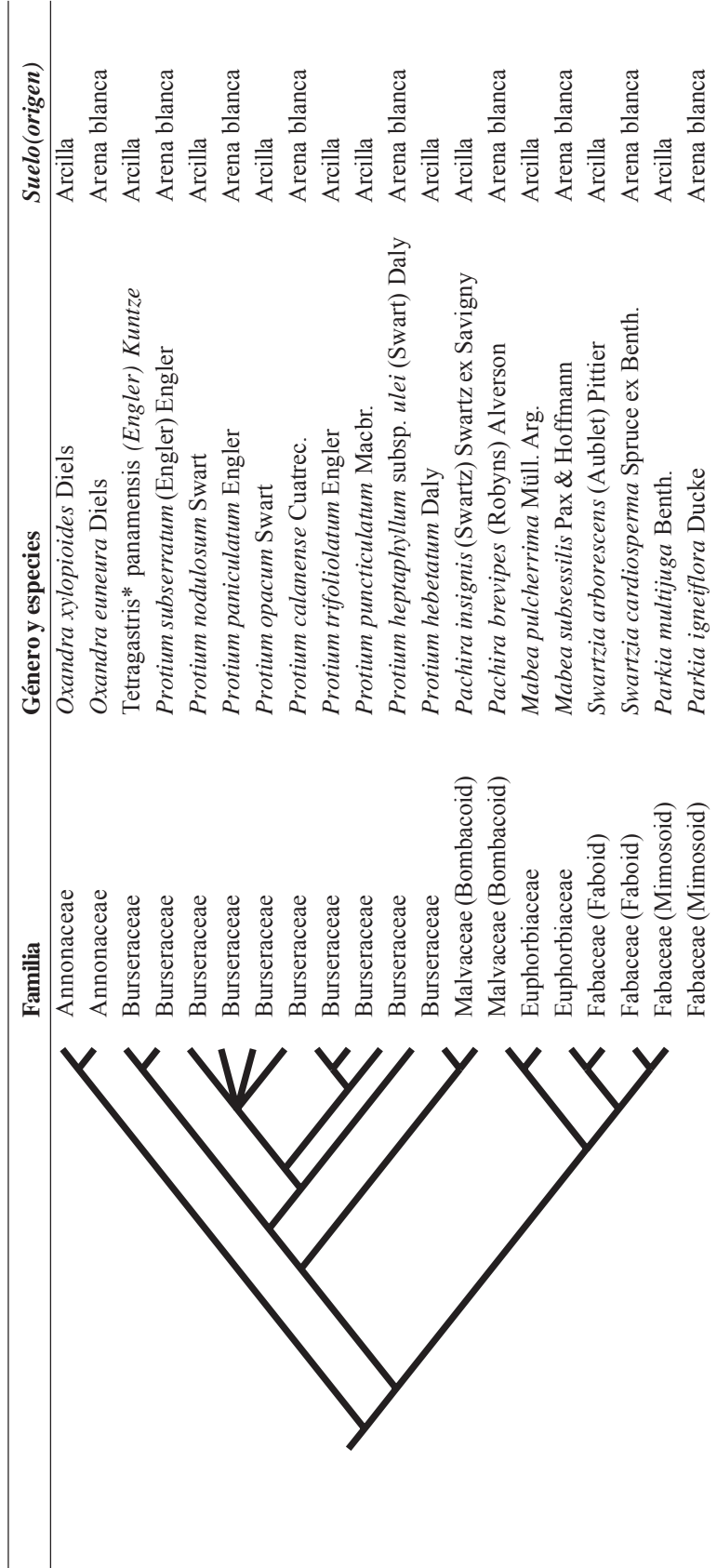
Recientemente reportamos los resultados de un experimento de trasplante recíproco de 20 especies de plantones de seis géneros de pares independientes filogenéticamente de plantas especialistas de arena blanca y arcilla (Figura 6). Manipulamos la presencia de herbívoros y encontramos que los especialistas de arcilla crecieron significativamente más rápido que los especialistas de arena blanca, en ambos hábitats, cuando estuvieron protegidos de los herbívoros (Figura 7). Pero cuando los herbívoros no fueron excluidos, los especialistas de arena blanca superaron a los especialistas de arcilla en bosques de arena blanca, y los especialistas de arcilla crecieron más rápido que los especialistas de arena blanca en bosques de arcilla (Figura 7). Estos resultados apoyan fuertemente la existencia de un balance entre crecimiento y defensa, con la especialización por hábitat siendo impulsada por los herbívoros (Fine et al. 2004).

Aquí ponemos a prueba otras predicciones sobre el balance crecimiento-defensa comparando modelos de crecimiento, herbivorismo y defensa al nivel de especies, en este mismo grupo de especies de árboles filogenéticamente diverso. Predijimos que las especies estrechamente relacionadas, especializadas en diferentes tipos de suelos, deberían divergir en rasgos que les otorgan defensa frente a los que les otorgan crecimiento. Investigamos la evidencia de tal inversión diferenciada mientras controlábamos por filogenia. Entonces, cualquier diferencia en distribución de defensas encontrada entre especialistas estrechamente relacionados de arena blanca y arcilla podría deducirse que se trata de rasgos derivados para especialización por hábitat. Esta aproximación controlada filogenéticamente nos permitió investigar el grado de limitación involucrado en el tipo y cantidad de defensas, y separar de esta forma la evolución repetida e independiente de rasgos defensivos debidos a la selección de condiciones ecológicas similares. En segundo lugar, examinar la inversión en defensas con un experimento de trasplante recíproco nos permitió identificar qué rasgos (en caso los hubiera) son fenotípicamente plásticos en oposición a las adaptaciones a un hábitat particular controladas genéticamente.

Así, para comprobar si el balance crecimiento-defensa contribuye a la especialización por hábitat en bosques de arena blanca y arcilla, combinamos observaciones de campo y un experimento de trasplante recíproco para hacernos las siguientes preguntas:

- 1) ¿Hay diferencias en la abundancia de herbívoros en los dos hábitats?
- 2) ¿Hay diferencia en el impacto del herbivorismo en los dos hábitats que sugiera la selección por una inversión más grande en defensas, en los hábitats de arena blanca?

Figura 6: Relaciones filogenéticas de las especies en el experimento de trasplante. Los análisis de los genes de *Tetragastris panamensis* sugieren que debe pertenecer al grupo de *Protium* sensu lato, por lo que consideramos a *Tetragastris panamensis* como una especialista de arcilla de *Protium*.



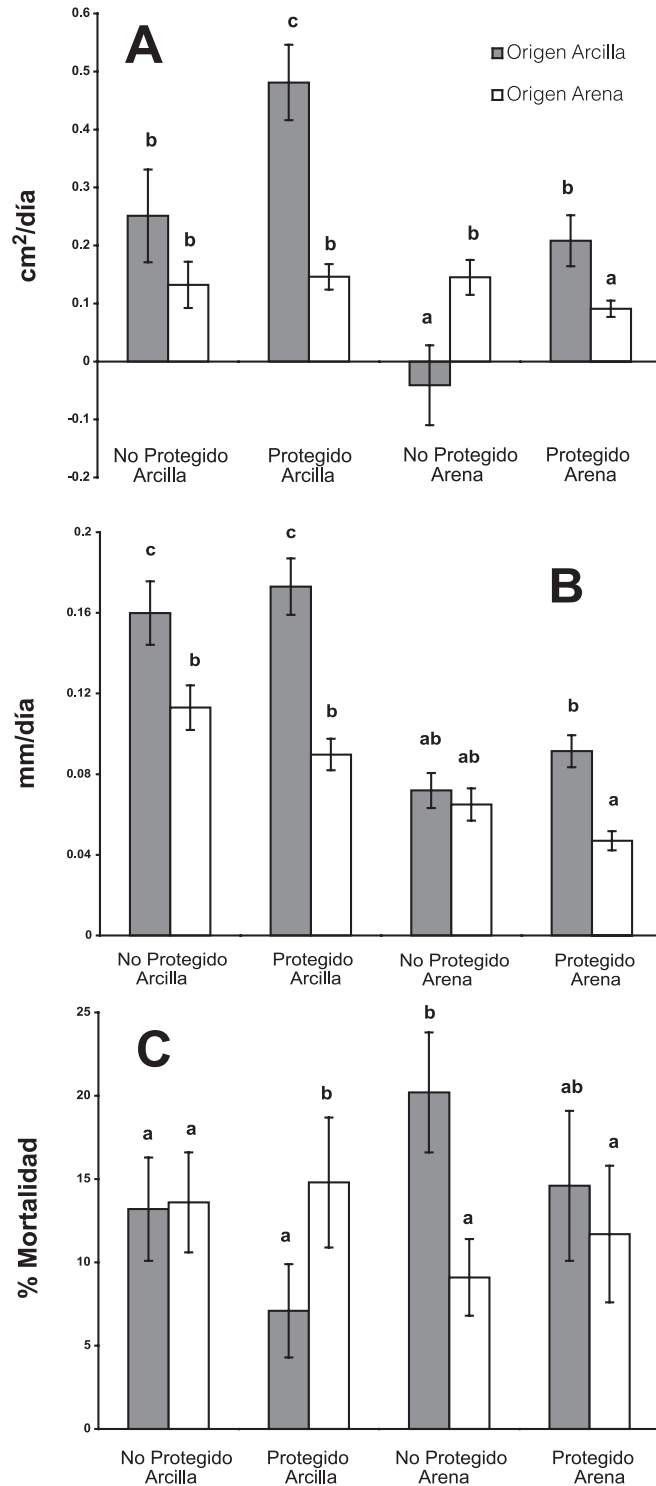


Figura 7: Los efectos del hábitat y protección contra herbívoros por A) tasa de crecimiento del área de hoja, B) tasa de crecimiento de altura del meristemo y C) porcentaje de mortalidad para las especialistas de arena blanca y arcilla. Las barras representan promedios y ± 1 error estándar. Valores con letras diferentes (a, b, c) son significativamente diferentes (prueba Tukey para A y B, prueba Mann-Whitney U para C).

- 3) ¿Difieren los especialistas en arena blanca y arcilla en el tipo de su estrategia defensiva o en la cantidad de inversión en defensas? ¿Están esas defensas limitadas filogenéticamente o han evolucionado repetida e independientemente?
- 4) ¿Son afectados los rasgos defensivos de los especialistas de arena blanca y arcilla por plasticidad fenotípica impulsada por recursos?
- 5) ¿Siguen los especialistas de arena blanca y arcilla las predicciones del balance crecimiento-defensa?

Área de estudio y especies de estudio

Condujimos esta investigación en la Reserva Nacional Allpahuayo – Mishana cerca de Iquitos, Perú (3°57'S, 73°24'W). Esta reserva de 58 070 ha está a unos 130 m de elevación, recibe más de 3 000 mm de precipitación durante el año, y carece de una estación seca marcada (Marengo, 1998). Muchos de los árboles especialistas de arena blanca pertenecen a los mismos géneros que los especialistas de bosques de arcilla vecinos, haciendo posible un experimento controlado filogenéticamente, usando especies especialistas edáficas. Para un experimento de trasplante recíproco, escogimos 20 especialistas comunes de arena blanca y arcilla de seis géneros pertenecientes a cinco familias (Figura 6). Los géneros fueron *Mabea* (Euphorbiaceae), *Oxandra* (Annonaceae), *Pachira* (Malvaceae s.l.), *Parkia* (Fabaceae), *Protium* (Burseraceae) y *Swarzia* (Fabaceae). Cada género estuvo representado por un especialista de arena blanca y un especialista de arcilla, excepto por *Protium*, que fue representado por seis especialistas de arcilla y cuatro especialistas de arena blanca. La designación del hábitat para cada una de las especies fue lograda por medio de inventarios extensivos (Fine, 2004) (Fine et al. 2005), así como por consultas a las floras locales y otras listas de especies publicadas de la Amazonía occidental (Vásquez, 1997) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998) (Jorgensen & León-Yáñez, 1999) (García-Villacorta et al. 2003).

