

LA OSCILACIÓN AUSTRAL DE "EL NIÑO": PRODUCCIÓN VARIABLE DE FRUTOS Y HAMBRUNA EN UN BOSQUE TROPICAL

S. Joseph Wright, Claudio Carrasco, Osvaldo Calderón y Steven Paton

Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 2072, Balboa, Ancón, República de Panamá.

RESUMEN: Pusimos a prueba la hipótesis de que la oscilación austral de El Niño influye en la producción de frutos en todo el bosque, lo que, a su vez, restringe la abundancia de mamíferos frugívoros y granívoros, en la isla de Barro Colorado, en Panamá, en donde se han recopilado observaciones sobre mamíferos durante 49 años. Los mamíferos frugívoros padecieron hambrunas desde septiembre hasta enero en 1931-1932, 1958-1959, 1970-1971 y 1993-1994. La hambruna más reciente se evidencia en un registro de muertes naturales de mamíferos de 11 años, así como en otro de dos años sobre densidad de población. La hambruna ocurrió cada vez que hubo una estación seca leve después de un fenómeno de El Niño, según aparece en los registros de 49 años. Esta coincidencia es estadísticamente improbable, como se demostró con una prueba de azar.

En Barro Colorado, en dos ocasiones, se ha observado un ciclo de dos años de alta producción de frutos y luego, de baja producción, en toda la comunidad, cuando ha habido una estación seca leve después de un fenómeno de El Niño. Utilizamos 260 trampas de hojarasca para monitorear la producción de frutos a nivel de comunidad, y por especie, desde el 1 de enero de 1987 hasta el 30 de junio de 1996. La mayor producción de frutos a nivel de la comunidad fue durante el fenómeno de El Niño en 1992, y la menor, un año después, luego de la estación seca leve de 1993. También reinterpretamos un registro anterior de producción de frutos de dos años, a la luz de nuestro registro de producción de frutos de 9.5 años. La producción de frutos a nivel de comunidad fue elevada durante el fenómeno de El Niño en 1969 y muy reducida, un año más tarde, después de la estación seca leve de 1970. Planteamos la hipótesis de que (1) las condiciones de El Niño aumentan la producción de frutos; (2) una gran producción de frutos consume las reservas almacenadas, lo que limita la reproducción siguiente, y (3) las estaciones secas leves disminuyen la producción de frutos. Cada especie de planta podría responder a cualquiera combinación de los tres componentes de esta hipótesis. La producción de frutos a nivel de comunidad se reduce extremadamente cuando las especies sensibles a los componentes 1 y 2 se encuentran junto con especies sensibles al componente 3, o cuando una estación seca leve ocurre un año después de un fenómeno de El Niño.

El fenómeno de El Niño produce condiciones secas y soleadas en Barro Colorado, así como en gran parte del trópico húmedo. La sequía y el sol podrían favorecer la producción de frutos en los bosques tropicales húmedos. Se sabe que la sequía sincroniza la floración y las condiciones soleadas podrían compensar la limitación de luz. La Oscilación Austral de El Niño muestra una marcada periodicidad de 24 meses. Esto crea una fuerte tendencia hacia la alternación de años secos y soleados, con años húmedos y nublados en América Central y en otros lugares del trópico. Aquí, presentamos evidencia de que esto aumenta y reduce alternativamente la producción de frutos en la isla de Barro Colorado.

Terborgh planteó la hipótesis de que los depredadores regulan la abundancia de los mamíferos frugívoros en los bosques tropicales. Como corolario, también planteó la hipótesis de que las hambrunas ocurren en la isla de Barro Colorado debido a la ausencia de varios depredadores y que los frugívoros se libran de la depredación. Con el fin de evaluar esta hipótesis, extendimos los censos hasta tierra firme. Los cazadores furtivos, activos en tierra firme, merman la abundancia de las presas que cazan por debajo de los niveles mantenidos en la presencia de felinos grandes y especies rapaces. Hubo evidencia de hambruna en las poblaciones sometidas a la caza furtiva en tierra firme, y rechazamos la hipótesis de que la reducida presión de la depredación sea prerequisite para la hambruna.

PALABRAS CLAVES: Isla de Barro Colorado, República de Panamá; *Dasyprocta punctata*; Oscilación Austral de El Niño; hambruna; producción de frutos y semillas; *Mazama americana*; *Nasua narica*; *Odocoileus virginianus*; Panamá; *Sciurus granatensis*; *Tayassu tajacu*; bosque tropical.

INTRODUCCIÓN

Planteamos la hipótesis de que la Oscilación Austral de El Niño influye en la producción de frutos que, a su vez, limita la abundancia de mamíferos frugívoros y granívoros en la isla de Barro Colorado, en Panamá. Los eventos de El Niño trae condiciones secas y soleadas a Barro Colorado y a buena parte del trópico húmedo. Si estas condiciones, en general, favorecen la producción de frutos, se podría esperar efectos semejantes donde quiera que la producción de frutos limite los frugívoros en bosques húmedos tropicales.

Al menos dos características de El Niño podrían favorecer la producción de frutos. La sequía afecta la mayor parte del trópico húmedo durante el fenómeno de El Niño (Ropelewski y Halpert, 1987). Los niveles de umbral de sequía sincronizan la floración y aumentan la producción de semillas en algunas plantas del bosque tropical (Alvim, 1960). Si las respuestas límites a la sequía fueran generalizadas, entonces, la sequía mejoraría la producción de frutos a nivel de comunidad durante los fenómenos de El Niño. Una menor nubosidad es la segunda característica de El Niño que podría favorecer la producción de frutos. Las nubes absorben la radiación fotosintética activa (RFA), y una RFA baja podría restringir muchas plantas del bosque tropical, inclusive árboles y lianas (Van Schaik y otros, 1993; Wright y Van Schaik, 1994). En la península malaya, el fenómeno de El Niño, altos niveles de RFA y fructificación masiva podrían estar relacionados. Allí, los miembros de 41 familias de plantas se reproducen en eventos sincronizados de fructificación masiva en intervalos irregulares de varios años (Aparnah, 1985). Estos eventos coinciden con años excepcionalmente soleados y también con El Niño (Van Schaik 1996; Ashton y otros, 1988). Se desconocen las relaciones entre producción de frutos y el fenómeno de El Niño en lugares fuera de Malasia.

La producción estacional variable de frutos restringe los frugívoros y los granívoros en muchos bosques tropicales (revisión de Van Schaik y otros, 1993). Muchos frugívoros se reproducen, crecen con rapidez y acumulan grasa y/ o almacenan semillas durante la estación de mayor producción de frutos. Muchas de las mismas especies pierden masa corporal, sufren mayor mortalidad y/ o emigran durante la temporada de escasez. Las variaciones en la producción de frutos, de un año a otro, podrían también restringir a los frugívoros. Janzen (1974), por ejemplo, planteó la hipótesis de que la escasez prolongada restringe los frugívoros y los

granívoros, en años sin producción masiva, en los bosques de dipterocarpaceas de Malasia. Esta hipótesis aún no se ha comprobado, debido quizás a que pocos estudios del trópico abarcan la cantidad necesaria de años para poder evaluar las fluctuaciones de población.

Uno de los registros ecológicos de bosques tropicales más extensos es sobre los mamíferos de Barro Colorado. Los mamíferos frugívoros sufrieron hambrunas en los años de 1931-1932, 1958-1959 y 1970-1971. Las hambrunas ocurrieron entre septiembre y enero. Entre 1931 y 1932, los coaties (*Nasua narica*), los pecarís y los venados (*Mazama americana*) se encontraban demacrados, y los pecarís (*Tayassu tajacu* y *T. pecari*) buscaban alimentos en el claro del laboratorio (Enders, 1935; Chapman, 1938). En 1958-1959, los saínos (*T. tajacu*) y los venados se encontraban demacrados nuevamente y más de la mitad de los individuos de una población marcada de coatíes murieron (Kaufman, 1962). En plena hambruna, en 1970-1971, aparecieron cadáveres de frugívoros cada 300 m, en promedio, en los senderos del bosque (Foster, 1982a). Foster (1982a) analizó las observaciones de mamíferos llevadas a cabo durante 18 años en Barro Colorado y notó que cada hambruna ocurría después de una estación seca leve. Foster también documentó la producción de frutos durante dos años, inclusive durante la hambruna de 1970-1971. Muchas especies de plantas dejaron de fructificar luego de la estación seca leve de 1970, lo que sugiere una relación entre las lluvias de la estación seca, el fracaso de la fructificación y la hambruna. Foster planteó la hipótesis de que las lluvias de la estación seca impiden que muchas especies alcancen el umbral de sequía necesario para iniciar la floración. Algunos eventos recientes indican que esta hipótesis es, en el mejor de los casos, correcta sólo en parte. Las dos estaciones secas más lluviosas registradas en Barro Colorado (1981 y 1996) no fueron seguidas de una fructificación fallida, ni una hambruna.

Revaluamos las relaciones entre el clima, la producción de frutos y la población de mamíferos. Las observaciones de los mamíferos de Barro Colorado han sido compiladas durante 49 años y la producción de frutos se ha monitoreado durante 10 años. Una cuarta hambruna, en 1993-1994, salta a la vista en un registro de once años de muertes naturales de mamíferos y en otro registro de dos años de densidad de población. Cada una de las hambrunas de 1930-1931, 1958-1959, 1970-1971 y 1993-1994 ocurrió un año después de un fenómeno de El Niño, cuando la estación seca intermedia fue leve. Evaluamos la siguiente

hipótesis en 138 especies de plantas: (1) las condiciones de El Niño mejoran la producción de frutos, (2) una gran producción de frutos consume las reservas, lo que restringe la reproducción siguiente, y (3) las estaciones secas leves merman la producción de frutos.

Terborgh (1992) planteó la hipótesis de que los felinos grandes y los animales rapaces regulan las poblaciones de mamíferos frugívoros y granívoros de los bosques tropicales. Los tres rapaces más grandes y los dos felinos de mayor tamaño registrados en Panamá central, ya no viven en Barro Colorado. Terborgh (1992) planteó la hipótesis de que la menor presión de la depredación ha permitido el aumento de densidad de las poblaciones de las especies depredadas, en Barro Colorado. Como corolario, sugirió que las hambrunas ocurren debido a que, en Barro Colorado, la densidad de población de frugívoros y granívoros no está regulada por la depredación. Ampliamos nuestros censos a la tierra firme cercana, donde los cazadores furtivos son activos, para evaluar esta hipótesis. Los cazadores furtivos reducen la abundancia de las especies de caza, en un grado inferior al que se observa en presencia de grandes felinos y rapaces (Freese y otros, 1982; Peres, 1990, 1996; Redford, 1992). Si hubiese evidencia de hambruna en las poblaciones cazadas, rechazaríamos la hipótesis de que la menor presión de depredación sería requisito para la ocurrencia de hambrunas.

OSCILACIÓN AUSTRAL EL NIÑO

La Oscilación Austral El Niño (OAEN) es la mayor causa de las variaciones climáticas interanuales en los trópicos. La presión atmosférica oscila sobre el Pacífico ecuatorial, con una periodicidad pronunciada de 24 meses (Rasmusson y otros, 1990). El Índice de Oscilación Austral (IOA) cuantifica esta oscilación como la diferencia de las presiones atmosféricas estandarizadas entre Tahití y Darwin, Australia. Los valores extremos del IOA aparecen en intervalos irregulares de varios años y están relacionados con los fenómenos de El Niño (IOA negativo) y La Niña (IOA positivo). Durante el fenómeno de El Niño, la presión atmosférica es inusualmente baja en el Pacífico oriental, los vientos alisios (hacia el occidente) se debilitan, o cambian de rumbo, el afloramiento falla a lo largo del occidente sudamericano y las temperaturas de la superficie del mar (TSM) se elevan en todo el Pacífico oriental ecuatorial. Los fenómenos de El Niño se reconocen por los valores extremos y constantes del IOA y las

anormalidades del TSM (Kiladis y Díaz, 1989). Los fenómenos de El Niño de 1923, 1925, 1930, 1932, 1939, 1951, 1953, 1957, 1963, 1965, 1969, 1972, 1976, 1982, 1986 y 1992 han ocurrido desde que la isla de Barro Colorado se convirtió en estación biológica (Kiladis y Díaz, 1989; Trenberth y Hoar, 1996).