Disponibilidad de nitrógeno

Para comprobar si existen diferencias en la disponibilidad de nitrógeno entre hábitats de arena blanca y arcilla, llenamos 27 bolsas de nailon con 8 g de cuentas de resina de grado analítico Rexyn 300 (H-OH). En mayo del 2002 colocamos las bolsas de resina de intercambio de iones debajo de la capa de mantillo y de la alfombra de raíces en la interfase suelo mineral–materia orgánica en nuestros cuatro sitios de arena blanca y arcilla (Binkley & Matson 1983). Las bolsas fueron recogidas después de cinco semanas, extraídas con KCl y medidas con técnicas estándar con un autoanalizador (University of Wisconsin Soils Laboratory). El nitrógeno, el amonio, y las diferencias en la profundidad de la alfombra de raíces fueron probadas por diferencias significativas entre los tipos de suelos con un test de rango señalado de Wilcoxon.

El experimento de trasplante recíproco

Usamos un experimento de trasplante recíproco para poner a prueba si los especialistas de arena blanca y arcilla tenían diferentes tasas de crecimiento e inversiones en defensas, como predice la hipótesis del balance crecimiento-defensas. Adicionalmente, el experimento de trasplante recíproco nos permitió poner a prueba la plasticidad fenotípica de las inversiones en defensas bajo diferentes tratamientos edáficos y de herbívoros.

En mayo del 2001 construimos 22 controles y 22 recintos de herbívoros (3 m X 3 m X 2 m); la mitad estuvieron localizados en bosque de arcilla y la otra mitad en bosque de arena blanca. Trasplantamos 880 plántones de seis géneros en los controles y en los recintos (ver Fine et al. 2004). Usando los resultados del experimento de trasplante recíproco reportado en Fine et al. (2004), comparamos la cantidad de hojas y el crecimiento en altura de las plantas dentro de los recintos de herbívoros con los controles no protegidos, y estimamos el efecto que el herbivorismo tenía en las tasas de crecimiento por cada especialista en arena blanca y arcilla. Esta medida está referida en adelante como el «Efecto protección». El experimento duró hasta febrero del 2003 (21 meses después del trasplante, 18 meses después de la primera colecta de datos, en que las hojas de la punta fueron colectadas para medir los rasgos defensivos).

Abundancia de insectos y riqueza de especies

Para evaluar las diferencias entre los hábitats en la abundancia de insectos y la composición, usamos una luz negra portátil conectada a una batería para atraer insectos en cinco sitios de arena blanca y cinco sitios de arcilla. Entre el 8 y el 20 de diciembre del 2002, en noches sin lluvia entre las 19:00 y las 20:00 horas, la luz negra fue encendida y suspendida sobre sábanas blancas. Colectamos todos los insectos de las familias/órdenes Blattoidea, Coleoptera, Hemiptera, Homoptera, y Orthoptera. Excluimos todos los predadores obvios y colectamos todos los insectos herbívoros de esos cinco grupos, los contamos e identificamos hasta el orden y la familia, y luego los separamos en morfoespecies. Las avispas parasitoides fueron colectadas con trampas malaise en un periodo de dos años en 15 sitios de arena blanca y de no arena blanca en la Reserva Nacional Allpahuayo–Mishana (de 15 de los mismos sitios en Figura 3), como parte de un estudio mucho más largo sobre las avispas ichneumonidae (para métodos detallados ver Sääksjärvi, 2003). Dado que estas avispas parasitoides atacan tanto a insectos herbívoros como a predadores de insectos herbívoros, podríamos esperar que la diversidad y abundancia de parasitoides refleje la diversidad y abundancia de insectos en bosques de arena blanca y arcilla.

Para probar la existencia de diferencias entre los hábitats de arena blanca y arcilla (tanto con los datos de la trampa de luz negra como de las avispas), fueron conducidos los tests de rango señalado de Wilcoxon sobre las abundancias registradas y el número de especies.

Hervivorismo de campo

Para comparaciones de herbivorismo, adicionalmente a aquellas del experimento de trasplante, escogimos seis géneros que fueron comunes tanto en bosques de arena blanca como de arcilla: *Protium* (Burseraceae), *Hevea* and *Mabea* (Euphorbiaceae), *Pachira* (Malvaceae s.l.) y *Macrobium* (Fabaceae). En septiembre del 2000, en los mismos lugares de arena blanca y arcilla donde fueron colectadas las avispas (ver arriba), muestreamos en el campo 355 individuos de más de 20 especies de *Protium*, dos especies de *Hevea*, dos especies de *Mabea*, dos especies de *Pachira*, y tres especies de *Macrobium*. La mayoría de estas especies fueron encontradas solamente en uno de los dos hábitats. Las plantas tuvieron entre 1 y 3 m de altura (árboles juveniles). Marcamos las hojas recién en proceso de expansión (o las ya expandidas pero todavía no endurecidas) con pequeños alambres de colores, de 1 a 10 hojas u hojitas por planta. Después de 5 a 7 semanas estimamos la cantidad de área de la hoja perdida de la hojita marcada (0-100%). La cantidad promedio de área de la hoja perdida fue dividida por el número de días entre el marcado y el censo (daño por día). Estos datos fueron transformados por raíz cuadrada *arc-sin* (Zar, 1999) para mejorar la normalidad, y fue ejecutado sobre los datos un modelo mixto ANOVA (incluyendo el factor de azar Género y el factor fijo Hábitat) para evaluar las diferencias en la tasa de herbivorismo entre los hábitats de arena blanca y arcilla.

Impacto del herbivorismo (experimento de defoliación)

En febrero del 2003, después de coleccionar material de las hojas para análisis químicos de todos los plantones en el experimento de trasplante recíproco, retiramos el 100% de las hojas restantes para evaluar el efecto de la defoliación en los especialistas de arena blanca y arcilla en los dos hábitats. Después de tres meses, contamos el número de plantones que sobrevivieron a la defoliación. Para comparar las tasas de mortalidad, promediamos la mortalidad para los especialistas de arena blanca y los especialistas de arcilla en cada uno de los 44 controles y recintos (las especies de *Protium* en cada control y recinto fueron corregidas para dar a cada género una importancia igual en el análisis; ver abajo). Fue usado un factor fijo ANOVA que incluyó los términos Hábitat (arena blanca o arcilla), Origen (especialista de arena blanca o de arcilla) y la interacción Origen X Hábitat para determinar los efectos de Origen y Hábitat sobre la mortalidad debida a la defoliación. Fueron ejecutados test pos-hoc sobre los promedios de grupos individuales usando la distribución Studentizada t (apropiada para tamaños de muestra iguales) (Sokal & Rohlf, 1995).

Características defensivas de los especialistas de arena blanca y arcilla

Comparar las diferencias en herbivorismo y crecimiento es el mejor método para comparar la inversión en defensas en los especialistas de arena blanca y arcilla, dado que esta aproximación toma en cuenta el arsenal completo de

las defensas de la planta, tal como son experimentadas por los herbívoros reales (c.f., Simms and Rausher, 1987). Sin embargo, para investigar qué rasgos defensivos particulares están deteniendo a los herbívoros, medimos dos clases de defensas químicas, una defensa física, y la calidad nutricional de los especialistas de arena blanca y de arcilla. Después que el experimento de trasplante fue completado, colectamos las hojas de todas las plantas sobrevivientes para comparar la inversión en defensas en los especialistas de arena blanca y arcilla, y para evaluar el efecto del hábitat y del tratamiento en la plasticidad de inversión de defensas en cada especie. Colectamos las hojas maduras marcadas que fueron producidas después de que las plantas fueron trasplantadas. Medimos los terpenos, los fenoles totales, la dureza, y la proteína disponible para todos los plantones del experimento de trasplante recíproco. Los terpenos y fenoles son compuestos secundarios con base de carbono comunes a todas las familias de plantas, incluyendo aquellas en nuestra investigación. (Mabry & Gill, 1979) (Bernays et al. 1989) (Schultes & Raffaui, 1991). Aunque los fenoles y terpenos tienen funciones alternativas, ambos funcionan para detener a los herbívoros (Mabry & Gill, 1979) (Bernays et al. 1989) (Herms & Mattson, 1992) (Langenheim, 1994) –pero ver Harborne, 1991–; (Close & McArthur, 2002). El incremento de la dureza en las hojas (esclerofilia) es una defensa mecánica antiherbívoros encontrada comúnmente en todo el mundo en plantas que viven en ambientes con recursos limitados (Coley, 1983; 1987a) (Grubb, 1986) (Turner, 1994). Finalmente, la proteína foliar disponible es una buena medida de la calidad nutricional de una planta. Morán y Hamilton (1980) pensaron que la nutrición de la planta puede ser considerada un rasgo defensivo, si puede haber una presión selectiva hacia ella por causa de un ataque de herbívoro. Esto puede resultar si los herbívoros detectan las diferencias nutricionales y prefieren plantas con más alto contenido de nutrientes (c.f. Scheirs et al. 2003). Un segundo mecanismo es, si el crecimiento lento de los herbívoros debido al bajo contenido en nutrientes en las plantas, resulta en tasas de depredación más elevadas de los mismos por niveles tróficos más altos (c.f. Denno et al. 2002).

Defensas químicas

Para comparar la inversión en terpenos entre las especies, fueron colectados en viales de vidrio de 2 ml, casi 500 mg (preso fresco) de hojas de los plantones en los lugares experimentales y llenados con dichlorometano (DCM). Esta mezcla hoja-DCM fue usada para un análisis cualitativo y cuantitativo con cromatografía de gas (GC) y espectrometría de gas masa-cromatografía (GCMS). Con el fin de comparar los fenoles totales, fueron colectados e inmediatamente colocados en tubos de plástico llenos con gel de sílice secante cerca de 2 g de peso fresco de hojas maduras de 16 individuos (8 protegidos y 8 no protegidos) de cada especie en el experimento de trasplante recíproco. Las hojas fueron más tarde analizadas en busca de compuestos fenólicos en el laboratorio Appel/Schultz en la Universidad Penn State. Dado que los fenoles totales funcionan probablemente como una defensa antiherbívoro al precipitar la proteína disponible (Herms & Mattson, 1992), dividimos nuestros fenoles totales obtenidos arriba con los datos de proteína foliar disponible (ver abajo) para crear una proporción fenoles:proteína (Nichols-Orians, 1991).

Dureza de las hojas

Fue usado un «penetrómetro» (Chatillon Universal Tension and Compression Tester) para perforar agujeros a través de la lámina de la hoja (u hojita) para dar una medida de dureza. Fue imposible hacer el test con los pares de especies del género *Parkia*, dado que ambos tienen hojas compuestas bipinnadas, con hojitas no más grandes que los 3 mm de diámetro del rodillo de la máquina de test. Estandarizamos la posición de golpe a medio camino entre la punta de la hoja y la base, entre la costilla central y el borde de la hoja, evitando cuando fue posible las venas principales. El test de golpe mide una combinación de corte y fuerza total y resistencia a la propagación de rajaduras. Por estas razones, ha sido criticado por no medir específicamente la dureza de la hoja (Choong et al. 1992). Sin embargo, es fácil de ejecutar en el campo, y se correlaciona estrechamente con tests más específicos para medir las propiedades físicas de la dureza de las hojas (parámetros de corte y rasgado) (Edwards et al. 2000).

Índice de defensa

Dado que es probable que las diferentes especies de plantas empleen estrategias defensivas diferentes, diseñamos un método simple para combinar todas las medidas de defensas químicas, dureza de las hojas, y proteína

disponible para investigar si, en cada género, los especialistas de arena blanca estaban más defendidos que los especialistas de arcilla. Los valores de fenoles, terpenos y dureza de las hojas fueron promediados a través de ambos hábitats y transformados con Z (Zar, 1999) para dar a los rasgos defensivos de los seis pares de especialistas de arena blanca y arcilla una media de cero y una desviación estándar de uno. Los datos perdidos fueron contabilizados como cero. Para la proteína disponible, estandarizamos la inversa de los promedios de las especies, porque una cantidad más grande de proteína disponible corresponde a defensas más bajas. Todas las cuatro variables de defensa estandarizadas fueron sumadas para crear un Índice de Defensa (DI). Para cada género fue sustraído el DI del especialista de arcilla del DI del especialista de arena blanca. Este método tiene la asunción de que cada una de esas cuatro medidas tiene peso igual, lo que es indudablemente incorrecto, pero preferible a asignar subjetivamente diferentes pesos a los tipos de defensa. Estas puntuaciones de diferencia ($DI_{AB} - DI_{ARC}$) fueron usadas para probar la predicción de que los especialistas de arena blanca están más defendidos que los especialistas de arcilla con un test Wilcoxon de signo de rango apareado de una cola (Zar, 1999).