La OAEN influye en el clima mundial (Ropelewski y Halpert, 1987; Aceituno, 1988; Kiladis y Díaz, 1989). El Niño produce temperaturas superiores al promedio y lluvias inferiores al promedio en Centroamérica, el norte de Sudamérica, la Amazonía, Malasia, Nueva Guinea, el norte de Australia y partes del África ecuatorial occidental y en la India (Ropelewski y Halpert, 1987; Aceituno, 1988; Kiladis y Díaz, 1989; Díaz y Kiladis, 1992). La reducida nubosidad y la mayor radiación incidente contribuyen a las temperaturas altas durante el fenómeno de El Niño (Aceituno, 1988; Kiladis y Díaz, 1989; Díaz y Kiladis, 1992). Las teleconexiones del fenómeno de La Niña son, en general, las contrarias a las de El Niño. La periodicidad de 24 meses de la OAEN crea una fuerte tendencia hacia la alternación de años secos, soleados y cálidos con años húmedos, nublados y frescos en gran parte del trópico (Ropelewski y Halpert, 1987; Aceituno, 1988; Kiladis y Díaz, 1989). Planteamos la hipótesis de que la producción de frutos aumenta con las condiciones de El Niño y disminuye con las de La Niña en plantas que están limitadas por luz y en plantas que necesitan del umbral de sequía para sincronizar la floración.

LUGAR DEL ESTUDIO

La isla de Barro Colorado (BCI; 9°9' N, 79°51' W) sostiene bosques húmedos tropicales, con doseles de 35 m de altura (Croat, 1978). La precipitación anual promedia 2000 mm. La estación seca de 4 meses, en general, comienza en diciembre y termina en abril. Barro Colorado se convirtió en isla (16 km²) en 1914, cuando el lago Gatún fue inundado para completar el Canal de Panamá. Hoy, varios de los depredadores grandes ya no se encuentran allí. El Águila Harpía (*Harpia harpyia*) y, posiblemente, el Águila Crestada (*Morphnus guianensis*) han sido eliminados de Panamá central. El puma (*Felis concolor*) que alguna vez fue abundante en Barro Colorado, no se ha registrado desde 1965 (Enders, 1935; M. Moynihan, comunicación personal). El jaguar (*Panthera onca*) y el Aguilillo Adornado (*Spizaetus ornatus*) se encuentran en la tierra firme cercana y frecuentan la isla. Después de és-

tos, los depredadores de mayor tamaño, los ocelotes (*F. pardalis*) y los Aguilillos Negros (*S. tiramus*) habitan en Barro Colorado, así como también todos los depredadores pequeños de mamíferos registrados en Panamá central (Glanz, 1982; Karr, 1982). Dieciocho guardabosques impiden la entrada de cazadores furtivos.

La península de Gigante se encuentra inmediatamente al Sur de la isla de Barro Colorado y fue incorporada al Monumento Nacional de Barro Colorado (MNBC) en 1979. Los suelos y el clima son semejantes a los de Barro Colorado. El bosque, más que todo de crecimiento secundario, contiene algunos árboles de bosque primario a lo largo de los filos y más extensivamente, en la parte suroccidental. Los cazadores furtivos son activos en Gigante y cazan coatíes, ñeques (*Dasyprocta punctata*), pacas (*Agouti paca*), venados de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y sainos, pero no cazan monos, ni ardillas de cola roja (*Sciurus granatensis*) (Glanz, 1991; Servicio de seguridad de MNBC, datos inéditos). Los cazadores forasteros eligen presas semejantes en todo el Neotrópico (Redford y Robinson, 1987).

MÉTODOS

Llevamos a cabo tres censos de producción de frutos y dos, de mamíferos. Los primeros tres censos presentan una perspectiva de diez años para Barro Colorado. Los últimos dos, nos permiten hacer comparaciones detalladas entre Barro Colorado y Gigante, desde agosto o septiembre de 1993 hasta julio de 1995.

Censo 1: Masa seca de frutos. —La producción de masa seca de frutos (en g por m² por semana) se determinó semanalmente en 60 trampas de hojarasca, entre el 18 de noviembre de 1985 y el 30 de junio de 1996. Las trampas se instalaron al azar en el bosque viejo de Barro Colorado; se construyeron de malla plástica de 1.2 mm, con una superficie de 0.25 m² y se instalaron a una altura de 40 cm sobre el suelo. Las partes reproductoras de las plantas fueron identificadas hasta especie y secadas a 60° C. Los análisis se limitan a las 25 especies más productivas y a la producción a nivel de la comunidad (o sea, la suma de la masa seca de frutos de todas las especies). En Wright y Cornejo (1990a, b) se encuentran mayores detalles.

Censo 2: Muestra de semillas y actividad de floración. —La muestra de semillas y la actividad de floración se determinaron semanalmente, en 200 trampas de hojarasca, entre el 1° de enero de 1987 y el 30 de

junio de 1996. Las trampas se colocaron al azar en el bosque viejo de Barro Colorado (distantes 2 km del censo 1), tenían una superficie de 0.5 m², se instalaron a una altura de 80 cm sobre el suelo, y por lo demás, eran iguales a las del censo 1. Las partes reproductoras de la planta fueron identificadas hasta especie, se registró la presencia de flores y semillas, y se contaron las semillas y los frutos maduros. La actividad de floración (trampas por semana) fue igual al número de trampas en que se registraron flores. La muestra de semillas (número de semillas por metro cuadrado por semana) fue igual al número de semillas atrapadas, más el número de frutos maduros atrapados, multiplicado por el número promedio de semillas por fruto por cada especie (Croat 1978; S. J. Wright, datos inéditos). Wright y Calderón (1995) presentan detalles adicionales.

Los análisis se limitaron a las especies encontradas en cinco trampas o más, en al menos un año calendario. Así se aseguró el muestreo de múltiples individuos. Los análisis de variación interanual se redujeron, aún más, a especies con ≥ 50 registros de flores o semillas. Las epifitas se excluyeron, puesto que determinarlas fue problemático antes de 1991. Las epifitas conformaron sólo un 0.024% de la masa seca de frutos del censo 1 (S. J. Wright y O. Calderón, datos inéditos). Los censos 1 y 2 permiten evaluar la producción de frutos, a largo plazo, para dos sitios en Barro Colorado y para dos índices de producción.

Censo 3: Muerte de mamíferos. —Se recolectaron cráneos de mamíferos muertos, cada dos semanas, en 6.7 km de senderos de Barro Colorado, desde enero de 1987 hasta noviembre de 1996. El observador cubrió 3 km/h, con paradas frecuentes, para evaluar el estado fenológico de ciertos árboles. Los cadáveres se detectaron por el olor y por la presencia de buitres. También se recolectaron cráneos, en el curso de los censos de mamíferos en Gigante (véanse métodos: censo 5: densidad de mamíferos). Se le cedieron los cráneos de primates a Catherine Milton y, por tanto, no se toman en cuenta aquí.

Censo 4: Semillas y frutos caídos. —La densidad de semillas más frutos (número por metro cuadrado) se determinó desde septiembre de 1993 hasta agosto de 1995, en recorridos elegidos al azar, a lo largo del sistema permanente de senderos de Barro Colorado y de Gigante. Cada recorrido fue de 50 cm de anchura y 100 m de longitud. El número de recorridos examinados en cada sitio, cada mes, varió de 10 (seis en octubre de 1993, en Barro Colorado) a 21. Se calculó el número de semillas que había en las sombras de semillas, bajo los doseles en fructificación, multiplicando

una densidad media por el área del recorrido que se encontrara dentro de la sombra de semillas. Se determinó la densidad media para 10 parcelas de 0.011 m², localizadas al azar dentro del recorrido y dentro de la sombra de semillas.

Las unidades de los tres censos difieren en dos formas importantes. Las semillas y los frutos se convirtieron en unidades comunes para los censos 1 (masa seca) y 2 (semillas). Las semillas y los frutos debieron igualarse para el censo 4, debido a que la masa seca y la relación de semilla a fruto, de varias especies exclusivas de Gigante, no se conocían. La segunda diferencia se relaciona con el tiempo. Las trampas se vaciaron todas las semanas; y los censos 1 y 2 cuantifican la producción por unidad de área, por unidad de tiempo (densidad de flujo). Los recorridos no fueron despejados; las semillas y los frutos se acumularon y desaparecieron a tasas desconocidas; el censo 4 cuantifica la densidad fija de semillas más frutos. La producción de frutos se utilizará como abreviación práctica para describir todos los tres censos.

Censo 5: Densidad de mamíferos. –Los mamíferos se contaron a lo largo de recorridos de 5 km cada uno, en Barro Colorado y en Gigante. Los recorridos se hacían por los senderos permanentes, con excepción de los que se encontraban a menos de 1 km del claro del laboratorio, en la isla (Wright y otros, 1994). Cada recorrido se censó una vez por mes, desde agosto de 1993 hasta marzo de 1994 (40 km por mes, por sitio), y una vez cada dos meses, desde abril de 1994 hasta julio de 1995 (20 km por mes, por sitio). Los censos se llevaron a cabo entre las 0600 y las 1130, y entre las 1600 y las 1830, si no llovía. El observador cubrió 1.2 km/h y anotó las especies, el sexo, la edad (juveniles o adultos) y la distancia que había entre el mamífero y el observador, al detectarlos.

El calculador King se utiliza con frecuencia para calcular la densidad de población de mamíferos del bosque neotropical, a partir de los conteos de recorrido (Freese y otros, 1982; Glanz 1982; Peres, 1996). El calculador King es $D = N/(2LR)$, donde D es la densidad de la población calculada, N es el número de individuos encontrados, L es la longitud del recorrido, y R , la distancia media de detección. Para calcular la densidad de las poblaciones se usaron recorridos de 40 km por cada sitio (a intervalos de 1 mes, con anterioridad a abril de 1994 y de dos meses, con posterioridad a 1994) y, de nuevo, usando recorridos de 80 km por cada sitio (a intervalos de 2 meses, con anterioridad a abril de 1994, y de cuatro meses, con posterioridad a 1994).

En las especies sociales, es frecuente estimar N multiplicando el número de grupos sociales encontrados por el tamaño medio de los grupos (Freese y otros, 1982; Glanz, 1982). Se omitió esta convención, debido a que el tamaño de los grupos varió durante el estudio (Matthew Gompper, datos inéditos). Para los coaties y saínos, se estableció N en forma directa contando todos los animales de cada grupo social. Para los primates, el tiempo necesario para contar los individuos de una manada impidió efectuar un censo sobre el recorrido establecido. Por tanto, no se calculó la densidad de los primates.

La confiabilidad de los cálculos por recorrido de la densidad de mamíferos en Barro Colorado ha sido evaluada por Eisenberg y Thorington (1973), Glanz (1982) y Gompper (1996). Los cálculos de densidad de conteos por recorrido y de otros métodos de censo más intensivos, son muy semejantes para los agutíes, coaties y saínos. En los conteos de recorrido, constantemente se subestima la densidad de las ardillas de cola roja. La eficacia de los conteos de recorrido no se puede evaluar en venados, puesto que no se han utilizado métodos de censo más intensivos para los venados de los bosques del neotrópico.