Correlaciones de los datos de crecimiento, defensa y herbivorismo para los seis géneros

Fueron transformados con Z (Zar, 1999) y analizados por un método análogo para contrastes filogenéticamente independientes (Harvey & Pagel, 1991) los promedios de especies para crecimiento (área de la hoja y altura, promediada a través de los hábitats), el efecto de la protección contra herbívoros en el crecimiento (diferencia aritmética entre el promedio de área de hoja y la altura con protección o sin ella, para cada género de arena blanca y arcilla promediado a través de los hábitats), y las defensas (como se expone arriba). Para evaluar los compromisos o balances, hemos planteado los valores de los seis pares de especies y hemos analizado las seis pendientes, para ver si la relación entre rasgos era consistente cuando se controla la relación filogenética. Usamos estos cuadros para probar nuestras predicciones de que: (1) el crecimiento y el herbivorismo estarían correlacionados positivamente, que (2) el crecimiento y las defensas estarían correlacionados negativamente, y (3) que el herbivorismo y la inversión en defensas estarían correlacionados negativamente. Fueron puestas a prueba hipótesis acerca de las correlaciones de los rasgos por medio de puntuaciones de la diferencia de las pendientes, y su significancia fue evaluada con un test Wilcoxon de signo de rango apareado de una cola (Zar, 1999).

Resultados y discusión

Diferencias en disponibilidad de nutrientes

Los lugares de bosque de arcilla contuvieron una cantidad significativamente mayor de nitrógeno disponible que los bosques de arena blanca, más de dos veces más de amonio disponible, más de una orden de magnitud más de nitrato disponible, y una alfombra de raíces mucho más delgada (Tabla 6).

Diferencias de hábitat en poblaciones de herbívoros

Dos medidas separadas de comunidades de insectos herbívoros encontraron una diversidad y abundancia estadísticamente similares en los dos tipos de bosques. Adicionalmente, un tercio completo de las morfoespecies colectadas más de una vez ocurrieron en ambos hábitats. Estos resultados son explicados probablemente por las capacidades de dispersión, y el gran rango de distribución de muchos insectos herbívoros (Stork, 1988), en adición al hecho de que la mayoría de los hábitats de bosques de arena blanca en el área de Iquitos tienen sólo unos pocos kilómetros cuadrados. Es importante reconocer que nuestro muestreo de herbívoros estuvo extremadamente limitado y nos impide formular conclusiones definitivas concernientes a la abundancia relativa de las poblaciones de herbívoros en los hábitats de arena blanca y arcilla. No obstante esto, nuestros estimados de herbívoros representan dos corroboraciones independientes de que los insectos herbívoros se distribuyen efectivamente dentro de los bosques de arena blanca. Más aún, estos patrones son consistentes con nuestros datos de herbivorismo del experimento de trasplante recíproco, que muestran que los plantones de los especialistas de arcilla fueron atacados con una frecuencia similar independientemente de que fuesen trasplantados a bosques de arena blanca o de arcilla (Figura 8a,b).

Tabla 6: Las comparaciones entre varillales y bosques arcillosos por la profundidad de las raíces, la disponibilidad de nitrógeno, el herbivorismo de hojas jóvenes, y la abundancia y diversidad de insectos herbívoros. Las diferencias significativas entre bosques son indicadas con letras diferentes (análisis ANOVA de modelo mixto, efecto del hábitat para la prueba de herbivorismo, prueba de Wilcoxon de rango firmado →signed rank test)- entre hábitats para el resto).

Variable	Sitios de arcilla	Sitios de varillales
Raíces cm (promedio ± SE) (N = 44 parcelas)	0.91 ± 1.0 ^a	8.48 ± 0.6 ^b
Disponibilidad de nitrógeno (ppm) las bolsas de resina de intercambio de iones (promedio ± SE)		
NO ₃ -	349.2 ± 25.7 ^b	25.6 ± 13.8 ^a
NH ₄ ⁺	135.2 ± 32.7 ^b	62.1 ± 17.5 ^a
Total nitrógeno (N = 27 bolsas de resinas)	484.4 ± 43.0 ^b	87.7 ± 23.0 ^a
Herbivorismo (promedio ± SE % hoja comida por mes) (N=355 individuos)	22.8 ± 4.3 ^b	10.3 ± 3.3 ^a
Abundancia de insectos herbívoros (promedio ± SE individuos por trampa de luz por hora)		
Total abundancia de insectos herbívoros	87.2 ± 12.6 ^a	74.8 ± 18.1 ^a
Blattoidea	3.0 ± 0.7 ^a	2.6 ± 0.9 ^a
Coleoptera	20.0 ± 9.0 ^a	22.4 ± 7.8 ^a
Hemiptera	7.6 ± 4.9 ^a	13.4 ± 11.7 ^a
Homoptera	20.0 ± 4.5 ^a	17.0 ± 1.9 ^a
Orthoptera	36.6 ± 8.2 ^a	19.2 ± 3.6 ^a
Diversidad de insectos herbívoros (promedio ± SE morfoesp. por trampa de luz por hora)		
Total morfoespecies de insectos herbívoros	45.0 ± 4.3 ^a	34.8 ± 3.9 ^a
Blattoidea	2.6 ± 0.5 ^a	2.4 ± 0.8 ^a
Coleoptera	7.6 ± 2.1 ^a	8.0 ± 2.0 ^a
Hemiptera	3.2 ± 1.0 ^a	2.0 ± 0.4 ^a
Homoptera	15.8 ± 2.8 ^a	11.4 ± 2.0 ^a
Orthoptera	15.8 ± 1.7 ^a	10.8 ± 2.1 ^a
Avispas parasitoides (promedio ± SE por sitio por trampa malaise por 2 años)		
Total Avispas Parasitoides abundancia	67.7 ± 28.5 ^a	59.9 ± 10.8 ^a
Total Parasitoides especies y morfoespecies	25.5 ± 6.4 ^a	22.0 ± 3.3 ^a

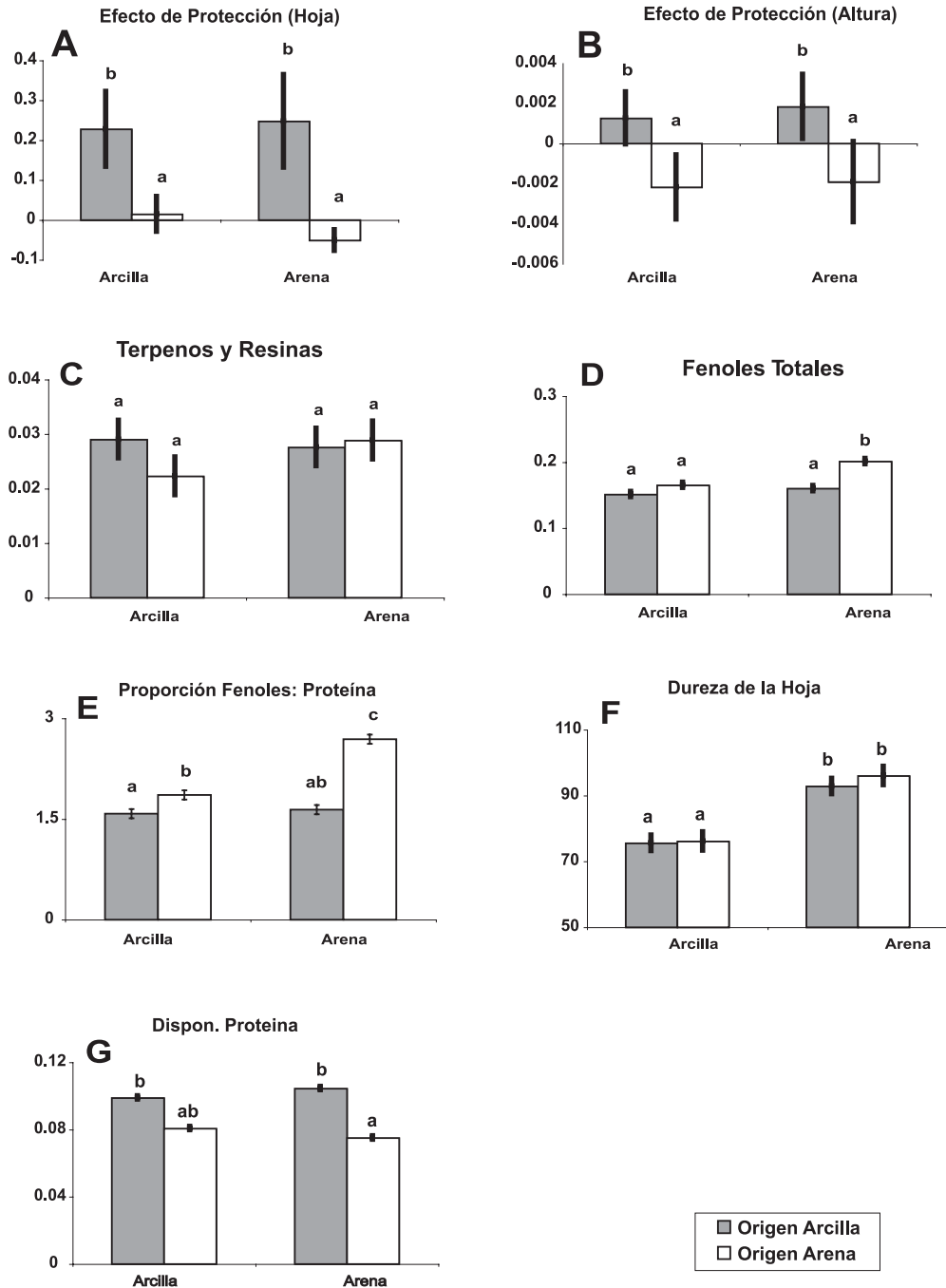


Figura 8: El efecto de origen y hábitat en el experimento de trasplante recíproco para: (A) el efecto de protección contra herbívoros en el crecimiento de la hoja (cm^2/d), (B) el efecto de protección contra herbívoros en crecimiento de altura (cm/d), (C) terpenos totales y resinas (ml de terpenos por mg material de hoja secada), (D) fenoles totales (g fenoles por g hoja secada); (E) proporción fenoles:proteína (fenoles divididos por proteína disponible, una proporción sin unidades), (F) dureza de la hoja (g de fuerza para penetrar con un cilindro de 3 mm una hoja ($1.0 \text{ g} = 1.38 \text{ kPa}$), y (G) proteína disponible (gr de proteína soluble por gr hoja secada). Las barras con diferentes letras sobre ellas indican diferencias significativas entre los grupos diferentes (pruebas Tukey). Las barras muestran promedios y $\pm 1 \text{ SE}$ (error estándar). Los valores encima de las barras con letras diferentes (a, b, c,) indican diferencias significativas entre los diferentes grupos (pruebas Tukey).