Reproducción de las plantas

Los análisis de producción de frutos tenían cuatro propósitos: (1) describir la variación estacional de producción de frutos; (2) comparar la producción de frutos de Barro Colorado con la de Gigante; (3) determinar las fluctuaciones interanuales extremas de producción de frutos; y (4) evaluar los factores que causan esos extremos.

Variación estacional de producción de frutos. –La estacionalidad se describió en dos formas. Se calculó el promedio (± 1 DE) de la producción mensual de masa seca de frutos del total de las especies, desde diciembre de 1985 hasta junio de 1996, utilizando los datos del censo 1. Cuando alguna semana del censo incluía dos meses, la masa seca de frutos se repartía en forma proporcional al número de días de cada mes.

La estacionalidad también se describió según el número de especies para las que había fechas medias de muestra de semillas (actividad de floración) que caían en cada mes. La fecha juliana de cada censo se convirtió en un ángulo y se ponderó con la muestra de semillas (actividad de floración) para calcular un vector medio para cada especie utilizando los datos del

censo 2. El ángulo y la longitud del vector medio igualan la fecha media y la concentración temporal de la muestra de semillas (actividad de floración), respectivamente. La concentración temporal es igual a 0 cuando la producción es igual en todas las fechas de censo (módulo 300°), e igual a 1 cuando la producción se limita a una sola fecha. Wright y Calderón (1995) describen los vectores medios con mayor detalle.

Los vectores medios resultan problemáticos si la distribución es bimodal, o multimodal, dentro de los años (Batschelet, 1981). Se efectuaron autocorrelaciones de las series de tiempo de la muestra semanal de semillas para determinar las especies de producción multimodal dentro de los años. Las autocorrelaciones significativas para los intervalos de < 52 semanas mostraron una producción multimodal dentro de los años. Esto se presentó sólo en dos especies. *Hyeronima laxiflora* y *Havetiopsis flexilis* se reprodujeron dos veces cada año, y sus vectores medios correspondientes se calcularon en forma separada para cada reproducción. La producción de semillas fue unimodal dentro de los años en las demás especies (los análisis no se muestran).

Variación espacial de producción de frutos. —Se efectuó un análisis log-lineal de contingencia para evaluar la variación espacial de la producción de frutos. Cada recorrido de frutos se definió según el sitio (Barro Colorado o Gigante), el intervalo de tiempo (12 intervalos de dos meses consecutivos cada uno) y el índice dicotómico de producción de frutos (0 vs. ≥ 1 semillas caídas más frutos). Se utilizaron dos categorías de producción de frutos y 12 intervalos de tiempo para mantener las frecuencias esperadas. No se pudo utilizar ANOVA, debido a que en muchos recorridos del censo no aparecieron 'semillas caídas más frutos'; esto introdujo una heteroscedasticidad que no se pudo eliminar por medio de transformación (véanse Resultados: *variación espacial de producción de frutos*).

Variación interanual de producción de frutos. —Creamos una serie de tiempo de 9.5 años de la cantidad de floraciones seguidas de un alto grado de muestra de semillas, utilizando los datos del censo 2. Se le asignó un rango al total de la muestra de semillas de cada evento de reproducción y a cada especie. Los rangos variaron del 1 al 9; uno y nueve corresponden, respectivamente, al mayor y al menor grado de muestra de semillas de cada especie observados en las nueve reproducciones anuales, entre enero 1 de 1987 y junio 30 de 1996. Los rangos correspondientes a *Hyeronima laxiflora* y *Havetiopsis flexilis* variaron de 1 a 18 (dos

reproducciones cada año); éstos se estandarizaron, dividiéndolos por dos. En caso de empate, se asignaron los rangos medios. La muestra de semillas, así clasificada, se relacionó con el mes de floración media apropiado para la especie y el año. La última serie de tiempo correspondió a la cantidad de especies que florecieron cada mes y que posteriormente mostraron un alto grado de muestra de semillas; el grado de muestra de semillas se definió por rangos de ≤ 3.5 (esperado para $\sim 33\%$ de las especies, dadas nueve reproducciones). La serie de tiempo se sometió a un alisamiento de tres meses.

La producción de masa seca de frutos sumada para todas las especies es, quizás, el mejor índice de la disponibilidad de frutos para los frugívoros y los granívoros. Utilizamos los datos de los 10.5 años del censo 1 para determinar los valores extremos de este índice, en todos los intervalos de x semanas consecutivas, cuando $x = \leq 26$.

Factores que contribuyen a la producción extrema de frutos. —Se evaluaron tres factores descriptivos y dos causales que podrían contribuir a las fluctuaciones interanuales extremas de producción de frutos. Es más probable que la producción total extrema de la comunidad ocurra (1) en alguna época del año, cuando relativamente pocas especies maduran frutos. La producción inusitada de unas pocas especies podría causar una producción extrema a nivel de la comunidad en esa época. La producción extrema a nivel de la comunidad también podría ocurrir cuando (2) muchas especies presentan grados semejantes de producción atípica y/ o (3) muchas especies cambian la época de reproducción. Nuestra hipótesis de causalidad consistía en que (4) la muestra de semillas es dependiente entre años, y que (5) las lluvias de estación seca merman la muestra de semillas. Estos factores podrían concurrir, reforzándose mutuamente. Para evaluar estas cinco posibilidades, se utilizaron los datos del censo 2 para comparar los periodos de producción extrema (véanse Resultados: *reproducción de las plantas: diferencias en la producción de frutos de un año a otro*) con el resto del registro de 9.5 años.

1. Mediante un análisis de contingencia, se comparó el número de especies cuyas fechas medias de muestra de semillas cayeron en dos intervalos de 6 meses con expectativa nula de igual número de especies. Se eligieron intervalos de seis meses para aislar el período de menor producción total a nivel de la comunidad.
2. Mediante un análisis de contingencia, se comparó el número de especies cuya muestra de semillas

(actividad de floración) fue alta, mediana o baja con la expectativa nula de igual número de especies, en el período de mayor producción a nivel de la comunidad. Se definió la producción alta, mediana o baja para los rangos de producción de semillas para $1 \leq \text{rango} \leq 3.5$, $3.5 < \text{rango} \leq 6.5$, y $\text{rango} > 6.5$, respectivamente (véase *definición de rangos en Métodos: Reproducción de plantas: Variación interanual de producción de frutos*). Un análisis semejante del período de menor producción de frutos a nivel de la comunidad está implícito en el análisis de muestra dependiente de semillas, entre los años.

3. Mediante análisis de correlación circular, se compararon las fechas medias, y con pruebas de *t* pareada se comparó la concentración temporal de muestra de semillas en períodos de producción extrema con los demás censos. Batschelet (1981) describe el análisis de las correlaciones circulares.
4. Mediante un análisis de contingencia, se evaluó la dependencia entre años. Se asignaron las especies a categorías de muestra de semillas, alta, mediana o baja para dos años consecutivos contrastando con la producción a nivel de la comunidad. Con el chi-cuadrado de simetría de McNemar, se compararon los conteos en las celdas por encima y por debajo de la diagonal para evaluar la dependencia entre años.
5. Con un último análisis de contingencia, se evaluó la hipótesis propuesta por Foster (1982a) de que el fracaso de la fructificación después de una estación seca leve aparece en forma desproporcionada, en las especies que florecen en mayo, junio y julio, debido a que estas especies requieren del umbral de sequía para iniciar la floración. Las especies se asignaron a dos estaciones (de mayo a julio y se compararon con los nueve meses restantes), según las fechas medias de floración, y se asignaron a categorías de muestra de semillas alta, mediana y baja en algún año con estación seca leve y con baja producción de frutos a nivel de la comunidad.

Mamíferos

Se efectuó un análisis de contingencia para comparar el número de cadáveres encontrados desde septiembre de 1993 hasta febrero de 1994, con los 113 meses restantes del censo. Los seis meses críticos se desplazaron tres semanas hacia atrás, en relación con el período de menor producción de frutos a nivel de la comunidad (10 de agosto, 1993 hasta el 7 de febrero,

1994 (véanse Resultados *Reproducción de plantas: Variación interanual de producción de frutos*), debido a que se esperaba que las muertes se incrementaran tras la escasa producción de frutos. El análisis se limitó a especies para las cuales se habían encontrado > 20 cadáveres, para mantener las frecuencias esperadas.

Se utilizó ANOVA de mediciones repetidas, para evaluar la densidad de mamíferos. Los principales efectos fueron el sitio (Barro Colorado comparado con Gigante), la especie, y el intervalo de censo, con mediciones repetidas sobre el intervalo de censo. Se repitió el análisis para los intervalos de censo que incluyó recorridos de 40 y 80 km, en cada sitio. Se incluyeron especies que no fueran primates, en las que se habían registrado > 100 individuos. Los venados corzos y de cola blanca se unieron para este análisis, puesto que los venados corzos habitan el bosque viejo y sólo se registraron en la Isla de Barro Colorado, mientras que los venados de cola blanca, que habitan el bosque más joven, sólo se registraron en Gigante. El modelo de ANOVA omitió la interacción de especie x sitio, y especie x sitio x mes, debido a que hubo un sólo estimado de densidad por cada especie, sitio y mes. Se utilizó el procedimiento Huynh-Feldt para corregir ligeras violaciones de la suposición de simetría compuesta de las mediciones repetidas de ANOVA (épsilon de Huynh-Feldt > 0.6; Wilkinson, 1990).

Registros de largo plazo

Mamíferos. —Existen registros publicados correspondientes a 49 años de fluctuaciones poblacionales de mamíferos en la isla de Barro Colorado, o de observaciones de campo llevadas a cabo durante el período crítico, entre septiembre y enero. Esto incluye los años desde 1926 hasta 1937; 1951, 1955, 1958, 1959, 1961 y desde 1966 hasta 1997 (Enders, 1935, 1939; Chapman, 1938; Ingles, 1953; Altmann, 1959; Kaufman, 1962; Bernstein, 1964; Hladik y Hladik, 1969; Eisenberg y Thorington, 1973; Foster, 1982a; Glanz, 1982, 1990; Giacalone-Madden y otros, 1990; Wright y otros, 1994; J. Giacalone-Madden y otros, *datos inéditos*).

Se evaluó la época de hambruna en relación con el fenómeno de El Niño y con el déficit de lluvia de la estación seca durante estos 49 años. El déficit de lluvia de la estación seca se definió para igualar el menor valor acumulado de lluvia diaria (registrada desde enero de 1929) menos el promedio diario del potencial de evapotranspiración de la estación seca, en que los valores positivos (excedentes de lluvia) se fijaron en ce-

ro. Se excluyeron cálculos más sofisticados de la severidad de la estación seca, puesto que, con anterioridad a 1971, sólo se registraba la lluvia (Windsor, 1990). El déficit de lluvia se dividió en tres categorías, cada una de 22 ó 23 años. Las categorías de estación seca leve, intermedia y severa corresponden al déficit de lluvia ≥ -449 mm, entre -450 mm y -452 mm; y < -542 mm, respectivamente. La estación seca de 1992 fue severa con un déficit de lluvia de -596 mm. La de 1993 fue leve, con un déficit de lluvia de sólo -392 mm.

Las Pruebas Exactas de Fisher se usaron para evaluar las relaciones entre la hambruna y (1) un fenómeno de El Niño el año anterior, (2) el déficit de lluvia de estación seca leve en el año en curso, y (3) el déficit de lluvia en una estación seca severa el año anterior. Las estaciones secas intermedias se unieron con las estaciones leves o con las severas para estas Pruebas Exactas. Este análisis supone que los años son independientes. De hecho, los años son dependientes (tómese en cuenta la alternación de las condiciones de los fenómenos de El Niño y La Niña).