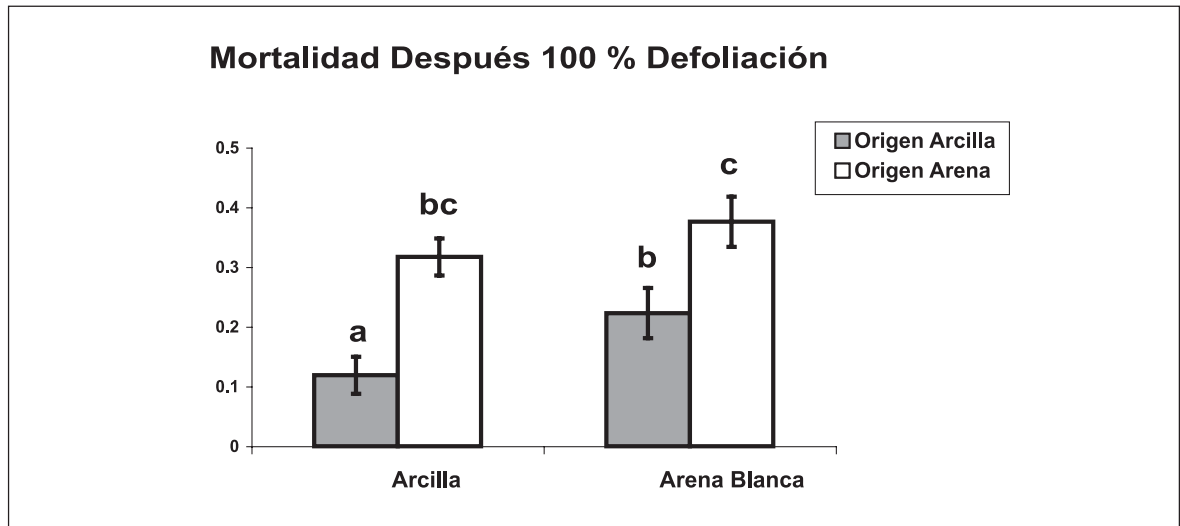


Figura 9: Los resultados del experimento de defoliación total. Las barras muestran el porcentaje promedio de la mortalidad por cada combinación de origen y de hábitat. Barras con letras diferentes sobre ellas (a, b, c,) indican diferencias significativas (pruebas posthoc, distribución de Student's *t*).

Diferencias de hábitat en el impacto del herbivorismo

Predecimos que el impacto del herbivorismo sería mayor en los bosques sobre arena blanca, porque es más difícil para las plantas reemplazar el nitrógeno perdido debido a los herbívoros (Coley, 1987b) (Craine et al. 2003). Esta predicción fue apoyada por el hecho de que todas las plantas trasplantadas en los bosques de arena blanca, cuando fueron defoliadas, tuvieron una mortalidad significativamente mayor que aquellas trasplantadas en los bosques de arcilla (Figura 9).

En el experimento de defoliación, los especialistas de arena blanca sufrieron una tasa de mortalidad significativamente más alta que los especialistas de arcilla (Figura 9), confirmando la predicción clave del balance crecimiento-defensa, de que los especialistas de arena blanca deberían tener mayor dificultad en reponer el tejido perdido debido a los herbívoros (Coley et al. 1985). Esta respuesta diferenciada a la defoliación de especies adaptadas a suelos de baja fertilidad versus especies adaptadas a suelos de alta fertilidad fue encontrada también en un estudio en Singapur (Lim & Turner, 1996). Así, cuando son defoliadas las especies de arena blanca fuertemente defendidas pierden hojas muy costosas que representan un alto porcentaje de su presupuesto energético. Debido a su baja tasa de crecimiento, son incapaces de compensar esta pérdida y esto eleva, en consecuencia, su tasa de mortalidad (Coley et al. 1987b). Por esta razón, el impacto del herbivorismo parece ser substancialmente mayor en plantas adaptadas a condiciones de bajos recursos.

Diferencias en inversión de defensas: tipo de defensa

Géneros diferentes adoptaron estrategias defensivas dramáticamente diferentes. Hubo una señal consistente de restricción filogenética en nuestros análisis de las defensas de las plantas, ya que el género fue un factor significativo en cada variable de defensa. En términos de terpenos, fenoles, dureza y baja nutrición, no hubo un «síndrome» consistente de inversión defensiva en los seis géneros; en cambio, cada género distribuyó en diferentes combinaciones estos rasgos (y presumiblemente otros rasgos no medidos). Ciertamente, existe un escaso apoyo teórico o empírico a la idea de un balance negativo general entre tipos de estrategias defensivas (Koricheva et al. 2004) (Agrawal & Fishbein, 2006).

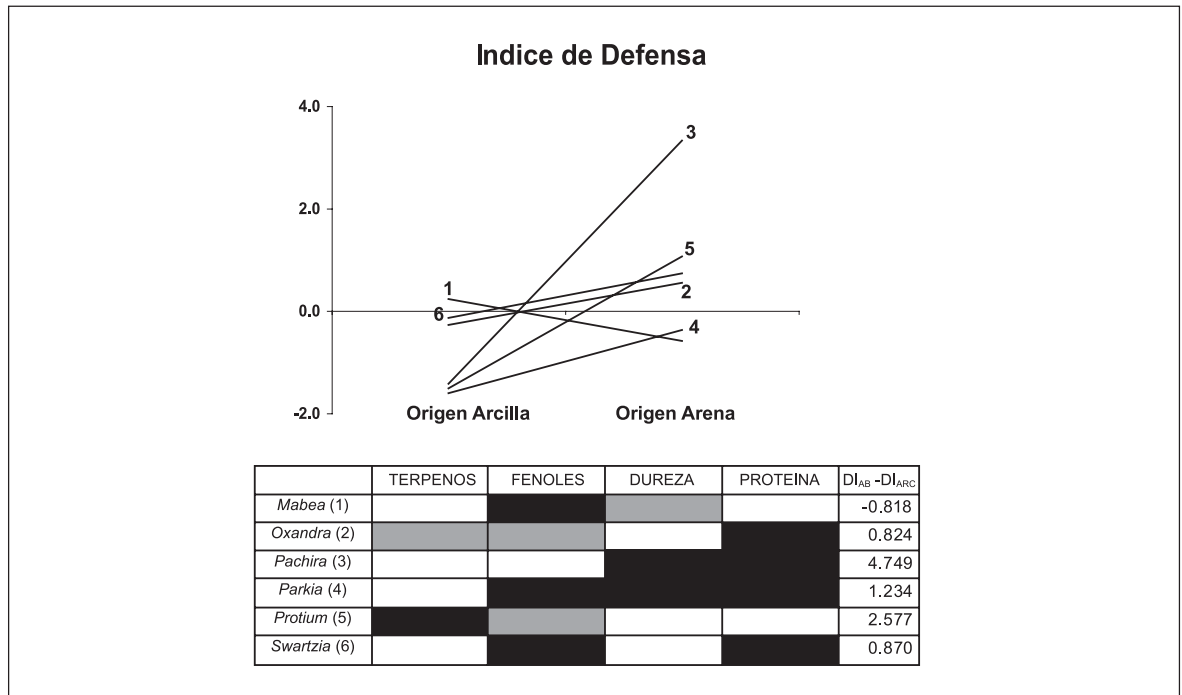


Figura 10: Son ploteados los valores del índice de defensa por cada género, mostrando las diferencias entre especialistas de arena blanca y arcilla. Los números de las líneas correspondan a la tabla de géneros abajo. Las cajas negras en la tabla indican un rasgo defensivo significativamente más alto para este género en la especialista de arena blanca (como fue predicho), y las cajas grises indican un rasgo defensivo significativamente más alto para este género en el especialista de arcilla (contrario a nuestras predicciones). La última columna muestra los valores del índice de defensa para cada género: los números positivos significan puntos en la dirección acorde con nuestras predicciones, y los números negativos denotan puntos en la dirección en contra de nuestras predicciones.

Cantidad de inversión defensiva

Para *Protium*, encontramos concentraciones de terpenos más altas que las anticipadas en los especialistas de arena blanca, pero para *Oxandra* ocurrió el patrón contrario (Figura 10). El perfil de terpenos de *Oxandra* es dominado por sesquiterpenos, que podrían estar sirviendo posiblemente para una función diferente que la defensa o no funcionar en una modalidad dependiente de la dosis (Gershenzon & Croteau, 1991) (Langenheim, 1994). A diferencia de los sesquiterpenos, se encontró que tanto los especialistas de arena blanca de *Protium* como de *Oxandra* tienen un nivel más alto de diterpenos y otras resinas en comparación con los especialistas de arcilla. Los diterpenos no son volátiles, y se piensa que: o bien son tóxicos (Lerdau & Penuelas, 1993), o tienen un tipo de defensa química contra los herbívoros o patógenos (Langenheim, 1994).

Los fenoles totales y la proporción fenoles: proteínas fueron significativamente más altos en general para los especialistas de arena blanca que para los especialistas de arcilla. En nuestro estudio, el porcentaje de peso seco del total de fenoles varió en un rango de 3-37%, un rango grande que ciertamente es una sobreestimación y pone de relieve la dificultad de cuantificar con precisión los fenoles en el laboratorio (Appel et al. 2001). Finalmente, encontramos significativamente menos proteína disponible en los especialistas de arena blanca. Éste fue el rasgo importante consistente, con 5/6 de los pares de especies mostrando el mismo patrón.

Rasgos defensivos y plasticidad fenotípica

No hemos encontrado muchos casos de plasticidad fenotípica en la distribución de defensas químicas en los plántones. Muy pocas especies tuvieron incrementos o disminuciones significativos en terpenos o fenoles

debido al hábitat (Fig. 8c, d). De modo similar, la proteína foliar disponible no cambió dependiendo de dónde estuvieron plantados los plantones (Fig. 8g), incluso cuando los niveles de nutrientes fueron significativamente diferentes entre los dos hábitats. Concluimos que, para los géneros en nuestro estudio, la resistencia a herbívoros causada por las defensas químicas y el contenido de proteína disponible es debida a rasgos fijos con base genética. Así, las diferencias en defensas resultan de la selección natural por herbívoros, y no son solo respuestas pasivas a diferencias en nutrientes disponibles en los suelos.

A diferencia de nuestros resultados con defensas químicas y nutricionales, hemos encontrado un efecto general del hábitat en la dureza de las hojas, que es significativo para tres especies (Fine et al. 2006). En general, hemos encontrado que la dureza de la hoja fue significativamente más alta para las especies de arena blanca en solamente dos géneros, *Parkia* (la que no fuimos capaces de medir con nuestro penetrómetro, pero para la que el patrón fue obvio) y *Pachira*. En contraste con esto, dos estudios previos encontraron que las plantas de arena blanca tenían hojas significativamente más duras que las plantas de arcilla (Coley, 1987a) (Choong et al. 1992). Estos estudios no tomaron en cuenta la filogenia, pero sus resultados promedio para las especies de arena blanca y arcilla fueron mucho más divergentes que los nuestros. Una posibilidad para la discrepancia es que la dureza en esos dos estudios fue medida solamente en los hábitats de origen de las plantas. Mientras nuestros resultados no niegan de ninguna forma el efecto selectivo potencialmente fuerte de los herbívoros en la esclerofilia, sugieren que las comparaciones futuras de las especies de arena blanca y arcilla no deberían ser controladas solamente por relaciones filogenéticas, pero también por la disponibilidad de recursos.

Evaluando el balance entre crecimiento y defensa

El balance evolutivo entre crecimiento y defensa es ilustrado por los datos graficados en la Figura 11. Cuando el efecto de protección de cada especie es ploteado contra la tasa de crecimiento total (Figura 11a), todos los (seis) géneros exhiben una relación positiva. En cada género, los herbívoros atacaron selectivamente a las especies de más rápido crecimiento, y más que a las especies de crecimiento más lento. Esta es una evidencia de que las plantas de crecimiento más rápido tienen menor resistencia ante herbívoros, lo que es consistente con las predicciones del balance crecimiento-defensas. Coley (1983; 1987b) encontró la misma relación en Panamá, donde las tasas de crecimiento de 40 especies de árboles estuvieron correlacionadas positivamente con las tasas de herbivorismo.

En los gráficos de la Figura 11a, las longitudes de las líneas corresponden a la cantidad de variación en la tasa de crecimiento y los rasgos de antiherbivorismo dentro de las especies (de arena blanca y arcilla) de cada género. Por ejemplo, algunos géneros como, *Parkia*, están representados por líneas más largas en la dirección horizontal (Fig. 11a), probablemente porque este género incluye plantas que prosperan en condiciones de alta luminosidad. Por tanto, el especialista de arcilla tiene un crecimiento muy rápido en comparación con las especies de *Protium* y *Swartzia*, las cuales son especies tolerantes a la sombra, nunca encontradas en los claros de árboles caídos. Aun así, el hecho de que las curvas de las seis líneas, en la Figura 11a, sean tan similares sugiere la existencia de un balance universal, incluso entre las especies con tasas de crecimiento y estrategias defensivas tan dispares.

Cuando los puntajes del Índice de defensa para los seis géneros son ploteados contra el Índice de la tasa de crecimiento, encontramos una relación negativa significativa, con cinco de los seis géneros mostrando puntajes más altos de los Índices de defensa de las especies de más lento crecimiento vs. las de más rápido crecimiento. Las curvas en este gráfico exhiben mucha más variación que el gráfico de Crecimiento vs. Herbivorismo (Figura 11b), probablemente debido el método tosco por el cual intentamos cuantificar la inversión en defensa de estas especies. El único género que no sigue el patrón general, *Mabea*, muestra una relación opuesta a los otros cinco géneros con un puntaje más alto para el Índice de defensa en su especialista de arcilla de crecimiento rápido. Dado que el *Mabea*, de crecimiento rápido (especialista de arena blanca), recibió el menor ataque de los herbívoros en el experimento, es probable que esté realmente bien defendido y hayamos fallado en cuantificar con exactitud su inversión en defensas. Una razón de esto puede ser que *Mabea* es el único género de los seis que produce un abundante látex blanco, y no cuantificamos este rasgo en nuestras comparaciones. El gráfico de Herbivorismo vs. Defensa (Figura 11c) hace eco de este punto, con *Mabea* como único género cuyo puntaje para el Índice de defensa no alcanza al puntaje en el Índice de herbivorismo.

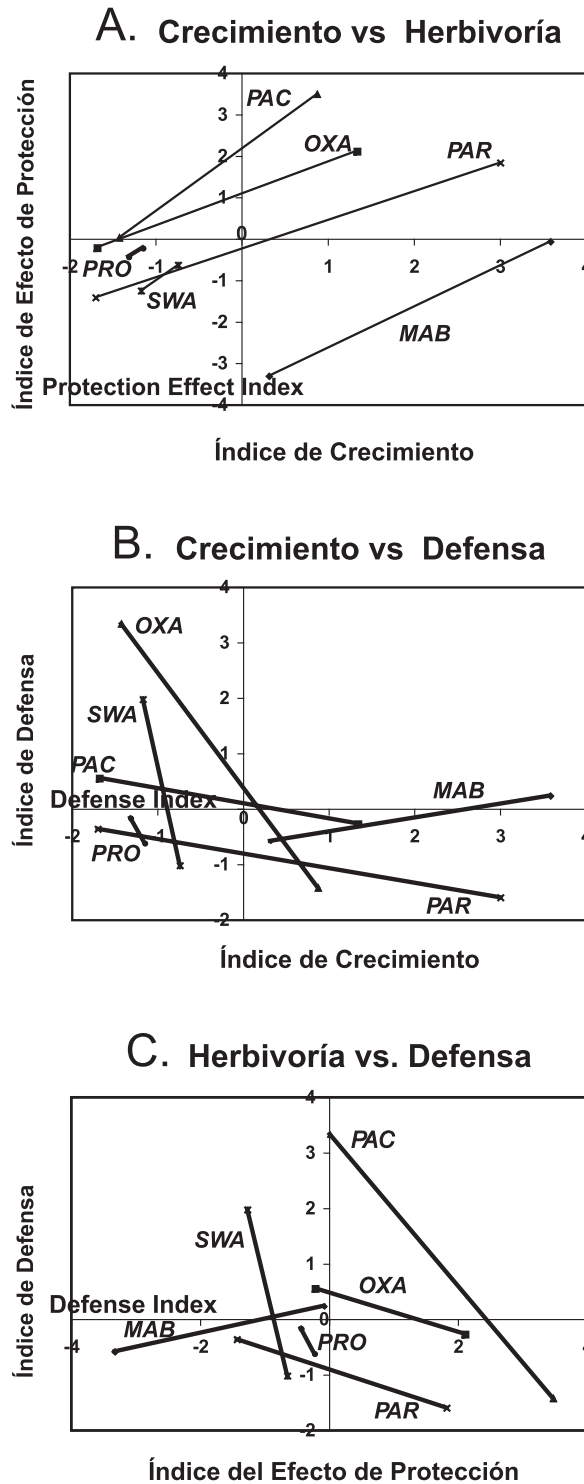


Figura 11: Las parcelas las seis parejas de especies para a) índice de tasa de crecimiento versus índice del efecto de protección contra herbívoros, b) tasa de crecimiento versus índice de defensa, y c) índice de protección versus índice de defensa. La consistencia y la magnitud de las pendientes fueron usados para probar las predicciones de una hipótesis compromiso entre crecimiento/defensa. Las abreviaturas de tres letras corresponden a los seis géneros en la Figura 10.

Aproximación filogenética para estudiar el balance crecimiento/defensa

Nuestro enfoque de usar pares múltiples de congéneres de hábitats ecológicamente divergentes difiere de algunos otros enfoques más cuantitativos, que han usado datos de longitudes de ramas de un árbol filogenético para probar las correlaciones entre rasgos particulares y su asociación con el hábitat (Cavender-Bares et al. 2004). En nuestro enfoque hemos ignorado por diseño las longitudes de ramas, ya que cada uno de nuestros pares de géneros incluye solamente un representante de cada tipo de hábitat. Pero en términos de las comparaciones de la tasa de crecimiento, herbivorismo y defensas totales, en su relación con la especialización de arena blanca y arcilla, nuestros resultados indican que importa muy poco la variación en las longitudes de las ramas entre nuestros pares: los seis pares exhiben balances similares (Figura 11a), y si este balance tiene una influencia en la distribución de una planta en suelos de arena blanca o arcilla, entonces debe haber evidencia de ello tanto en los pares de especialistas más recientemente derivados como en los pares de especies que han persistido por milenios en sus hábitats particulares. Por el contrario, si nosotros estuviésemos interesados en la evolución de rasgos particulares (como los fenoles per se), entonces estaría ciertamente garantizada la inclusión de algún estimado del tiempo de divergencia (y el muestro más intenso dentro de cada género).

Una limitación del enfoque de pares congénéricos es que nuestro muestreo está limitado a géneros que incluyen especies que ocurren en ambos hábitats de interés. Sería interesante comparar los géneros que están restringidos a los hábitats de arena blanca o a arcilla para ver si el balance crecimiento-defensa es evidente en comparación con sus taxones hermanos (que son especialistas de los hábitats contrarios). Nuestra forma de calcular el Índice de defensas funciona bien precisamente porque los rasgos defensivos están conservados filogenéticamente entre los parientes cercanos, permitiendo comparaciones cuantitativas del mismo rasgo cualitativo. Si usásemos pares de taxones que no estuviesen emparentados estrechamente, sería mucho más difícil capturar la distribución de defensas en cada una de las especies contrastantes dentro de un Índice de defensas, aunque el efecto de protección podría todavía ser una medida apropiada para comparación.

Incluir el contexto filogenético es vital para estudios del balance crecimiento-defensa por al menos dos razones: En primer lugar, controlar por filogenia es crítico porque reduce el ruido de la variación interespecífica que puede fácilmente oscurecer los verdaderos patrones en los datos (Agrawal & Kotanen, 2003). Por ejemplo, hay una variación sustancial en las tasas de crecimiento y herbivorismo entre los seis pares de especies (Figura 11). Ciertamente, si las relaciones filogenéticas son ignoradas y uno plotea los porcentajes de las 12 especies para crecimiento y herbivorismo juntos, la correlación entre crecimiento y herbivorismo desaparece. Tal análisis trata al promedio de cada especie (para la tasa de crecimiento y defensa) como un punto de dato independiente, una asunción que no es válida ciertamente (Harvey & Pagel, 1991).

En segundo lugar, esto permite a uno hacer inferencias directas acerca de los patrones filogenéticos de los rasgos defensivos de las plantas y cómo se relacionan con la especialización por hábitat. Por ejemplo, los terpenos, los fenoles y la dureza de las hojas en nuestros géneros exhiben fuertes señales de restricción filogenética. Sin embargo, ya que las especies dentro de estos géneros tienen un grupo diverso de opciones defensivas, esta aparente falta de plasticidad evolutiva para encender o apagar completamente la inversión en una clase particular de defensa no provoca que los linajes estén constreñidos ecológicamente a un tipo particular de suelo. Por esta razón, no hemos observado signos de restricción filogenética en el efecto de protección (por ej: en la cantidad de herbivorismo) o en el crecimiento en los géneros. Esto se debe, casi con certeza, al hecho de que los rasgos relevantes que confieren resistencia a los herbívoros en hábitats de bajos recursos y crecimiento más rápido, en los hábitats de altos recursos son evolutivamente libres e involucran incrementos cuantitativos y disminución de los rasgos cualitativos ya presentes relacionados con crecimiento y defensa.

Conclusiones

Gracias a la manipulación de la presencia de herbívoros hemos descubierto que las diferencias en las defensas interactúan con factores edáficos para restringir las especies a sus hábitats especializados. Aunque la probabilidad de ataque por herbívoros era similar en ambos hábitats, el impacto del herbivorismo en el crecimiento y en la supervivencia fue mucho más fuerte en los bosques de arena blanca, proporcionando evidencia sólida de la fuerte selección para defensas efectivas en los bosques de arena blanca. Medidas de las defensas confirmaron

que los especialistas de arena blanca tienen en general una inversión más alta en defensas, aunque cada género mostró una combinación diferente de rasgos defensivos. Estos resultados confirmaron las predicciones teóricas de que las especies en hábitats de bajos recursos evolucionan una inversión más alta en defensas óptimas. Con las pruebas para diferencias en crecimiento y defensas en los especialistas de arena blanca y arcilla dentro de un marco filogenético específico, nuestros resultados fortalecen la posición de que el balance entre crecimiento y defensa es universal y gobierna los patrones de la distribución de plantas. Este balance universal, mediatizado por los herbívoros, representa un mecanismo importante de coexistencia de las plantas que ha sido en buena medida ignorado en estudios de especialización de plantas a hábitats y en composición de nichos. Más aún, esta interacción entre herbivorismo y heterogeneidad de recursos debería promover la selección divergente en el crecimiento de las plantas, y en las estrategias de defensa que incrementan el potencial para la especiación ecológica.

4. CONCLUSIONES

Nuestro estudio proporciona datos que apoyan la hipótesis de Gentry, de que la especialización por hábitat contribuye al incremento general de la diversidad de plantas en los bosques húmedos tropicales. Los resultados de nuestro estudio de trasplante recíproco sugieren que los herbívoros promueven la especialización por hábitat de las plantas, tanto a escala evolutiva como ecológica. A la escala de tiempo ecológico, los herbívoros parecen estar manteniendo los patrones existentes de especialización en arena blanca o arcilla, al atacar selectivamente a las plantas de arcilla que se dispersan a los hábitats de arena blanca. En tiempo evolutivo, las fuertes presiones evolutivas ejercidas por los herbívoros causan un balance entre crecimiento y defensa, y dan como resultado la selección de estrategias divergentes en los hábitats ricos en nutrientes como los bosques de arcilla, y en hábitats pobres en nutrientes como los bosques de arena blanca. De este modo, incluso si la zona templada fuese tan heterogénea edáficamente como los trópicos, la fuerte y constante presión del herbivorismo en los trópicos hace que las plantas se conviertan en especialistas de hábitat en un grado más alto.

En segundo lugar, hemos encontrado apoyo para la hipótesis de que la especialización por hábitat incrementa la diversidad regional en las Burseraceae, lo que es consistente con la predicción de Gentry. Las especies especialistas de las Burseraceae permanecieron fieles a sus tipos de suelos a través de cientos de kilómetros en la Amazonía peruana. Y, cuando hemos mapeado la asociación de suelos en la filogenia de las Protieae, hemos encontrado que los especialistas edáficos, en el mismo tipo de suelo, no fueron a menudo los parientes más cercanos, apoyando la hipótesis de que la especiación impulsada por hábitat es un mecanismo importante de diversificación en la Burseraceae.