Una prueba de azar, por tanto, se llevó a cabo para validar los análisis de contingencia. El registro de 68 años se trató como un *torus*, haciendo que 1997 precediera a 1929. Se fijó el registro de los años, tanto de hambruna, como de ausencia de ella, incluyendo los años en que no aparecieron observaciones. También se fijó el orden temporal de los eventos meteorológicos, pero el comienzo del registro se adelantó un año, en el tiempo cercano al *torus*. El número de coincidencias entre la hambruna y el evento meteorológico se registró en cada uno de los 67 posibles puntos de comienzo (descontando el punto inicial de comienzo). Los 67 números simulados de coincidencias se compararon con el número único de coincidencias observadas.

Además de validar los tres análisis de contingencia mencionados antes, se utilizó la prueba de azar para evaluar las relaciones entre las hambrunas y los eventos meteorológicos que cubrían dos años consecutivos. Estos eventos meteorológicos compuestos incluyeron una estación seca leve en el año en curso, combinada con (4) una estación seca severa en el año anterior, y (5) un fenómeno de El Niño en el año anterior.

Reproducción de las plantas. —Las observaciones de reproducción de las plantas, durante las hambrunas y los fenómenos de El Niño, son escasas. Foster (1982a) calificó la producción de frutos de 58 especies, en una escala de tres grados (fracasada, deficiente y exitosa), durante la hambruna de 1970-1971. En nuestro censo 2, se incluyeron 46 de estas especies.

Efectuamos un análisis de contingencia para evaluar la hipótesis nula de que la producción de frutos durante las hambrunas de 1970-1971 y 1993-1994 no estaba relacionada con estas 46 especies. Las categorías de deficiente y exitosa, de Foster, se acumularon, y se comparó el fracaso de fructificación con, al menos, alguna producción de frutos.

Análisis

Todos los análisis se efectuaron con SYSTAT 5.0 (Wilkinson 1990). Los análisis de correlación circular se programaron en SYSTAT BASIC y se cotejaron con los conjuntos de datos de muestra suministrados por Batschelet (1981).

RESULTADOS

Reproducción de las plantas

Variación estacional de producción de frutos. —El censo 1 (60 trampas de hojarasca) incluyó 326 especies y 15.58 kg de masa seca de frutos y semillas, en 552 censos semanales. La producción total de masa seca de frutos a nivel de la comunidad mostró un sólo pico amplio, entre febrero y abril (Figura 1). La producción de masa seca de frutos fue escasa, en forma consistente, entre septiembre y diciembre, con un promedio de apenas el 40.5% de la productividad de febrero a abril.

El censo 2 (200 trampas de hojarasca) incluyó 478 especies en 499 censos semanales; 138 especies mostraron ≥ 50 registros de semillas y se encontraron en cinco, o más trampas, en un año calendario, al menos. Cuarenta y ocho familias estuvieron representadas, incluyendo árboles (81 especies), lianas (45), semiepifitas (3), arbustos (7), y arbustos parásitos (2). Las fechas medias de la muestra de semillas, de 57 de las 138 especies, cayeron en marzo y en abril (Figura 2a). El análisis a nivel de especie refuerza el pico único observado para la producción de frutos a nivel de la comunidad. Ciento veintisiete especies aparecen también en ≥ 50 registros de flores. Apareció un pico más amplio en las fechas medias de floración, entre marzo y junio (Figura 2b).

La estacionalidad de la producción de frutos de Barro Colorado ha sido previamente reportada como el número de especies en fruto cada mes (Croat, 1975, 1978; Foster, 1982b). Esta medida confunde la época y la duración de la producción de frutos. Muchas es-

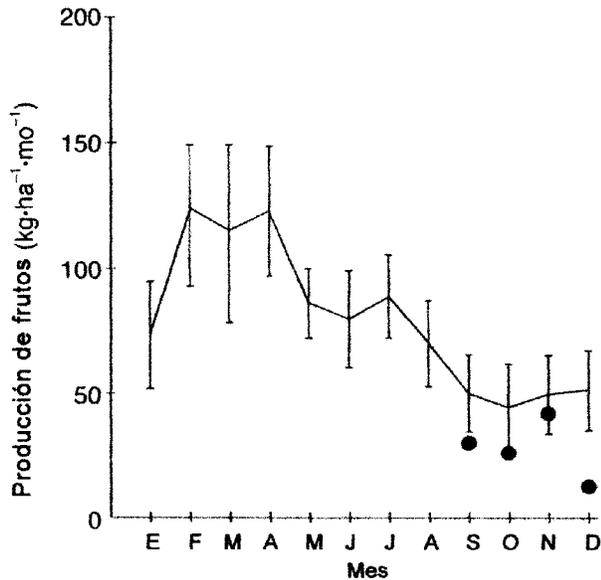


Figura 1. Producción mensual de masa seca de frutos sumada para todas las especies. La línea continua y las barras de error representan la productividad media ± 1 DE (calculada desde diciembre de 1985 hasta junio de 1996). Los círculos oscuros representan los meses desde septiembre hasta diciembre de 1993. Los datos provienen del censo 1.

pecies fructifican en forma asimétrica durante la temporada de fructificación, con un pico agudo, seguido de un período de caída escasa de frutos en forma persistente (S, J, Wright y O. Calderón, *datos inéditos*). El número de especies en fruto, por tanto, amplía y retrocede (en el tiempo) los picos de fructificación a nivel de la comunidad. Las medidas presentadas aquí describen la estacionalidad de la producción de frutos con mayor precisión en el tiempo (Figura 1 y 2).

Variación espacial de producción de frutos. –El censo 4 (recorridos de censo de semillas y frutos) incluyó semillas y frutos de 86 especies, en 576 recorridos. La interacción entre el sitio, el intervalo de tiempo y la producción de frutos no fue significativa ($\chi^2 = 18.8$, $gl = 12$, $P = 0.094$). La producción de frutos alcanzó su mínimo anual entre septiembre y diciembre, y permaneció reducida desde septiembre de 1993 hasta el fin de marzo de 1994, en ambos sitios (Figura 3).

En Gigante, hubo semillas y frutos en más recorridos, que en Barro Colorado (98 de 275), lo que produjo una interacción significativa entre el sitio y la producción de frutos aparente ($\chi^2 = 6.41$, $gl = 1$, $P < 0.05$). Esto, en realidad, podría reflejar mayor remoción de semillas caídas y frutos por mamíferos terrestres, en Barro Colorado (véanse Resultados: *Mamíferos*).

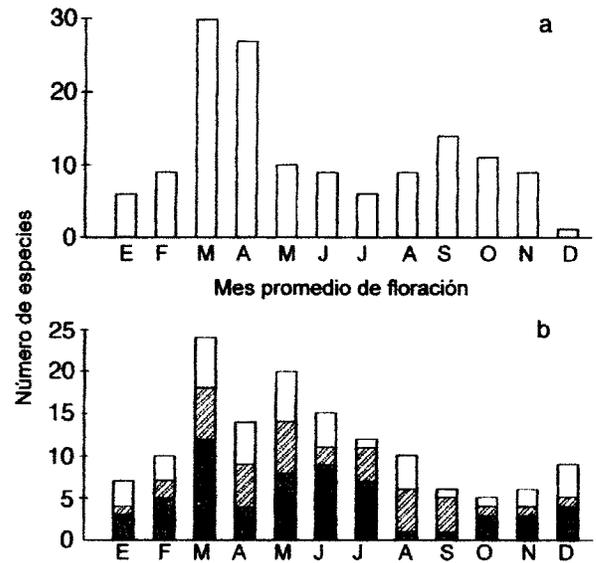


Figura 2. Número de especies con (a) fechas medias de fructificación y (b) fechas medias de floración, que caen en cada mes. En el panel b, la parte oscura, la rayada diagonal, y la clara de cada barra representan especies con muestra de semillas baja, intermedia y alta, que siguió la floración de 1993. Los niveles de muestra de semillas se definen en texto bajo el Cuadro 2. Los datos provienen del censo 2.

Variación interanual de producción de frutos. –La proporción de especies con alto grado de muestra de semillas fue consistentemente mayor en los eventos de floración que tuvieron lugar desde febrero de 1992 hasta octubre de 1992 (Figura 4). La distribución completa de rangos a nivel de especie de la florescencia y de la subsiguiente muestra de semillas de estos nueve meses confirma el alto grado de actividad reproductora en la mayoría de las especies (Cuadro 1).

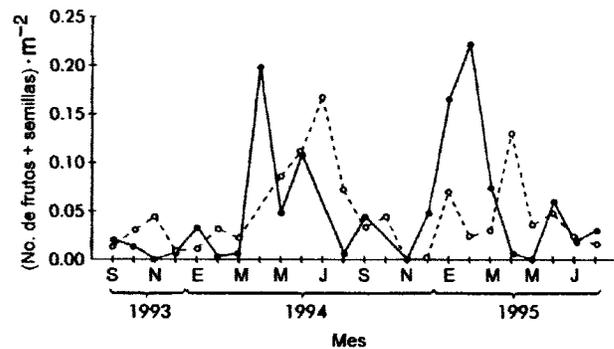


Figura 3. Número de frutos más semillas, por metro cuadrado, en el suelo, desde septiembre de 1993 hasta agosto de 1995, en Barro Colorado (círculos claros, líneas intermitentes) y en Gigante (círculos cerrados, líneas continuas). Los datos provienen del Censo 4.

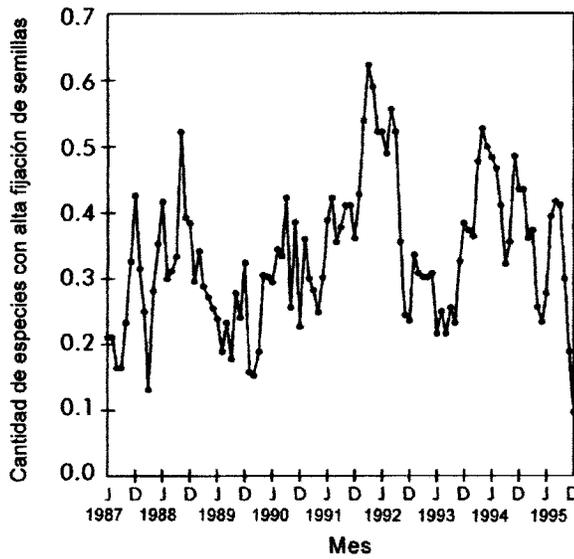


Figura 4. Serie de tiempo que resume la producción de frutos de 138 especies, durante 9.5 años. La serie de tiempo corresponde a las especies que florecieron cada mes y que luego mostraron alta muestra de semillas. La alta muestra de semillas se define para los rangos ≤ 3.5 ; los rangos aparecen definidos en el texto bajo el Cuadro 1 (Ver también Métodos: Reproducción de plantas, 3: Variación interanual de producción de frutos). Las marcas representan cada diciembre (D) y junio (J) a lo largo de la abscisa. Los datos provienen del censo 2.

La producción de masa seca de frutos, a nivel de la comunidad fue más baja desde el 10 de agosto de 1993 hasta el 7 de febrero de 1994. Lo mismo ocurrió en todos los intervalos de 17 a 26 semanas consecutivas en el registro de 10.5 años. La producción anual mínima de masa seca de frutos a nivel de la comunidad ocurrió entre septiembre y diciembre y, en 1993, el promedio fue inferior en un 43%, respecto de los ya bajos promedios (Figura 1). Todos los tres censos de frutos establecieron que la producción fue extremadamente escasa a finales de 1993 (Figuras 1, 3, 4, y 5).