Finalmente, cuando hemos examinado la comunidad de árboles de arena blanca hemos encontrado que la mayoría de los individuos en nuestras parcelas eran endémicos de arena blanca –un gremio de 37 especies que comprendía más del 70% de todos los individuos-. Estos dominantes de arena blanca son en su mayoría miembros de géneros que también incluyen árboles especializados en bosques de tierra firme más ricos en nutrientes, dando a entender que hay docenas de ejemplos donde la especialización en arena blanca ha evolucionado independientemente desde árboles especializados en otros tipos de suelos (y viceversa). Trabajos futuros deberán enfocarse en los procesos por los cuales la especiación ocurre en diferentes tipos de suelos, investigando especialmente cómo el aislamiento reproductivo evoluciona entre las poblaciones de arena blanca y de no arena blanca de las neoespecies potencialmente divergentes.

5. AGRADECIMIENTOS

PVAF quiere agradecer a José Álvarez Alonso por la traducción de este trabajo, y también por su apoyo y sus consejos durante todo el proyecto. Agradecemos al Instituto Nacional de Recursos Naturales (INRENA) por los permisos para cumplir con este estudio; a D. Del Castillo, L. Campos, E. Rengifo y S. Tello, del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), por el apoyo logístico y el permiso para trabajar en el Centro de Investigaciones Allpahuayo; a E. Aquituari, M. Ahuite, J. Guevara, M. Jackson, M. Olórtegui, J. Reed, S. Irazuzta, F. Vacalla y G. Villa por su apoyo en el campo; a N. Pitman, por compartir los datos de sus parcelas de árboles en

Loreto; a P. Evans, J. Becerra y M. Lott por sus consejos con los análisis de terpenos; a L. Bohs, D. Dearing, D. Feener, R. Foster, T. Kursar, W. Carson y S. Schnitzer por los consejos durante el proyecto; a G. Villa, S. Pell, K. Wurdack, H. Cross, N. Zerega y K. Cameron por la ayuda con los análisis moleculares; a las comunidades de Jeberos, Tamshiyacu, Jenaro Herrera y Tierra Blanca por su ayuda logística y amistad. El apoyo económico ha provenido de las siguientes fuentes: National Science Foundation Predoctoral Fellowship para PVAF, una beca NSF Doctoral Dissertation Improvement Grant para PVAF y PDC, University of Utah, The Michigan Society of Fellows a PVAF, American Society of Plant Taxonomists, Lewis B. & Dorothy Cullman Foundation para los análisis moleculares, y Appel/Schultz Laboratory en Penn State University para los análisis de fitoquímicos.

6. BIBLIOGRAFÍA

- AB'SÁBER, A. N. 1982. The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. Pp. 41-59 in G. T. Prance, ed. *Biological Diversification of the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- AGRAWAL, A. A. & FISHBEIN, M. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87: S132-S149.
- AGRAWAL, A. A. & KOTANEN, P. M. 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters* 6:712-715.
- ÁLVAREZ, J. 2002. Characteristic avifauna of white-sand forest in northern Peruvian Amazonia. M.Sc. Thesis, Louisiana State University, Baton Rouge, LA, USA.
- ÁLVAREZ, J., & WHITNEY B. 2001. A new *Zimmerius* tyrannulet (Aves: Tyrannidae) from white-sand forests of Northern Amazonian Peru. *Wilson Bull.* 113: 1-9.
- ÁLVAREZ, J., & WHITNEY B. 2003. New distributional records of birds from white-sand forests of the northern Peruvian amazon, with implications for biogeography of northern South America. *Condor* 105:552-566.
- ANDERSON, A. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13:199-210.
- APPEL, H. M., GOVENOR, H., D'ASCENZO, SISKKA, E., & SCHULTZ, J.C. 2001. Limitations of folin assays of foliar phenolics in ecological studies. *Journal of Chemical Ecology* 27: 761-778.
- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1:155-196.
- ASHTON, P. S. 1976. Mixed dipterocarp forest and its variation with habitat in the Malayan lowlands: a re-evaluation at Pasoh. *Malayan Forester* 39:56-72.
- BATES, J.M., HACKETT S. J., & CRACRAFT J. 1998. Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *J. Biogeog.* 25:783-793.
- BERNAYS, E. A., COOPER DRIVER, G., & BILGENER, M. 1989. Herbivores and plant tannins. *Advances in Ecological Research* 19: 263-302.
- BINKLEY, D. & MATSON, P. 1983. Ion-exchange resin bag method for assessing forest soil-nitrogen availability. *Soil Science Society of America Journal* 47:1050-1052.
- BUNCE, J.A., CHABOT, B.F. & MILLER, L. N. 1979. Role of annual leaf carbon balance in the distribution of plant species along an elevational gradient. *Botanical Gazette* 140:288-294.
- BURNHAM, R. J., & GRAHAM A. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 86:546-589.
- BUSH, M.B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J. Biogeog.* 21:5-17.

- CARSON, W. & ROOT, R. 2000. Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70:73-99.
- CAVENDER-BARES, J., ACKERLY, D. D., BAUM, D. A., and BAZZAZ, F. A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163:823-843.
- CHOONG, M., LUCAS, P., ONG, J., PEREIRA, B., TAN H., TURNER, I. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist* 121: 597-610.
- CLARK, D. B.; CLARK D. A., & READ J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *J. Ecol.* 86:101-112.
- CLARK, D. B.; M. W. PALMER, & D. A. CLARK. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80:2662-2675.
- CLARKSON, J.J.; M. W. CHASE, & M. M. HARLEY. 2002. Phylogenetic relationships in Burseraceae based on plastid rps16 intron sequences. *Kew Bull.* 57:183-193.
- CLOSE, D.C., & McARTHUR, C. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 99: 166-172.
- CODY, M.L. 1978. Distribution ecology of *Happlopappus* and *Chrysothamnus* in the Mohave desert. I. Niche position and niche shifts on north-facing granitic slopes. *American Journal of Botany* 65:1107-1116.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- COLEY, P. D. 1987a. Patrones en las defensas de las plantas: ¿por qué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revista Biologica Tropical* 35 (Suppl. 1): 151-164.
- COLEY, P. D. 1987b. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106 (Suppl.): 251-263.
- COLEY, P. D., & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-35.
- COLEY, P. D., BRYANT, J. P., & CHAPIN, F. S. III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- COLINVAUX, P.A., P. E. OLIVEIRA, & M. B. BUSH. 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quatern. Sci. Rev.* 19:141-169.
- CONDIT, R., N. PITMAN, E. LEIGH, J. CHAVE, J. TERBORGH, R. FOSTER, P. NUÑEZ, S. Aguilar, R. VALENCIA, G. VILLA, H. MULLER-LANDAU, E. LOSOS, & S. HUBBELL. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295, 666-669.
- COOMES, D. A. 1997. Nutrient status of Amazonian caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes, litterfall and analyses of soils. *Can. J. For. Res.* 27: 831-839.
- COOMES, D. A., & GRUBB, P. J. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soil factors. *Vegetatio* 122: 167-191.
- COOMES, D. A., & GRUBB, P. J. 1998. Responses of juvenile trees to above and below-ground competition in nutrient-starved Amazonian rain forest. *Ecology* 79: 768-782.
- COWLING, R. M., E. WITKOWSKI, A. MILEWSKI, & K. NEWBEY. 1994. Taxonomic, edaphic, and biological aspects of narrow plant endemism on matched sites in mediterranean South Africa and Australia. *J. Biogeog.* 21:651-664.

- CRAINE, J., BOND, W., LEE, W., REICH, P., OLLINGER, S. 2003. The resource economics of chemical and structural defenses across nitrogen supply gradients. *Oecologia* 442:547-556.
- DALY, D. C. 1987. A taxonomic revision of the genus *Protium* (Burseraceae) in eastern Amazonia and the Guianas. Ph. D. Dissertation. City University of New York.
- DALY, D. C. 1989. Studies in Neotropical Burseraceae II: generic limits in new world Protieae and Canarieae. *Brittonia* 41:17-27.
- DALY, D. C. 1992. New taxa and combinations in *Protium* Burm F.: studies in Neotropical Burseraceae VI. *Brittonia* 44:280-299.
- DALY, D. C. 1997. Burseraceae. Pp. 688-728 in Berry, P. E., Holst, B. K., and K. Yatskievych, eds. Flora of the Venezuelan Guayana, vol. 3. Mo. Bot. Gard. Press, St. Louis, Mo.
- DALY, D. C. & J. D. MITCHELL. 2000. Lowland vegetation of tropical South America: an overview. Pp. 391-454 in D. L. Lentz, ed. Imperfect balance: landscape transformations in the Precolumbian Americas. Columbia Univ. Press, New York.
- DAVIES, S. J., P. A. PALMIOTTO, P. S. ASHTON, H. S. LEE, & J. V. LAFRANKIE. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *J. Ecol.* 86:662-673.
- DENNO R. F, GRATTON C, PETERSON M.A, LANGELLOTTO GA, FINKE D. L, HUBERTYA. F. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology* 83:1443-1458.
- DOBZHANSKY, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- DUCKE, A., & BLACK, G. A. 1953. Phytogeographic notes on the Brazilian Amazon. *Anais. Acad. Bras. Cienc.* 25: 1-46.
- DUIVENVOORDEN, J. F. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationship in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio* 120:91-113.
- DUIVENVOORDEN, J. F., BALSLEV, H., CAVELIER, J., GRANDEZ, C., TUOMISTO, H., & VALENCIA, R. (eds.). 2001. Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- EDWARDS, C., READ, J., & SANSON, G. 2000. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia* 123: 158-167.
- ENDLER, J.A. 1977. Geographic Variation, Speciation, and Clines. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- ENDLER, J.A. 1982. Pleistocene forest refuges: fact or fancy. Pp. 641-657 in G. T. Prance, ed. Biological Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press, New York.
- FINE, P.V.A. 2001. An evaluation of the geographic area hypothesis using the latitudinal gradient in North American tree diversity. *Evolutionary Ecology Research* 3: 413-428.
- FINE, P. V. A. 2004. Herbivory and the evolution of habitat specialization by trees in Amazonian forests. Ph.D. thesis. University of Utah, Salt Lake City, UT.
- FINE, P.V.A., DALY, D., VILLA, G., MESONES, I., & CAMERON, K., 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59: 1464-1478.
- FINE, P.V.A., MESONES, I., & COLEY, P. D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305:663-665.

- FINE, P.V.A., MILLER, Z. J., MESONES, I., IRAZUZTA, S., APPEL, H.M., STEVENS, M.H.H., SAAKSJARVI, I., SCHYLTZ, J.C., & COLEY, P.D. 2006. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87: S150-S162.
- FISCHER, A. G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14: 64-81.
- GARCÍA-VILLACORTA, R., AHUITE, M., OLÓRTEGUI, M. 2003. Clasificación de bosques sobre arena blanca de la zona reservada Allpahuayo-Mishana. *Folia Amazónica* 14:11-31.
- GARCÍA-VILLACORTA, R., & HAMEL, B. 2004. A noteworthy new species of *Tovomitia* (Clusiaceae) from Amazonian white-sand forests of Peru and Colombia. *Brittonia* 56: 132-135.
- GENTRY, A.H. 1981. Distributional patterns and an additional species of the *Passiflora vitifolia* complex: Amazonian species diversity due to edaphically differentiated communities. *Plant Systematics and Evolution* 137:95-105.
- GENTRY, A. H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. Pp. 153-181 in M. E. Soulé, ed. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, MA.
- GENTRY, A. H., 1988. Patterns of plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- GENTRY, A. H. 1989. Speciation in tropical forests. Pp. 113-134 in (Holm-Nielsen, L. B., Nielsen I. C., and Balslev, H. eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation, and Diversity*. Academic Press, London.
- GERSHENZON, J., & CROTEAU, R. 1991. TERPENOIDS, pp. 165-219 in G. A. ROSENTHAL and M. R. BERENBAUM (eds.) *Herbivores, their interactions with secondary metabolites*, vol. 1, the chemical participants. Academic Press, New York.
- GROVER, J.P. & HOLT, R.D. 1998. Disentangling resource and apparent competition: realistic models for plant-herbivore communities. *Journal of Theoretical Biology* 19:353-376.
- GRUBB, P. J. 1986. Sclerophylls, pachyphylls, and pycnophylls: the nature and significance of hard leaf surfaces. Pp. 137-150 in Juniper, B. and Southwood, T., (eds) *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London.
- GUILLAMET, J-L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. *Experientia* 3:241-251.
- HAFFER, J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- HAFFER, J., & G. T. PRANCE, 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: On the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16:579-607.
- HARBORNE, J. B. 1991. Recent advances in the ecological chemistry of plant terpenoids, pp. 399-426, in J. B. Harborne and F. A. Tomes-Barberan (eds.) *Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids*. Clarendon Press, Oxford.
- HARLEY, C. D. G. 2003. Abiotic stress and herbivory interact to set range limits across a two-dimensional stress gradient. *Ecology* 84:1477-1488.
- HARLEY, M., & D. C. DALY, 1995. *Bursera* Kunth, *Protieae* March. em. Engl. *World Pollen and Spore* 20:1-44.
- HARMS, K. E., R. CONDIT, S. P. HUBBELL, & R. B. FOSTER. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *J. Ecol.* 89:947-959.

- HARVEY, P. H., & PAGEL, M.D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.
- HERMS, D. A., & MATTSO, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- HOORN, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 105:267-309.
- HOORN, C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 112:187-238.
- HUBBELL, S. P., R. B. FOSTER, S. T. O'BRIEN, K. E. HARMS, R. CONDIT, B. WESCHLER, S. J. Wright, and S. Loo de Lao. 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554-557.
- HUBER, O. 1995. Geographical and physical features. Pp. 1-61 in P. E. Berry, B. K. Holst, and K. Yatskievych, eds. *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol 1. Mo. Bot. Gard. and Timber Press, St. Louis, Mo and Portland, Ore.
- HUSTON, M. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- ISLER, M., J. Álvarez, P. ISLER, & B. WHITNEY. 2001. A review of the *Percnostola ruffrons* complex (Passeriformes: Thamnophilidae) with description of a new species from northern Amazonian Peru. *Wilson Bull.* 113:164-176.
- JANZEN, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* 101: 233-249.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- JORGENSEN, P., LÉON-YÁNEZ, S. 1999. *Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador*, Missouri Botanical Garden Press.
- KAUFFMAN, S., PAREDES A., G., & MARQUINA P., R. 1998. Suelos de la zona de Iquitos. Pp. 139-230 in Kalliola, R. and Flores P., S. (eds). *Geoecología y desarrollo Amazonico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Peru*. University of Turku, Finland.
- KORICHEVA, J., NYKANEN, H., & GIANOLI, E. 2004. Meta analysis of trade-offs among plant antiherbivore defenses: are plants jacks-of-all-trades, masters of all? *American Naturalist* 163: E64-E75.
- LANGENHEIM, J. 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20: 1223-1280.
- LENNON, J. J., KOLEFF, P., GREENWOOD, J., & GASTON, K. J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70: 966-979.
- LERDAU, M. T., & PENUELAS, J. 1993. Terpenes in plants: links between the biosphere and the atmosphere. *Mundo Científico* 13: 60-64.
- LIM W. & TURNER, I. 1996. Resource availability and growth responses to defoliation in seedlings of three early-successional, tropical, woody species. *Ecological Research* 11: 321-324.

- LOUDA, S. M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological monographs* 52: 25-41.
- LOUDA, S. M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64: 511-521.
- LOUDA, S. M., KEELER, K. H., & HOLT, R. D. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. Pp. in Grace, J. and Tilman, D., ed. *Perspectives in plant competition*. Academic Press, New York.
- LOUDA, S.M., & RODMAN, J. 1996. Insect herbivory as a major factor in the shade distribution of a native crucifer (*Cardamine cordifolia* A. Gray, bittercress). *Journal of Ecology* 84:229-237.
- MABRY, T. J., & GILL, J. E. 1979. Sesquiterpene lactones and other terpenoids. Pp. 502-538 in Rosenthal, G. and Janzen, D. H., (eds). *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York.
- MADDISON, D. R., & W.P. MADDISON. 2001. *MAC CLADE 4: Analysis of phylogeny and character evolution*. Version 4.05. Sinauer, Sunderland, MA.
- MARENGO, J. 1998. Climatología de la zona de Iquitos, Peru. Pp. 35-57 in Kalliola, R. and Flores P., S. (eds.). *Geoecología y desarrollo Amazonico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Peru*. University of Turku, Finland.
- MARKS, B. D., HACKETT, S. J., & A. P. CAPPARELLA. 2002. Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within the Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorhynchus spirurus*). *Mol. Phyl. Evol.* 24:153-167.
- MEDINA, E., & E. CUEVAS. 1989. Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Rio Negro basin. Pp. 217-240 in J. Proctor, ed. *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford.
- MORÁN, J. A., BARKER, M. G., MORÁN, A. J., BECKER, P., & ROSS, S. M. 2000. A comparison of the soil water, nutrient status, and litterfall characteristics of tropical heath and mixed dipterocarp forest sites in Brunei. *Biotropica* 32: 2-13.
- MORÁN, N. & HAMILTON, W. D. 1980. Low nutritive quality as defense against herbivores. *Journal of Theoretical Biology* 86: 247-254.
- MORITZ, C., J. PATTON, C. SCHNEIDER, & T. B. SMITH. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31:533-563.
- NICHOLS-ORIAN, C. 1991. The effects of light on foliar chemistry growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an attine ant. *Oecologia* 86: 552-60.
- OLFF H, & RITCHIE M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- ORR, M.R., & T. B. SMITH. 1998. Ecology and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 13:502-506.
- PARKER, M. A. & ROOT, R. B. 1981. Insect herbivores limit habitat distribution of a native composite, *Machaeranthera canescens*. *Ecology* 62:1390-1392.
- PATTERSON, T. B., & T. J. GIVNISH. 2004. Geographic cohesion, chromosomal evolution, parallel adaptive radiations, and consequent floral adaptations in *Calochortus* (Calochortaceae): evidence from a cpDNA phylogeny. *New Phytol.* 161:253-264.

- PATTON, J.L., M. N. F. DA SILVA, M. C. LARA, & M. A. MUSTRANGI. 1997. Pp. 455-465 in Laurance, W. and R. Bierregaard eds. Tropical forest remnants: ecology, management and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press, Chicago Ill.
- PEPPER, A.E., & L. E. NORWOOD. 2001. Evolution of *Caulanthus amplexicaulis* var. *barbarae* (Brassicaceae), a rare serpentine endemic plant: a molecular phylogenetic perspective. *Am. J. Bot.* 88:1479-1489.
- PITMAN, N.C.A. 2000. A large-scale inventory of two Amazonian tree communities. Ph.D. thesis, Duke University.
- PITMAN, N.C.A., TERBORGH, J.W., SILMAN, M.R., NÚÑEZ, P., NEIL, D.A., CERÓN, C.E., Palacios W.A., and Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82: 2101-2117.
- PLOTKIN, J. B., M. D. Potts, N. Leslie, N. Manokaran, J. LaFrankie, & P. S. Ashton, 2000. Species-area curves, spatial aggregation and habitat specialization in tropical forests. *J. Theor. Biol.* 207:81-99.
- POTTS, M. D., P. S. ASHTON, L. S. KAUFMAN, & J. B. PLOTKIN, 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83:2782-2797.
- PYKE, C., P., R. CONDI, S. AGUILAR, & A. HERNÁNDEZ. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *J. Veg. Sci.* 12:533-566.
- RAJAKARUNA, N., B. G. BALDWIN, R. CHAN, A. M. DESROCHERS, B. A. BOHM, & J. WHITTON. 2003. Edaphic races and phylogenetic taxa in the *Lasthenia californica* complex (Asteraceae: Heliantheae): an hypothesis of parallel evolution. *Mol. Ecol.* 12:1675-1679.
- RASANEN, M. E., J. SALO, & R. J. KALLIOLA. 1987. Fluvial perturbation in the Western Amazon basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* 238:1398-1401.
- RIBEIRO, J., M. HOPKINS, A. VICENTINI, C. SOTHERS, M. COSTA, J. BRITO, M. SOUZA, L. MARTINS, L. LOHMANN, P. ASSUMCAO, E. PEREIRA, C. SILVA, M. MESQUITA, & L. PROCOPIO. 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificacao das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazonia central. INPA-DFID, Manaus, Brazil.
- RICHARDSON, J. E., R. T. PENNINGTON, T. D. PENNINGTON, & P. M. HOLLINGSWORTH. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of Neotropical rain forest trees. *Science* 293:2242-2245.
- RICKLEFS, R. E., & D. SCHLUTER. 1993. Species Diversity: regional and historical influences. Pp. 350-359 in Ricklefs, R. E. and D. Schluter eds. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Univ. of Chicago Press, Chicago, Ill.
- RUOKOLAINEN, K., A. Linna, & H. TUOMISTO. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 13:243-256.
- RUOKOLAINEN, K., & H. TUOMISTO. 1998. Vegetación natural de la zona de Iquitos. Pp. 253-365 in R. Kalliola, and S. Flores, eds. Geoecología y desarrollo Amazonico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Peru. University of Turku Press, Turku Finland.
- SAAKSJARVI, I. E. 2003. Diversity of Parasitic Wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) In A Lowland Rain Forest Mosaic In Peruvian Amazonia. Ph.D. thesis, University of Turku, Finland.
- SCHULMAN, L. 2003. Taxonomy, chorology, speciation, and conservation in a heterogeneous Amazonia: case-studies in the flowering-plant family Melastomataceae. Ph.D. thesis, Univ. of Turku, Finland.
- SCHULTES, R. E., & Raffauf, R. F. 1990. The healing forest: medicinal and toxic plants of the northwest Amazonia. Dioscorides Press, Portland, OR.

- SILVA, J. M. C., & OREN D. C. 1996. Application of the parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.* 59:427-437.
- SIMMS, E., & RAUSHER, M. 1987. Cost and benefits of plant resistance to herbivory. *American Naturalist* 130: 570-581.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1995. *Biometry*. third ed., W. H. Freeman, New York.
- SPRUCE, R. 1908. *Notes of a botanist in the Amazon and Andes*. MacMillan, London.
- STORK, N. E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 321-337.
- STRUWE, L. MAAS P., & ALBERT V. 1997. *Aripuana cullmaniorum*, a new genus and species of Gentianaceae from white sands of southeastern Amazonas, Brazil. *Harvard Pap. Bot.* 2:235-253.
- SWAINE, M.D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *J. Ecol.* 84:419-428.
- TER STEEGE, H., LILWAH R., T. VAN ANDEL R. Ek, VAN DER HOUT P., THOMAS R., J. VAN ESSEN, & I. RAMDASS. 2000a. Pp. 117-130 in H. ter Steege, ed. *Plant diversity in Guyana, with recommendations for a national protected area strategy*. Tropenbos, Wageningen, Netherlands.
- TER STEEGE, H., D. SABATIER, H. CASTELLANOS, T. VAN ANDEL, J. DUIVENVOORDEN, A. A. OLIVEIRA, R. Ek, R. LILWAH, P. MAAS, & S. MORI. 2000b. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana shield. *J. Trop. Ecol.* 16:801-828.
- TER STEEGE, H., PITMAN, N., SABATIER, D., CASTELLANOS, H., VAN DER HOUT, P., DALY, D., SILVEIRA, M., PHILLIPS, O., VÁSQUEZ, R., VAN ANDEL, T., DUIVENVOORDEN, J., de OLIVEIRA, A., Ek, R., LILWAH, R., THOMAS, R., VAN ESSEN, J., BAIDER, C., MAAS, P., MORI, S., TERBORGH, J., NÚÑEZ, P., MOGOLLÓN, H., & MORAWETZ, W. 2003. A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
- TUOMISTO, H., & POULSEN A. D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science* 11:383-396.
- TUOMISTO, H., & RUOKOLAINEN K. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5:25-34.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN K., KALLIOLAR., LINNAA., DANJOY W., & Rodriguez Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269:63-66.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN K., YLI-HALLA M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.
- TURNER, I. M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* 8: 669-675.
- VAN DER HAMMEN, T., & HOOGHIEMSTRA H. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quatern. Sci. Rev.* 19:725-742.
- VAN DER WERFF, H. 1992. Substrate preferences of Lauraceae and ferns in the Iquitos area, Peru. *Candollea* 47:11-20.
- VANZOLINI, P. E., & WILLIAMS E. E. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for eco-geographic speciation. *Pap. Avulsos. Zool.* 34:251-255.
- VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R. 1997. *Florula de las reservas biológicas de Iquitos, Peru*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