Cuadro 1. Actividad de floración, desde febrero de 1992 hasta octubre de 1992 y muestra subsiguiente de semillas. Los datos corresponden al número de especies de plantas.

Rango	Actividad de floración	Muestra de semillas
1	24	28
2	23	18
3	11	20
4	14	13
5	19	7
6	7	8
7	4	5
8	3	15
9	2	2

Nota: Los rangos 1 y 9 se refieren a la mayor y la menor producción observada en cada especie en los nueve eventos anuales de reproducción, entre el 1 de enero de 1987 y el 30 de junio de 1996. Aparecen menos especies en la actividad de floración debido a que varias especies cumplían los criterios para el análisis de la variación interanual (≥ 50 registradas en las trampas) de sólo semillas. Los datos provienen del censo 2.

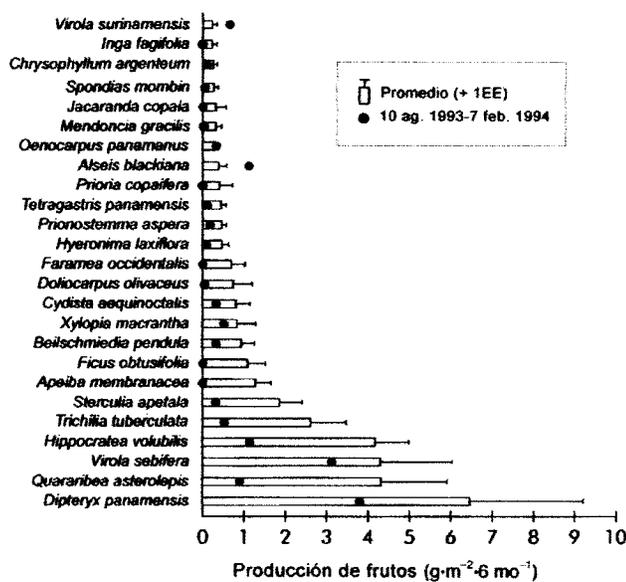


Figura 5. Producción media (± 1 se) de masa seca de frutos (histograma horizontal), entre el 10 de agosto y el 7 de febrero, desde 1986-1987 hasta 1995-1996, de las 25 especies de mayor producción media en estas 26 semanas. Los círculos oscuros representan la producción entre el 10 de agosto de 1993 y el 7 de febrero de 1994. Los datos provienen del censo 1.

Factores que causan la producción extrema de frutos.

1. Las fechas medias de producción de frutos para 48 especies cayeron entre agosto y enero y, para 90 especies, entre febrero y julio (Figura 2a, $c^2 = 12.8$, $gl = 1$, $P < 0.01$). Todas las cuatro hambrunas ocurrieron en la época del año en que la menor cantidad de especies presenta fechas medias de producción de frutos. Esto también coincidió con la menor producción de frutos observada a nivel de la comunidad.
2. Muchas especies presentaron producción atípica de frutos, durante los extremos, a nivel de la comunidad. La mayoría de las especies mostró gran actividad de floración y subsiguiente altos grados de muestra de semillas durante el período de mayor producción a nivel de la comunidad, desde febrero de 1992 hasta octubre de 1992 (Cuadro 1; $c^2 = 34.4$ y $c^2 = 23.6$ para floración y muestra de semillas, respectivamente, $gl = 2$, $P < 0.001$). En contraste,

Cuadro 2. Muestra de semillas dependiente entre 1992 y 1993. Los datos corresponden al número de especies de plantas.

	Muestra de semillas en 1993		
	Alta	Intermedia	Baja
Muestra de semillas en 1992			
Alta	11	21	34
Intermedia	12	6	10
Baja	8	8	6

Notas: Todas las especies florecieron desde febrero hasta octubre. Se definió la muestra de semillas como alta, intermedia y baja, para los rangos: $1 \leq \text{rango} \leq 3.5$; $3.5 < \text{rango} \leq 6.5$; y > 6.5 , respectivamente. La definición de los rangos aparece en la leyenda del Cuadro 1. (véase también Métodos: Reproducción de las plantas, 3. Variación interanual de producción de frutos).

22 de las 25 especies más productivas mostraron una producción de frutos inferior al promedio, durante el período de menor producción a nivel de la comunidad, desde el 10 de agosto de 1993 hasta el 7 de febrero de 1994 (Figura 5). La producción de frutos de 17 de estas 25 especies fue inferior al promedio en más de dos errores estándar (Figura 5).

- Los cambios de época no influyeron en los períodos de producción extrema de frutos a nivel de la comunidad. Las fechas medias angulares de producción de semillas se correlacionaron con alto grado con los eventos reproductivos de 1992 y 1993-1994, en contraste con los demás años (coeficientes de correlación circular > 0.55 , $P < 0.0001$). La concentración temporal de semillas de 1992 no se distinguió de la de 1993, en comparación con el resto de los años ($r = -0.63$ y -1.49 , respectivamente, $P < 0.15$).
- La producción de frutos fue dependiente de un año a otro (Cuadro 2; chi-cuadrado de McNemar = 18.8, $P < 0.001$). Las especies que presentaron gran muestra

de semillas después de la floración que ocurrió entre febrero de 1992 y octubre de 1992, tendieron a tener una muestra de semillas menor, un año después.

- En 1993, la muestra de semillas no fue significativamente diferente en las especies que florecieron en mayo, junio y julio, en comparación con los 9 meses restantes del año (Figura 2b; $c^2 = 1.81$, $gl = 2$, $P = 0.40$).

Mamíferos

En el censo 3, se registraron 132 mamíferos muertos (excluyendo los primates) en 1730 km de censo en Barro Colorado y cuatro mamíferos muertos en 510 km de censo en Gigante. Se encontró una cantidad exagerada de cadáveres entre septiembre de 1993 y febrero de 1994. Agutíes, saínos y venados corzos murieron, en tasas entre 5 y 8 veces superiores a las normales, en Barro Colorado (Cuadro 3). Este incremento es fuertemente significativo para agutíes y venados (Cuadro 3). En Gigante, se encontraron los cadáveres de dos saínos y de dos coatíes, entre noviembre de 1993 y febrero de 1994 y ninguno, durante los 17 meses siguientes. Las muertes naturales se concentraron en los períodos de baja producción extrema de frutos, en ambos sitios.

En el censo 5, se registraron 2406 mamíferos (excluyendo los primates) en recorridos de 524.8 km, en Barro Colorado y de 510 km, en Gigante, respectivamente (Cuadro 4). Las seis especies que se encontraron más de cien veces (ardillas de cola roja, agutíes, coatíes, saínos y los dos tipos de venados juntos) consumen grandes cantidades de frutos y/o de semillas (Enders, 1935; Kiltie, 1981; Smythe y otros, 1982; Brannan y otros, 1985; Giacalone-Madden y otros, 1990; Gompper, 1996).

La densidad de población varió en forma significativa, según el tiempo y el sitio (Cuadro 5, interacción

Cuadro 3. Número de muertes naturales registradas en 1730 km de censo, distribuidos uniformemente entre enero 1 de 1987 y noviembre 30 de 1996, en BCI y la proporción en que ocurrió desde septiembre de 1993 hasta febrero de 1994.

Especie	No. total de animales muertos entre ene. 1987 y nov. 1996	Parte del total desde sept. 1993 hasta feb. 1994	χ^2
<i>Dasyprocta punctata</i>	11	0.364	
<i>Nasua narica</i>	15	0.067	
<i>Tayassu tajacu</i>	25	0.320	40.5***
<i>Mazama americana</i>	23	0.261	22.9***

Nota: Los seis meses que incluyeron la escasez de frutos de 1993-1994 constituyen un 4.7% de los censos. El análisis de contingencia pone a prueba la hipótesis nula de que las muertes por mes fueron igualmente probables durante estos seis meses y durante el resto de los 113 meses. El análisis se limitó a las especies con > 20 cadáveres, con el fin de mantener las frecuencias mínimas esperadas > 1 .

*** $P < 0.001$.

Cuadro 4. Número de mamíferos individuales registrados en Barro Colorado (524.8 km de transectos) y en Gigante (510.0 km).

Especie	Nombre común	BCI	Gigante
<i>Alouatta palliata</i>	Mono aullador	620	510
<i>Cebus capucinus</i>	Mono cariblanco- capuchino	306	387
<i>Saguinus geoffroyi</i>	Mono tití	38	46
<i>Bradypus variegatus</i>	Perezoso de tres dedos	2	0
<i>Choloepus hoffmanni</i>	Perezoso de dos dedos	1	1
<i>Tamandua mexicana</i>	Oso hormiguero	10	19
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	Armadillo, cachicamo	1	0
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	Conejo de monte	1	1
<i>Sciurus granatensis</i>	Ardilla de cola roja	71 (60)	87 (77)
<i>Dasyprocta punctata</i>	Agutí, guatín, ñeque	737 (651)	459 (428)
<i>Agouti paca</i>	Paca, borugo	1	0
<i>Nasua narica</i>	Coatí, cusumbo	422 (127)	136 (60)
<i>Eira barbara</i>	Zorra piñera, comadreja	4	1
<i>Tapirus bairdii</i>	Tapir, danta	0	4
<i>Tayassu tajacu</i>	Pecari, saíno	204 (107)	69 (35)
<i>Mazama americana</i>	Venado corzo, cabro de monte	95 (89)	0
<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado coliblanco	0	44 (43)
Sin determinar		4	0

Nota: Las cifras entre paréntesis representan el número de encuentros con uno, o más individuo de la especie.

dentro de los sujetos). La densidad de población fue mayor entre agosto de 1993 y octubre de 1993 y disminuyó abruptamente en abril/mayo de 1994 para las poblaciones de todas las especies, en Barro Colorado (Figura 6). Ocurrieron disminuciones semejantes entre las ardillas de cola roja, agutíes y saínos, en Gigante. Dos observaciones más sustentan las disminuciones de población observadas entre agosto de 1993 y marzo de 1994. Primero, una cantidad desproporcionada de muertes naturales ocurrió al mismo tiempo (Cuadro 3). Segundo, la baja densidad de marzo de 1994 se mantuvo durante ≥ 1 año (Figura 6).

La Figura 6 también presenta cálculos anteriores de densidad de población basados en los censos de recorrido, en Barro Colorado. La densidad de población de ardillas de cola roja, coatíes, venados corzos y saínos fue inusualmente alta, en agosto y septiembre de 1993, y luego disminuyó hasta los niveles observados en estudios anteriores. La densidad de población de los agutíes descendió desde el valor más alto hasta el más bajo de la escala de valores observados con anterioridad. La densidad de población de frugívoros y granívoros fue alta cuando la producción de frutos disminuyó a niveles bajos, en agosto de 1993 (cf. Figura 1, 5 y 6).

Las densidades relativas de población, en Barro Colorado y Gigante, van paralelas a la presión de la caza furtiva. Los cazadores furtivos son activos en Gigante, mas no en Barro Colorado. Cazan agutíes, coatíes, saínos y venados corzos, pero no cazan ardillas de

Cuadro 5. Prueba ANOVA de mediciones repetidas de las densidades de mamíferos.

Origen	SS	df	MS	F
Entre sujetos				
Especies	41501	4	10375	7.14*
Sitio	5939	1	5938	4.08
Error	5817	4	1454	
Dentro de los sujetos				
Censo	6218	15	414	4.51**
Censo x especie	8067	60	134	1.46
Censo x sitio	4786	15	319	3.47**
Error	5520	60	91	

* $P < 0.05$, ** $P < 0.001$.

cola roja (Servicios de seguridad de MNBC, datos inéditos). En general, la densidad de población de las cuatro especies cazadas fue más alta en Barro Colorado, pero no la de las ardillas de cola roja (Figura 6). Las muertes naturales sustentan las diferencias entre las cuatro especies cazadas; se encontraron casi cuatro veces más cadáveres por mes, en Barro Colorado que en Gigante (74 cadáveres en 119 meses, comparados con 4 cadáveres, en 2 meses). Rara vez se encontraron cadáveres de ardillas ($N = 2$).