- WEBB, C. O., ACKERLY D. D., MC PEEK M. A., & DONOGHUE M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.
- WEBB, C.O., & D. R. PEART. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88:464-478.
- WEEKS, A. 2003. The molecular systematics and biogeography of the Burseraceae. Ph.D. thesis. Univ. of Texas, Austin, Tex.
- WEEKS, A., D. C. DALY, & B. B. SIMPSON. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Mol. Phyl. Evol.* 35:85-101.
- WHITNEY, B., & ÁLVAREZ J. 1998. A new *Herpsilochmus* antwren (Aves: Thamnophilidae) from Northern Amazonian Peru and adjacent Ecuador: The role of edaphic heterogeneity of terra firme forest. *Auk* 115:559-576.
- YOUNG, K. R., & LEÓN B. 1989. Pteridophyte species diversity in the central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization. *Brittonia* 41:388-395.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*, fourth ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J.

7. ANEXO

Una lista de todas las especies y morfoespecies encontradas en las 15 parcelas de arena blanca (WS), con el número de individuos de cada especie. Las especies sombreadas en gris estuvieron también presentes en la hoja de datos NON, y las especies con el signo # están igualmente presentes en el Catálogo de plantas vasculares de Ecuador. Las morfoespecies son las especies que aparecen con el nombre del género o de la familia seguido de un número. Las morfoespecies que están sombreadas en gris estuvieron en géneros que incluían especies que también fueron encontradas en la hoja de datos NON (y que fueron contadas como especies que se superponen en los dos tipos de suelos). Las especies endémicas de arena blanca son, por tanto, especies sin el signo # y que no están sombreadas en gris. Finalmente, especies con un asterisco * fueron etiquetadas como «affinis» (similares a la especie) en la hoja de datos NON, indicando que probablemente no son la misma especie que las especies de la hoja de datos WS (de arena blanca), que fueron identificadas hasta este nombre, pero no «affinis».

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	AMA	AMB	AMC	AMD	ANV	ANC	TA1	TA2	TAC	JH1	JH2	JHC	JEB	MP	MB	WS TOTAL
Malvaceae s.l.	Pachira	brevipes							40		52	1	4	7	2	2		475
Clusiaceae	Caraipa	utilis		11		42	52	21	31	2	176					1	5	341
Clusiaceae	Caraipa	tereticaulis				7	3				33	41	123					207
Clusiaceae	Hapocalthra	cordata		4				88	37			47	30					206
Fabaceae	Dicymbe	uaiparuensis		4	31	13	21	37				15						121
Elaeocarpaceae	Sloanea	cf robusta #		2		18	25	43			11							99
Clusiaceae	Calophyllum	brasiliense #				1			2			40	8	22			3	76
Sapindaceae	Cupania	diphylla		1		10	20	17	1			4	15		1			69
Arecaceae	Euterpe	catanga #				26										17	24	67
Fabaceae	Tachigali	paniculata	4							11		11			3	8	27	64
Fabaceae	Parkia	igneiflora		1	10	10	4		2	3					31			61
Sapindaceae	Matyba	inelegans		2	1			18	3			2		14			16	56
Sapotaceae	Chrysophyllum	sang. ssp. sanguinolentum #		4	1	17	6							25				53
Euphorbiaceae	Hevea	guianensis #				9		3	1	1	1	5	9	1	14	5	4	52
Monimiaceae	Siparuma	guianensis #										14	3	2		19	9	47
Rubiaceae	Platycarpum	orinocense						1			20	2	5	19				47
Clusiaceae	Tovomita	calophyllophylla				1		3	8			12	5		13	1	2	45
Fabaceae	Macrobium	microcalyx #		2	3	3	12	1	1			5			13	4	4	44
Icacinaceae	Emmotum	floribundum		1	4	3	1					1			26	3	3	39
Rubiaceae	Ferdinandusa	chlorantha #			1		5	18	1					9		4		38
Araliaceae	Dendropanyx	umbellatus #		3	8	19										5		35
Myrtaceae	Marlierea	caudata	1					3	1			23	3				2	33
Burseraceae	Protium	subseratum ssp. subseratum #		1	1			2	1			16	9					30
Annonaceae	Bocageopsis	canescens	1						2			11	13	1				28
Chrysobalanaceae	Licania	intrapetiolaris				8		4				14				2		28
Fabaceae	Tachigali	ptychophysco	22						5									27
Sapotaceae	Pouteria	cuspidata ssp cuspidata			4	2	2							11	5	2	2	26
Apocynaceae	Macoubea	sprucei						3				3		16	1	1	1	24
Apocynaceae	Aspidosperma	pichonianum	1	5	4							1	1	8			2	22

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	AMA	AMB	AMC	AMD	ANV	ANC	TA1	TA2	TAC	JH1	JH2	JHC	JEB	MP	MB	WS TOTAL
Annonaceae	Oxandra	cf. asbeckii								2		2	1	6		3	6	20
Fabaceae	Macrolobium	limbatum var propinquum	10	3						3		4						20
Sapotaceae	Chrysothryllum	sanguinolentum ssp. spurium								1		2			14	7	10	20
Aquifoliaceae	Ilex	aff. andarensis				1											2	19
Lauraceae	Ocotea	aciphylla #	3		1					3		2	2		4	1		19
Fabaceae	Macrolobium	bifolium			2					3		7	2		2		2	18
Arecaceae	Mauritiella	armata #					17											17
Fabaceae	Macrolobium	sp. 2									11	1		5				17
Humiriaceae	Sacoglottis	ceratorcarpa							2	3					7	5		17
Rubiaceae	Pagamea	guianensis		17														17
Arecaceae	Mauritiella	aculeata				8		5	1				2					16
Theaceae	Ternstroemia	klugiana		1	12										1			15
Myrtaceae	Eugenia	macrocalyx #			5		7	2										14
Rubiaceae	Remijia	pacimonica				5						6	2	1				14
Sapotaceae	Micropholis	venulosa #		1						1		7	1		1	1	2	14
Clusiaceae	Tovomita	laurina	13															13
Myrsinaceae	Stylogyne	sp.1		2		5												13
Araliaceae	Dendropanax	palustris					12											12
Arecaceae	Oenocarpus	bataua #								3		1				5	3	12
Fabaceae	Dimorphandra	macrostachya ssp glabrifolia					10	2										12
Malpighiaceae	Byrsonima	stipulina	3	1	3							2		3				12
Myristicaceae	Virola	calophylla #														5	7	12
Sapotaceae	Pouteria	lucumifolia #													11		1	12
Fabaceae	Pentaclethra	macroloba		7		4												11
Myristicaceae	Virola	pavonis #	1							1			1		1	2	4	11
Fabaceae	Swartzia	benthamiana var benthamiana #	3		1							1				4	1	10
Annonaceae	Guatteria	decurrans #					3											9
Bignoniaceae	Tabebuia	serratifolia #			5	1	1	1				1						9
Elaeocarpaceae	Sloanea	laxiflora #		1		1						1	5	2				9

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	AMA	AMB	AMC	AMD	ANV	ANC	TA1	TA2	TAC	JH1	JH2	JHC	JEB	MP	MB	WS TOTAL
Rubiaceae	Simira	rubescens #															4	5
Sapotaceae	Micropholis	guyanensis ssp guyanensis #		1						1						2		5
Malvaceae s.l.	Apeiba	membranacea cf. #														5		5
Annonaceae	Diclinanona	tesmannii	1							1								4
Annonaceae	Guatteria	megalophylla #											1					4
Apocynaceae	Parahancornia	peruviana									1				1		2	4
Arecaceae	Attalea	sp. 1													3		1	4
Bignoniaceae	Jacaranda	macrocarpa		1					3									4
Fabaceae	Hymenolobium	nitidum				4												4
Fabaceae	Hymenolobium	sp. 1										2	2					4
Fabaceae	Inga	heterophylla #								1					3			4
Fabaceae	Inga	punctata #								1								4
Fabaceae	Macrolobium	sp. 1	2										2			1		4
Fabaceae	Parkia	panurensis #										1				2	1	4
Lauraceae	Ocotea	argyrophylla #	1							2								4
Moraceae	Brosimum	rubescens #	1									1			1			4
Myrticaceae	Compsonoura	capitellata #		1														4
Myrtaceae	Neea	verticillata cf. «sp. 3» #		1		4												4
Oleaceae	Dulacia	candida #										3						4
Sapindaceae	Matyba	sp.1										3	1					4
Sapotaceae	Pouteria	oblanceolata #									1	2	1					4
Arecaceae	Mauritia	carana									1				2			4
Celastraceae	Maytenus	macrocarpa #													3			3
Chrysobalanaceae	Licania	lata #							1						3			3
Elaeocarpaceae	Sloanea	latifolia																3
Erythroxylaceae	Erythroxylum	kapplerianum										1						3
Euphorbiaceae	Pera	bicolor								1								3
Fabaceae	Swartzia	cardiosperma #	2	1														3
Fabaceae	Taralea	oppositifolia								1						1	1	3

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	AMA	AMB	AMC	AMD	ANV	ANC	TA1	TA2	TAC	JH1	JH2	JHC	JEB	MP	MB	WS TOTAL
Hugoniaceae	Roucheria	punctata #										1				1		3
Humiriaceae	Humiria	balsamifera							1							1	1	3
Meliaceae	Guarea	vasquezii														2	1	3
Myristicaceae	Iryanthera	paraensis #	3															3
Myrtaceae	Eugenia	fejoi #								1							2	3
Rubiaceae	Stachyarrhena	spicata #															3	3
Anacardiaceae	Anacardium	giganteum cf.		1											1		2	2
Annonaceae	Anaxagorea	brevipes #															2	2
Annonaceae	Annona	c.f. montana #										2					1	2
Annonaceae	Ruizodendron	ovale #														1	1	2
Apocynaceae	Lacmellea	lactescens #	1		1													2
Araliaceae	Schefflera	morototoni #	1							1								2
Burseraceae	Protium	rubrum cf								2								2
Caryocaraceae	Anthodiscus	cf amazonicus #												2				2
Cecropiaceae	Pourouma	bicolor ssp. bicolor #														2		2
Cecropiaceae	Pourouma	cecropiifolia #		1														2
Chrysobalanaceae	Couepia	parillo #			2													2
Chrysobalanaceae	Couepia	racemosa													1		1	2
Clusiaceae	Chrysochlamys	sp. 1	2															2
Cyathaceae	Cyathea	sp. 1														2		2
Euphorbiaceae	Amanoa	sp. 1		2													1	2
Fabaceae	Ormosia	coccinia													1			2
Flacourtiaceae	Casearia	javitensis cf. #								1					1			2
Flacourtiaceae	Ryania	speciosa var minor #														2		2
Lauraceae	Licaria	brasiliensis														2		2
Lauraceae	Ocotea	myriantha															2	2
Lauraceae	Ocotea	olivacea #		1	1													2
Lauraceae		sp.2			2													2
Lissocarpaceae	Lissocarpa	stenocarpa		1	1													2
Malpighiaceae	Byrsonima	laevigata													2			2