Las condiciones físicas de todas las seis especies se habían deteriorado en diciembre de 1993 (C. Carrasco y S. J. Wright, *observación personal*). Muchos individuos se encontraban demacrados, y se les notaban los

huesos de las caderas. Los coatíes buscaban alimentos, sin cesar, en la hojarasca. Los saínos se encontraban en condiciones lamentables, y varios no pudieron escapar de un observador, que caminaba con lentitud.

Es posible que estos cambios físicos hayan facilitado la detección. Esto, junto con la baja densidad de población y el número reducido de encuentros, pudo, a la vez, haber contribuido a un incremento efímero en la densidad aparente de la población de los coatíes y venados de cola blanca en Gigante, entre diciembre de 1993 y febrero/marzo de 1994 (Figura 6). Para aumentar el número de encuentros y la confiabilidad de los cálculos de densidad de población, se calculó también la densidad de población para los intervalos de censo que incluyeran 80 km de recorrido en cada sitio. Los resultados de ANOVA de medición repetida fueron cuantitativamente semejantes y cualitativamente idénticas para los intervalos de censos que incluyeron 40 km u 80 km de recorrido, y sólo se han presentado los resultados para los intervalos de censo incluyendo 40 km de recorrido (Cuadro 5, Figura 6).

Registros de largo plazo

Mamíferos. -La hambruna se relacionó con una estación seca leve en el año en curso, con una estación seca severa en el año anterior, y la ocurrencia de un fenómeno de El Niño en el año anterior (Prueba exacta de Fisher, $P = 0.013$, $P = 0.005$, $P = 0.002$, respectivamente). La prueba de azar validó la importancia estadística de cada una de estas asociaciones ($P \leq 0.003$). Su valor de pronóstico fue reducido, sin embargo. La hambruna ocurrió en el mismo año, en cuatro de 16 estaciones secas leves, un año después de cuatro de 13 estaciones secas severas, y un año después de cuatro de 10 fenómenos de El Niño. Los déficits de lluvia de estación seca correspondiente a las hambrunas sugieren también poca capacidad de pronóstico. Las hambrunas coincidieron con la primera, la cuarta, la octava y la novena estación seca leve y ocurrieron un año después de la primera, la octava, la undécima y la decimotercera estación seca más severa. La mayoría de las estaciones secas leves, las estaciones secas más intensas y la mayoría de los eventos de El Niño no fueron seguidos de una hambruna.

Los eventos meteorológicos a lo largo de dos años mostraron mucha mayor capacidad de pronóstico. La hambruna ocurrió en cuatro de siete ocasiones, cuando una estación seca leve se dio después de una estación seca severa. Por último, la hambruna ocurrió cada vez que una estación seca leve se presentó después de un fenómeno de El Niño (Figura 7). La prueba de azar confirmó la importancia de ambas asociaciones ($P = 0.015$).

Reproducción de las plantas. - Las especies que tuvieron una fructificación fallida durante la hambruna

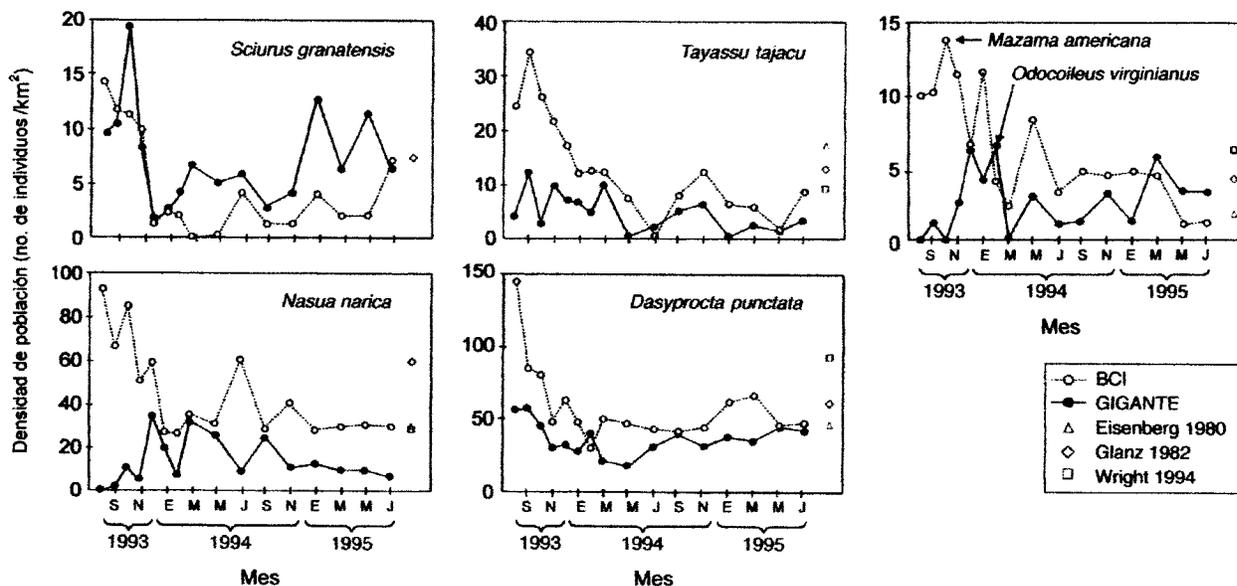


Figura 6. Densidad de población (no. de individuos/km²) de mamíferos de Barro Colorado (círculos claros, líneas intermitentes) y de Gigante (círculos oscuros, líneas continuas), desde agosto de 1993 hasta julio de 1995. Datos del censo 5. Los triángulos, diamantes y cuadros representan cálculos adicionales de densidad en Barro Colorado (de Eisenberg y Thorington [1973] y Eisenberg [1980]. Glanz [1982] y Wright y otros [1994], respectivamente).

de 1970-1971 mostraron una tendencia a no fructificar una vez más durante la hambruna de 1993-1994 (Cuadro 5, $\chi^2 = 6.76$, $gl = 1$, $P < 0.01$). Las observaciones anecdóticas de 1931, 1932 y 1958-1959 también sugieren niveles de producción de frutos semejantes en las ciertas especies de plantas: *Dipteryx panamensis* no fructificó, o su fructificación fue escasa durante todas las cuatro hambrunas, mientras que *Apeiba membranacea* presentó una buena fructificación (Enders, 1935; Chapman, 1958; Kaufman, 1962; Foster, 1982a). *Coussarea curvigemma* y *Spondias mombin* también fructificaron bien en 1958-1959, 1970-1971 y 1993-1994 (no se menciona en los años 1931-1932). Muchas especies presentaron fructificaciones semejantes, en diferentes años de hambruna.

Otras especies presentaron producción desigual en los años de hambruna. *Quararibea asterolepsis* tuvo una cosecha exitosa en 1970 e inició otra, abundante, en 1993; sin embargo, un brote de una oruga defoliadora redujo la muestra de semillas durante 1993, en forma dramática (Wright y otros, 1990; S. J. Wright, datos inéditos). *Astrocaryum standleyaanum* no floreció en 1958 ni en 1970, pero inició una abundante cosecha de semillas en 1993; sin embargo, los monos de

Cuadro 6. Dependencia de la producción de frutos, entre los años de hambruna. Las cifras corresponden al número de especies de plantas.

1970-1971 Producción de frutos*	1993-1994 Producción de frutos** (no. de especies de plantas)	
	Fructificó	No Fructificó
Fructificó	20	5
No Fructificó	9	12

* Los datos provienen de Foster (1982a; Cuadro 2), con las siguientes categorías subjetivas, "cosecha escasas de frutos", "cosecha exitosa de frutos", acumuladas en "fructificó".

** Los datos corresponden al Censo 2 del presente estudio.

cara blanca y los coatíes destruyeron la mayoría de las semillas, para beber el protoendospermo. Otras especies que presentaron producción desigual en 1970-1971 y 1993-1994, aparecen en el Cuadro 6. Diversos factores específicos de las especies y de los años contribuyen a las variaciones en la producción de frutos a nivel de la comunidad.

DISCUSIÓN

Un ciclo de dos años, uno de alta y otro de escasa producción de frutos a nivel de la comunidad ha sido documentado en dos ocasiones en Barro Colorado (por Foster [1982a] y por este estudio). En ambas ocasiones, la producción abundante ocurrió durante un fenómeno de El Niño y la escasa, en seguida de una estación seca leve, un año después. El fenómeno de El Niño ocurrió en 1969 y en 1992. Foster (1982a, b) carecía de un registro de largo plazo de producción de frutos para comparar, y consideró que los niveles de producción de frutos observados durante la estación húmeda de 1969 eran la norma. La comparación con un nuevo registro de 9.5 años muestra que la producción de 1969 fue, en realidad, elevada (compárese nuestra Figura 1 con Foster, 1982a: Figura 1). Las estaciones secas de 1970 y 1993 fueron, ambas, leves. La misma producción reducida de frutos, 18.7 g de masa seca de frutos por $m^2 \cdot 6 \text{ meses}^{-1}$, se observó desde agosto hasta enero inclusive siguiendo a ambas estaciones secas leves. El paralelo entre los registros de producción de frutos, entre 1969-1971 y 1992-1994 es notable.

Planteamos la hipótesis de que (1) las condiciones de El Niño estimulan la producción de frutos; (2) una producción abundante de frutos consume las reservas

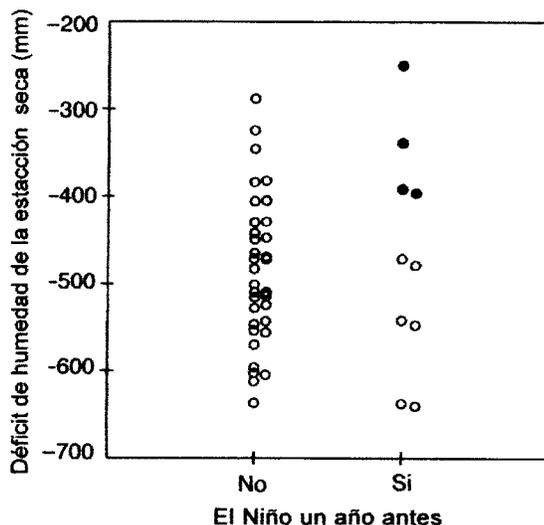


Figura 7. La hambruna afecta a los mamíferos frugívoros y granívoros de Barro Colorado, cuando la estación seca en curso es leve y un fenómeno de El Niño ocurrió el año anterior. Cada símbolo representa un año. Hubo una hambruna entre septiembre y enero, en los años representados por símbolos oscuros. El déficit de humedad de la estación seca es igual al mínimo valor acumulado de lluvia diaria, menos el potencial medio de evapotranspiración (véanse Métodos: Registros de largo plazo: Mamíferos).

almacenadas limitando la reproducción siguiente; y (3) las estaciones secas leves reducen la producción de frutos. Cada especie de planta podría responder a cualquiera combinación de los tres factores de esta hipótesis. La producción mínima de frutos a nivel de la comunidad ocurre cuando las especies sensibles a los componentes 1 y 2 se encuentran junto con especies sensibles al componente 3, o cuando una estación seca leve ocurre en seguida de un fenómeno de El Niño. En el transcurso de 49 años, estas condiciones se relacionaron invariablemente con hambrunas entre los mamíferos frugívoros, lo que sustenta el vínculo con la producción escasa de frutos a nivel de la comunidad (Figura 7). Se evalúa ahora esta hipótesis, comenzando con el segundo componente.

Producción de frutos en un ambiente variable

Una producción elevada consume reservas y restringe la producción futura de muchos árboles frutales y leñosos (Matthews, 1963). Esto concuerda con la dependencia negativa de producción de frutos observada entre un año y otro (Cuadro 2). Es probable que el segundo componente de la hipótesis sea válido para muchas especies.

Debe de haber al menos una señal inmediata que relacione la producción de frutos con las condiciones del fenómeno de El Niño y con estaciones secas leves, los componentes primero y tercero de nuestra hipótesis. Las especies con fechas medias de floración entre febrero y octubre mostraron un alto grado de producción de frutos en 1992 (Cuadro 1, Figura 4) y las especies con fechas medias de floración en cada mes calendario mostraron niveles bajos producción de frutos en 1993-1994 (Figura 2b). Esto sugiere que existe una señal común para muchas especies y/ o una variedad de señales. Las tres posibilidades serán evaluadas.

Una temperatura mínima reducida induce el desarrollo de las yemas reproductoras durante el fenómeno de El Niño, en la Malasia peninsular y en Sarawak (Ashton y otros, 1988; T. Inoue, *comunicación personal*). La temperatura mínima registrada justo encima del dosel del bosque, en Barro Colorado, fue de 21 °C, entre enero 1 de 1987 y diciembre 31 de 1996. Las 46 noches en que la temperatura mínima fue inferior a 22 °C no se relacionaron con los niveles extremos de producción de frutos observada entre 1992 y 1994 (S. Paton, datos inéditos). Se pueden descartar las temperaturas mínimas bajas, como señal para la variación de la producción de frutos a nivel de la comunidad, en Barro Colorado.

La severidad de la estación seca podría constituir una señal importante. Muchas especies de plantas del bosque tropical requieren de un umbral de sequía para poder florecer con éxito (Alvin, 1960; revisado por Van Schaik y otros, 1993). Este umbral podría ser alcanzado durante una estación seca inicialmente severa, pero no durante una estación seca leve subsiguiente, lo que aumenta y luego reduce la producción de frutos. Si un gran número de especies necesitase de un umbral de sequía para florecer con éxito, entonces la alternación de estaciones secas severas con estaciones secas leves, explicaría la alternación de una elevada y luego, reducida producción de frutos a nivel de la comunidad.

Evaluamos el papel del umbral de sequía, en forma separada para las estaciones secas leve y las severas. Fracaso en alcanzar el umbral de sequía durante una estación seca leve no es una señal suficiente para causar una baja producción de frutos a nivel de la comunidad, según demuestran tres líneas de evidencia. Primero, es más probable que los umbrales de sequía sean necesarios para las especies que florecen temprano en la estación lluviosa, desde mayo hasta julio (Foster, 1982a); sin embargo, las especies que florecen en todos los meses contribuyeron a la baja producción de frutos a nivel de la comunidad, en 1993-1994 (Figura 2b). Segundo, la floración no resultó afectada por la irrigación de 49 ó 50 especies de árboles y lianas en Barro Colorado (Wright y Cornejo, 1990a, b). Tercero, la producción de frutos no fue inusualmente reducida después de las dos estaciones secas más lluviosas que se hayan registrado en Barro Colorado (1981 y 1996; S. J. Wright, *datos inéditos*). Concluimos que el hecho de no alcanzar el umbral de sequía durante una estación seca leve tiene poco efecto sobre la producción subsiguiente de frutos a nivel de la comunidad. El tercer componente de nuestra hipótesis debe rechazarse. Algún otro atributo del año que sigue a un fenómeno de El Niño podría reducir la producción de frutos.

Sólo existe una evidencia indirecta sobre el papel que desempeñan las estaciones secas severas. Los registros de largo plazo muestran que una estación seca severa no basta para iniciar el ciclo de dos años de producción de frutos que concluye en hambruna. En forma específica, no ocurrieron hambrunas en tres ocasiones, en que una estación seca leve siguió a una estación seca severa (véanse Resultados: *Registros a largo plazo*). Sin embargo, una estación seca severa inicial podría ser una señal importante. Cada una de las cuatro hambrunas ocurrió después de una estación seca leve, precedida de un fenómeno de El Niño que

incluyó una estación seca severa. El papel de una estación seca severa inicial quedaría demostrado, si la hambruna no hubiera ocurrido luego de una estación seca leve precedida de un fenómeno de El Niño que incluyó una estación seca leve o intermedia. Esta combinación de eventos no ha ocurrido desde que comenzaron las observaciones de mamíferos en Barro Colorado. Concluimos, en forma tentativa, que el umbral de sequía, durante una estación seca severa inicial, es una señal viable que podría contribuir al ciclo de dos años de producción de frutos, que culmina en hambruna. Sin embargo, alguna otra característica del fenómeno de EL Niño es también esencial.

La radiación incidente es una posibilidad. La menor nubosidad facilita la mayor insolación de grandes zonas del trópico, durante el fenómeno de El Niño (Aceituno, 1988; Díaz y Kiladis, 1992). La luz restringe muchas plantas del bosque tropical, aun en el dosel (Van Schaik y otros, 1993; Wright y Van Schaik, 1994). Una radiación superior a la normal podría estimular la producción de frutos durante los fenómenos de El Niño. La marcada periodicidad de 24 meses de la Oscilación Austral de El Niño provoca la alternación entre años soleados y nublados, en muchos bosques del Neotrópico (Aceituno, 1988). Las condiciones nubladas podrían mermar la producción de frutos durante el año siguiente a un fenómeno de El Niño (lo que sustituiría el tercer componente de nuestra hipótesis). Se necesitan registros de radiación a largo plazo para poder evaluar la relación entre la insolación y la variación interanual de la producción de frutos.

Que hubo tantas especies que produjeron cantidades semejantes de frutos, en los diferentes años de hambruna, sugiere que alguna señal inmediata actuó en todos los años de hambruna (Cuadro 6). Entre los posibles factores están: el umbral de sequía de la estación seca y la radiación incidente variable. Sin embargo, cada especie de planta podría tener su propia respuesta a las variaciones del ambiente, y quedan muchas otras señales posibles por explorar.

Implicaciones ecológicas

Terborgh (1992) planteó la hipótesis de que la regulación de la población por los felinos grandes y los rapaces impediría la hambruna entre sus presas. Rechazamos esta hipótesis por dos razones. Primero, las hambrunas de 1931-1932 ocurrieron cuando el puma era considerado como abundante en Barro Colorado (Enders, 1935; Chapman, 1938). La comparación entre Barro Colorado

y Gigante ofrece otra razón para rechazar la hipótesis de que la depredación impide la hambruna. Los cazadores furtivos cazan coatíes, saínos y venados de cola blanca en Gigante. Sin embargo, el descenso de la población de agutíes y saínos, y las muertes naturales de coatíes y saínos coincidieron con seis meses de producción escasa de frutos, en Gigante (cf. Figura 3 y 6). Concluimos, que la disponibilidad reducida de frutos podría restringir a los frugívoros del bosque tropical, aun cuando se encuentran expuestos a la caza furtiva.

El fenómeno de El Niño ha ocurrido 21 veces en este siglo y ha producido precipitación baja, radiación incidente alta, y temperaturas altas en la mayoría de los bosques tropicales (véase Introducción: *Oscilación Austral de El Niño*). Los modelos de cambio climático global y de deforestación regional pronostican menor precipitación, temperaturas elevadas, y estacionalidad más intensa en los trópicos (Shukla y otros, 1990; Scholes y van Breemen, 1997). El fenómeno de El Niño comparte estas características, lo que permitiría vislumbrar el futuro de buena parte del trópico. No obstante el efecto frecuente y generalizado de EL Niño sobre los climas tropicales y su importancia para el cambio climático global, sólo unos pocos estudios han examinado los efectos del fenómeno de El Niño, en los bosques húmedos tropicales.

Cinco estudios sugieren que el comportamiento de las plantas en los bosques húmedos tropicales, podría mejorar cuando ocurre un fenómeno leve de El Niño, y desmejorar, cuando éste es severo. La producción abundante de frutos está relacionada con el fenómeno de El Niño, en la Malasia peninsular y en Barro Colorado (Ashton y otros, 1988). En *Cordia alliodora*, del Monumento Natural de Barro Colorado (MNBC), los anillos anuales de los árboles cubrieron ocho fenómenos de El Niño (Devall y otros, 1996). Los seis aumentos más grandes de tamaño ocurrieron cuando el fenómeno de El Niño fue leve. Los otros dos fenómenos de El Niño, el de 1976 y el de 1982, corresponden con las dos estaciones secas más severas que se hayan registrado en el MNBC. Por último, el fenómeno de El Niño más extremo de este siglo se presentó en 1982-1983. La mortalidad de árboles del bosque viejo en Barro Colorado aumentó, y hubo fuegos generalizados en los bosques selectivamente explotados de Borneo (Leighton y Wirawan, 1986; Leigh y otros, 1990; Condit y otros, 1996). Se necesitan estudios adicionales que abarquen un mayor número de fenómenos de El Niño para evaluar la hipótesis de que el comportamiento de las plantas mejora cuando El Niño ocurre en

forma leve, y empeora, cuando éste ocurre en forma severa en los bosques húmedos tropicales.

Menos estudios aún, consideran los animales del bosque tropical y el fenómeno de El Niño. Los artrópodos terrícolas dilatan su ascenso al dosel en los bosques inundados del Amazonas, durante los fenómenos de El Niño (Adis y Latif, 1996). El severo fenómeno de El Niño de 1982-1983 tuvo pocos efectos sobre los animales de Barro Colorado (Wheeler y Levings, 1988; Leigh y otros, 1990). Estimamos que la mayor producción de frutos a nivel de la comunidad podría mejorar las condiciones de los mamíferos frugívoros, durante el fenómeno de El Niño. En Barro Colorado, la máxima tasa de mortalidad de mamíferos frugívoros aparece entre septiembre y diciembre, durante la producción mínima de frutos (Milton, 1990). Una producción aumentada de frutos en esta época podría sostener a los frugívoros vulnerables, durante el fenómeno de El Niño. Esto concuerda con la densidad, inusualmente alta, de población de frugívoros, que siguió a El Niño de 1992 (Figura 6). Densidades mayores podrían agravar una hambruna, si una estación seca leve, una baja insolación y una producción de frutos reducida en extremo a nivel de la comunidad ocurrieran al año siguiente.

Implicaciones evolutivas

La producción de frutos a nivel de la comunidad podría variar sólo porque la producción de las diferentes especies de plantas responde en forma semejante a la variación climática (véase Discusión: *Producción de frutos en ambientes variables*). Sin embargo, la selección podría reforzar aún más la variable producción de frutos a nivel de la comunidad, por dos razones, al menos.

La selección podría ajustar el esfuerzo reproductor para anticipar las condiciones favorables para el establecimiento posterior de las plántulas. Esta hipótesis supone que una señal climática anticiparía ambientes de plántulas por una estación reproductiva completa. Dicha señal aún no ha sido determinada (Kelly, 1994); sin embargo, la fuerte tendencia de la OAEN para alternar entre El Niño y La Niña, sugiere una posibilidad. La sequía de la estación seca restringe el establecimiento de las plántulas en los bosques tropicales estacionales (Garwood, 1983). Especulamos que la selección podría favorecer una reproducción aumentada, durante el fenómeno de El Niño, debido a que las condiciones de La Niña y una estación seca leve, que favorecerían el establecimiento de las plántulas, ocurran probablemente al año siguiente.

La selección podría también favorecer la producción variable de frutos, cuando los depredadores de semillas se encuentran alternamente hambrientos y saciados (Janzen, 1974; Kelly, 1994). Los mamíferos son fuertes depredadores de semillas y plántulas, en los bosques tropicales (Osunkoya y otros, 1992; Asquith y otros, 1997). La supervivencia de las semillas mejoraría, si la alta producción de semillas a nivel de la comunidad saciara a los mamíferos generalistas, durante el fenómeno de El Niño, o si una baja producción de frutos a nivel de la comunidad redujera la población de mamíferos generalistas hambrientos. La selección subsiguiente sincronizaría la muestra de semillas de las especies, en general, y de cada una, en particular (Janzen, 1974; Kelly, 1994).

La sincronía interespecífica es extrema en Malasia, donde las especies de al menos 41 familias presentan una fructificación masiva, sincrónica, a intervalos irregulares de varios años (Appanah, 1985). La producción masiva de frutos en la Malasia peninsular y la producción aumentada de frutos en Barro Colorado a nivel de la comunidad coinciden con el fenómeno de El Niño (Ashton y otros, 1988). Sin embargo, los dos fenómenos son fundamentalmente diferentes. Aunque en Malasia existen muchas especies de fructificación masiva sincrónica, en Barro Colorado sólo se conoce una (Foster, 1977; S. J. Wright, análisis inéditos). ¿Por qué evolucionaría una fructificación masiva, sincrónica, en Malasia y no en Panamá?

Las restricciones filogenéticas y las familias de plantas dominantes con biologías muy diferentes podrían responder a este interrogante. Las especies emparentadas poseen fenologías reproductivas semejantes, debido a su origen común (Kochmer y Handel, 1986; Wright y Calderón, 1995). Las dipterocarpaceas dominan en los bosques malayos, mientras que las leguminosas dominan en los bosques panameños y en la mayoría de los demás bosques tropicales (Gentry, 1988). La Dipterocarpaceae es una familia reducida (sólo tiene 680 especies) y muchas de sus especies son parientes cercanas (16 géneros) que comparten, tanto semillas diseminadas por el viento, como polinización por Thysanoptera generalistas y escarabajos fitófagos (Ashton y otros, 1988; T. Inoue, *comunicación personal*). La familia de las leguminosas es enorme (18 000 especies) y de diversidad filogenética (642 géneros), con especies que requieren diversos polinizadores y diseminadores de semillas. La evolución de fructificación masiva sincrónica pudo favorecerse en Malasia, debido a que las dipterocarpaceas dominantes, inicial-

mente compartían fenologías reproductivas semejantes y carecían de restricciones impuestas por la necesidad de sostener polinizadores y dispersadores de semillas especializados.

RECONOCIMIENTOS

Les agradecemos a Egbert Leigh, Richard Ostfeld, y a dos revisores anónimos, sus amables comentarios, que mejoraron enormemente este manuscrito. El Programa de Ciencias Ambientales del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales aportó la financiación.

LITERATURA CITADA

- Aceituno, P. 1988. On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part I: Surface climate. *Monthly Weather Review* **116**:505-524.
- Adis, J., and M. Latif. 1996. Amazonian arthropods respond to El Niño. *Biotropica* **28**:403-407.
- Altmann, S. A. 1959. Field observations on a howling monkey society. *Journal of Mammalogy* **40**:317-336.
- Alvim, P. de T. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science* **132**:354.
- Appanah, S. 1985. General flowering in the climax rain forests of Southeast Asia. *Journal of Tropical Ecology* **1**:225-240.
- Ashton, P. S. T. J. Givnish, and S. Appanah. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mass fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist* **132**:44-66.
- Asquith, N. M., S. J. Wright, and M. J. Claus. 1997. Does mammal community composition control seedling recruitment in neotropical forests? Evidence from islands in central Panamá. *Ecology* **78**:941-946.
- Batschelet, E. 1981. *Circular statistics in biology*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Bernstein, I. S. 1964. A field study of the activities of howler monkeys. *Animal Behavior* **12**:92-97.
- Branan, W. V., M. C. M. Werkhoven, and R. L. Marchinton. 1985. Food habits of brocket and white-tailed deer in Suriname. *Journal of Wildlife Management* **49**:972-976.
- Chapman, F. M. 1938. *Life in an air castle*. D. Appleton Century, New York, New York, USA.
- Condit, R., S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1996. Changes in tree species abundance in a Neotropical forest over eight years: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* **12**:231-256.
- Croat, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panamá Canal Zone). *Biotropica* **7**:270-277.
- _____. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, Stanford, California, USA.
- Devall, M. S., B. R. Parresol, and K. Le. 1996. Dendroecological analysis of laurel (*Cordia alliodora*) and other species from a lowland moist tropical forest in Panamá. *Radiocarbon* **1996**:395-404.
- Diaz, H. F., and G. N. Kiladis. 1992. Atmospheric teleconnections associated with the extreme phase of the Southern Oscillation. Pages 8-27 in H. F. Diaz and V. Markgraf, editors. *El Niño. historical and paleoclimatic aspects of the Southern Oscillation*. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Eisenberg, J. F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. Pages 35-56 in M. E. Soulé and B. A. Wilcox, editors. *Conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Eisenberg, J. F., and R. W. Thorington, Jr. 1973. A preliminary analysis of a Neotropical mammal fauna. *Biotropica* **5**:150-161.
- Enders, R. K. 1935. Mammalian life histories from Barro Colorado Island, Panamá. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **78**:385-502.
- _____. 1939. Changes observed in the mammal fauna of Barro Colorado Island, 1929-1937. *Ecology* **20**:104-106.
- Foster, R. B. 1977. *Tachigalia versicolor* is a suicidal neotropical tree. *Nature* **268**:624-626.
- _____. 1982a. Famine on Barro Colorado Island. Pages 201-212 in E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand and D. M. Windsor, editors. *Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- _____. 1982b. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pages 151-172 in E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor, editors. *Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Freese, C. H., P. G. Heltne, N. Castro R., G. Whitesides. 1982. Patterns and determinants of monkey densities in Peru and Bolivia, with notes on distributions. *International Journal of Primatology* **3**:53-90.
- Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panamá: a community study. *Ecological Monographs* **53**:159-181.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**:1-34.
- Giacalone-Madden, J., W. E. Glanz, and E. G. Leigh, Jr. 1990. Fluctuaciones poblacionales a largo plazo de *Sciurus grana-tensis*. Pages 331-336 in E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor, editors. *Ecología de un Bosque Tropical*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Glanz, W. E. 1982. The terrestrial mammal fauna of Colorado Island: censuses and long-term changes. Pages 455-468 in E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor, editors. *Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- _____. 1990. Neotropical mammal densities. how unusual is the community on Barro Colorado Island, Panamá? Pages 287-311 in A. H. Gentry, editor. *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- _____. 1991. Mammalian densities at protected versus hunted sites in central Panamá. Pages 163-173 in J. G. Robinson and K. H. Redford, editors. *Neotropical wildlife use and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Gompper, M. E. 1996. Population ecology of the white-nosed coati (*Nasua narica*) on Barro Colorado Island, Panamá. *Journal of Zoology, London* **241**:441-455.
- Hladik, A., and C. M. Hladik. 1969. Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panamá). *Terre et Vie* **23**:25-117.

- Ingles, L. G. 1953. Observations on Barro Colorado Island mammals. *Journal of Mammalogy* **34**:266-268.
- Janzen, D. H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* **4**:69-103.
- Karr, J. R. 1982. Avian extinction on Barro Colorado Island, Panamá: a reassessment. *American Naturalist* **119**:220-239.
- Kaufman, J. H. 1962. Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica*, on Barro Colorado Island Panamá. University of California Publications in Zoology **60**:95-222.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:465-470.
- Kiladis, G. N., and H. F. Diaz. 1989. Global climatic anomalies associated with extremes in the Southern Oscillation. *Journal of Climate* **2**:1069-1090.
- Kiltie, R. A. 1981. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* **13**:234-236.
- Kochmer, J. P., and S. N. Handel. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* **56**:303-325.
- Leigh, E. G., Jr., D. M. Windsor, A. S. Rand, and R. B. Foster. 1990. The impact of the "El Niño" drought of 1982-83 on a Panamanian semideciduous forest. Pages 473-486 in P. W. Glynn, editor. *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Leighton, M., and N. Wirawan. 1986. Catastrophic drought and fire in Borneo tropical rain forest associated with the 1982-83 El Niño Southern Oscillation event. Pages 75-102 in G. T. Prance, editor. *Tropical rain forests and the world atmosphere*. American Association for the Advancement of Science Selected Symposium 101. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Matthews, J. D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *Forestry Abstracts* **24**:1-13.
- Milton, K. 1990. Annual mortality patterns of a mammal community in central Panama. *Journal of Tropical Ecology* **6**:493-499.
- Osunkoya, O. O., J. E. Ash, M. S. Hopkins, and A. W. Graham. 1992. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. *Oecologia (Berlin)* **91**:569-578.
- Peres, C. A. 1990. Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation* **54**:47-59.
- _____. 1996. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and un-hunted Amazon forests. *Biological Conservation* **77**:115-123.
- Rasmusson, E. M., X. Wang, and F. Ropelewski. 1990. The Biennial component of ENSO variability. *Journal of Marine Systems* **1**:71-96.
- Redford, K. H. 1992. The empty forest. *BioScience* **42**:412-422.
- Redford, K. H., and J. G. Robinson. 1987. The game of choice: patterns of Indian and colonist hunting in the Neotropics. *American Anthropologist* **89**:650-667.
- Ropelewski, C. F., and M. S. Halpert. 1987. Global and regional scale precipitation patterns associated with the El Niño/Southern Oscillation. *Monthly Weather Review* **115**:1606-1626.
- Scholes R. J., and N. van Breemen. 1997. The effects of global change on tropical ecosystems. *Geoderma* **79**:9-24.
- Shukla, J., C. Nobre, and P. Sellers. 1990. Amazon deforestation and climate change. *Science* **247**:1322-1325.
- Smythe, N., W. E. Glanz, and E. G. Leigh, Jr. 1982. Population regulation in some terrestrial frugivores. Pages 227-238 in E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor, editors. *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and the long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* **24**:283-292.
- Trenberth, K. E., and T. J. Hoar. 1996. The 1990-1995 El Niño-Southern Oscillation event: longest on record. *Geophysical Research Letters* **23**:57-60.
- Van Schaik, C. P. 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **2**:327-347.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, and S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and the consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:353-377.
- Wheeler, D. E. and S. C. Levings. 1988. Impact of El Niño on litter arthropods. Pages 309-326 in J. C. Trager, editor. *Advances in myrmecology*. Flora and Fauna, Gainesville, Florida, USA.
- Wilkinson, L. 1990. *Systat: the system for statistics*. Systat, Evanston, Illinois, USA.
- Windsor, D. M. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest, long-term records for Barro Colorado Island, Panamá, Pma. *Smithsonian Contributions to Earth Sciences* **29**:1-145.
- Wong, M., S. J. Wright, S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1990. The spatial pattern and reproductive consequences of outbreak defoliation in *Quararibea asterolepis*, a tropical tree. *Journal of Ecology* **78**:79-588.
- Wright, S. J., O. Calderón. 1995. Phylogenetic constraints on tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* **83**:937-948.
- Wright, S. J., and F. H. Comejo. 1990a. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* **71**:1165-1175.
- Wright, S. J., and F. H. Comejo. 1990b. Seasonal drought and the timing of flowering and leaf fall in a neotropical forests. Pages 49-61 in K. S. Bawa and M. Hadley, editors. *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and Biosphere Series, UNESCO, Paris, and Parthenon Publishing, Camforth, UK.
- Wright, S. J., M. E. Gomper, and B. DeLeon. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests?. The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* **71**:279-294.
- Wright, S. J., and C. P. Van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* **143**:192-199.